



HAL
open science

Facteurs environnementaux déterminants des communautés d'invertébrés et de macrophytes des petits plans d'eau peu profonds de France continentale

Frédéric Labat

► **To cite this version:**

Frédéric Labat. Facteurs environnementaux déterminants des communautés d'invertébrés et de macrophytes des petits plans d'eau peu profonds de France continentale. *Ecologie, Environnement*. Université de Rennes, 2021. Français. NNT : 2021REN1B055 . tel-03660828v2

HAL Id: tel-03660828

<https://hal.science/tel-03660828v2>

Submitted on 6 May 2022

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.

Thèse de doctorat de

L'UNIVERSITE DE RENNES 1

ÉCOLE DOCTORALE N° 600

École doctorale Écologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation

Spécialité : Écologie et évolution

Par

Frédéric LABAT

**Facteurs environnementaux déterminants des communautés
d'invertébrés et de macrophytes des petits plans d'eau peu profonds de
France continentale**

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 16 décembre 2021

Unité de recherche : ECOBIO UMR CNRS 6553

Rapporteurs avant soutenance :

Régis Céréghino Professeur, Université Paul Sabatier, Toulouse

Isabelle Combroux MC HDR, Université de Strasbourg

Composition du Jury :

Président :

Régis Céréghino

Professeur, Université Paul Sabatier, Toulouse

Examineurs :

Dominique Ombredane

Professeur, Agrocampus-Ouest, Rennes

Corinne Grac

Ingénieur de recherche ENGEES, Strasbourg

Directeur de thèse :

Christophe Piscart

Université de Rennes 1, Directeur de recherche CNRS

Co-directrice de thèse :

Gabrielle Thiébaud

Professeur, Université de Rennes 1

Ce qui compte, c'est la vie, oui, la
vie seule - sa découverte,
incessante, éternelle, le processus
de cette découverte - et non la
découverte en tant que telle".

Fédor Dostoïevski, L'Idiot

Sommaire

Liste des figures	7
Liste des tableaux	11
Liste des acronymes	14
INTRODUCTION	18
1.1. Préambule	19
1.2. Les petits plans d'eau peu profonds : définitions et enjeux	19
1.2.1. Les petits plans d'eau peu profonds : définitions	19
1.2.2. Les SSL, des enjeux souvent antagonistes	21
1.3. Structure et rôle des communautés de macrophytes et de macroinvertébrés	28
1.3.1. Les macrophytes aquatiques ou subaquatiques	28
1.3.2. Les macroinvertébrés	31
1.4. Facteurs environnementaux déterminants des communautés de macrophytes et d'invertébrés	33
1.4.1. Cadre général des règles déterminant structure et composition des communautés	33
1.4.2. Effets de l'altitude, de la latitude et de la géologie sur les communautés	38
1.4.3. Effet du degré de connectivité sur les communautés	40
1.4.4. Autres facteurs environnementaux locaux déterminants	41
1.4.4.1. La géométrie des SSL	41
1.4.4.2. L'hydrologie des SSL	42
1.4.4.3. Facteurs biotiques	42
1.4.4.4. Distribution spatiale et temporelle des invertébrés et des macrophytes au sein des SSL	45
1.4.5. Trajectoire historique et impact des activités anthropiques	48
1.5. Définition du champ de recherche et objectifs	51
Chapitre 1. Nouveaux protocoles d'échantillonnage adaptés aux macrophytes des SSL et principaux facteurs environnementaux déterminants des communautés	53
1.1. Une nouvelle méthode d'échantillonnage des communautés de macrophytes dans les SSL : application à l'étude des influences des facteurs environnementaux sur leurs communautés	57
1.1.1. Résumé	57
1.1.2. Introduction	59

1.1.3.	Materials and Methods _____	61
1.1.3.1.	Site selection and macrophyte sampling methods _____	61
1.1.3.2.	Comparison of sampling designs _____	62
1.1.3.3.	Application of the S _{3m} method in 262 SSL: influence of environmental factors on aquatic plant communities _____	63
1.1.4.	Results _____	65
1.1.4.1.	Comparison between the three sampling methods _____	65
1.1.4.2.	Influence of environmental factors on macrophyte communities in French SSL _____	69
1.1.5.	Discussion _____	72
1.1.6.	Conclusion _____	77
1.2.	Principaux déterminants des communautés de macrophytes dans les SSL en situation de référence en France. _____	78
1.2.1.	Résumé _____	78
1.2.2.	Introduction _____	79
1.2.3.	Materials and Methods _____	81
1.2.3.1.	Site Selection _____	81
1.2.3.2.	Environmental data _____	82
1.2.3.3.	Macrophyte community _____	83
1.2.3.4.	Data analysis _____	84
1.2.4.	Results _____	86
1.2.4.1.	Community Groups and Environmental Patterns _____	86
1.2.4.2.	Environmental drivers of macrophyte communities _____	91
1.2.4.3.	Community characteristics: biological and environmental links _____	93
1.2.5.	Discussion _____	95
1.2.5.1.	Drivers of Aquatic Plant Community Composition _____	95
1.2.5.2.	Drivers of macrophyte species richness _____	96
Chapitre 2.	<i>Nouveaux protocoles d'échantillonnage adaptés aux invertébrés des SSL et principaux facteurs environnementaux déterminants des communautés _____</i>	100
2.1.	Une nouvelle méthode d'échantillonnage des invertébrés des SSL: application à l'étude des influences des facteurs environnementaux sur leurs communautés _____	105
2.1.1.	Résumé _____	106
2.1.2.	Introduction _____	107
2.1.3.	Material and methods _____	109
2.1.3.1.	Construction of the S _{3i} sampling method _____	109
2.1.3.2.	Influence of environmental factors on three descriptors of SSL richness and functioning _____	116

2.1.4.	Results	117
2.1.4.1.	Comparison of S_{3i} and IBEM-strategies on macroinvertebrate biodiversity	117
2.1.4.2.	Influence of environmental factors on three descriptors of SSL richness and functioning	118
2.1.5.	Discussion	125
2.1.5.1.	Efficiency and applicability of the S_{3i} method	125
2.1.5.2.	Influence of environmental factors on macroinvertebrate communities in SSL	126
2.2.	Principaux déterminants des communautés d'invertébrés dans les SSL en situation de référence en France	131
2.2.1.	Résumé	131
2.2.2.	Introduction	132
2.2.3.	Matériel et méthode	135
2.2.3.1.	Sélection des sites	135
2.2.3.2.	Données environnementales	135
2.2.3.3.	Communauté d'invertébrés	137
2.2.3.4.	Analyse des données	137
2.2.4.	Résultats	140
2.2.4.1.	Groupes de communautés et motifs environnementaux	140
2.2.4.2.	Facteurs environnementaux des communautés d'invertébrés	143
2.2.4.3.	Liens entre environnement et caractéristiques biologiques	148
2.2.5.	Discussion	150
2.2.5.1.	Influences du climat et d'altitude	150
2.2.5.2.	Influence des poissons et des macrophytes sur les communautés d'invertébrés	151
2.2.5.3.	Influences de la superficie et de la diversité des habitats	152
2.2.5.4.	Influences du pH et de ses facteurs intercorrélés calcium et conductivité	153
2.2.5.5.	Influences de la distance à la source (DIS)	154
2.2.5.6.	Influence du développement du littoral : indice D (HUTCHINSON, 1975c)	155
2.2.5.7.	Conclusions	156
Chapitre 3.	Discussion générale	157
3.1.	Analyse comparée des facteurs déterminants des communautés des macrophytes et des invertébrés	158
3.1.1.	Influences de la géologie et des nutriments sur les communautés d'invertébrés et de macrophytes	160
3.1.1.1.	Rôle de la minéralisation et du pH	160
3.1.1.2.	Rôle du phosphore	162
3.1.2.	Influences des facteurs géographiques (altitude, climat et distance à la source)	163
3.1.3.	Influences de l'habitat physique (superficie et morphologie des plans d'eau)	165

3.1.4.	Influence des facteurs biotiques (poissons, écrevisses exotiques et ombrage)	167
3.1.5.	Des invertébrés fortement dépendants des macrophytes dans les SSL	168
3.2.	Implications pour la gestion des SSL	171
3.2.1.	Enjeux des nouveaux protocoles d'échantillonnage proposés	171
3.2.2.	Les SSL dans un contexte de changement global	173
3.2.3.	Conséquences pour la gestion des SSL	175
	<i>Perspectives de recherche</i>	178
1.	Appliquer les protocoles d'échantillonnage en milieu tropical	178
2.	Utiliser les traits bio-écologiques et les formes de vie pour mieux identifier les facteurs environnementaux qui déterminent le fonctionnement des SSL	179
3.	Préciser l'impact de l'empoisonnement sur les communautés d'invertébrés et de macrophytes	180
4.	Développer un indice multimétrique pour évaluer les SSL	181
5.	Mieux prendre en compte les processus de dispersion dans la distribution des taxons	182
6.	Facteurs de dispersion et de prolifération des espèces exotiques et proposition de valeurs seuils	182
	<i>Conclusions</i>	184
	<i>Références</i>	185
	<i>Annexes</i>	243

Liste des figures

- Figure I-1- Synthèse des boucles de rétroaction régissant le fonctionnement des plans d'eau peu profonds et induisant les « équilibres stables ». Les macrophytes sont le régulateur principal du bon fonctionnement des plans d'eau peu profonds. Ils sont au centre de nombreuses boucles de rétroaction assurant la stabilité fonctionnelle du plan d'eau. Flèches vertes = effet amplifiant, flèches orange = effet restrictif. C = consommation, H = habitat. Par exemple, les macrophytes diminuent l'effet des nutriments en les consommant, et améliorent la capacité d'accueil pour les prédateurs comme le brochet. Certains oiseaux d'eau altèrent la communauté de macrophytes en les consommant, augmentent l'altération des berges en les piétinant et augmentent les sédiments en suspension en circulant dans le plan d'eau (source : SCHEFFER, 2001, modifié Frédéric Labat)..... 21*
- Figure I-2 - Aperçu des services écosystémiques rendus par les petits plans d'eau peu profonds. Les services d'approvisionnement incluent les matériaux et l'énergie issus de l'écosystème, incluant la nourriture, l'eau douce, ou les matériaux utilisés pour la construction ou l'énergie comme la tourbe. Les services de régulation se réfèrent aux processus tels que l'assimilation des pollutions, la stabilisation des crues, le contrôle de l'érosion des sols, le stockage et la séquestration de carbone. Les services culturels sont les bénéfices non matériels qui bénéficient à la société à travers un enrichissement spirituel, un développement cognitif, des loisirs, des plaisirs esthétiques. Les services de soutiens étayent tous les autres services écosystémiques. Les écosystèmes fournissent des habitats pour toutes les plantes et animaux tout en dépendant de cette diversité pour maintenir leurs propres fonctions. Frédéric Labat, adapté de METRO VANCOUVER (2018) 24*
- Figure I-3 – Répartition spatiale idéalisée des groupes principaux de macrophytes (Oertli & Frossard, 2013, modifié F. Labat)..... 29*
- Figure I-4- Réseau trophique simplifié des SSL et interactions entre milieu aquatique et espèces terrestres. Flèches pleines = interactions trophiques, flèches pointillées = import ou diffusion de matières organiques (adapté de BAXTER et al. (2005) ; OERTLI & FROSSARD (2013). De par la très grande diversité de leurs modes alimentaires, les invertébrés occupent de très nombreuses niches trophiques, contribuant ainsi à la stabilité de l'écosystème. Les émergences ou migrations d'insectes aquatiques sont une modalité essentielle de l'exportation des matières organiques vers les écosystèmes terrestres avoisinants. 32*
- Figure I-5 – Représentation schématique des filtres conduisant à des communautés locales de macrophytes et d'invertébrés des SSL. (d'après LORTIE et al. (2004) & HEINO (2009))..... 36*
- Figure I-6 – Représentation schématique des facteurs déterminants des communautés de macrophytes et d'invertébrés de SSL 39*
- Figure 1.1.1 - Localisation des sites "macrophytes" échantillonnés. Le nombre dans les cercles indique le nombre de SSL échantillonnés dans chaque secteur 65*
- Figure 1.1.2 - Diagrammes de régression linéaire comparant les méthodes stratifiées et S_3m à la méthode d'inventaire cartographiée, à partir de sept descripteurs : la richesse floristique totale, l'indice de diversité de*

Shannon, l'indice de rareté spécifique d'après la liste rouge nationale française (SRI), l'indice trophique pour les mares suisses (M-NIP), le recouvrement relatif de la végétation submergée, le pourcentage d'espèces exotiques par rapport à la richesse totale, et le nombre d'espèces peu fréquentes. Les valeurs de corrélation de Spearman (r) obtenues avec les inventaires cartographiés sont mentionnées en légende de chaque diagramme 67

Figure 1.1.3 - Relations ajustées entre les résidus des modèles additifs généralisés (GAM) et les prédicteurs de la richesse floristique, du recouvrement des espèces submergées, de l'indice de rareté spécifique selon la liste rouge nationale (SRI) et le pourcentage d'espèces exotiques par rapport à la richesse totale pour 262 SSL 71

Figure 1.2.1 - Localisation des sites de référence échantillonnés avec le protocole S_3m 82

Figure 1.2.2 - Groupes de communauté issus de la partition. L'analyse hiérarchique de Ward est basée sur une matrice de distance de la racine carrée de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis, issue de la composition taxonomique en classes d'abondances de 89 plans d'eau échantillonnés entre 2013 et 2018. Les groupes sont nommés d'après les facteurs identifiés par test de Dunn (alcalinité, calcium, pH). 88

Figure 1.2.3 – Boîtes à moustache de la richesse et des indices de diversité (Shannon et Simpson) et des facteurs environnementaux déterminants des groupes de communautés de macrophytes en situation de référence (pH, calcium, alcalinité, superficie, distance à la source, phosphore total). S = soft-water (milieux acides), SM = soft-water marginal (milieux légèrement acides), M = mixed (milieux intermédiaires), C = calcareous (milieux calcaires). Les petites lettres (a, b, c) indiquent les différences significatives entre groupes (test de Dunn). 90

Figure 1.2.4 - Diagrammes de db-RDA obtenus à partir de la composition taxonomique des macrophytes exprimée en classes d'abondance, obtenue à partir de l'échantillonnage S_3m de 89 sites en situation de référence, échantillonnés entre 2013 et 2018. Les facteurs environnementaux (flèches noires) ont été sélectionnés à partir d'un algorithme de sélection ascendante. **(a)** = axes 1 et axes 2, **(b)** = axe 3 et axe 4 ($Pr = 0.001$). La variance expliquée de chaque axe d'après les tests de signifiante (LEGENDRE et al., 2011) est indiquée entre parenthèses en légende de chaque axe. Les couleurs et la forme des points représentent les quatre groupes identifiés à partir de l'analyse des groupes obtenus via une classification hiérarchique (soft-water, soft-water marginal, mixed and calcareous). Area = superficie des plans d'eau, DIS = distance à la source, P = phosphore total dans l'eau, T° amplitude = amplitude annuelle de la température de l'air, T° mean = moyenne annuelle de la température de l'air. 92

Figure 1.2.5 - Relations entre la superficie de chaque SSL en situation de référence et (a) la richesse floristique, (b) l'indice de diversité de Shannon, (c) l'indice d'équitabilité de Simpson. Les groupes de communauté (soft-water, soft-water marginal, mixed and calcareous) sont indiqués. 94

Figure 2.1.1 - Résumé de la méthode S_{3i} 111

Figure 2.1.2 - Régression linéaire des indices-test obtenus sur huit sites expérimentaux avec les stratégies IBEM-like et S_{3i} 120

Figure 2.1.3- Relations ajustées entre les résidus des modèles additifs généralisés (GAM) et chaque prédicteur large échelle significatif (altitude, superficie et distance à la source) pour les trois descripteurs (richesse totale, richesse taxonomique du groupe ϵ , abondance relative du groupe ϵ) des communautés d'invertébrés de 268 SSL. 123

- Figure 2.1.4 - Relations ajustées entre les résidus des modèles additifs généralisés (GAM) et chaque prédicteur petite échelle significatif (recouvrement de la végétation littorale, recouvrement de la végétation, richesse en mésohabitats et ombrage) pour les trois descripteurs (richesse totale, richesse taxonomique du groupe ϵ , abondance relative du groupe ϵ) des communautés d'invertébrés de 268 SSL. 124
- Figure 2.2.1- Groupes de communauté issus de la partition. L'analyse hiérarchique de Ward est basée sur une matrice de distance de la racine carrée de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis, issue de la composition taxonomique en abondance relative de 79 plans d'eau échantillonnés entre 2013 et 2018. Les groupes sont nommés d'après les facteurs identifiés par test de Dunn..... 141
- Figure 2.2.2 - Boîtes à moustache de la richesse, des indices de diversité (indices de Shannon, de Simpson et de Piélou) et des facteurs environnementaux comprenant au moins quatre p. value <0.05 d'après le test de Dunn appliqués aux cinq groupes de communautés d'invertébrés. Les petites lettres (a, b, c, d) indiquent des différences significatives entre les groupes d'après le test de Dunn..... 144
- Figure 2.2.3 – Diagrammes de db-RDA obtenus à partir de la composition taxonomique des invertébrés exprimée en abondance relative. Les facteurs environnementaux (flèches noires) ont été sélectionnés à partir d'un algorithme de sélection ascendante. **(a)** = axes 1 et axes 2, **(b)** = axe 3 et axe 4 (Pr = 0.001). La variance expliquée de chaque axe d'après les tests de signifiante (LEGENDRE et al., 2011) est indiquée entre parenthèses en légende de chaque axe. Les couleurs et la forme des points représentent les cinq groupes identifiés à partir de l'analyse des groupes obtenus via une classification hiérarchique (Montagnes P1, Montagnes P2, Plaines P0, Plaines P1, Plaines P2). DIS = distance à la source. 145
- Figure 2.2.4 – Relations ajustées entre les résidus des modèles additifs généralisés (GAM) et les prédicteurs (p-value < 0.001) des indicateurs de biodiversité (richesse, indice de Shannon, de Simpson et de Piélou) des communautés d'invertébrés de 79 SSL en situation de « référence ». 149
- Figure D-1 – Représentation schématique des relations mises en évidence entre facteurs environnementaux déterminants et communautés de macrophytes et d'invertébrés 158
- Figure P-1 – Diagrammes de db-RDA obtenus à partir des traits bio-écologiques des invertébrés exprimés en fréquence relative. Les facteurs environnementaux (flèches noires) ont été sélectionnés à partir d'un algorithme de sélection ascendante. **(a)** = axes 1 et axes 2, **(b)** = axe 3 et axe 1 (Pr = 0.001). La variance expliquée de chaque axe d'après les tests de signifiante (LEGENDRE et al., 2011) est indiquée entre parenthèses en légende de chaque axe. Les couleurs et la forme des points représentent les cinq groupes identifiés à partir de l'analyse des groupes obtenus via une classification hiérarchique (Montagnes P1, Montagnes P2, Plaines P0, Plaines P1, Plaines P2). DIS = distance à la source, SedCOT = Carbone organique total des sédiments. 180
- Figure 1.2-S3 - Résultats complets des tests de corrélation entre les facteurs environnementaux, la richesse floristique et les indices de diversité des communautés de macrophytes dans les SSL en situation de référence. Pour des raisons de lisibilité, ces résultats sont présentés dans ce manuscrit sous forme de corrélogramme. Le tableau des valeurs brutes est disponible à l'adresse <https://www.mdpi.com/2073-4441/13/5/609/s1>. L'échelle colorimétrique à droite correspond aux valeurs de r de Spearman, avec r = 1 : bleu intense, r = -1 : rouge intense, r = 0 : incolore. Cette correspondance se retrouve dans le tableau, le diamètre des cercles est proportionnel à la valeur de corrélation : r=1 ou -1 : plus grand diamètre, r = 0 : cercle invisible. 253

Figure 2.2-S2 - Résultats complets des tests de corrélation entre les facteurs environnementaux, la richesse en invertébrés et les indices de diversité des communautés d'invertébrés dans les SSL en situation de référence. Pour des raisons de lisibilité, ces résultats sont présentés dans ce manuscrit sous forme de corrélogramme. L'échelle colorimétrique à droite correspond aux valeurs de r de Spearman, avec $r = 1$: bleu intense, $r = -1$: rouge intense, $r = 0$: incolore. Cette correspondance se retrouve dans le tableau, le diamètre des cercles est proportionnel à la valeur de corrélation : $r=1$ ou -1 : plus grand diamètre, $r = 0$: cercle invisible. 256

Liste des tableaux

Table I-1 - Exemples de types de petits plans d'eau peu profonds en Europe liés aux usages (EPCN, 2010 ; OERTLI & FROSSARD, 2013). Modifié Frédéric Labat.....	22
Table I-2 - Caractéristiques des plans d'eau (peu profonds ou profonds) de métropole (Source : (BARTOUT, 2018)).....	23
Table I-3 - Synthèse des services écosystémiques et impacts négatifs des SSL.....	26
Table 1.1 - Quelques méthodes d'échantillonnage des macrophytes des SSL.....	55
Table 1.1.1 - Statistiques résumant les caractères morphologiques des 26 SSL utilisés pour tester les méthodes d'échantillonnage des communautés de macrophytes.....	61
Table 1.1.2 – Principales caractéristiques des 262 sites analysés pour identifier les principaux facteurs déterminants des communautés de macrophytes.....	64
Table 1.1.3 – valeurs moyennes et déviation standard des 7 descripteurs (n sites = 26) en fonction des trois méthodes d'échantillonnage testées. SRI = indice de rareté spécifique, M-NIP : indice d'eutrophisation des macrophytes des mares. Les valeurs correspondant aux espèces peu fréquentes (recouvrement <1% avec les inventaires cartographiés sont également indiquées). Les petites lettres indiquent les différences significatives entre descripteurs calculés avec les trois méthodes (stratifiée, cartographiée, et S _{3m}).....	66
Table 1.1.4 - Corrélations entre les méthodes S _{3m} , stratifiée et cartographiée pour les sept descripteurs. SRI = indice de rareté spécifique, M-NIP : indice d'eutrophisation des macrophytes des mares. SIG = inventaires cartographiés. Les meilleures corrélations sont en gras	68
Table 1.1.5 – Résultats des modèles additifs généralisés (GAM) décrivant les quatre descripteurs biotiques et abiotiques des communautés de macrophytes de 262 SSL. Toutes les valeurs sont des F-statistiques, excepté les facteurs paramétriques (verticalité et instabilité des berges, présence d'écrevisses invasives et de poissons, qui sont des t-statistiques. *** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05. Seuls les facteurs et valeurs avec au moins P<0.05 sont indiquées.	70
Table 1.1.6 – Différences de richesses floristiques observées avec d'autres études réalisées en France ou dans des pays voisins.....	73
Table 1.2.1 – Caractéristiques des groupes de communautés floristiques et leurs valeurs médianes respectives (± SD). Les meilleurs taxons indicateurs sont notés pour chaque forme biologique (hélophyte, hydrophyte, Characeae et bryophyte). La liste complète des taxons indicateurs et les valeurs d'indices correspondantes (spécificité, fidélité, valeur indicatrice) sont indiquées Table 1.2-S2. asl = au-dessus du niveau de la mer.	87
Table 1.2.2 – Résultats des corrélations entre les axes et les facteurs environnementaux, et des tests de permutation de type ANOVA calculés sur les db-RDA basées sur la composition taxonomique en classes d'abondance des communautés de macrophytes de 89 SSL en situation de référence et des facteurs environnementaux sélectionnés par sélection ascendante.	93

Table 2.1 - Quelques méthodes d'échantillonnage des invertébrés des SSL	103
Table 2.1.1 – Mésohabitats du protocole S_{3j} et mésohabitats IBEM correspondants avec leur codification. RSA = surface d'échantillonnage recommandée. Il est recommandé de réaliser l'échantillonnage dans des zones non contiguës, favorisant différentes expositions au vent. Si RSA ≥ 1 , la méthode troubleau est appliquée, si RSA < 1 la méthode haveneau est appliquée, avec $3 \times 0.05 \text{m}^2$, en prenant en compte l'exposition au vent et les différences de granulométrie. La codification des mésohabitats IBEM est celle de la publication originale (INDERMUEHLE et al., 2010).....	113
Table 2.1.2 -Superficies et nombre d'échantillons pour les 8 sites expérimentaux de test du protocole S_{3j}	114
Table 2.1.3 – Corrélations de Spearman entre la richesse taxonomique, l'indice de diversité de Shannon, le % de polyvoltinisme (% polyv. ») et l'ASPT issus des stratégies d'échantillonnage maximisées (« Max »), IBEM-like et S_{3j} . Les richesses extrapolées (« Ex. ») ont été calculées avec l'algorithme iNEXT sur 50 échantillons. Les meilleures corrélations sont en gras	119
Table 2.1.4 – Statistiques résumant les 3 descripteurs (en italique) et les 15 facteurs des 268 SSL échantillonnés avec la méthode S_{3j} . . ^a log+1 transformation, ^b V transformation. DIS = distance à la source. ...	121
Table 2.1.5 – Résultats des modèles additifs généralisés (GAM) décrivant la richesse taxonomique, la richesse du groupe fonctionnel ϵ et l'abondance relative du groupe ϵ dans 268 SSL d'après des facteurs biotiques et abiotiques. Toutes les valeurs sont des F-statistiques excepté les variables paramétriques (présence d'écrevisses exotiques ou de poissons), qui sont des t-statistiques. Les relations ajustées des modèles peuvent être observées Figure 2.1.4. Les valeurs en gras sont significatives avec : *** P<0.001, ** P<0.01, * P<0.05. Seuls les facteurs avec au moins P<0.05 sont inclus.	122
Table 2.2.1 - Groupes de communautés d'invertébrés caractéristiques des SSL en situation de référence, valeurs moyennes respectives (SD) de quelques facteurs environnementaux et les huit premiers taxons indicateurs avec les valeurs Indval les plus élevées. NGF = Nivellement général de la France, DIS = distance à la source. La liste complète des taxons indicateurs est fournie Table 2.2-S1.	142
Table 2.2.2 - Résumé statistique des 4 descripteurs des communautés et des facteurs environnementaux déterminants des communautés d'invertébrés en situation de référence (les facteurs déterminants du §2.1 ont été inclus pour comparaison)	146
Table 2.2.3 - Résultats des corrélations entre les axes et les facteurs environnementaux, ainsi que ceux des tests de permutation de type ANOVA, obtenus avec la db-RDA calculée sur la matrice taxonomique et les facteurs environnementaux sélectionnés par sélection ascendante. Pr(>f) = valeurs p des tests de permutation. Les meilleures corrélations pour chaque axe sont en gras.	147
Table 2.2.4 - – Résultats des modèles additifs généralisés (GAM) décrivant les quatre descripteurs de la biodiversité des communautés d'invertébrés dans 79 SSL en situation de « référence ». Toutes les valeurs sont des F-statistiques exceptés le R ² et la déviance. La signifiante est indiquée telle que : *** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05. Seules les valeurs avec P < 0.05 sont indiquées.	148
Table D-1 - Synthèse de l'influence relative au sein de chaque compartiment des différents facteurs environnementaux déterminants des communautés de macrophytes et d'invertébrés ++++ = influence très forte, qui détermine les grands groupes de communauté, +++ = forte influence, ++ = influence moyenne, + = faible	

<i>influence. Cette hiérarchisation est une interprétation des résultats obtenus chapitres 1 et 2, et sont à prendre avec précaution.</i>	<i>159</i>
<i>Table 1.1-S1- Statut National (liste rouge ou exotique), fréquence, recouvrements moyens, et déviation standard de chaque espèce de macrophytes observés avec la méthode d'inventaire cartographiée sur les 26 SSL. Les espèces sans statut ne sont pas incluses. DD = Donnée déficiente, LC = préoccupation mineure, NT = quasi menacée, VU = vulnérable.....</i>	<i>243</i>
<i>Table 1.1-S2 - Statut National (liste rouge ou exotique), fréquence, recouvrements moyens, et déviation standard de chaque espèce de macrophytes observés avec la méthode S₃m sur les 262 SSL. Le recouvrement total moyen et la déviation standard correspondante sont également indiquées. Les espèces sans statut ne sont pas incluses. DD = Donnée déficiente, LC = préoccupation mineure, NT = quasi menacée, VU = vulnérable.</i>	<i>246</i>
<i>Table 1.2-S1 -Résultats des tests de Dunn pour 33 facteurs environnementaux entre les quatres groupes des SSL en situation de référence obtenus par classification hiérarchique d'après la matrice de compositon floristique exprimée en classe d'abondance. S = Soft-water, SW = Soft-water marginal, M = Mixed, C = Calcareous.....</i>	<i>250</i>
<i>Table 1.2-S2 – Résultats complets des espèces indicatrices identifiées par l'analyse Indval calculée sur les quatre groupes obtenus par classification hiérarchique des communautés de macrophytes en situation de référence.</i>	<i>251</i>
<i>Table 2.2-S1 - Résultats complets des taxons indicateurs identifiés par l'analyse Indval calculée sur les cinq groupes obtenus par classification hiérarchique des communautés d'invertébrés en situation de référence....</i>	<i>254</i>

Liste des acronymes

ACFOR = échelle permettant d'estimer les recouvrements de macrophytes, avec A = Abondant, C = Commun, F = Fréquent, O = Occasionnel, R = Rare (TANSLEY, 1923).

Asl = above sea level, au-dessus du niveau de la mer

ASPT = Average Score Per Taxon, indice de qualité de l'eau basé sur les invertébrés (ARMITAGE *et al.*, 1983 ; PAISLEY *et al.*, 2014).

DAFOR = échelle permettant d'estimer les recouvrements de macrophytes, avec D = Dominant, A = Abondant, F = Fréquent, O = Occasionnel, R = Rare (TANSLEY, 1923).

DCE = Directive Cadre sur l'Eau.

DIS = Distance à la Source, un proxy de la taille du bassin versant et de la connectivité à un cours d'eau.

ESMI = Ecologic State Macrophyte Index, indice développé pour évaluer l'état des lacs de Pologne pour la Directive Cadre sur l'Eau (CIECIERSKA & KOLADA, 2014).

GAM = Generalized Additive models, modèles additifs généralisés (HASTIE & TIBSHIRANI, 1999).

GIS = Système d'Information Géographique

IBEM = Indice Biologique des Etangs et des Mares et protocoles d'échantillonnages associés, développés pour les mares et étangs de Suisse (INDERMUEHLE *et al.*, 2008).

IBML = Indice Biologique Macrophytique en Lacs, indice développé pour évaluer l'état trophique des lacs français pour la Directive Cadre sur l'Eau (BOUTRY *et al.*, 2013).

M-NIP = Macrophyte Nutrient Index for Ponds. Indice permettant d'évaluer le niveau trophique d'un petit plan d'eau suisse à partir des communautés de macrophytes (SAGER & LACHAVANNE, 2009).

PLOCH = protocole d'échantillonnage pour les Plans d'eau (O) suisses (CH) (OERTLI *et al.*, 2005a).

PSYM = Predictive SYstem for Multimetrics. Indice multimétrique et protocoles associés, développés en Grande Bretagne pour évaluer les mares et canaux à partir des communautés de macrophytes et d'invertébrés (BIGGS *et al.*, 2000b).

REML = méthode de la vraisemblance restreinte ou résiduelle (FOULLEY *et al.*, 2002).

S_{3i} = protocole d'échantillonnage des invertébrés proposé dans ce manuscrit (Sampling of Small Shallow lakes Invertebrates)

S_{3m} = protocole d'échantillonnage des macrophytes proposé dans ce manuscrit (Sampling of

Small Shallow lakes Macrophytes).

SIG = Système d'Information Géographique.

SRI = Species Rarity Index. Indice de rareté moyenne des espèces sur un site donné d'après leur statut (FOSTER *et al.*, 1989 ; ROSSET *et al.*, 2013).

SSL = Small Shallow Lakes, petits plans d'eau peu profonds.

WFD = Water Framework Directive, directive cadre sur l'eau.

Je profite de ces pages pour remercier toutes les personnes qui ont contribué au bon déroulement de cette thèse et qui m'ont permis de rédiger ce manuscrit.

Tout d'abord, j'adresse mes plus sincères remerciements à mes deux co-directeurs de thèse Gabrielle Thiébaud et Christophe Piscart. Je tiens également à exprimer ma gratitude envers Bruno Fontan et tous les aquabiotés qui ont accepté que je consacre une partie de mon temps de responsable R&D à la rédaction de cette thèse et ont largement participé à et financé ces travaux de recherche. Cette thèse n'aurait pu voir le jour sans votre présence et la confiance que vous m'avez accordées.

Je remercie chaleureusement Nicolas Tarozzi, Joyce Lambert et David Serrette qui m'ont accompagné pendant les 3 principaux étés d'acquisition des données biologiques, ainsi que Juliane Wiederkehr, pour ses conseils que j'espère avoir retenu pour la rédaction de ce manuscrit.

Je suis également très reconnaissant envers Régis Céréghino pour avoir accepté de présider le jury de soutenance de thèse de doctorat, mais également pour son intérêt et ses remarques constructives qui m'ont permis de prendre du recul sur mon travail et d'améliorer de manière significative mon manuscrit.

Je tiens également à remercier Isabelle Combroux qui a accepté d'examiner ma thèse en tant que rapporteur.

Je remercie enfin l'ADEME, le pôle de compétitivité DREAM et la fédération départementale des associations agréées pour la pêche et la protection des milieux aquatiques de Gironde qui ont permis, en partie, le financement des travaux de cette thèse dans le cadre du projet BIOME, ainsi que le Parc National des Pyrénées, les Parcs Naturels Régionaux des Bauges, du Ballon des Vosges, des Causses du Quercy, du Livradois-Forez, du Périgord-Limousin, du Plateau des Millevaches, des Préalpes Cotes d'Azur, des Volcans d'Auvergne et des Vosges du Nord, l'EPTB Seine Grands Lacs, les conservatoires d'Espaces Naturels de Nouvelle-Aquitaine, de Bourgogne, de Lorraine et du Limousin, l'ONF, L'ONCFS, la Fédération des Chasseurs de Gironde, les FDAAPPMA de Dordogne, du Puy de Dôme et des Vosges, les associations des réserves naturelles du Pinail et de Glomel, et les collectivités d'Andernos, du Sage-Blavet, et du Tregor-Lannion, qui nous ont conseillés et parfois autorisés à échantillonner de nombreux sites, et bien sûr tous les propriétaires qui ont nous ont autorisés à échantillonner leurs plans d'eau.

Mon parcours étant « un peu » chaotique, je vais maintenant remercier pas mal de monde, au risque de passer pour un acteur de cinéma ivre ou cocaïné au festival de Cannes.

Une pensée pour mon professeur de biologie-écologie de 1^{ère} STAE, Dominique Baudry, qui

m'a initié à l'entomologie (ou comment ouvrir les portes d'un monde extraordinairement vaste – et malheureusement assez inaccessible pour un jeune naturaliste désargenté-), à la synthèse d'articles scientifiques et à la rigueur scientifique. Je le remercie également de m'avoir proposé des années plus tard de candidater à Aquabio. Je remercie aussi monsieur Guillerminet, qui a cru en moi malgré mon caractère détestable de l'époque et mes innombrables lacunes lorsque j'ai voulu tenter un parcours universitaire après mon BTS Gêmeau.

Un souvenir ému des week ends et soirées passés à herboriser avec mes camarades de post-BTS Mickaël, Jérôme et Yann. Sans cette émulation, peut-être serai-je resté hermétique à la botanique.

Je remercie également mes amis de la Société Linnéenne de Bordeaux, qui ont largement participé à ma montée en compétences naturalistes, notamment grâce aux innombrables sorties botaniques et aux inventaires entomologiques en zones humides, leur extraordinaire fond documentaire, et bien sûr le caractère et l'humour de leurs entomologistes. Une pensée particulière pour Patrick Dauphin et nos sessions de botanique aux sorties entomologiques, et d'entomologie aux sorties botaniques.

Un salut à mes anciens collègues et élèves de l'ENSEGID, sans qui je n'aurai pas acquis les connaissances scientifiques nécessaires pour prendre un peu de hauteur sur mon travail. Six journées d'étudiants sacrifiées sur l'autel de mes histoires de petites bêtes et de mes digrétions sur la merveilleuse incertitude des connaissances scientifiques. Tant d'années d'étude et d'enseignement pour finalement ne pouvoir répondre à la question la plus essentielle pour l'humanité : je ne sais toujours pas si c'est l'éléphant ou l'hippopotame le plus fort.

Un grand merci à Stéphanie et à Eole, surtout pour ces dernières années, où ma disponibilité s'est largement érodée – c'est terminé !

Enfin, je dédie ce manuscrit aux anciens gamins de la rue André Gide. Je me souviens encore de vos étrons dans les couloirs, de vos dents pourries, et des commères qui pensaient qu'aller au-delà du Brevet d'Etudes Professionnelles était une maladie contagieuse. De nos journées passées à vadrouiller dans les bois et marais voisins, à capturer sangsues, couleuvres et autres bestioles qui en ont traumatisé plus d'un dans le quartier, et nos journées où je vous faisais découvrir la petite tartine de beurre, Murders in the Rue Morgue, ou les aventures effrayantes du club des ratés.

INTRODUCTION

1.1. Préambule

Les travaux présentés dans ce manuscrit sont issus de données récoltées principalement de 2012 à 2018 dans le cadre de mes activités de recherche à Aquabio, bureau d'étude en écologie, membre de l'économie sociale et solidaire. Ces travaux ont été financés intégralement par Aquabio jusqu'en 2016, puis de 2016 à 2018 par une initiative PME biodiversité pilotée par l'ADEME (projet BIOME BIOindication Mares et Etangs), Aquabio et la Fédération des Associations Agréées de Pêche et de Protection des Milieux Aquatiques de Gironde. Cette thèse s'inscrit dans une démarche de Validation des Acquis et de l'Expérience, mais a été rédigée comme une thèse académique conventionnelle.

1.2. Les petits plans d'eau peu profonds : définitions et enjeux

1.2.1. Les petits plans d'eau peu profonds : définitions

Les plans d'eau ont fait l'objet d'innombrables classifications, en fonction de leur genèse, de leurs usages, de leurs fonctionnements ou encore de leur morphologie (HUTCHINSON, 1975a ; POURRIOT & MEYBECK, 1995). Aucune définition précise des petits plans d'eau peu profonds n'est actuellement reconnue par la communauté scientifique internationale (MENÉTREY PERROTTET, 2009). La distinction entre grands lacs profonds et petits plans d'eau peu profonds est difficile à établir, le gradient de superficies et de profondeur impliquant un continuum environnemental sans délimitation claire (WELLBORN *et al.*, 1996).

Les plans d'eau peu profonds se distinguent des lacs profonds principalement par leur faible profondeur, permettant en général à la lumière de pénétrer jusqu'aux sédiments du fond, assurant en théorie leur colonisation par les spermaphytes (WETZEL, 2001). Ces milieux sont regroupés chez les anglophones sous l'appellation « Shallow Lakes ». Les petits plans d'eau peu profonds seront donc nommés « SSL » (Small Shallow Lakes) dans le présent manuscrit.

Sous nos latitudes, les SSL se distinguent souvent également par une absence relative de stratification durable (BÉCARES *et al.*, 2004). Celle-ci peut être liée à une profondeur permettant à la lumière d'atteindre le fond du plan d'eau, ou à une morphologie permettant à la masse d'eau

d'être fréquemment et irrégulièrement mélangée sous l'effet du vent (= polymictisme). Ce mélange permet en principe la resuspension des nutriments des sédiments et donc une plus grande productivité que dans les plans d'eau profonds (NIXDORF & DENEKE, 1997). La profondeur maximale de ce processus en région tempérée est autour de 5-7m, mais la plupart des plans d'eau polymictiques sont de profondeur inférieure à 3m (MEERHOFF & JEPPESEN, 2010).

Dans cette étude les SSL sont définis comme toute masse d'eau stagnante permanente ou temporaire (hors fossés et canaux), de montagne ou de plaine, d'origine naturelle ou humaine, positionné ou non sur un cours d'eau (isolé, en dérivation, sur le cours d'eau), d'une superficie de 1m² à 50 ha et de profondeur moyenne inférieure à 7m. La limite de 7m correspond à la profondeur moyenne maximale du polymictisme en zone tempérée, et à la limite maximale de colonisation des macrophytes pour la majorité des plans d'eau en Europe (SØNDERGAARD *et al.*, 2013). La limite de 50ha correspond à la superficie en dessous de laquelle les plans d'eau ne sont généralement pas pris en compte dans les programmes de surveillance de la Directive Cadre sur l'Eau DCE. Cette définition inclue donc étangs, mares, certains réservoirs et plans d'eau de gravière, etc.

Les plans d'eau peu profonds sont des pièges à sédiments et peuvent évoluer vers leur comblement (WETZEL, 2001). Cette évolution peut s'accompagner par un enrichissement du milieu en nutriments (eutrophisation) et sous certaines conditions, en acides humiques et en matières organiques peu métabolisables (humification). Lorsque le niveau trophique est élevé, le plan d'eau peut basculer d'un état « clair », dominé par les macrophytes, à un état turbide, dominé par le phytoplancton : c'est le « concept d'équilibre stable » (SCHEFFER *et al.*, 1993 ; DOKULIL & TEUBNER, 2003). Ce basculement aurait lieu en général entre 0.2mg et 0.3mg PT/L (JEPPESEN *et al.*, 1990 ; VAN DEN BERG *et al.*, 1999), mais ces seuils peuvent varier en fonction des caractéristiques physiques, climatiques ou biologiques du plan d'eau (SCHEFFER & NES, 2007).

Le maintien dans un état clair ou turbide dépend de la combinaison de multiples boucles de rétroaction liées aux différents compartiments biologiques, aux caractéristiques hydromorphologiques du plan d'eau, aux apports anthropiques et usages présents sur le plan d'eau, à l'impluvium et au bassin versant du plan d'eau (Figure I-1).

Il n'existe en revanche aucune délimitation écologique claire entre les petits plans d'eau peu profonds et les grands plans d'eau peu profonds.

Les SSL peuvent se distinguer des grands plans d'eau par :

- > Une flore et une faune à plus fort intérêt patrimonial (WILLIAMS *et al.*, 2004),
- > Des interactions plus importantes avec l'environnement terrestre adjacent (PALIK

et al., 2001),

- > Un isolement potentiellement plus important que les grands plans d'eau peu profonds, car les SSL sont souvent non directement connectés à un cours d'eau (SØNDERGAARD et al., 2005),
- > Un rôle plus important des invertébrés, pour des milieux souvent naturellement apiscicoles (YAN et al., 1991 ; HOBÆK et al., 2002),
- > Un faible volume d'eau et des entrées d'eau limitées, provoquant de plus fortes relations entre les zones benthiques et pélagiques (TESSIER & WOODRUFF, 2002).

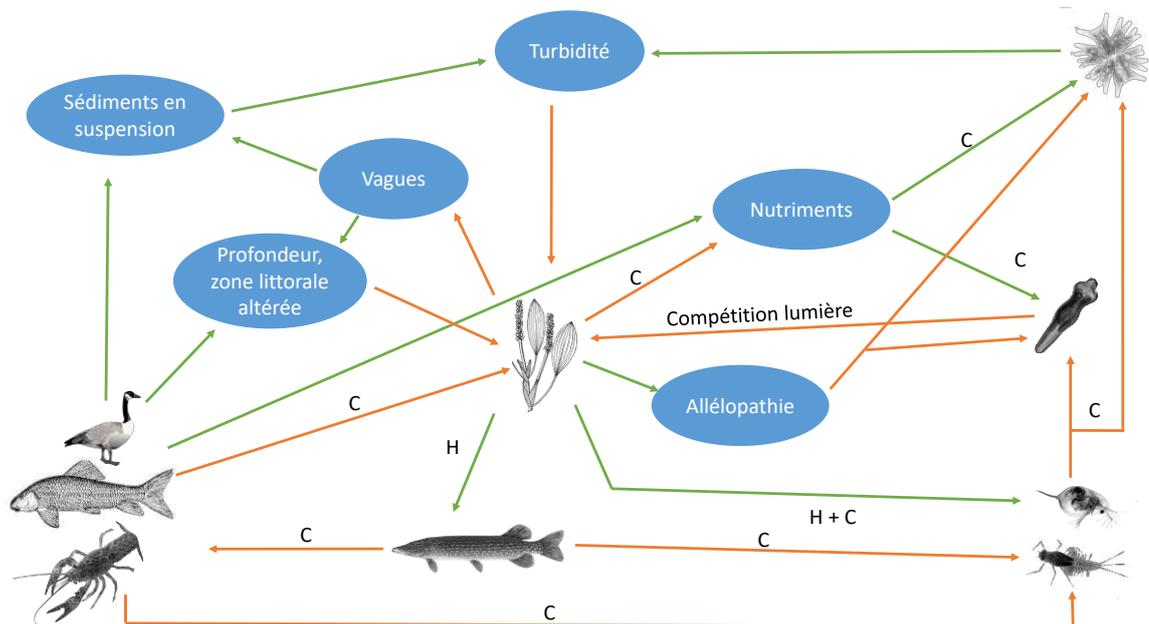


Figure I-1- Synthèse des boucles de rétroaction régissant le fonctionnement des plans d'eau peu profonds et induisant les « équilibres stables ». Les macrophytes sont le régulateur principal du bon fonctionnement des plans d'eau peu profonds. Ils sont au centre de nombreuses boucles de rétroaction assurant la stabilité fonctionnelle du plan d'eau. Flèches vertes = effet amplifiant, flèches orange = effet restrictif. C = consommation, H = habitat. Par exemple, les macrophytes diminuent l'effet des nutriments en les consommant, et améliorent la capacité d'accueil pour les prédateurs comme le brochet. Certains oiseaux d'eau altèrent la communauté de macrophytes en les consommant, augmentent l'altération des berges en les piétinant et augmentent les sédiments en suspension en circulant dans le plan d'eau (source : SCHEFFER, 2001, modifié Frédéric Labat).

1.2.2. Les SSL, des enjeux souvent antagonistes

L'Homme a toujours été fasciné par les SSL, allant jusqu'à en faire des objets de cultes dès la préhistoire (REES, 1997). Les SSL ont été exploités par l'Homme au moins depuis le Mésolithique, principalement pour l'eau et la pêche (MENOTTI, 2004 ; TAYLOR et al., 2019). Ces milieux ont très tôt fait l'objet de mesures de gestion, comme en témoigne un des premiers ouvrages sur la

gestion des mares, écrit en 475 avant J-C par le pisciculteur Fan Lai (McCOMAS, 2003).

Les SSL d'origine naturelle peuvent être issus (1) du retrait de glaciers (4000 à 1000 ans ou contemporain en altitude), (2) du volcanisme (barrage de coulées volcaniques, maars...), (3) de la dynamique fluviale, (4) de dolines ou glissements de terrain, (5) d'érosion par l'eau ou le vent, (6) de chutes d'arbres ou de fouilles de faune sauvage (OERTLI & FROSSARD, 2013).

Les SSL d'origine anthropique ont été créés afin de répondre à des usages multiples (Table I-1). Ces usages dépendent de spécificités régionales ou locales (géologie, accès à la ressource en eau, histoire sociétale...), et leur usages ont pu évoluer au fil du temps au gré des évolutions sociétales (BARTOUT, 2016). La présence de plans d'eau créés par l'homme est attestée en France dès l'époque gallo-romaine. Toutefois, de grandes régions d'étangs de pisciculture créées avec une vision d'aménagement du territoire (Brenne, Dombes, Sologne...) datent du XIII^e et XIV^e siècle, sous l'impulsion de moines ou de seigneurs laïcs (BARTOUT & TOUCHART, 2017). Des réseaux de mares extrêmement denses issus d'extraction de pierres ou d'argiles peuvent aussi être rencontrés sur le territoire. La réserve naturelle du Pinail près de Poitiers compte ainsi 5889 mares issues de l'extraction d'argile ou de pierres meulières, sur seulement 142 ha (DUPONT & SELLIER, 2017). L'extraction de pierre meulières y aurait commencé dès l'époque gallo-romaine, atteignant son apogée au XVIII^e (BERRY & LELARGE, 2018).

Table I-1 - Exemples de types de petits plans d'eau peu profonds en Europe liés aux usages (EPCN, 2010 ; OERTLI & FROSSARD, 2013). Modifié Frédéric Labat

Bassins de retenue	Mares de friche	Mares de distillerie
Étangs de lande	Étangs pour sauna	Réservoirs d'eau potable
Étangs à glace	Étangs à limon	Mares à canards
Étangs d'irrigation	Étangs à vapeur	Étangs de teinture
Mares pour le lavage du linge	Étangs d'affaissement	Étangs de pêche (loisir)
Mares abreuvoir pour le bétail	Étang de natation	Étangs de pisciculture
Mares abreuvoir pour la faune sauvage	Mare de lavage des engins agricoles	Mares de rouissage du lin
Marnières	Lits de cresson	Mares et étangs de forge/four
Douves	Mares de meulières	Mares de lutte contre les incendies
Mares de fermes	Gravières	Étangs d'épuration des eaux
Mares/étangs d'ornement	Étangs de refroidissement	Bassin de lagunage
Mares tourbeuses, gouilles	Étangs de curling	Bassin de décantation
Baie d'étang	Mares de huttes ou de tonnes	Mare pédagogique

En France continentale, la densité de plans d'eau est extrêmement hétérogène, en lien avec l'histoire hydrogéologique locale, mais surtout s'explique par les différences d'usages passés et présents des plans d'eau, impliquant des fluctuations plus ou moins récentes de leur nombre et de leurs lieux d'implantation (BARTOUT, 2016). Le nombre de plans d'eau en métropole est estimé

(inventaire toujours en cours par la faculté de Limoges (BARTOUT, 2018) à près de 655 894 plans d'eau, représentant une superficie totale de 504 848 ha. 99.7% de ces plans d'eau font moins de 50ha et représentent 46% de la superficie totale des plans d'eau français (Table I-2). À noter toutefois que le nombre de mares inventoriées par la faculté de Limoges peut encore être fortement sous-estimé dans certains secteurs, la télédétection permettant difficilement d'identifier des mares <100m² (BARTOUT, com. personnelle). Le nombre de mares (<0.5ha) en France est ainsi estimé entre 600 000 (SAJALOLI *et al.*, 2000) et 1 million (SCHER, 2008).

Table I-2 - Caractéristiques des plans d'eau (peu profonds ou profonds) de métropole (Source : (BARTOUT, 2018))

Nombre total de plans d'eau	Superficie totale des plans d'eau (ha)	Proportion des différents types de plans d'eau (%)				Proportion des superficies en eau par type de plans d'eau (%)			
		Mares (< 0.1ha)	Plans d'eau hors DCE (<20ha)	Plans d'eau parfois DCE (<50ha)	Plans d'eau DCE (>50ha)	Mares (< 0.1ha)	Plans d'eau hors DCE (<20ha)	Plans d'eau parfois DCE (<50ha)	Plans d'eau DCE (>50 ha)
655 894	504 848	58.3	41.5	0.2	0.1	2.8	44.5	7.4	45.3

Le nombre de SSL d'origine naturelle a fortement régressé au cours du siècle dernier, en raison de l'intensification de l'agriculture, l'utilisation irraisonnée de la ressource en eau, le drainage, des méthodes de gestion inappropriée, et probablement du changement climatique (BRÖNMARK & HANSSON, 2002 ; BIGGS *et al.*, 2005 ; DECLERCK *et al.*, 2006). Le nombre de plans d'eau d'origine anthropique, au contraire, a tendance à progresser (SAULNIER-TALBOT & LAVOIE, 2018). Ces derniers peuvent être de moindre intérêt conservatoire en fonction de leur degré d'artificialisation, les « naturer » (renaturer des SSL d'origine naturelle, et s'approcher de la nature pour des SSL d'origine anthropique) est donc un enjeu essentiel de conservation (ZAMORA-MARÍN *et al.*, 2021). La biodiversité des SSL est gravement menacée, tant par la destruction des habitats que par l'eutrophisation, la pollution, le réchauffement climatique ou encore les espèces exotiques envahissantes (BRÖNMARK & HANSSON, 2002).

Les SSL assurent de nombreux services écosystémiques (services de régulation, d'approvisionnement, de soutien, culturels, Figure I-2) ou fonctions écologiques (HANSSON *et al.*, 2005 ; BIGGS *et al.*, 2017) et peuvent accueillir une biodiversité exceptionnelle (DAVIES *et al.*, 2008).



Figure I-2 - Aperçu des services écosystémiques rendus par les petits plans d'eau peu profonds. Les services d'approvisionnement incluent les matériaux et l'énergie issus de l'écosystème, incluant la nourriture, l'eau douce, ou les matériaux utilisés pour la construction ou l'énergie comme la tourbe. Les services de régulation se réfèrent aux processus tels que l'assimilation des pollutions, la stabilisation des crues, le contrôle de l'érosion des sols, le stockage et la séquestration de carbone. Les services culturels sont les bénéfices non matériels qui bénéficient à la société à travers un enrichissement spirituel, un développement cognitif, des loisirs, des plaisirs esthétiques. Les services de soutiens étayent tous les autres services écosystémiques. Les écosystèmes fournissent des habitats pour toutes les plantes et animaux tout en dépendant de cette diversité pour maintenir leurs propres fonctions. Frédéric Labat, adapté de METRO VANCOUVER (2018)

Mais les SSL peuvent générer des impacts négatifs sur la ressource en eau et le fonctionnement des cours d'eau et de leurs zones humides associées (O'CONNOR, 2001 ; NATHAN *et al.*, 2012). C'est principalement le cas lorsqu'ils sont connectés à un cours d'eau (plans d'eau de retenue, CARLUER *et al.*, 2016) mais une forte densité sur un bassin versant de plans d'eau isolés du réseau hydrographique peut aussi influencer le fonctionnement des cours d'eau (EVENSON *et al.*, 2015). L'influence (positive ou négative) des SSL à l'échelle d'un bassin versant dépend notamment de leur densité, de leur position par rapport au bassin versant et au réseau hydrographique (MEIGH, 1995 ; MINEAR & KONDOLF, 2009), de leurs caractéristiques physiques, hydrologiques et biologiques et de leurs usages (TOUCHART *et al.*, 2012). Il dépend également de

l'ensemble des pressions présentes sur le bassin versant, des équilibres et déséquilibres dynamiques des cours d'eau (BOSCH & ALLAN, 2008), du contexte climatique, géologique et hydrologique (ARP *et al.*, 2007 ; PASSY *et al.*, 2012).

Les SSL présentent donc de nombreux enjeux souvent antagonistes (Table I-3).

Malgré leur importance écologique et économique, les SSL sont les écosystèmes aquatiques les moins bien étudiés dans le monde (BOIX *et al.*, 2012). Ils n'ont commencé à être étudiés de manière systématique par la communauté scientifique qu'à partir des années 80 pour les grands plans d'eau peu profonds (BEKLIOĞLU *et al.*, 2016), et plus tardivement encore pour les plus petits, car considérés à tort comme l'équivalent des grands lacs (CÉRÉGHINO *et al.*, 2011). Ils restent très mal connus, et dépourvus en France (et presque partout ailleurs) de méthode de suivi et d'évaluation standardisée (INDERMUEHLE *et al.*, 2004).

En effet, les plans d'eau en France sont principalement concernés par deux réglementations :

- > Les plans d'eau de plus de 50ha, par la Directive Cadre sur l'eau DCE, dont l'objet principal est le maintien d'une ressource en eau de qualité et en en quantité. Cette réglementation est parfois étendue aux plans d'eau de plus petite taille, par exemple en France entre 20 et 50 ha (MINISTÈRE DE L'ÉCOLOGIE ET DU DÉVELOPPEMENT DURABLE, 2005 ; RONDEL *et al.*, 2012). Afin de répondre à cet objectif, des protocoles de suivi, une typologie et des indicateurs ont été développés ou sont en cours de développement. Les suivis de la DCE ont pour objectif de maintenir ou améliorer la qualité de la ressource. En conséquence, les typologies et indicateurs sélectionnés sont conçus pour détecter de manière précoce les altérations des communautés vivantes cibles par rapport à une situation de référence et, dans l'idéal, de pouvoir évaluer les politiques publiques mises en œuvre pour améliorer la qualité de la ressource. De nouveaux protocoles inspirés par la DCE sont en cours de développement pour évaluer plus ponctuellement les actions de restauration pour les plans d'eau de plus de 2ha (TAUBATY *et al.*, 2019). Tous ces protocoles, conçus pour la conservation de la ressource plus que pour la conservation de la biodiversité (MOSS, 2007 ; JAX, 2010), sont de plus en plus discutés, faute d'évidence de leur efficacité à protéger la biodiversité de ces plus petits milieux (BIGGS *et al.*, 2017 ; BOLPAGNI *et al.*, 2019).

Table I-3 - Synthèse des services écosystémiques et impacts négatifs des SSL

Domaine (Échelle du bassin versant)	Service écosystémique	Impact négatif
Usages	Eau potable, Irrigation Loisirs Aquaculture Pêche commerciale Aménagement paysager Energie (O'Sullivan & Reynolds, 2005)	Superficies non cultivables ou non constructibles
Qualité de l'eau	Piégeage ou minéralisation des nutriments et biodégradation des polluants (BEDFORD, 1999 ; ZEDLER, 2003 ; BOSCH & ALLAN, 2008 ; SCHMADEL <i>et al.</i> , 2018 ; GOLDEN <i>et al.</i> , 2019)	Modification de la thermie, de la concentration en oxygène dissous du cours d'eau (BEDNAREK, 2001 ; JONES MATTHEW P. & HUNT WILLIAM F., 2010)
Hydrologie & hydrodynamique	Écrêtage des crues Soutiens au débit d'étiage Resaisonnalisation des débits Amélioration de l'équilibre sédimentaire par piégeage des sédiments (COSTANZA <i>et al.</i> , 1997 ; EVENSON <i>et al.</i> , 2018 ; BAJKIEWICZ-GRABOWSKA <i>et al.</i> , 2020)	Écrêtage des crues morphogènes Aggravation des déficits en eau Désaisonnalisation des débits Perturbation de la dynamique fluviale par piégeage des sédiments (VÖRÖSMARTY <i>et al.</i> , 2003 ; OLLEY & WALLBRINK, 2004 ; ARP <i>et al.</i> , 2007 ; YANG <i>et al.</i> , 2011 ; THOMPSON, 2012 ; HABETS <i>et al.</i> , 2014)
Biodiversité communautés	Accueil d'une plus grande quantité d'espèces et d'espèces plus rares que tous les autres milieux aquatiques réunis Amélioration de la connectivité entre zones humides et maintien d'une biodiversité régionale (JOLY <i>et al.</i> , 2001 ; WILLIAMS <i>et al.</i> , 2004 ; SANDERSON <i>et al.</i> , 2005 ; MARKWELL & FELLOWS, 2008 ; DAVIES <i>et al.</i> , 2008 ; RIBEIRO <i>et al.</i> , 2011 ; AKASAKA & TAKAMURA, 2012 ; SEYMOUR <i>et al.</i> , 2013)	Altération des communautés des cours d'eau (chimie – habitat - hydrologie – connectivité) Augmentation des risques d'invasion biologique Fragmentation du continuum fluvial (POWER <i>et al.</i> , 1996 ; SANTUCCI <i>et al.</i> , 2005 ; JOHNSON <i>et al.</i> , 2008 ; BROWN & CHENOWETH, 2008 ; MANTEL <i>et al.</i> , 2010 ; VAN LOOY <i>et al.</i> , 2014 ; ATOBE <i>et al.</i> , 2014 ; VILLENEUVE <i>et al.</i> , 2015 ; FULLER <i>et al.</i> , 2015)

> Les SSL sont en théorie concernés par la réglementation des zones humides. Cependant, de nombreux plans d'eau ont été créés pour répondre à des usages, aussi ces écosystèmes sont plus souvent assimilés à des milieux artificiels soumis à une réglementation spécifique. Les plans d'eau d'origine artificielle sont généralement considérés par la police de l'eau comme ayant un impact négatif sur la ressource en eau et les écosystèmes aquatiques. La complexité de la réglementation existante (Cizel, 2013) peuvent expliquer pour partie l'absence de méthode officielle d'évaluation des SSL inférieurs à 50ha, sur lesquelles sont réalisées tout au plus dans le cadre d'études d'impact de simples inventaires ponctuels ciblés sur des groupes contenant des espèces protégées (Spermaphytes, Odonates, Amphibiens). Quelques recherches géographiquement confinées ont toutefois été menées sur les mares des Causses du Quercy (ANGÉLIBERT, 2004), de la région Centre (BERTRAND *et al.*, 2011), de Bretagne et de Normandie (PICARD, 2016), les bassins autoroutiers méditerranéens (SCHER, 2005), les étangs de pêche des pays de la Loire (TRINTIGNAC & KERLEO, 2004) et de la Dombes (VALLOD & WEZEL, 2011 ; ZAMORA-MARÍN *et al.*, 2021), et chacune de ces recherche a demandé le développement – ou l'utilisation – d'une méthode d'échantillonnage spécifique, qui ne peut être utilisée pour le monitoring de tous les plans d'eau non pris en compte par la Directive Cadre sur l'eau.

Dans le cadre de ce manuscrit, les milieux aquatiques étudiés correspondent donc aux plans d'eau peu profonds non concernés par la Directive Cadre sur l'Eau, donc dépourvus de suivi systématique (<20 ha, voire <50 ha).

Ces milieux représentent près de la moitié du territoire limnique, et plus de 99% des plans d'eau de France métropolitaine (Table I-2). De plus, la multiplication des plans d'eau artificiels redistribue la localisation des eaux continentales et altère les cycles biogéochimiques globaux, tout en étant des fournisseurs potentiels de services écosystémiques et de biodiversité (SAULNIER-TALBOT & LAVOIE, 2018). Dépourvus de suivis biologiques ou physico-chimiques systématiques, et très incomplètement évalués dans le cadre d'études d'impact, les SSL représentent un enjeu essentiel pour le maintien d'une ressource en eau de qualité et d'une biodiversité exceptionnelle.

Afin de pouvoir répondre à ces enjeux, nous nous intéresserons dans cette thèse aux communautés de macrophytes et d'invertébrés, compartiments qui reflètent le fonctionnement des SSL, leur intérêt conservatoire, ou encore la qualité de leur ressource en eau.

1.3. Structure et rôle des communautés de macrophytes et de macroinvertébrés

L'intérêt des macrophytes et des invertébrés comme outils d'évaluation des SSL est largement reconnu dans la littérature. Des analyses comparées des différents compartiments biologiques pour répondre aux enjeux des SSL ont déjà été réalisées en Europe (WILLIAMS *et al.*, 1996) et aux Etats-Unis (ADAMUS & BRANDT, 1990 ; ADAMUS & DANIELSON, 2001). La durée du cycle de vie, l'ubiquité, l'attractivité auprès du grand public, l'intérêt patrimonial reconnu, la « facilité » d'échantillonnage et d'identification sont les arguments les plus fréquemment avancés dans la littérature pour justifier le choix de ces modèles biologiques.

Outre ces aspects « pratico-pratiques », les invertébrés et les macrophytes sont des compartiments clés dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques.

Le maintien d'un état clair est une fonction essentielle pour assurer le bon fonctionnement des SSL, maintenir un intérêt conservatoire élevé et à plus large échelle une ressource en eau de qualité. Cette fonction est principalement assurée par les macrophytes, qui occupent une place centrale au sein des boucles de rétroaction de l'équilibre stable (Figure I-1).

1.3.1. Les macrophytes aquatiques ou subaquatiques

Les macrophytes regroupent les spermaphytes, bryophytes et ptéridophytes visibles à l'œil nu et pourvus d'une forte affinité avec l'eau, ainsi que les charophytes. Les algues filamenteuses, qui occupent des fonctions bien distinctes des macrophytes (ZHANG *et al.*, 2020), sont associées dans ce manuscrit aux microalgues.

Les macrophytes sont souvent classés selon des groupes morpho-écologiques, permettant de mieux appréhender le fonctionnement des SSL, à partir de leur position dans l'espace et de leur architecture/type biologique. Les premières classifications fonctionnelles ont été développées par Du Rietz (DU RIETZ, 1921 ; DU RIETZ, 1931). Les plantes aquatiques peuvent ainsi être regroupées en (1) hélrophytes, plantes herbacées se développant dans des sols gorgés d'eau mais aux parties supérieures généralement exondées, (2) amphiphytes, qui peuvent se développer dans et en dehors de l'eau, (3) hydrophytes, qui se développent strictement dans

l'eau. Parmi ces dernières, certaines espèces peuvent être fixées à feuilles flottantes, fixées à feuilles submergées, ou flotter librement dans ou sur l'eau (DEN HARTOG & SEGAL, 1964). Les bryophytes et les charophytes, lorsqu'ils sont pris en compte, forment des groupes distincts en raison de leurs structures et de leur métabolismes distincts des autres plantes aquatiques, qui leur permet notamment de coloniser des profondeurs plus importantes que les autres macrophytes (ECKE, 2018). De nombreuses classifications plus précises, selon le positionnement dans l'espace, la taille ou la forme des feuilles de chaque espèce ont été développées (HARTOG & VELDE, 1988 ; WIEGLEB, 1991). D'autres, plus complexes, utilisent une combinaison de traits bio-écologiques (BORNETTE *et al.*, 1994 ; WILLBY *et al.*, 2000). Quel que soit le niveau de précision, les bryophytes, quand ils sont inclus, constituent généralement un groupe distinct (e.g. MÄKIRINTA, 1978). Ces différents groupes tendent à se distribuer dans l'espace en fonction de la hauteur de la colonne d'eau (Figure I-3), mais également dans le temps en fonction des niveaux trophiques et du degré de comblement (WETZEL, 2001).

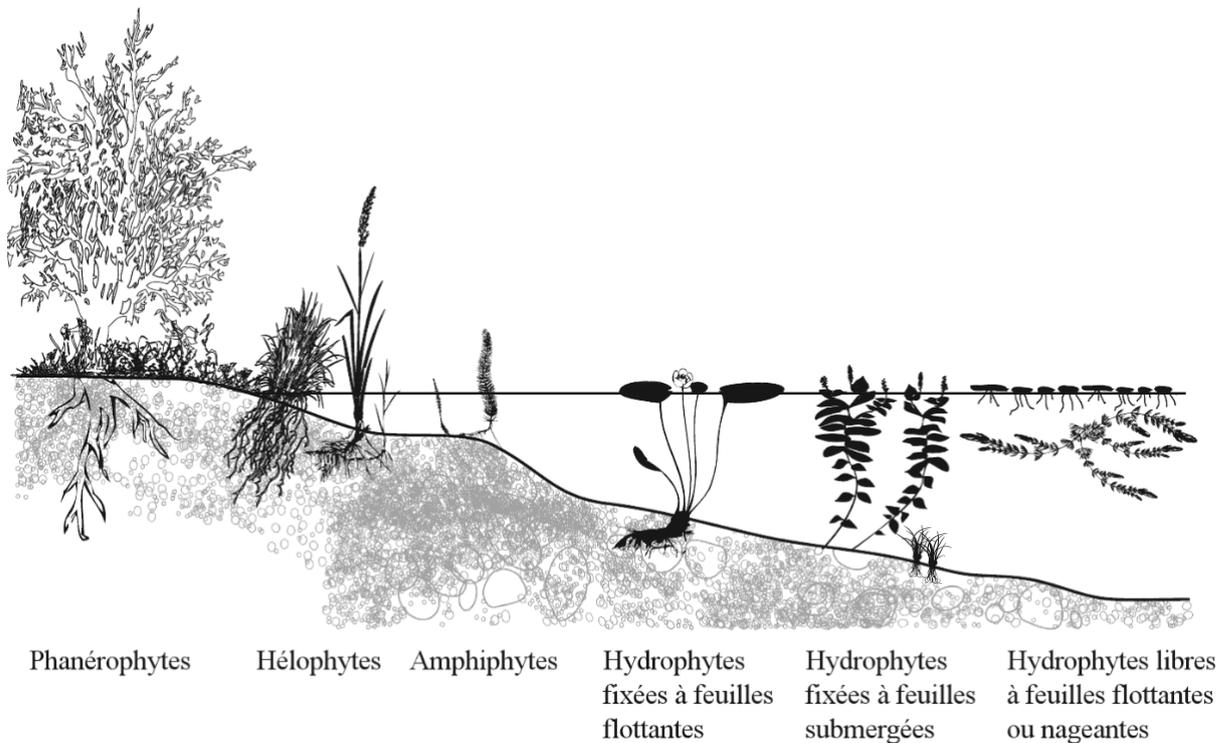


Figure I-3 – Répartition spatiale idéalisée des groupes principaux de macrophytes (Oertli & Frossard, 2013, modifié F. Labat).

En effet, l'eutrophisation, favorise le développement du phytoplancton et du périphyton, qui limitent l'accès des macrophytes à la lumière. Ce phénomène tend à filtrer les formes de vie en favorisant les formes de vie les plus compétitives pour l'accès à la lumière. Les petites formes enracinées submergées (isoètes, élatines...) puis les grandes formes enracinées submergées

(myriophylles, potamots...) régressent au profit des formes flottantes fixées (nénuphars, châtaigne d'eau...) puis libres (cératophylles, lentilles d'eau...) (POKORNÝ & BJÖRK, 2010). Le comblement progressif d'un SSL favorise les formes de vie caractéristiques des eaux peu profondes (amphiphytes, hélophytes), et, principalement dans les milieux plus acides, les bryophytes (WETZEL, 2001). Ces différentes formes tendent à accélérer le processus de comblement. En effet, les hélophytes sont plus riches en cellulose et possèdent des tissus de soutien à la différence des hydrophytes, et sont donc moins facilement biodégradables (WETZEL, 1979). Les bryophytes, et plus particulièrement les sphaignes, sont pauvres en azote, riches en polyphénols et flavonoïdes qui inhibent l'activité microbienne. Ils possèdent une forte capacité d'échange en cations, induisant une acidification qui diminue l'activité microbienne (TURETSKY, 2003). Les bryophytes favorisent ainsi la formation de tourbe, peuvent provoquer une déconnexion hydrologique conduisant à des communautés caractéristiques des tourbières ombrotrophes (WETZEL, 2001), et via les processus de paludification et de terrestrialisation, modifier en profondeur la morphologie et les communautés des plans d'eau (KLINGER, 1996).

Les macrophytes sont donc des espèces ingénieures des SSL, provoquant des changements d'état physiques des facteurs biotiques et abiotiques, influençant les autres communautés (DE VISSER *et al.*, 2013). En tant que producteurs primaires, ils produisent de l'oxygène la journée et sont à la base des chaînes alimentaires. Ils peuvent prélever dans le sédiment et/ou dans la colonne d'eau les nutriments et les stocker dans leurs tissus (HUTCHINSON, 1975b). Ils peuvent donc jouer un rôle déterminant sur l'eutrophisation des SSL. Ils peuvent entrer ainsi en compétition avec le phytoplancton et le périphyton (SONG *et al.*, 2019 ; BARROW *et al.*, 2019), pour les nutriments mais également pour l'accès à la lumière. Certains végétaux sont capables de synthétiser des substances allélopathiques, qui peuvent, sous certaines conditions, inhiber la croissance du phytoplancton (MULDERIJ *et al.*, 2007 ; SANTONJA *et al.*, 2018). Ces substances peuvent également limiter la colonisation du plan d'eau par des néophytes (CHEN *et al.*, 2017). Ils servent d'habitat pour la plupart des espèces de zooplancton et de macroinvertébrés (JEPPESEN *et al.*, 1990 ; SCHEFFER, 2004), ainsi qu'aux amphibiens, poissons et oiseaux (OERTLI & FROSSARD, 2013). Une partie des invertébrés abrités par les macrophytes s'en nourrissent. Ils servent également de rempart et de refuge pour les invertébrés contre la prédation piscicole (JEPPESEN *et al.*, 1998 ; MANATUNGE *et al.*, 2000). Ils servent de lieu de ponte, d'habitat et de refuge pour les poissons piscivores (GRIMM, 1989 ; JEPPESEN *et al.*, 1990), limitant ainsi l'impact des poissons planctonophages. Ils limitent les effets de forçage liés au vent, donc la mise en suspension des sédiments fins (SCHEFFER, 2004). Ils modifient significativement la thermie et donc la chimie de

l'eau des plans d'eau en séparant les eaux fraîches profondes des eaux de surface plus chaudes (SAND-JENSEN *et al.*, 2019). Enfin, les plantes des SSL sont parmi les plus grandes sources de séquestration de carbone (LOLU *et al.*, 2019). Cette capacité des macrophytes à piéger le carbone dépend notamment des formes de vie et du niveau trophique du SSL (KvĚT *et al.*, 2008).

1.3.2. Les macroinvertébrés

Le maintien d'un état clair est également assuré par le recyclage des nutriments et des matières organiques au sein d'un réseau trophique complexe aux longues chaînes (KUIPER *et al.*, 2015 ; KELLY & SCHALLENBERG, 2019) (Figure I-4). Ce recyclage limite les effets de l'eutrophisation mais aussi probablement la vitesse de comblement des SSL via notamment l'exportation des matières organiques et des nutriments par les insectes émergents (GRATTON & ZANDEN, 2009). Dans les SSL, la majorité des maillons de ces chaînes sont occupés par les macroinvertébrés (MURKIN & WRUBLESKI, 1988).

Les macroinvertébrés comprennent tous les invertébrés > 500 µm et aux cycles suffisamment longs pour s'affranchir de la forte variabilité temporelle des SSL (LABAT, 2017). Ils accélèrent la dégradation des matières organiques et le recyclage des nutriments (COVICH *et al.*, 1999) et occupent une place prépondérante dans le fonctionnement trophique des lacs (VADEBONCOEUR *et al.*, 2002). Ils occupent la place de top-prédateur en l'absence de poissons (RENNIE & JACKSON, 2005). Ils consomment également une part importante du phytoplancton et du zooplancton (ŠPOLJAR *et al.*, 2017). Leur impact sur l'épiphyton et le maintien d'un état clair peut être supérieur à celui du zooplancton (MORMUL *et al.*, 2018). Par leur grande diversité spécifique et trophique, ils assurent une stabilité à l'écosystème (CALIZZA *et al.*, 2019).

Les macroinvertébrés de milieux lenticques exportent les matières organiques et les nutriments, compensant ainsi pour partie le piégeage des matières organiques par les SSL, avec une influence majeure sur les écosystèmes terrestres avoisinants (GRATTON & ZANDEN, 2009 ; BARTRONS *et al.*, 2018). Plusieurs centaines à plusieurs milliers de kilos de matières organiques par ha et par an peuvent ainsi être exportés par les invertébrés (DREYER *et al.*, 2015), voire des milliers de tonnes en quelques heures dans de plus grands écosystèmes (STEPANIAN *et al.*, 2020). Enfin, l'étude de leurs traits biologiques et écologiques peut fournir, sans suivre les autres compartiments biologiques, des informations sur les équilibres entre producteurs primaires, secondaires et la boucle microbienne (MERRITT *et al.*, 2017).

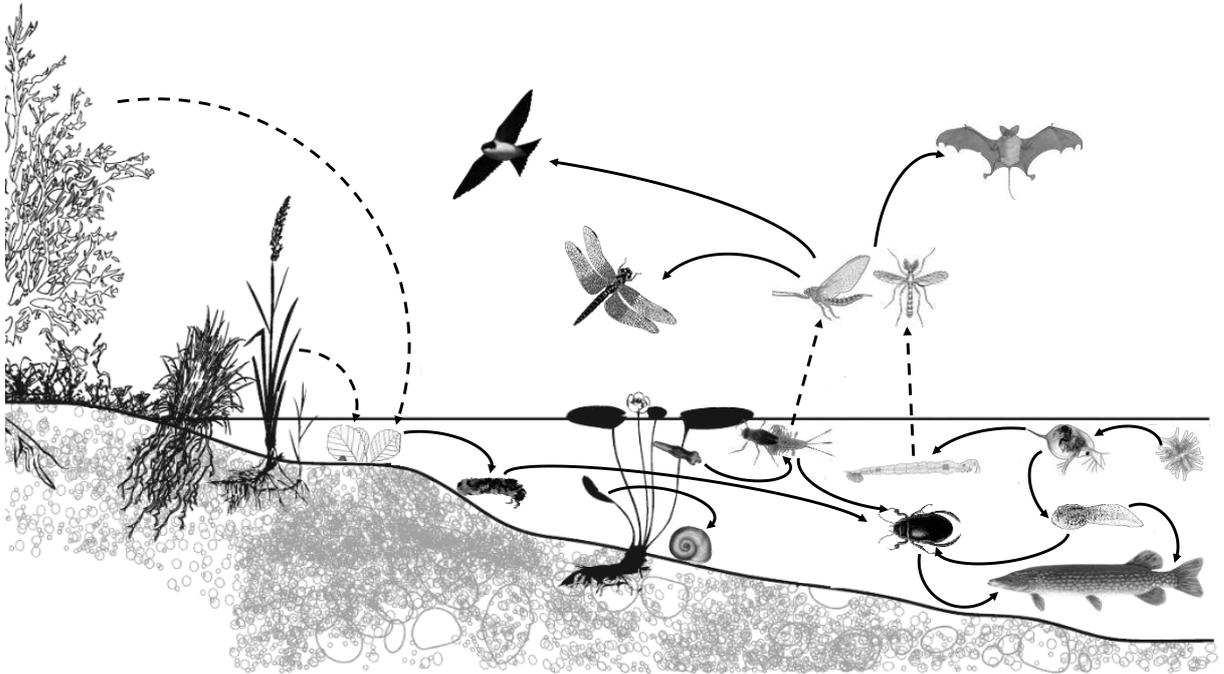


Figure I-4- Réseau trophique simplifié des SSL et interactions entre milieu aquatique et espèces terrestres. Flèches pleines = interactions trophiques, flèches pointillées = import ou diffusion de matières organiques (adapté de BAXTER et al. (2005) ; OERTLI & FROSSARD (2013)). De par la très grande diversité de leurs modes alimentaires, les invertébrés occupent de très nombreuses niches trophiques, contribuant ainsi à la stabilité de l'écosystème. Les émergences ou migrations d'insectes aquatiques sont une modalité essentielle de l'exportation des matières organiques vers les écosystèmes terrestres avoisinants.

Les macrophytes et les invertébrés sont donc des compartiments biologiques incontournables pour comprendre et évaluer le fonctionnement et la richesse biologique des SSL. Afin d'atteindre ces objectifs, il convient au préalable d'identifier les processus responsables de la présence et de l'abondance des espèces au sein des communautés de macrophytes et d'invertébrés.

1.4. Facteurs environnementaux déterminants des communautés de macrophytes et d'invertébrés

1.4.1. Cadre général des règles déterminant structure et composition des communautés

Pour qu'une espèce soit présente dans un SSL, il faut (1) qu'elle puisse l'atteindre, (2) que les conditions environnementales et les autres espèces déjà présentes lui permettent d'y survivre et de s'y multiplier plus ou moins abondamment. Les processus conduisant à la formation de communautés ont fait l'objet de nombreuses théories. Citons par exemple la théorie de la niche écologique (GRINNELL, 1917 ; HUTCHINSON, 1957), la théorie neutre de l'évolution (HUBBELL, 2001), la théorie de la biogéographie insulaire (MACARTHUR & WILSON, 1967), ou la théorie des métapopulations (HANSKI, 1998).

La théorie de la niche écologique explique la répartition des espèces par des facteurs écologiques. La niche écologique a fait l'objet de nombreuses définitions (GRINNELL, 1917 ; ELTON, 1927 ; HUTCHINSON, 1957). Pour Hutchinson (1957) la niche représente la gamme des conditions d'existence (tolérances physiologiques, limitations morphologiques, modes alimentaires et interactions avec les autres espèces) et des ressources au sein de laquelle une espèce peut vivre et se reproduire.

La théorie neutre de l'évolution (HUBBELL, 2001) permet d'expliquer la coexistence d'espèces, la diversité, la distribution d'espèces fonctionnellement équivalentes et leur abondance relative au sein des communautés. L'hypothèse part du principe que toutes les espèces possèdent le même fitness et que par conséquent leur distribution n'est due qu'à des phénomènes stochastiques (dus au hasard) liés aux dispersions.

Dans le théorie de la biogéographie insulaire, la richesse en espèces d'une île est issue d'un équilibre lié à une immigration de nouvelles espèces arrivant d'un continent dit « taux de colonisation », et d'espèces disparaissant suite à de la mortalité, de la prédation ou de la compétition, définissant un taux d' « extinctions »- (MACARTHUR & WILSON, 1969). Cet équilibre dépend (1) de l'isolement de l'île par rapport au continent, (2) de sa superficie. Plus l'île est proche du continent (« near-island effect » (MACARTHUR & WILSON, 1969)) et petite (« small-island effect » (LOMOLINO & WEISER, 2001)), plus la richesse et la composition de l'île seront gouvernées par des événements stochastiques. Plus l'île sera isolée et grande, plus richesse et composition de l'île résultera de mécanismes non aléatoires liés à des gradients d'isolement et de surface. Dans les îles les plus grandes et isolées, la spéciation devient un processus déterminant dans la construction de la communauté (LOMOLINO *et al.*, 2009). Cette théorie s'applique aux continents où la fragmentation des habitats peut conduire à des entités isolées assimilées à des « îles d'habitats » comme les plans d'eau. La théorie de la biogéographie insulaire et celles appelées « neutralistes » supposent que la structure et la composition des communautés sont la résultante d'évènements principalement stochastiques, liés aux phénomènes de dérive, de dispersion et de spéciation à des échelles spatio-temporelles généralement larges (VELLEND, 2016). Elles ont parfois été opposées aux théories déterministes, qui supposent que présence et abondance des espèces sont principalement issues d'interactions biotiques et abiotiques entre espèces. La théorie des métapopulations (HANSKI, 1998) intègre différentes échelles spatio-temporelles et a permis de réconcilier les deux approches (LEIBOLD, 2018), qui peuvent être considérées simultanément à des échelles spatio-temporelles différentes, ou aux mêmes échelles. Ainsi, pour HANSKI (1998), l'immigration est déterminée par les caractéristiques du paysage (distance aux sites source ...) et par la capacité de dispersion des espèces entre écosystèmes spatialement isolés les uns des autres, tandis que l'extinction peut être d'origine stochastique ou provoquée par des motifs déterministes telles qu'une modification de la qualité de l'habitat ou des phénomènes de prédation. L'influence des facteurs stochastiques et déterministes peuvent donc varier en fonction de l'échelle spatio-temporelle considérée, mais également de l'écosystème considéré. Les facteurs déterministes semblent ainsi plus déterminants dans les écosystèmes aquatiques que dans certains écosystèmes terrestres comme les forêts tropicales (FULLER *et al.*, 2004). De plus, les échanges d'êtres vivants entre écosystèmes modifient la distribution spatiale des ressources. Ces flux spatiaux de ressource, dépendant de la dispersion stochastique des espèces mais également de leur phénologie (GOUNAND *et al.*, 2018), peuvent jouer un rôle important dans la dynamique et la composition des

communautés, organisant les écosystèmes en méta-écosystèmes (LOREAU *et al.*, 2003).

La communauté d'un SSL est donc un assemblage d'espèces issues d'un pool régional et ayant franchi de nombreux filtres d'origine biotiques (compétition, prédation...), abiotiques (facteurs environnementaux, comme le pH ou la température), et stochastiques, agissant tous, mais de manières différenciées, à toutes les échelles spatiales et temporelles (WILSON, 1999), Figure I-5.

Ces filtres évoluent dans le temps et l'espace au gré de perturbations d'origine naturelle ou anthropique. Une perturbation est un « évènement relativement discret dans le temps, qui désorganise la structure de l'écosystème, de la communauté ou de la population, et qui modifie les ressources, la disponibilité du substrat ou l'environnement physique (PICKETT & WHITE, 1985). Elles peuvent être ponctuelles, ou adopter des régimes temporels qui déterminent des dynamiques spatio-temporelles au sein des communautés. Leurs effets sur la structure et la composition des communautés peuvent être observés bien après la perturbation (WHITE & JENTSCH, 2001).

Ces perturbations, en influençant les interactions entre espèces, en modifiant les ressources et les habitats, sont une des causes principales de l'hétérogénéité spatiale au sein des écosystèmes, car la colonisation et la disparition d'espèces dans des espaces restreints provoquent une répartition en patchs au sein de l'écosystème (WHITE *et al.*, 2000). Les perturbations jouent également un rôle crucial dans le maintien de la biodiversité (DARWIN, 1859). Après une perturbation, certaines espèces tolérantes à la perturbation augmentent en effectif ou colonisent l'écosystème au dépend d'autres espèces. Lorsque des espèces régressent suite à la modification des conditions d'existence, d'autres espèces avec des traits fonctionnels similaires mais occupant des niches différentes peuvent les remplacer. Peut se créer alors un équilibre entre espèces abondantes et peu abondantes, complémentaires ou apparemment redondantes, assurant la stabilité fonctionnelle et la résilience de l'écosystème (WALKER *et al.*, 1999). Les perturbations ont également un impact sur la richesse spécifique. Si le niveau de perturbation est faible et le milieu productif, les espèces les plus compétitives, de grande taille donc ayant un besoin important en ressources (espèces C) dominent les espèces les moins compétitives. Si la productivité du milieu est faible, d'autres espèces ayant développé des stratégies leur permettant de résister à des stress sont privilégiées (espèces T). Enfin, un niveau de perturbation élevé privilégiera les espèces avec une forte capacité de reproduction (espèces R). Il est possible de trouver un équivalence entre ce modèle CSR ou triangle de Grime, développé pour les plantes (GRIME, 1977), et le continuum linéaire des stratégies r et K (BARRETO,

2008). Un niveau de perturbation « intermédiaire » (GRIME, 1977 ; CONNELL, 1978) permet à la communauté de trouver un compromis entre capacité de colonisation de la zone perturbée et niveau de compétition interspécifique, ce qui a pour effet de maximiser la richesse spécifique (BOUZILLÉ, 2007). Lorsque les conditions environnementales abiotiques permettent l'installation théorique d'une espèce, son abondance et sa localisation dans l'écosystème est donc le fruit d'innombrables interactions avec les autres êtres vivants présents dans l'écosystème, la productivité du milieu, le niveau ou les régimes des perturbations. Les processus qui décrivent les interactions entre espèces (compétition, prédation, allélopathie, facilitation, mutualisme...) sont connus sous le nom de règles d'assemblage des communautés (WILSON, 1999). Ces processus font l'objet de nombreuses théories en écologie, par exemple la résistance biotique (ELTON, 1958), et particulièrement en écologie des invasions (JESCHKE & HEGER, 2018) (e.g. Invasional Meltdown (SIMBERLOFF & HOLLE, 1999), Novel Weapons Hypothesis (CALLAWAY & RIDENOUR, 2004), Enemy Release Hypothesis (KEANE & CRAWLEY, 2002)).

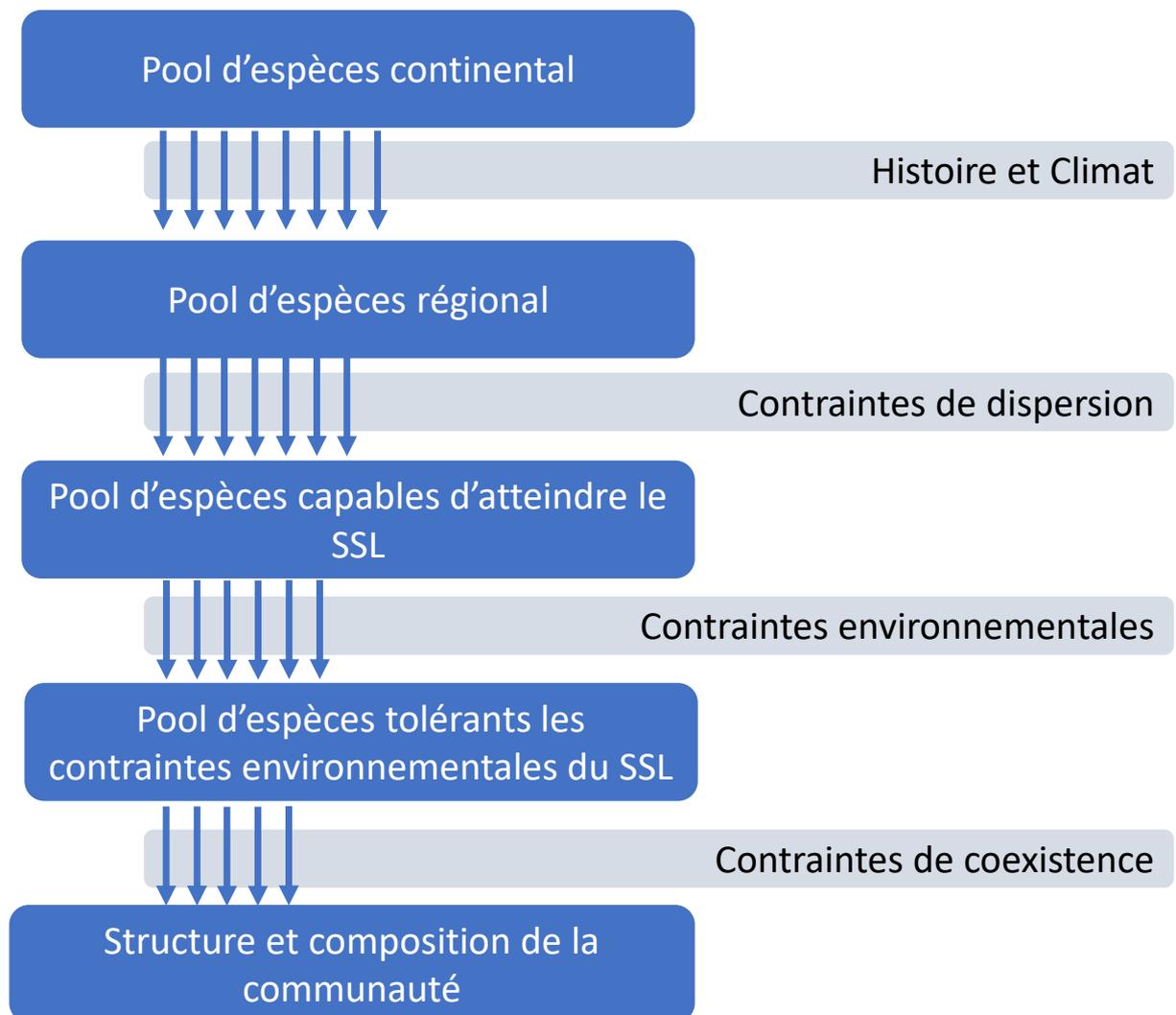


Figure I-5 – Représentation schématique des filtres conduisant à des communautés locales de macrophytes et d'invertébrés des SSL. (d'après LORTIE et al. (2004) & HEINO (2009))

À partir de ce cadre conceptuel général, les communautés biologiques des SSL sont déterminées par des échelles physiques spatiales et temporelles emboîtées, qui agissent en filtre successifs sur les communautés (SOUCHON, 2002). Ainsi, les communautés de macrophytes et d'invertébrés sont issues de l'interaction complexe de caractéristiques régionales (latitude, climat, altitude), liées au bassin versant (géologie) qui vont déterminer le stock d'espèces potentiellement présentes. À l'échelle locale, la proximité avec un réseau hydrographique (ainsi que la taille de ce réseau) (LINTON & GOULDER, 2000 ; TONKIN *et al.*, 2018), ou encore la présence d'un réseau de plans d'eau sont susceptibles d'influencer la structure et la composition des communautés (TORNERO *et al.*, 2016), en fournissant des couloirs de colonisation, des zones refuges, un territoire, susceptibles de conditionner l'équilibre des populations. La connectivité hydrogéologique est également susceptible d'influencer la qualité de l'eau (PÉRILLON & HILT, 2016 ; GUILLON *et al.*, 2019) et les niveaux d'eau (HAYASHI & VAN DER KAMP, 2007), donc les communautés. À l'échelle de l'objet « plan d'eau », des caractéristiques hydromorphologiques ainsi que processus physiques ou biologiques sont susceptibles d'organiser les habitats dans l'espace, et permettre ou non l'installation d'espèces, et leur permettre de réaliser leurs fonctions biologiques (e.g. BERTRIN *et al.*, 2017). Enfin, ces différentes échelles peuvent évoluer dans le temps, créant une dynamique temporelle des communautés qu'il convient de prendre en compte.

Les théories sur l'organisation des systèmes indiquent que les facteurs agissant à large échelle gouvernent généralement ceux agissant à petite échelle (ALLEN & STARR, 2017), mais que les échelles les plus petites ne doivent pas pour autant être négligées (SOUCHON, 2002). Lors de mesures de restauration, les SSL ont démontré une plus forte sensibilité aux biomanipulations qu'aux interventions sur le bassin versant (COOKE *et al.*, 2001). Cette hiérarchisation théorique des échelles d'influence pourrait donc être remise en question dans le cas des SSL. Ainsi, les facteurs locaux peuvent être plus importants que les processus spatiaux chez les macrophytes (ALAHUHTA, 2021) et les invertébrés (THORNHILL *et al.*, 2017) des plans d'eau. L'altitude associée au climat, ainsi que la localisation spatiale des plans d'eau (en lien avec la dispersion) restent toutefois importants pour expliquer les communautés de macrophytes (ALAHUHTA *et al.*, 2018). Les mécanismes qui déterminent les communautés d'invertébrés des SSL sont moins étudiés et concernent des études généralement plus localisées et avec un plus petit nombre de sites. Des études menées sur les invertébrés benthiques littoraux d'une grande variété de lacs alpins mettent en évidence les mêmes motifs que ceux observés chez les macrophytes, avec une prépondérance de l'influence de la qualité de l'eau (alcalinité, nutriments...), du recouvrement

en macrophytes et une importance moindre (mais significative) de la géographie et de l'altitude (FÜREDER *et al.*, 2006 ; FJELLHEIM *et al.*, 2009). Ce motif a également été observé chez les invertébrés en Patagonie (EPELE *et al.*, 2019) et en Oklahoma (MEYER *et al.*, 2015). La Figure I-6 propose un modèle simplifié adapté aux SSL. Dans le cadre de cette thèse les effets des perturbations ont été intégrés dans la trajectoire historique des plans d'eau, en considérant que ces perturbations se traduisaient, qu'elles soient naturelles ou anthropiques, principalement par une modification des facteurs environnementaux déterminants de la structure et de la composition des communautés. Les activités anthropiques peuvent conduire également à la destruction complète de petits plans d'eau, donc accélérer brutalement leur extinction. L'impact des perturbations anthropiques est détaillé en fin d'introduction.

1.4.2. Effets de l'altitude, de la latitude et de la géologie sur les communautés

Il semble souvent difficile de distinguer l'influence de la latitude, de l'altitude ou de l'hydropériode de celle du climat et de la géologie (e.g. CÉRÉGHINO *et al.*, 2011), car les échantillonnages dans les études sont rarement distribués de manière homogène dans chaque écorégion selon ces facteurs (par exemple, les mares temporaires sont plus fréquentes en zone méditerranéenne, et les usages et historiques sont variables selon les régions). De plus, les filtres qui expliquent la diversité des espèces sont multiples et difficiles à distinguer, à la croisée de la latitude, de l'altitude, du climat et des influences anthropiques (GARCÍA-GIRÓN *et al.*, 2021).

Les influences de la latitude ou de l'altitude dépendent également de la taille du gradient considéré. Lorsque ce gradient est faible, on observe en général peu d'effet de la latitude (e.g. RØRSLETT, 1991, en Scandinavie), mais si on étudie un large gradient compris entre la Scandinavie et la méditerranée, l'effet de la latitude devient déterminant (NÖGES *et al.*, 2003). De même, lorsque le gradient altitudinal est très fort (77m-4750m), l'altitude est un facteur déterminant sur les communautés de macrophytes (LACOUL & FREEDMAN, 2006a), tandis que son influence peut être plus contrastée sur des gradients plus faibles (FERNÁNDEZ-ALÁEZ *et al.*, 2018).

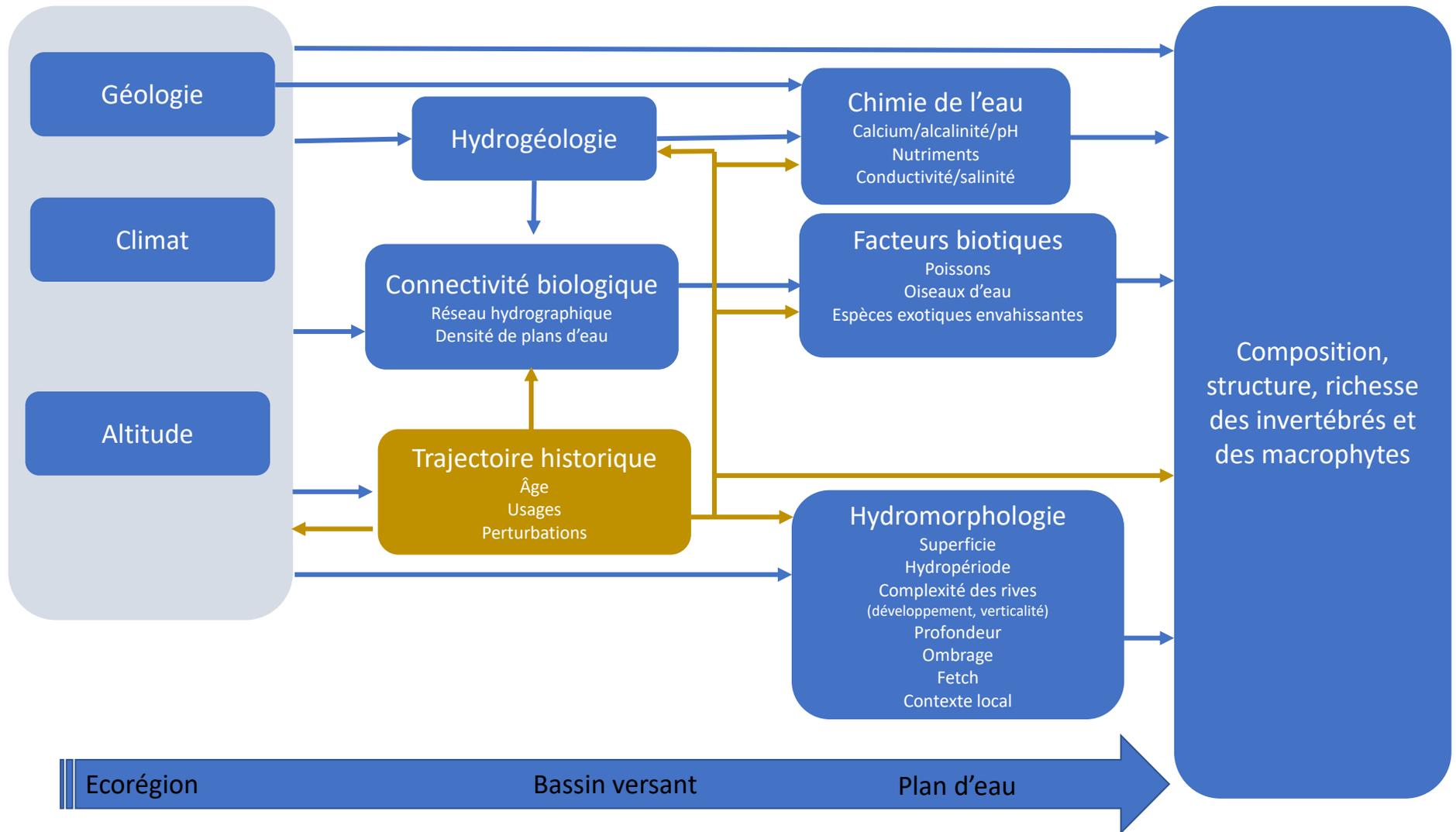


Figure I-6 – Représentation schématique des facteurs déterminants des communautés de macrophytes et d'invertébrés de SSL

CHAPPUIS *et al.* (2012), dans une étude portant sur toute l'Europe et la zone méditerranéenne, indiquent que les effets de la latitude sur les communautés de macrophytes ne sont pas nets, et démontrent que le climat (évapotranspiration et températures) est plus déterminant. Ces résultats ont été confirmés à l'échelle mondiale (GARCÍA-GIRÓN *et al.*, 2020).

La géologie est reconnue comme un déterminant primaire de la qualité des eaux (WASSON *et al.*, 2001 ; KAMENIK *et al.*, 2001). Celle-ci détermine en particulier la concentration en calcium et ses facteurs inter-corrélés alcalinité et pH. Ces derniers sont largement reconnus pour avoir une forte influence, tant sur la composition des communautés d'invertébrés (FRIDAY, 1987 ; BATZER *et al.*, 2005 ; LACOUL *et al.*, 2011) que sur celle des macrophytes (VESTERGAARD & SAND-JENSEN, 2000b ; TOIVANEN *et al.*, 2019 ; LYCHE SOLHEIM *et al.*, 2019). La géologie peut également déterminer la concentration en nutriments et la conductivité, connues depuis longtemps pour influencer les communautés de macrophytes (RØRSLETT, 1991 ; ALAHUHTA *et al.*, 2020) mais également d'invertébrés (HEINO, 2000 ; THORNHILL *et al.*, 2017).

1.4.3. Effet du degré de connectivité sur les communautés

L'hydrogéologie, la morphologie des bassins versants, la complexité du continuum fluvial (BOUWMAN *et al.*, 2013) peuvent modifier le fond géochimique des plans d'eau (GRIFFITH *et al.*, 1987 ; HUANG *et al.*, 2014), et influencer le stock potentiel d'espèces (TOIVANEN *et al.*, 2019).

De plus, la proximité ou la connexion hydrologique d'un plan d'eau avec d'autres écosystèmes aquatiques peut faciliter la dispersion des macrophytes et des invertébrés.

En effet, la plupart des espèces de plantes et invertébrés aquatiques ont développé des stratégies de dispersion et de croissance leur permettant de s'adapter à des environnements stressants, ce qui peut expliquer une large distribution de la plupart des espèces (BILTON *et al.*, 2001 ; SANTAMARÍA, 2002). L'influence de la connectivité semble souvent difficile à évaluer, cette influence semblant plus faible que celle de la géographie et des facteurs locaux (VIANA *et al.*, 2014). La présence d'espèces aquatiques semble ainsi plus influencée par des effets de niche que par des limitations de dispersion (WARFE *et al.*, 2012). D'après certains auteurs, la densité de mares peut influencer la richesse en invertébrés et en macrophytes (OERTLI *et al.*, 2008 ; GLEDHILL *et al.*, 2008), à l'échelle de la mare mais également du réseau de mares (AKASAKA & TAKAMURA, 2012). Ainsi, il peut y avoir une relation entre le nombre d'espèces présentes dans un réseau de mares et le nombre d'espèces au sein d'une mare de ce réseau (LINTON & GOULDER, 2003). Pour

d'autres auteurs, en revanche, La connectivité n'aurait pas d'impact, et la distribution des macrophytes serait principalement due au hasard (EDVARSEN & ØKLAND, 2006).

Toutefois, la connectivité ou la distance avec un cours d'eau facilite la dispersion de diaspores (VOGT *et al.*, 2006), et peut favoriser l'installation des pleustophytes (EDVARSEN & ØKLAND, 2006), ou d'espèces exotiques (PARENDES & JONES, 2000 ; HAVEL *et al.*, 2015), modifiant richesse et composition floristique des SSL (ALAHUHTA *et al.*, 2020).

1.4.4. Autres facteurs environnementaux locaux déterminants

1.4.4.1. La géométrie des SSL

La superficie ou le volume des plans d'eau sont très souvent cités comme facteurs déterminants des communautés de macrophytes. Plus les plans d'eau sont grands/volumineux, plus ils tendent à accueillir une richesse floristique importante (RØRSLETT, 1991 ; HASSALL *et al.*, 2011). Cette influence peut varier selon les formes de vie (EDVARSEN & ØKLAND, 2006). L'influence de la taille des plans d'eau sur les invertébrés est plus complexe. Elle semble favoriser la richesse de certains groupes – avec des résultats contradictoires selon les auteurs-, avec une influence positive sur les Hémiptères (HASSALL *et al.*, 2011), les Gastéropodes et les Odonates (ANGÉLIBERT *et al.*, 2010), mais également la richesse taxonomique globale des invertébrés (BIGGS *et al.*, 2000b).

La verticalité des berges peut également modifier les assemblages d'invertébrés comme les Dytiscidae (LIAO *et al.*, 2020) ou limiter l'installation de macrophytes comme les hélrophytes (DUARTE *et al.*, 1986). Cette verticalité peut augmenter l'impact des poissons sur les invertébrés (LIAO *et al.*, 2020).

Un développement des rives plus important tend à augmenter la richesse en macrophytes (ALAHUHTA *et al.*, 2014), en particulier celle des espèces végétales émergentes (JACKSON & CHARLES, 1988). Il peut influencer la composition de certaines espèces émergentes (JOYE *et al.*, 2006). Ce développement peut ne pas avoir d'influence significative sur les communautés d'invertébrés (FUENTES-RODRÍGUEZ *et al.*, 2013), ou au contraire augmenter la richesse en Coléoptères (ANGÉLIBERT *et al.*, 2010).

1.4.4.2. L'hydrologie des SSL

Les fluctuations de niveau d'eau affectent également les communautés de macrophytes et d'invertébrés. Elles peuvent permettre, lorsqu'elles sont saisonnières et modérées, d'entretenir de larges marges semi-aquatiques favorables au développement d'une communauté d'invertébrés et de macrophytes diversifiés (BRUNAUD, 2005). Ces fluctuations de niveaux d'eau peuvent gouverner la dynamique des plantes aquatiques, en termes de composition, de richesse et d'hétérogénéité, et favoriser (1) certaines formes de vies comme les characées (BOISSEZON, 2014) ou les hélrophytes (TOIVONEN & HUTTUNEN, 1995), et (2) des espèces plus adaptées au marnage ou aux milieux temporaires (VAN GEEST *et al.*, 2005 ; BRAUNS *et al.*, 2008). Ils peuvent favoriser la propagation végétative des hydrophytes (WANG *et al.*, 2016). Enfin, de faibles variations de niveau d'eau permettent la floraison et la fructification d'espèces sur les berges exondées (EULISS *et al.*, 2004).

De trop fortes fluctuations de niveau d'eau, ou des fluctuations désaisonnalisées, peuvent au contraire appauvrir le peuplement de macrophytes (RØRSLETT, 1991 ; VAN GEEST *et al.*, 2005) et d'invertébrés (GASCÓN *et al.*, 2005), notamment en raison de la perte d'habitats enracinés (BRAUNS *et al.*, 2008). Des assèchements peuvent au contraire favoriser certains invertébrés en éradiquant ou limitant les communautés de poissons (MCDEVITT-GALLES & JOHNSON, 2018).

L'hydropériode peut avoir une importance déterminante sur la composition des invertébrés (GLEASON & ROONEY, 2018). Les mares temporaires ont des richesses spécifiques généralement plus faibles, mais elles peuvent abriter des espèces d'invertébrés et de macrophytes spécifiques à fort intérêt conservatoire (NICOLET *et al.*, 2004 ; LUKÁCS *et al.*, 2013).

1.4.4.3. Facteurs biotiques

Tous les compartiments biologiques, qui s'inscrivent dans le réseau trophique des SSL et dans les boucles de rétroaction de l'équilibre stable, peuvent avoir une influence sur les communautés d'invertébrés et de macrophytes.

Lorsque les concentrations en nutriments sont trop élevées, ou lorsque le peuplement de poissons consomme trop de zooplancton, le **périphyton** est en compétition pour la lumière avec les macrophytes (HIDDING *et al.*, 2016 ; ZHANG *et al.*, 2018), tandis que le **phytoplancton** augmente suffisamment la turbidité pour empêcher le développement des macrophytes. Le phytoplancton devient alors le principal producteur primaire. En l'absence de compétiteurs, le phytoplancton peut générer des blooms, parfois toxiques pour les invertébrés (FERRÃO-FILHO & KOZLOWSKY-SUZUKI,

2011).

Le **zooplancton** sert de ressource alimentaire pour de nombreux invertébrés (FERNANDO *et al.*, 1990), et contrôle le développement du phytoplancton et du périphyton en les consommant (DONK *et al.*, 1990 ; DE SOUZA CARDOSO & DA MOTTA MARQUES, 2009). Les abondances et la composition des communautés de zooplancton sont principalement dépendantes de la prédation piscicole (Johnes *et al.*, 1994 ; Havens & Beaver, 2013) et des communautés algales présentes (Hart, 2011).

Les **poissons** peuvent contribuer aux processus écologiques-clés des plans d'eau peu profonds. En effet, ils peuvent contrôler les réseaux trophiques par une régulation top-down (JEPPESEN *et al.*, 1997), contribuer aux cycles des nutriments, notamment en minéralisant l'azote et le phosphore par excrétion et défécation, et modifier les habitats en tant qu'espèces ingénieuses (HOLMLUND & HAMMER, 1999 ; VILLÉGER *et al.*, 2017). Toutefois, les plans d'eau alpins (VENTURA *et al.*, 2017) et temporaires sont généralement naturellement apiscicoles (BATZER & BOIX, 2016), tout comme la plupart des plans d'eau de superficie <0.1ha (SØNDERGAARD *et al.*, 2005). Les poissons ont une très forte influence sur la richesse et l'abondance des invertébrés (SCHILLING *et al.*, 2008), en particulier les Dytiscidae (LIAO *et al.*, 2020). Ces influences sont variables selon la composition du peuplement piscicole (PARKOS *et al.*, 2003 ; EDVARSEN & ØKLAND, 2006), le type de plans d'eau (SCHILLING *et al.*, 2009) ou le type de végétation (PÉRILLON *et al.*, 2018). Les poissons planctonophages (Brèmes, Carpes...), qui dominent les peuplements de poissons dans les plans d'eau eutrophes, favorisent les basculements en état turbide en consommant le zooplancton, ce qui favorise le développement des microalgues (MEIJER *et al.*, 1999 ; JEPPESEN *et al.*, 2007). Les adultes de certaines de ces espèces sont également benthivores. Ils cherchent leur nourriture dans les sédiments, dispersent les sédiments riches en nutriments, et contribuent ainsi à l'augmentation de la turbidité et des concentrations en phosphore. Leur comportement alimentaire peut contribuer à la régression des macrophytes (BERNES *et al.*, 2013) et des êtres vivants qu'ils abritent (PARKOS *et al.*, 2003). Les poissons prédateurs omnivores (prédation sur plus d'un niveau trophique, comme la perche *Perca fluviatilis*) modifient la composition et la structure des communautés de zooplancton et d'invertébrés (DIEHL, 1992 ; JOHANSSON & BRODIN, 2003). Cet impact (espèces planctoniques ou nageuses, gros zooplancton, macroinvertébrés...) varie en fonction de la taille des poissons et des refuges macrophytiques présents (PAUKERT & WILLIS, 2003 ; VENTURELLI & TONN, 2005 ; SCHABETSBERGER *et al.*, 2009 ; COMPTE *et al.*, 2011). Parmi ces poissons, les espèces principalement piscivores (Brochet, Sandre) contribuent au maintien d'un état clair, en contrôlant les populations de poissons

planctonophages ou fousseurs (DONK *et al.*, 1990 ; WARD *et al.*, 2008).

Les larves d'**amphibiens** peuvent atteindre de très fortes densités (GIBBONS *et al.*, 2006) et influencer les propriétés de l'écosystème, en accélérant les productions primaire et secondaire (Iwai *et al.*, 2012). Elles diminuent la turbidité de l'eau en consommant les particules en suspension (SEALE, 1980) et peuvent également servir de proies pour de nombreux invertébrés (WELLS, 2007). Les amphibiens sont très vulnérables à la prédation piscicole et aux altérations morphologiques (HECNAR & M'CLOSKEY, 1997 ; POREJ & HETHERINGTON, 2005) et sont donc absents ou très peu diversifiés en dehors des mares (WILLIAMS *et al.*, 1996).

Les **oiseaux d'eau** peuvent augmenter la richesse spécifique des macrophytes littoraux ou aquatiques, en régulant la compétition interspécifique (JASMIN *et al.*, 2008 ; HIDDING *et al.*, 2010), ou diminuer parfois drastiquement cette richesse lorsqu'ils sont trop nombreux, par herbivorie et piétinement (CHAICHANA *et al.*, 2009). Ils peuvent apporter une quantité importante de nutriments, contribuant à la productivité de certains milieux (MICHELUTTI *et al.*, 2009) mais également au basculement en état turbide de plans d'eau eutrophisés (POST *et al.*, 1998). Les oiseaux herbivores, s'ils sont trop nombreux, peuvent empêcher le retour à un état clair en consommant les macrophytes (VAN ALTENA *et al.*, 2016). De plus, les communautés d'oiseaux varient en fonction de l'état du plan d'eau, et tendent à aggraver et pérenniser les perturbations trophiques (HANSSON *et al.*, 2010 ; HIDDING *et al.*, 2016). Les oiseaux favorisent également la dispersion de macrophytes et d'invertébrés parfois invasifs (FRISCH *et al.*, 2007 ; BROCHET *et al.*, 2009).

Enfin, d'autres vertébrés (mammifères, reptiles) peuvent entretenir des relations avec le réseau trophique des SSL. Certains vont principalement prédateur des invertébrés (Musaraigne aquatique, Cistude), d'autres des amphibiens (Couleuvres, mustélidés). Certains vont consommer des végétaux (rongeurs). Ne s'agissant pas pour la plupart d'espèces aquatiques, ces matières organiques consommées sont généralement exportées. Ils peuvent également participer à la dispersion des macrophytes (PEDROSA *et al.*, 2019) et invertébrés (PECK, 1975 ; VANSCHOENWINKEL *et al.*, 2008). En cas de surpopulation, certaines espèces peuvent avoir des impacts importants et parfois spectaculaires, qui peuvent être ponctuels, comme les ragondins ou les sangliers (piétinement et altération de la zone littorale, consommation des macrophytes et de certains invertébrés (ARRINGTON *et al.*, 1999 ; GIMÉNEZ-ANAYA *et al.*, 2008 ; GETHÖFFER & SIEBERT, 2020)).

Comme indiqué plus haut, les **macrophytes** jouent un rôle déterminant sur les communautés d'invertébrés. La richesse spécifique de la plupart des invertébrés est positivement corrélée au recouvrement en macrophytes (HEINO, 2000 ; HASSALL *et al.*, 2011) à la diversité d'espèces ou de formes de macrophytes (WALKER *et al.*, 2013). La nature et le recouvrement des herbiers a également une influence sur les traits biologiques des invertébrés (CÉRÉGHINO *et al.*, 2008a). Cela s'explique notamment par la fonction d'abri, qui peut compenser les effets de la prédation piscicole (PAUKERT & WILLIS, 2003 ; BROYER & CURTET, 2011).

1.4.4.4. Distribution spatiale et temporelle des invertébrés et des macrophytes au sein des SSL

Les plans d'eau sont des milieux qui peuvent présenter une forte variabilité spatiale et temporelle, tant pour les invertébrés que pour les macrophytes.

La plupart des êtres vivants des plans d'eau adoptent une répartition en patch (KRATZ *et al.*, 2005). Un patch est « une zone non linéaire relativement homogène qui diffère de ses alentours » (FORMAN, 1995). Ces patches sont la résultante de perturbations qui varient dans l'espace et le temps, et qui permettent l'installation d'espèces aux caractéristiques biologiques différentes (PICKETT & WHITE, 1985). Si en cours d'eau on peut considérer que les patches s'organisent de l'amont vers l'aval par le biais de processus géomorphologiques (BUFFINGTON & MONTGOMERY, 2013), les patches observés dans les SSL semblent beaucoup moins prédictibles.

Leur répartition peut être induite par :

- > Le fetch, qui dépend de la morphologie générale du plan d'eau et de son exposition aux vents. Le fetch peut participer dans les plus grands plans d'eau à la distribution des substrats au sein du plan d'eau (HÅKANSON, 1977) et augmenter, parfois localement, la turbidité. Les vagues entraînent également des turbulences qui conditionnent l'installation de certaines espèces de macrophytes (JEPPESEN *et al.*, 1998), et limite celle des invertébrés dans les zones les plus exposées (CALOW, 1973 ; BRODERSEN, 1995).

- > La couverture arborée qui peut limiter en particulier dans les plus petits plans d'eau le rayonnement direct donc modifier la thermie (NILSSON & SVENSSON, 1995) et limiter le développement des macrophytes (SENDER, 2016). Cette couverture arborée peut apporter localement des habitats/matières organiques modifiant l'édifice trophique des plans d'eau (STOLER & RELYEA, 2011 ; EARL & SEMLITSCH, 2013) et enrichir les

eaux en matières humiques susceptibles de modifier la couleur de l'eau – donc la transparence- (PEREIRA *et al.*, 2012). L'ombrage peut donc limiter la richesse des invertébrés et des macrophytes (HASSALL *et al.*, 2011), modifier la composition des macrophytes (JOYE *et al.*, 2006) et des invertébrés (MOKANY *et al.*, 2008) ou diminuer la couverture des macrophytes sans altérer la richesse floristique, les végétaux pouvant se développer en dehors des zones ombragées (SENDER, 2016). Enfin, quelques espèces sont quasi exclusives des milieux ombragés, tels le macrophyte *Hottonia palustris*, tandis que des invertébrés peuvent avoir des affinités très différentes à l'ombrage, comme les espèces du genre *Acilius*, dont certaines préfèrent des milieux ouverts, d'autres des milieux ombragés (BERGSTEN & MILLER, 2005).

> la morphologie littorale, et l'accès à la lumière qui en découle, permettant ou non l'installation de communautés de macrophytes selon leur morpho-groupe (POKORNÝ & BJÖRK, 2010) et leur affinité à la lumière (MIDDELBOE & MARKAGER, 1997 ; SØNDERGAARD *et al.*, 2013). Les macrophytes tendent ainsi à adopter (lorsque le gradient de profondeur le permet) une distribution transversale en lien avec l'accès à la lumière mais également le niveau d'humidité.

> les types de substrat, qui vont conditionner l'enracinement des espèces pourvues d'un système racinaire (DUARTE & KALFF, 1986 ; DUARTE *et al.*, 1986 ; LACOUL & FREEDMAN, 2006b).

> L'alimentation en eau, (1) provenant d'un cours d'eau, qui peut modifier localement la chimie de l'eau, sa transparence, et la répartition des substrats dans le plan d'eau (KRATZ *et al.*, 2005), mais (2) également des émergences/résurgences de nappe, susceptible de modifier localement la chimie des eaux et les communautés de macrophytes (PÉRILLON & HILT, 2016).

L'hétérogénéité des habitats est généralement concentrée sur les zones marginales, ce qui peut expliquer l'absence de relation surface-richesse dans les mares chez les invertébrés (HASSALL & ANDERSON, 2015). Cette zone contient la majeure partie de la biodiversité en invertébrés (SYCHRA *et al.*, 2010) et en macrophytes (MURRAY-HUDSON *et al.*, 2012).

Au sein de la zone marginale d'un plan d'eau, les communautés d'invertébrés sont plus diversifiées et abondantes lorsque le milieu est végétalisé que non végétalisé, et la variabilité des communautés est moins importante dans les milieux végétalisés que non végétalisés (GETHING *et al.*, 2020). Dans les zones végétalisées, les communautés varient en fonction de la structure de la végétation (flottante, émergente, submergée (SUREN *et al.*, 2008)) et de la densité du patch

(RENNIE & JACKSON, 2005). Enfin, au sein de chaque patch, les communautés sont différentes en fonction de leur complexité fractale (JEFFRIES, 1993 ; MCABENDROTH *et al.*, 2005). De plus, l'occupation de la végétation par les invertébrés peut être différente en présence de poissons (RENNIE & JACKSON, 2005).

Observation de terrain

Exemple d'hétérogénéité spatio-temporelle extrême : dans une petite mare forestière très ombragée, j'ai capturé la quasi-totalité de la diversité en macroinvertébrés et en zooplancton dans une flaque de lumière représentant moins de 2% de la superficie du plan d'eau. Il est probable que dans ce contexte les invertébrés se déplacent en fonction de l'heure de la journée.



Les niveaux d'eau de nombreux SSL peuvent varier suffisamment pour modifier le niveau d'inondation de certains herbiers ou la chimie des eaux et des sédiments, ce qui peut influencer significativement le résultat de l'échantillonnage des invertébrés en fonction des saisons (LUDDEN, 2000 ; GASCÓN *et al.*, 2005), mais assez peu celui des macrophytes (ROUISSI *et al.*, 2014). Toutefois, les variations hydrologiques saisonnières semblent peu impacter les communautés d'invertébrés à l'échelle interannuelle (SUREN & LAMBERT, 2010). De plus, les zones littorales peu profondes soumises aux fluctuations de niveau d'eau et à l'effet de houle sont réputées plus hétérogènes (SCHEIFHACKEN *et al.*, 2007). Toutefois, ces études ne concernent que les substrats déposés des zones exposées à la houle des grands plans d'eau. Les communautés d'invertébrés des habitats littoraux présentent en général une plus faible variabilité spatio-temporelle que ceux des zones profondes (JOHNSON, 1998).

Si la variabilité temporelle influence fortement les communautés de macrophytes, elle ne remet pas en cause l'information récoltée sur une unique campagne d'échantillonnage (MARLENE *et al.*, 2020). Pour les invertébrés, il est conseillé d'échantillonner au moins deux fois dans l'année, au printemps et en automne, pour les suivis de biodiversité les plus exhaustifs possible (HILL *et al.*, 2016b).

Les SSL sont donc des milieux très hétérogènes. Il conviendra de prendre en compte cette hétérogénéité lors de la conception de protocoles d'échantillonnage.

Des revues des protocoles de suivi spécifiques ou non des SSL ont déjà été réalisés dans le passé (e.g. RESH & McELRAVY, 1993 ; ADAMUS & DANIELSON, 2001 ; FENNESSY *et al.*, 2004 ; INDERMUEHLE *et al.*, 2004), principalement au début du 21^{ème} siècle. Cette époque correspond à un essor historique de la recherche sur les suivis des SSL. Toutefois, le développement de protocoles

d'échantillonnage et d'outil de bioindication des SSL n'a plus le vent en poupe en Europe depuis la fin de la première décennie du 21^{ème} siècle, alors qu'il est rare que ces protocoles aient conduit à des indicateurs robustes d'intégrité biologique (ADAMUS & DANIELSON, 2001) ou DCE-compatibles sur de larges aires géographiques. Seuls les protocoles reposant sur le suivi des macrophytes et des macroinvertébrés, de loin les plus étudiés, sont détaillés dans ce manuscrit. En raison de la multiplicité des protocoles existants, ils ont été regroupés par compartiment et par grande famille de stratégie, et quelques exemples illustrant la très grande diversité des approches ont été indiqués. Aucune méthode applicable aux plans d'eau peu profonds, permettant d'échantillonner les plans d'eau de superficies comprises entre quelques m² et au moins 20 ha ne semble avoir été testée. Il était donc nécessaire de proposer de nouveaux protocoles d'échantillonnage pour les macrophytes et les invertébrés, permettant de récolter des données (1) qualitatives pour répondre aux questions de conservation, (2) quantitatives ou semi-quantitatives, indispensables pour répondre à une large gamme de questions scientifiques ou opérationnelles.

1.4.5. Trajectoire historique et impact des activités anthropiques

Les plans d'eau peuvent, dans un territoire fortement anthropisé comme la France, être regroupés en « territoires limniques » (BARTOUT & TOUCHART, 2017), c'est-à-dire en territoires où la majorité des plans d'eau ont une genèse et des caractéristiques hydromorphologiques communes. Quelques rares études ont montré des résultats contradictoires sur l'influence de l'âge des plans d'eau sur les communautés de macrophytes (EDVARSEN & ØKLAND, 2006 ; ALAHUHTA *et al.*, 2020). Au sein de ces territoires limniques, l'évolution des usages (SAJALOLI *et al.*, 2000) ou de l'occupation du sol, y compris le remplacement de vieux arbres par des arbres plus jeunes (BATZER *et al.*, 2000) peut modifier processus physiques et structure et composition des communautés. C'est tout un pan de recherches, à la croisée entre géographie et écologie, qui reste largement à explorer.

Les perturbations d'origine anthropiques susceptibles d'impacter les communautés d'invertébrés et de macrophytes obéissent là encore à des échelles physiques spatiales et temporelles emboîtées, incluant (1) le dérèglement climatique, (2) les activités anthropiques à l'échelle du bassin versant (occupation du sol, eutrophisation...), (3) les espèces exotiques envahissantes ou l'introduction d'espèces (4) le développement anthropique de la zone littorale, (5) les usages au sein du plan d'eau, tels que l'empoisonnement et les activités de pêche

associées. Les activités anthropiques agissent directement ou indirectement sur la majorité des facteurs environnementaux cités plus haut.

Le dérèglement climatique tend à faire régresser les espèces d'invertébrés sténothermes d'eau froide, en particulier dans les plans d'eau alpins (ILG & OERTLI, 2014), et à affecter les formes de macrophytes submergées (impact indirect sur la transparence de l'eau via l'augmentation des températures), et émergées (perturbation des fluctuations de niveau d'eau) (SHORT *et al.*, 2016). Il augmente la prédation des macrophytes en favorisant les espèces de poissons ou d'invertébrés phytophages (ZHANG *et al.*, 2019). Il favorise la croissance des hydrophytes, augmentant les profondeurs maximales de colonisation, mais tend à diminuer le recouvrement des herbiers (JEPPESEN *et al.*, 2014). D'après ROSSET *et al.* (2010) le dérèglement climatique devrait conduire à une augmentation globale de la richesse floristique et faunistique dans les zones tempérées. Toutefois, ces résultats peuvent être pondérés par (1) l'augmentation de la fréquence des états turbides (HARGEBY *et al.*, 2005), (2) de blooms algaux (GOBLER, 2019) (3) la multiplication des assecs (MEERHOFF *et al.*, 2012), et (4) l'augmentation des aires de colonisation des espèces exotiques envahissantes (BURGIEL & MUIR, 2010).

Les espèces exotiques envahissantes sont considérées comme une des causes majeures de perte de la biodiversité et de dégradation des habitats (D'ANTONIO *et al.*, 2001). Elles peuvent altérer simultanément les structures écologiques, les fonctions et les services des SSL (FLOOD *et al.*, 2020). La plupart des espèces exotiques les plus impactantes (NENTWIG *et al.*, 2018) ont la particularité d'être des espèces ingénieures, qui modifient physiquement et parfois drastiquement l'écosystème envahi, en plus d'impacter directement les communautés par prédation ou compétition interspécifique (RODRÍGUEZ *et al.*, 2005 ; EMERY-BUTCHER *et al.*, 2020). Ainsi, l'invasion de l'écrevisse de Louisiane en Gironde a conduit à la disparition de 98% des coléoptères aquatiques inventoriés dans les marais de la Perge, le reste de la faune ayant été sévèrement atteint (BAMEUL, 2013). L'introduction de poissons dans des milieux naturellement non empoisonnés peut également avoir de graves conséquences sur les communautés d'invertébrés et de macrophytes des SSL (MENDOZA *et al.*, 2012 ; MIRÓ, 2015).

L'occupation du sol peut avoir une influence déterminante sur la composition des communautés d'invertébrés. La distance avec un centre urbain (donc la diminution des perturbations liées à l'urbanisation) peut être positivement corrélée avec les abondances des Trichoptères, bivalves et odonates. La surface occupée par la forêt ou les milieux ouverts peut également affecter ces abondances (HEDBERG, 2019). Le pourcentage d'artificialisation du bassin versant tend à diminuer la proportion des groupes d'invertébrés sensibles (TIMM & MÖLS, 2012).

Le pâturage, qui peut apporter des nutriments et altérer significativement les zones peu profondes par piétinement (VAN DEN BROECK *et al.*, 2019) peut diminuer la richesse et influencer la composition des invertébrés (EPELE & MISERENDINO, 2015) et des macrophytes (MANZO *et al.*, 2020).

Le développement anthropique du littoral inclue des entrées diffuses de nutriments et de contaminants, ainsi qu'une perturbation physique de l'habitat. Des activités liées à ce développement, comme l'utilisation de bateaux à moteur, peuvent impacter les communautés en coupant la végétation aquatique et en remuant les sédiments. De telles perturbations peuvent avoir pour conséquence une régression de la richesse floristique totale, ainsi que celle des espèces tolérantes ou flottantes (HATZENBELER *et al.*, 2004). Ce développement anthropique diminue également les recouvrements des espèces émergentes et flottantes (RADOMSKI & GOEMAN, 2001).

Les activités anthropiques au sein du plan d'eau peuvent altérer les communautés, telles que la baignade, via le piétinement de la zone littorale, ou les activités nautiques (ASPLUND, 2000 ; VENOHR *et al.*, 2018). Le nourrissage des oiseaux ou des poissons par les riverains attire de plus fortes populations d'oiseaux (STØSTAD *et al.*, 2017) et peut augmenter significativement les problèmes d'eutrophisation (TURNER & RUHL, 2007), tout comme l'utilisation de bouillettes pour la pêche (ARLINGHAUS & NIESAR, 2005). Une trop forte population d'oiseaux d'eau peut également consommer la plupart des hydrophytes et entraîner une perturbation significative de la zone littorale par piétinement (MOSS *et al.*, 1997). Ces oiseaux et ces poissons, en tant que vecteurs du botulisme, peuvent également contribuer à une perte d'usages (ESPELUND & KLAVENESS, 2014).

L'eutrophisation est une des sources les plus citées de perturbation des écosystèmes aquatiques (SCHINDLER, 2006). Elle modifie la composition et la localisation des ressources et altère les flux d'énergie et de biomasse dans le réseau trophique (ALEXANDER *et al.*, 2017). Dans les SSL, l'eutrophisation est une des causes principales de basculement en état turbide (SCHEFFER & NES, 2007). Elle peut favoriser également les espèces exotiques envahissantes (BYERS, 2002). Toutefois, l'eutrophisation peut avoir des effets contrastés pour la conservation selon les groupes considérés : significatifs chez les macrophytes, absents chez certains invertébrés comme les Gastéropodes, suggérant l'importance de conserver une diversité de situations à l'échelle d'un réseau de plans d'eau (ROSSET *et al.*, 2014). L'eutrophisation influence généralement richesses des invertébrés et macrophytes selon la règle de la perturbation intermédiaire, tendant dans un premier temps à augmenter les richesses taxonomiques à niveaux trophiques moyens, puis à les diminuer à niveaux trophiques élevés (CHASE & LEIBOLD, 2002 ; HASSALL *et al.*, 2011). Une trop forte eutrophisation tend à diminuer le recouvrement en macrophytes et

favorise les formes flottantes (JEPPESEN *et al.*, 2000). Elle fait disparaître les habitats macrophytiques essentiels à de nombreux groupes d'invertébrés, et augmente l'abondance de certains groupes alimentaires, comme les collecteurs, tout en réduisant d'autres groupes plus inféodés aux habitats macrophytiques, comme les racleurs (PAN *et al.*, 2015).

1.5. Définition du champ de recherche et objectifs

La complexité des mécanismes et des problématiques liés au fonctionnement écologique et à la gestion des SSL et structurant les communautés restent méconnus. L'absence de méthode nationale pour évaluer ces écosystèmes nécessite des recherches dans un pays à la géographie extrêmement complexe, qui regroupe 4 régions climatiques (alpine, atlantique, continentale et méditerranéenne) et de nombreux territoires aux histoires diverses qui ont conditionné usages, enjeux, nature et diversité des plans d'eau. La France présente en outre un fort gradient altitudinal (de -10 à 4810m) et une géologie très hétérogène (des sables granitiques landais aux plaines calcaires de Champagne). Or, les recherches écologiques sur les petits plans d'eau se sont principalement portées sur des territoires relativement homogènes et des gammes de superficies restreintes, que ce soit en France (voir plus haut), en Europe (e.g. SOLIMINI *et al.*, 2007 ; TRIGAL *et al.*, 2008), aux États Unis (U.S. EPA, 2002a) ou en Amérique du Sud (EPELE *et al.*, 2019), ou de grande aires géographiques mais (1) avec un faible nombre de plans d'eau très dispersés (e.g. GARCÍA-GIRÓN *et al.*, 2020), ou (2) un grand nombre de plans d'eau agglomérés dans des zones géographiques restreintes (e.g. ZAMORA-MARÍN *et al.*, 2021, avec des plans d'eau concentrés sur le plateau Suisse, dans la Brenne en France et dans la Murcie en Espagne). Nombreux sont les facteurs biotiques et abiotiques qui peuvent déterminer les communautés de macrophytes et d'invertébrés à l'échelle de la France continentale. Tenter d'identifier comment ils peuvent être hiérarchisés est indispensable tant pour proposer des solutions adaptées de naturation ou renaturation pour les gestionnaires d'espaces naturels, que pour développer des outils d'évaluation de l'état de conservation ou d'intégrité biologique. En effet, concevoir de tels outils passe nécessairement par la définition d'une typologie dépendante des facteurs environnementaux les plus déterminants (KARR & CHU, 1997).

Cette thèse se structure en trois chapitres. Elle a pour objectif (1) de tester des protocoles d'échantillonnage des macrophytes et des invertébrés adaptés à une large gamme de superficie de plans d'eau (au moins 1 m² à 20ha) et à partir de ces protocoles, de préciser les grands facteurs qui conditionnent la répartition des macrophytes et des invertébrés à travers un grand nombre de plans d'eau dans une large gamme de situations, (2) d'étudier plus spécifiquement les facteurs qui conditionnent ces communautés dans les plans d'eau en situation de « référence » (c'est-à-dire le moins impacté possible par l'homme), afin de s'affranchir au mieux de l'influence des activités anthropiques. Ce jeu de données de référence contient également un plus grand nombre de données environnementales, en particulier physico-chimiques, qui devrait permettre de mieux préciser l'impact de la géologie et de l'hydrogéologie sur les communautés. La structure et la composition des macrophytes et des invertébrés des SSL seront traités respectivement dans les Chapitres 1 et 2. Chaque chapitre est structuré en trois sous-parties : l'évaluation de la pertinence du protocole d'échantillonnage, l'identification des facteurs discriminants de la composition des communautés sur un large panel de plans d'eau et enfin plus particulièrement dans des plans d'eau peu impactés par les activités humaines.

Dans le chapitre 3, les résultats obtenus pour les macrophytes et les macroinvertébrés seront confrontés et discutés. Enfin de nouvelles perspectives notamment en termes de gestion et de conservation des SSL seront proposées.

Chapitre 1. Nouveaux protocoles d'échantillonnage adaptés aux macrophytes des SSL et principaux facteurs environnementaux déterminants des communautés

De nombreux protocoles de suivis macrophytes ont été développés pour les SSL (e.g. Table 1.1). La plupart reposent sur une utilisation de quadrats positionnés sur des transects. Le nombre de quadrats peut être fixe ou superficie-dépendant. Tous les utilisateurs de quadrats ont sélectionné cet usage en présupposant qu'il permettait d'obtenir une image plus représentative des recouvrements qu'une simple estimation visuelle globale. D'après des travaux menés en Oregon, il faudrait environ 200 quadrats équidistants pour estimer avec une bonne fiabilité les % de recouvrement des différentes espèces de macrophytes dans une zone humide (ADAMUS & DANIELSON, 2001). LING (2006), a montré que l'usage de transects pouvait poser des problèmes de représentativité, probablement en lien avec la forte hétérogénéité spatiale des SSL. Les transects et quadrats sont connus pour être efficaces pour estimer les recouvrements des espèces dominantes, mais également pour être très peu performants pour obtenir une image fiable de la richesse taxonomique totale, et des recouvrements des espèces rares (MILLER & AMBROSE, 2000 ; PANTE & DUSTAN, 2012). De plus, des expérimentations randomisées sur des données spatiales générées artificiellement ont démontré qu'une forte agrégation conduisait à une forte sous-estimation de la richesse spécifique (MAY *et al.*, 2017). Dans le cas d'une répartition en patch une simple estimation visuelle serait plus performante (DETHIER *et al.*, 1993 ; BRÅKENHJELM & QINGHONG, 1995). De plus, LILLIE (2000), qui a utilisé à la fois une méthode systématique et une estimation globale des recouvrements de chaque espèce a observé que l'estimation globale était moins chronophage sur des plans d'eau de superficie comprise entre 0.004 et 2.75ha. Une méthode utilisant une simple estimation globale des recouvrements pourrait donc être plus rapide et plus représentative que des méthodes systématiques ou stratifiées. Toutefois, plus le site suivi est de grande superficie, plus l'estimation des recouvrements peut être biaisée (TRAXLER, 1997).

L'estimation des recouvrements peut prendre 4 formes :

- > des recouvrements en %, le plus répandu dans les suivis des SSL,
- > des % de quadrats occupés (e.g. SAGER & LACHAVANNE, 2009),
- > des estimations en classes de recouvrement non linéaire, comme les échelles de Tansley (e.g. DAFOR, ACFOR (TANSLEY, 1923)), de Kohler (KOHLER, 1978) ou de Braun-Blanquet (BRAUN-BLANQUET, 1964), que l'on peut éventuellement reconvertir en % de recouvrement, cuber (JANAUER & HEINDL, 1998) ou combiner avec la profondeur des herbiers (ENGLONER, 2015), pour donner une idée volumique des herbiers,
- > des estimations en classes de patch (e.g. quelques pieds, quelques petits herbiers, petits herbiers assez fréquents, grands herbiers discontinus, grands herbiers continus (AFNOR, 2010)).

Table 1.1 - Quelques méthodes d'échantillonnage des macrophytes des SSL

Famille de suivi	Exemples	Application/validation
Transects et quadrats Pression superficie dépendante. Recouvrements estimés en % au sein de chaque quadrat	(OERTLI <i>et al.</i> , 2005a ; SAGER & LACHAVANNE, 2009 ; INDERMUEHLE <i>et al.</i> , 2010) Quadrat de 0.25m ² . Le nombre de quadrats dépend de la superficie, selon une loi logarithmique. Les transects sont placés à équidistance. Un quadrat est placé à chaque intersection avec la rive. Aucun quadrat n'est placé dans les zones de profondeur >3m. Les zones non pédestres sont explorées depuis la zone pédestre au grappin ou au râteau. (Vallo & Wezel, 2011) Quadrats de 4m ² , positionnés tous les 50m, le long de 5 transects parallèles au sens d'écoulement de l'eau, dont 2 le long de la rive, les autres équidistants. Prospection en bateau. (Léquivard & Millouet, 2013) Quadrats de 1m ² , espacés de 1m, positionnés le long de 2 transects figurant la plus grande longueur et sa perpendiculaire sur sa plus grande largeur. Zones profondes non prospectées.	114 SSL Suisses, de superficie comprise entre 0.005 et 6ha, soit de 5 à 87 quadrats. Méthode validée à l'aide de courbes de cumul d'espèces. 83 étangs à vocation piscicole de la Dombes (France), de 2 à 86ha. 130 mares de la région Centre (France), de 0.0012ha à 0.37ha
Transects et quadrats Pression superficie dépendante Recouvrements estimés en % au sein de chaque quadrat	(Ling, 2006) 20 quadrats randomisés de 1m ² sur 1 transect pour chaque zone de végétation (émergeante, submergée, flottante, rive), uniquement en zone pédestre. (Maryland - U.S. EPA, 2003) Paires de transects de 50m positionnés de chaque côté du plan d'eau, positionnés à 4 profondeurs (rive, 25, 25-45, >45cm). Chaque transect est divisé en zone de 5m, une zone sur deux fait l'objet de 5 points contacts. Le nombre de transect est doublé au-delà de 20234m ² . (Cohen et al., 2004 ; Murray-Hudson et al., 2012) 2 transects, un positionné Nord-Sud, un autre Ouest-Est. Les relevés sont réalisés depuis chaque point cardinal (4 parcours) avec des quadrats de 1m*5m. Chaque parcours s'arrête après 3 quadrats consécutifs n'apportant pas d'information supplémentaire., ou après avoir échantillonné 33% de la longueur du parcours. (Manzo et al., 2020) 10 cercles équidistants de 0.25m ² sur chaque transect. 3 transects de 15m sont positionnés aléatoirement selon 8 positions cardinales possibles.	21 SSL en Australie, de superficie comprise entre 0.02 et 8ha. Validé par des courbes de cumul d'espèces. 30 SSL du Maryland. Correspond à 200 ou 400 points contacts par plan d'eau 75 SSL < 1ha, en Floride. Superficie des sites non précisée 29 SSL en Patagonie, de superficie comprise entre 0.01 et 1.2ha
Plots	(Galatowitsch et al., 2000 ; Gernes & Helgen, 2002) Inventaire de 1 « plot » de 100m ² .	71 + 40 SSL du Minnesota, de 4 à 40ha
Inventaire	(BIGGS <i>et al.</i> , 2000b) Inventaire intégral du plan d'eau sans estimation des recouvrements. Zones profondes prospectées à l'aide d'un grappin, depuis la zone pédestre ou un	313 SSL de Grande-Bretagne. Seul indice multimétrique macrophyte développé sur une large aire géographique et un

	bateau.	jeu de données conséquent
Famille de suivi	Exemples	Application/validation
Mixte	<p>(Núñez et al., 2015) Le nombre de quadrats est défini selon des gammes de superficie et positionné le long d'une ligne perpendiculaire à la plus grande longueur. En complément, l'ensemble des rives est parcouru. Les zones profondes sont explorées en bateau.</p> <p>(Bourdaghs & Gernes, 2019) Des unités de végétation homogène prospectables à pied sont identifiées sur photo aérienne ou sur le terrain. Un inventaire en méandre, chronométré ou non, est réalisé sur chaque unité. Les zones non prospectables à pied sont inventoriées depuis la rive à l'aide d'un râteau avec un manche télescopique de 6m depuis 3 stations représentatives. Les recouvrements sont estimés en %</p> <p>(Lillie, 2000 ; Lillie et al., 2002 ; Hauxwell et al., 2004) Inventaire du plan d'eau, avec estimation des recouvrements en 6 classes (type DAFOR) + estimation des % de recouvrements dans 18 quadrats équidistants de 20*50cm positionnés sur 3 transects qui « triangularisent » le plan d'eau. (AFNOR, 2010)</p> <p>Unités d'observation composées (1) d'une zone littorale prospectée à pied sur 100m, et (2) de 3 transects prospectés en bateau avec de fréquents points contacts au râteau/grapin. Le nombre d'unités d'observation dépend de la superficie du plan d'eau et du nombre de types de rive. Les types de rive occupant moins de 10% du périmètre ne sont pas échantillonnés. Les recouvrements sont estimés avec une échelle de 5 classes (type patch), surfacique en zone littorale, volumique sur les transects.</p>	<p>31 SSL de montagne en Espagne, permanents ou temporaires, de superficie comprise entre 0.15 et 12ha. Observations sur des plots séparés de 5m, entre 5 et 20 plots</p> <p>Méthode utilisée par les services de l'état du Wisconsin pour évaluer les zones humides</p> <p>Environ 180 plans d'eau du Wisconsin, entre 0.004 et 2.75ha</p> <p>Utilisé pour les suivis DCE en France, sur des plans d'eau de 10ha à >>50ha</p>

Dans le cadre de ce chapitre, nous testerons différents protocoles d'échantillonnage des macrophytes et nous nous intéresserons aux facteurs environnementaux qui déterminent les communautés de macrophytes dans les SSL, quels que soient leur niveau de perturbation anthropique. Ensuite, nous nous intéresserons à un nombre de stations plus restreint en situation de « référence », afin de nous affranchir au maximum des effets des perturbations anthropiques et identifier des communautés-types des SSL en situation de référence. Des relevés physico-chimiques ayant été réalisés sur ces stations, cette analyse devrait nous permettre de mieux étudier l'effet de la géologie et de l'hydrologie (fond géochimique, minéralisation de l'eau...) sur les communautés. Ce chapitre se scinde en deux parties rédigées sous forme d'articles, une première partie sur l'échantillonnage des macrophytes aquatiques et les facteurs environnementaux déterminants quels que soient les niveaux de perturbations

(article soumis à Biodiversity and Conservation) et la seconde sur les facteurs environnementaux déterminants et les groupes de communautés en situation de référence (article publié dans Waters).

1.1. Une nouvelle méthode d'échantillonnage des communautés de macrophytes dans les SSL : application à l'étude des influences des facteurs environnementaux sur leurs communautés

Dans le cadre de cette partie nous avons testé plusieurs protocoles d'échantillonnage des macrophytes et nous avons cherché à expliquer les facteurs déterminants de la composition et de la structure des communautés des macrophytes au sein de 262 SSL. Cette étude est rédigée sous forme d'un article qui a été soumis à la revue Biodiversity & Conservation. Le protocole d'échantillonnage plus détaillé est disponible en annexe.

A new method to monitor macrophyte communities in small shallow lakes and ponds.
LABAT F., THIEBAUT G., & PISCART, C. (Manuscrit 1)

1.1.1. Résumé

Les macrophytes constituent un compartiment clé du fonctionnement des SSL, car ils maintiennent un état clair des eaux à travers de nombreuses boucles de rétroaction. Afin de pouvoir évaluer l'état de conservation des SSL, il est indispensable de proposer aux gestionnaires des outils de suivi facile et rapide de la structure et la composition des communautés de macrophytes.

L'objectif de ce travail est double et consiste 1) à tester trois méthodes d'échantillonnage (S_{3m} , méthode stratifiée, méthode cartographiée) de 26 SSL et 2) d'appliquer la méthode S_{3m} à 262 SSL de superficie comprise entre $1m^2$ et 43ha, répartis dans 4 régions éco-climatiques de France continentale, à des altitudes comprises entre 2 et 3340m. Les trois méthodes d'échantillonnage testées pour suivre les macrophytes sont: (1) une méthode d'inventaire avec

des classes de recouvrement appelée « S_{3m} » ; (2) une méthode stratifiée, avec une pression d'échantillonnage inspirée de la méthode IBEM (INDERMUEHLE *et al.*, 2010) ou méthode dite « stratifiée » ; (3) une méthode d'inventaire avec les herbiers reportés sur photographie aérienne et informatisé à l'aide d'un logiciel SIG ou méthode dite « cartographiée ». La pertinence de chaque méthode a été évaluée à l'aide de sept descripteurs de la structure, de la composition ou des enjeux conservatoires des communautés de macrophytes. Les métriques calculées ont été : (1) la richesse floristique totale, une image synthétique mais quantitative de la biodiversité, (2) l'indice de diversité de Shannon (SHANNON, 1948), (3) la valeur moyenne de conservation SRI calculée d'après la liste rouge nationale (FOSTER *et al.*, 1989 ; ROSSET *et al.*, 2013), (4) l'index trophique des mares et étangs M-NIP (SAGER & LACHAVANNE, 2009), (5) le pourcentage de recouvrement des espèces submergées, (6) le pourcentage d'espèces exotiques, (7) la richesse en espèces peu fréquentes (espèces avec <1% de recouvrement dans la méthode cartographiée).

Dans le cadre du second objectif, des modèles additifs généralisés ont été utilisés pour identifier les facteurs environnementaux corrélés avec quatre descripteurs de la valeur conservatoire ou du fonctionnement de l'écosystème : (1) la richesse totale, (2) le SRI, (3) le pourcentage de recouvrement des espèces submergées, (4) le pourcentage d'espèce exotiques.

Les trois méthodes ont obtenu des résultats fortement corrélés pour évaluer la richesse floristique totale, le niveau trophique et le pourcentage de recouvrement des espèces submergées. Toutefois, la méthode stratifiée est peu efficace pour suivre avec précision le SRI et la richesse en espèces peu fréquentes (espèces exotiques ou patrimoniales) ce qui peut avoir des conséquences importantes dans la prise de décisions des gestionnaires. De plus, les richesses floristiques obtenues dans les 262 SSL sont supérieures à celles habituellement observées dans la littérature dans des zones géographiques comparables (OERTLI *et al.*, 2000 ; LÉQUIVARD & MILLOUET, 2013). Les modèles additifs généralisés indiquent que la superficie des plans d'eau, la distance à la source (un proxy de la connectivité), l'altitude (au-delà de 1000m), la verticalité des berges sont des facteurs explicatifs de la richesse floristique totale. Les écrevisses exotiques impactent la richesse floristique et le recouvrement en espèces submergées.

La présence de poissons augmente la richesse en macrophytes et le pourcentage d'espèces exotiques, et réduit l'intérêt patrimonial (SRI). La profondeur moyenne influence le pourcentage de recouvrement des espèces submergées, le SRI et le pourcentage d'espèces exotiques. Le contexte forestier tend à impacter la richesse floristique et le SRI. Enfin, l'ombrage tend à diminuer le pourcentage de recouvrement des espèces submergées. **Le protocole S_{3m} a été appliqué avec succès sur une grande diversité de SSL en France. Ce protocole est rapide,**

reproductible, et pertinent pour suivre les macrophytes aquatiques des SSL, et pourrait être appliqué pour évaluer leur état de conservation.

1.1.2. Introduction

Aquatic macrophytes strongly influence environmental characteristics in many ways. Moreover, aquatic macrophytes are known to modify both substrate and water chemistry, such as dissolved oxygen concentration in the rhizosphere (REHMAN *et al.*, 2017), change biogeochemical cycles (WETZEL & SØNDERGAARD, 1998), and contribute to primary and secondary productivity (PETERS & LODGE, 2010). Aquatic macrophytes also provide a substrate for epiphytic algae and their grazers (WOLTERS *et al.*, 2019), act as a food source for fish and birds (JEPPESEN *et al.*, 1998), and offer a physical refuge that buffers interactions between fish and zooplankton (SCHEFFER, 2001). They are involved in various feedback mechanisms tending to maintain a clear-water state (SCHEFFER & CARPENTER, 2003). They also provide numerous ecosystem services (HILT *et al.*, 2017). In most waterbodies, the composition and abundance of macrophytes have recently changed because of various human pressures (KÖRNER, 2002), such as eutrophication (ROSSET *et al.*, 2014), fish stocking (WILLIAMS *et al.*, 2002), or biological invasions (STIERS *et al.*, 2011). Furthermore, a positive influence of fish was established on floristic richness (HASSALL *et al.*, 2011), whereas Lodge and Lorman (1987) showed a negative influence of invasive crayfish on macrophyte communities.

While monitoring programmes have been widely implemented in European states due to the Water Framework Directive (WFD) for aquatic macrophytes in running waters and lakes (BIRK *et al.*, 2012), these programmes have largely failed to include shallow lakes that are < 50 ha (OERTLI *et al.*, 2005b) and have little influence on their biological conservation (HASSALL *et al.*, 2016). However, some methods, such as the “Biological Macrophyte Index in Lake” (IBML) in France (BOUTRY *et al.*, 2013) and the “Ecologic State Macrophyte Index” (ESMI) in Poland, could be applied for monitoring aquatic plant communities in large shallow lakes to evaluate ecological status but were not built to evaluate the conservation value of the communities. However, small shallow lakes and ponds (SSL) have a major contribution to the biodiversity conservation of freshwater ecosystems (LUKÁCS *et al.*, 2013). Moreover, the biological monitoring of aquatic plant communities is still in its infancy in European SSL. There is an urgent need to protect them and to preserve ecosystem services (HILL *et al.*, 2018). This means monitoring their biodiversity with adapted and efficient methodologies. Except for Great Britain and Switzerland, most European countries still lack ambitious SSL monitoring. In the UK, the Predictive System for Multimetrics

(PSYM) for ponds (Biggs et al. 2000) and the “Indice Biologique Etangs et Mares” (IBEM) in Switzerland (INDERMUEHLE *et al.*, 2010) provide contemporary examples of SSL monitoring. The PSYM method is based on the assessment of the richness of invertebrates and macrophytes and associated trophic ranking score (PALMER, 1992). The PSYM method can be used to assess ponds with a surface area of 1 m² to 5 ha (BIGGS *et al.*, 2000a). Macrophyte samplings correspond to a simple qualitative inventory (lists of species present in the lake). The IBEM index is valid in Switzerland and in border regions and for waterbodies ranging from 300 to 1000 m above sea level (asl). The IBEM method can be used to assess the floristic richness of SSL with a surface area of 50 m² to 6 ha and a mean depth between 0.30 m and 9 m. Neither of these methods allows monitoring of SSL neglected by WFD (between a few m² to 50 ha). As a consequence, a new method called S₃m (sampling of small shallow lake macrophytes), derived from the PSYM method, was proposed and compared with a stratified method derived from the IBEM method (INDERMUEHLE *et al.*, 2010) and with a mapped inventory method (hereafter, mapped inventories) (SIMPSON, 1991).

Our goal was to test the efficiency of the S₃m method to assess aquatic plant communities in SSL. To be applied by a broad range of users, this method should be cost-effective and reach several goals in terms of (1) representativity, (2) rapidity, (3) reproducibility, (4) flexibility, and (5) the ability to collect data fitted for various biological and conservation indices. To reach these goals, the efficiency and representativity of this new method was firstly compared on a panel of 26 SSL with two other sampling methods: (1) sampling strategy inspired by the IBEM method (INDERMUEHLE *et al.*, 2010), (2) mapped inventories with coverages computed with the SIG tool (e.g., Hutorowicz 2020). The aim of the first point was to determine if (1) the stratified method missed rare, patrimonial, or exotic species, with possible consequences in management decisions and (2) the three methods considered dominant species and evaluated the floristic richness. Secondly, the determinant biotic and abiotic factors of the macrophyte communities in 262 SSL were investigated using the S₃m method. The aim of the second point was to determine which factors influenced floristic richness. It was expected that (1) lower floristic richness and higher conservation value in high altitude SSL would be induced by climatic conditions; (2) distance from a source, a proxy of SSL connectivity and watershed size, would impact the conservation value of aquatic plant communities and floristic richness because a high connectivity degree facilitates biological dispersion and a larger watershed induces higher nutrient inputs in SSL; and (3) the presence of fish and crayfish would have an impact on floristic richness and the conservation value of aquatic plant communities.

1.1.3. Materials and Methods

1.1.3.1. Site selection and macrophyte sampling methods

In southwest France, 26 SSL were selected. They represented a large panel of morphometric conditions and considerable variations in water quality (Table 1.1.1): surface area from 258 to 95,000 m², mean depth from 0.1 to 5 m, shoreline index D (HUTCHINSON, 1975c) from 1.04 to 1.88, and various bank slopes, ranging from sites with less than 5% shoreline with vertical banks (15 sites) to sites with more than 75% shoreline with vertical banks (one site). All field data were collected during the years 2013–2014 in the summer.

Table 1.1.1 – Summary statistics of the physical features of the 26 selected SSL.

Table 1.1.1 - Statistiques résumant les caractères morphologiques des 26 SSL utilisés pour tester les méthodes d'échantillonnage des communautés de macrophytes

	Mean ± SD	Median	Max	Min
Surface area (m ²)	16579 ± 27508	4220	95000	258
Mean depth (m)	1.2 ± 1.1	1	5	0.1
Shoreline index	1.28 ± 0.23	1.21	1.88	1.04
% Banks with slope > 50%	[0-5%] = 15 sites ; [5-25%] = 4 sites ; [25-50%] = 3 sites ; [50-75%] = 2 sites ; [>75%] = 1 site			

The S₃m method was conducted using a meander method, which is known to be very efficient in detecting rare species (HUEBNER, 2007). Macrophytes were surveyed in a zigzag pattern, regardless of the depth. Deeper water zones were point-sampled. The IBML littoral five-scale from the French norm XPT90-328 classes (AFNOR, 2010) was chosen to estimate plant abundance (class 1: few individuals; 2: isolated small patches; 3: numerous small patches; 4: large discontinuous patches; 5: large continuous patches).

The stratified sampling method used quadrats and transects. The number of quadrats increased with the surface area of the SSL. A grid pattern was fixed with transects regularly spaced, perpendicular or parallel to the longest axis of the SSL. For each transect, two quadrats were located at each end of the transect, directly against the shoreline, at the usual SSL limit. The SSL limit is usually richer in plant species than in the profundal zone (OERTLI *et al.*, 2005a), and higher sampling pressure in this zone determines the stratified strategy. Other quadrats were positioned at each transect intersection. To evaluate the number of quadrats, a formula adapted from the IBEM method was used:

$$N_{transect} = 0.3652 \times area^{0.3873}$$

Square plot quadrats (1 m²), which were best fitted for sampling macrophyte communities in lakes, were selected (LING & JACOBS, 2010). In the field, transects were identified with pegs. Only macrophyte species met in quadrats were recorded.

For the mapped inventory, coverages of patches and isolated plants were estimated visually as accurately as possible and drawn directly with a recent aerial photograph of each SSL as a guide (SIMPSON, 1991). Drawings were converted to SIG shape files with QGIS software (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2021).

All surveys were conducted by walking on littoral and shallow zones. Vegetation in deeper zones was surveyed with a grapnel or a rake from a small boat with an electric motor when the depth was beyond 1.5 m or free diving. Species such as Characeae, *Ranunculus* subg. *Batrachium*, and mosses were kept in alcohol or dried for identification in the laboratory. All macrophytes (spermatophytes, bryophytes, ferns, and Characeae) were identified to the species level, when possible.

1.1.3.2. Comparison of sampling designs

To compare the 3 sampling methods, all data were converted to percent coverage. The relative coverage of each taxon from the mapped inventory, expressed as a percentage of the total area, was considered further as the reference data (the most complete and representative). The coverage of species from the mapped inventory was computed with R software (R CORE TEAM, 2020) and the sf R package (PEBESMA, 2018). For the stratified method, the percentage of quadrats occupied by each species was treated as relative coverage. For the S₃m method, a conversion scale (1 = 0.0001, 2 = 0.001, 3 = 0.02, 4 = 0.2, 5 = 0.6) was used. To obtain this scale, each S₃m value was converted to corresponding median values obtained with the mapped inventory from 9 of the 26 SSL aleatorily chosen. Values obtained with the other 17 SSL were used as data validation tests. Then, 7 descriptors were selected to identify the effects of the sampling method on macrophyte communities: (1) total floristic richness, a synthetic but quantitative picture of biodiversity, (2) Shannon diversity index, (3) median conservation value according to the national red list, (4) Trophic index M-NIP (SAGER & LACHAVANNE, 2009), (5) percent coverage of submerged species (spermatophytes + Characeae + bryophytes + Ferns), (6) percentage of exotic species, and (7) richness in 'infrequent species' (difficult to observe because their coverage is < 1% in mapped inventories). The median conservation value was calculated using the species rarity index (SRI) as follows: (1) all species present were given a score according

to their status on the French national red list, with 32 = CR (Critically Endangered), 16 = EN (Endangered), 8 = VU (Vulnerable), 4 = NT (Near Threatened), 2 = LC (Least Concern), 1 = other, 0 = neophyte; (2) the score of all species in each sample was summed to give a species rarity score; and (3) the species rarity score was divided by the number of species recorded in the sample to give the SRI score (FOSTER *et al.*, 1989 ; ROSSET *et al.*, 2013).

Sampling methods were compared with the Wilcoxon test and Spearman correlation between index values obtained with mapped inventories and other methods and illustrated with linear regression plots.

Finally, the duration of the assessment is a key criterion for the success of a monitoring method. It was compared between the three methods by measuring the time spent monitoring each SSL (sampling + data entry duration).

1.1.3.3. Application of the S_{3m} method in 262 SSL: influence of environmental factors on aquatic plant communities

In total, 262 SSL were selected, differing by their geographical situation and physical features (Figure 1.1.1, Table 1.1.2). They were located in various geological bedrocks (acid, calcareous, and mixed), under different climatic or altitudinal conditions, and in varied environments (forest, urban, and agricultural habitats). They were natural or man-made SSL and differed in their hydrological regime. Of the SSL, 22% were known to dry up. They underwent different biotic pressures (fish presence, invasive crayfish). Among the 262 SSL, 13% were invaded by exotic crayfish and 40% had fish. Each SSL was sampled once in the summer. Macrophyte taxa were monitored using S_{3m} from 2013 to 2020.

The influence of these environmental factors was studied on 4 descriptors: (1) total richness, (2) SRI score, (3) percent coverage of submerged species, and (4) percentage of exotic species.

A generalised additive model (GAM; Hastie and Tibshirani 1999) between floristic richness and 11 environmental factors was used to identify which factors were the best predictors. The best predictors were identified according to the REML method combined with null space penalisation (MARRA & WOOD, 2011). All GAMs were computed with R (R CORE TEAM, 2020) and the mgcv package (WOOD, 2017). Factors were transformed when appropriate, with assessment for normality and homoscedasticity using Shapiro–Wilk tests and histograms. As suggested by Hassall *et al.* (2011), the GAM was expected to be able to disentangle non-linear relationships between macrophyte richness and biotic or abiotic factors.

Table 1.1.2 – Main features of the 262 sites.

Table 1.1.2 – Principales caractéristiques des 262 sites analysés pour identifier les principaux facteurs déterminants des communautés de macrophytes

	Mean ± SD	Median	Max	Min
Surface area (m ²)	17614 ± 46172	734	414100	1
Mean depth (m)	1.0 ± 1.1	0.6	7	0.05
Shoreline index D*	1.34 ± 0.33	1.24	2.96	0.99
% Banks instable or with slope > 50%	0 = 127 sites; 1 = 59 sites; 2 = 34 sites; 3 = 28 sites; 4 = 14 sites			
Elevation (m a.s.l.)	456 670	138	3340	2
Distance from source (km)	33.8 126.2	0.1	950	0
Woodland (%)	44 45	20	100	0
Shade (%)	11 25	0	1	0
Drying	22% SSL were known to dry up			
Invasive crayfish presence	13% SSL were known with invasive crayfishes			
Fish presence	40% SSL were known with fishes			

* $D = \text{Perimeter} / (2 * \sqrt{\pi * \text{Surface area}})$

The tested factors were (1) elevation; (2) surface area; (3) distance from source DIS (as proposed in Labat et al. (2021)); (4) shoreline development index (HUTCHINSON, 1975c); (5) shoreline influence estimated with a 5-scale estimation according to the percentage of the perimeter with a slope > 50% or instable banks (0 = 0–5%; 1 = 5–25%; 3 = 50–75%, 4 > 75%); (6) mean depth; (7) ‘shade’; (8) percentage of woodland in the SSL’s surroundings (in a 50-m buffer zone); (9) drying (0 = not known to dry up, 1 = known to dry up); (10) fish presence; and (11) invasive crayfish presence (0 = fish or crayfish not known, 1 = fish or crayfish known). The factors were estimated using at least three field observations in various seasons during macrophyte sampling or according to landowners’ information.

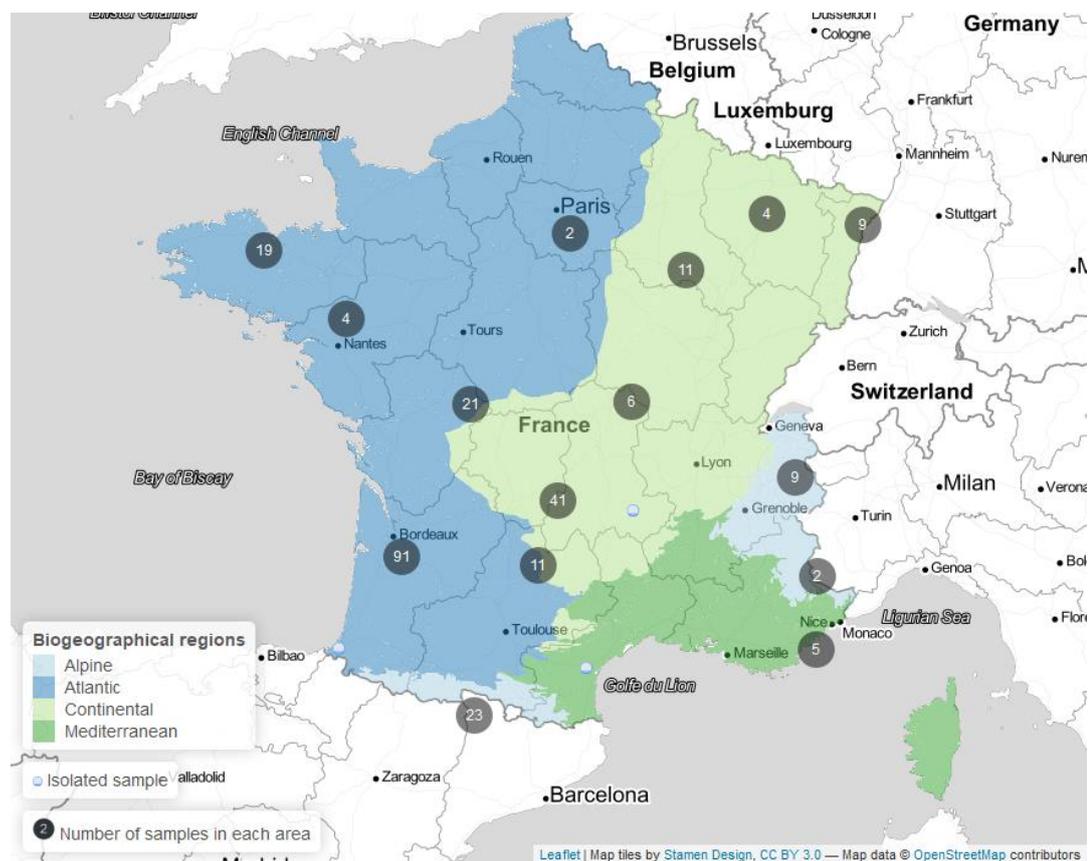


Figure 1.1.1 - Localisation des sites "macrophytes" échantillonnés. Le nombre dans les cercles indique le nombre de SSL échantillonnés dans chaque secteur

Figure 1.1.1 – Localisation of the sampling sites. The number in the circles indicates the number of samples of small shallow lakes in each area.

1.1.4. Results

1.1.4.1. Comparison between the three sampling methods

A total of 148 species, namely 97 helophytes, 33 submerged spermaphytes, 10 bryophytes, and 8 Characeae, were observed in the 26 SSL used for sampling comparison. Eight species were exotic, including six infrequent species. According to the French national red list, one species was vulnerable (*Utricularia intermedia*) and three were near threatened (*Hippuris vulgaris*, *Potamogeton acutifolius*, and *Utricularia minor*). One species was endemic to the southwest of France (*Caropsis verticillato-inundata*), and it is nationally protected and considered vulnerable on the IUCN red lists. Among these five species, three were infrequent (Table 1.1-S1). The effects of the 3 sampling methods on macrophyte communities are illustrated in Table 1.1.3 and Figure 1.1.2.

Table 1.1.3 – Mean values and standard deviation of the seven descriptors (n sites = 26) according to the three sampling methods. SRI: species rarity score, M-NIP: macrophyte nutrient index for ponds. The corresponding values for infrequent species (mapped coverage $\leq 1\%$) were also indicated. Small letters indicating significant differences between descriptors estimated by the stratified method and calculated by the two other methods (***) = p -value < 0.005, Wilcoxon tests).

Table 1.1.3 – valeurs moyennes et déviation standard des 7 descripteurs (n sites = 26) en fonction des trois méthodes d'échantillonnage testées. SRI = indice de rareté spécifique, M-NIP : indice d'eutrophisation des macrophytes des mares. Les valeurs correspondant aux espèces peu fréquentes (recouvrement <1% avec les inventaires cartographiés sont également indiquées). Les petites lettres indiquent les différences significatives entre descripteurs calculés avec les trois méthodes (stratifiée, cartographiée, et S_{3m})

	S3m	Mapped	Stratified
Total richness	23.85 ± 9.46 ^a	23.85 ± 9.46 ^a	14.61 ± 10.20 ^a
Shannon diversity index	1.86 ± 1.10 ^b	1.38 ± 0.94 ^b	4.53 ± 2.06 ^{***a}
SRI	2.24 ± 0.35 ^a	2.24 ± 0.35 ^a	2.08 ± 0.25 ^a
% coverage of submerged species	35.41 ± 27.0 ^a	32.67 ± 30 ^a	26.35 ± 22.78 ^a
% of exotic species	3.97 ± 4.95 ^a	3.97 ± 4.95 ^a	4.57 ± 7.30 ^a
M-NIP	2.69 ± 0.15 ^a	2.69 ± 0.15 ^a	2.64 ± 0.18 ^a
Number of infrequent species	19.73 ± 9.22 ^a	19.73 ± 9.22 ^a	10.34 ± 5.40 ^{***b}

The coefficient of correlation of each descriptor (richness, Shannon diversity index, SRI, M-NIP, percentage of submerged vegetation, and percentage of exotic species) was higher in mapped inventory and S_{3m} than in stratified method (Table 1.1.4). Correlations between S_{3m} and mapped inventory based on qualitative data (floristic richness, SRI, M-NIP, percentage of exotic species, richness of species present at low frequencies) were perfect ($r = 1$) and remained high with descriptors based on quantitative data, such as coverage of submerged species ($r = 0.95$) and Shannon diversity index ($r = 0.85$). The S_{3m} method was well correlated with the stratified method ($r \geq 0.6$, except SRI, $r = 0.45$, and exotic species $r = 0.58$). The correlation between the stratified method and mapped inventory was the weakest for qualitative descriptors, such as SRI and percentage of exotic species ($r = 0.45$ and 0.58 , respectively), and was high for M-NIP ($r = 0.84$) and floristic richness ($r = 0.81$). No significant differences between the three methods were obtained for any of the descriptors, except for Shannon diversity index and number of species present at a low frequency (Wilcoxon test $p < 0.005$). The stratified method significantly overestimated the Shannon diversity index by comparing it with the mapped inventory and S_{3m} ($\bar{x} = 4.53$ vs. 1.38 and 1.86 , respectively, Table 1.1.3). The total number of species present at a low frequency was underestimated in the stratified method by comparing it with the mapped inventory and the S_{3m} method ($\bar{x} = 10.34$ vs. 19.73 , respectively, $p < 0.005$, Table 1.1.3). Consequently, the stratified method failed to contact three of the eight exotic species and two of the patrimonial species, including vulnerable *Utricularia intermedia*.

Most of the other exotic or patrimonial species were missed in at least one site (Table 1.1-S1). The time spent monitoring was lower with the S₃m method (mean time = 80 ± 53 min) than with the stratified method (mean time = 180 ± 134 min). The mapped inventory was the most time-consuming method, with a mean time of 243 ± 162 min.

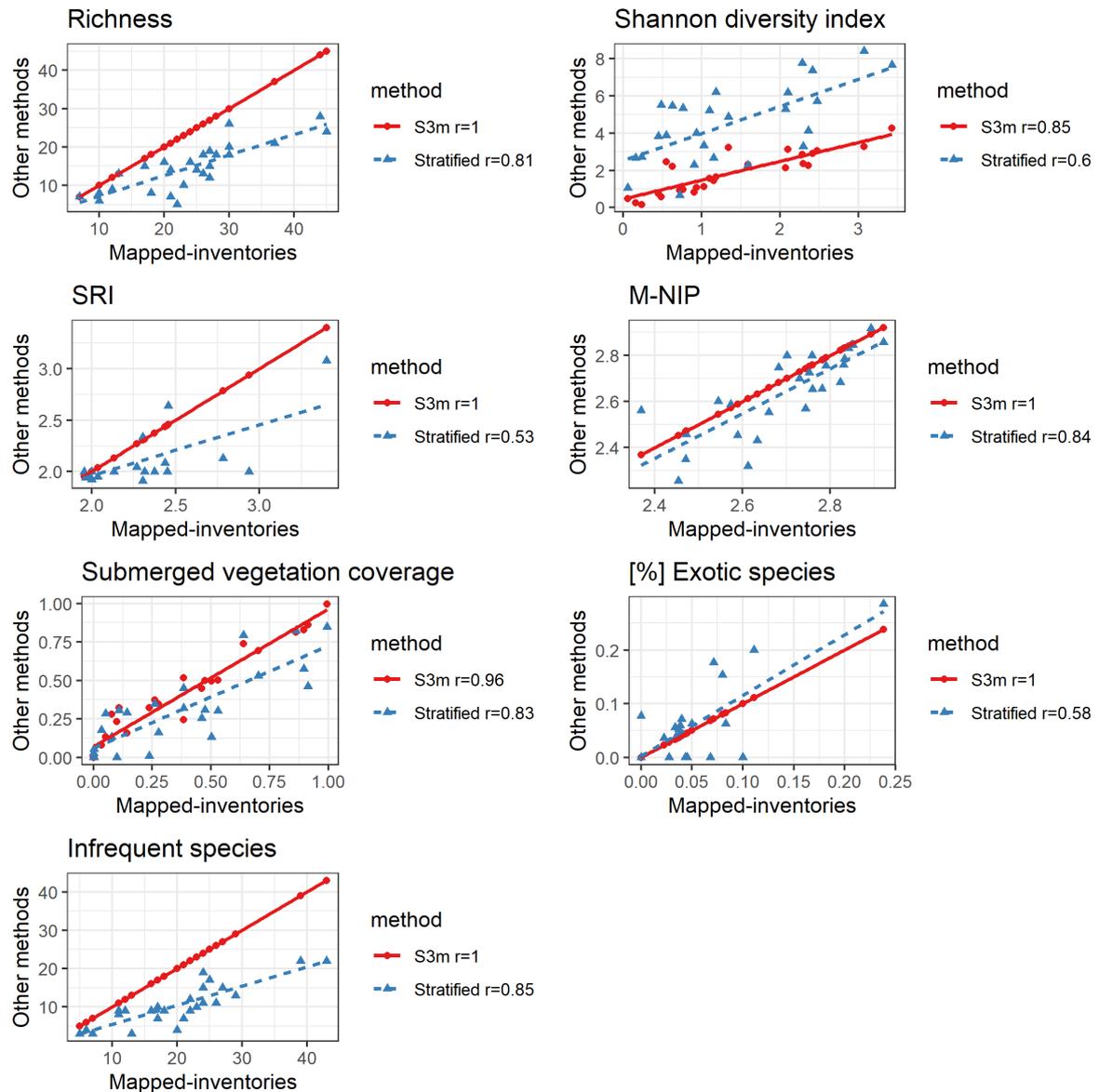


Figure 1.1.2 - Diagrammes de régression linéaire comparant les méthodes stratifiées et S₃m à la méthode d'inventaire cartographiée, à partir de sept descripteurs : la richesse floristique totale, l'indice de diversité de Shannon, l'indice de rareté spécifique d'après la liste rouge nationale française (SRI), l'indice trophique pour les mares suisses (M-NIP), le recouvrement relatif de la végétation submergée, le pourcentage d'espèces exotiques par rapport à la richesse totale, et le nombre d'espèces peu fréquentes. Les valeurs de corrélation de Spearman (r) obtenues avec les inventaires cartographiés sont mentionnées en légende de chaque diagramme

Figure 1.1.2 – Linear regression plots obtained for each method compared to mapped inventory results for seven descriptors: total floristic richness, Shannon diversity index, species rarity index according to French national red list (SRI), trophic index for Swiss ponds (M-NIP), submerged vegetation relative coverage, percentage of exotic species in relation to the total richness, and number of infrequent species. Corresponding Spearman correlation (r) with mapped inventories is mentioned in each plot legend.

Table 1.1.4 – Correlations between the S_3m , stratified and mapped-inventory sampling methods for the seven descriptors. SRI: species rarity score, M-NIP: macrophyte nutrient index for ponds. SIG = mapped inventories. Best correlations are **in bold**.

Table 1.1.4 - Corrélations entre les méthodes S_3m , stratifiée et cartographiée pour les sept descripteurs. SRI = indice de rareté spécifique, M-NIP : indice d'eutrophisation des macrophytes des mares. SIG = inventaires cartographiés. Les meilleures corrélations sont **en gras**.

		Richness			Shannon Diversity index			SRI			M-NIP		
		SIG	Strat.	S_3m	SIG	Strat.	S_3m	SIG	Strat.	S_3m	SIG	Strat.	S_3m
Richness	SIG	1	0,81	1									
	Strat.		1	0,81									
	S_3m			1									
Shannon	SIG				1	0,60	0.85						
	Strat.					1	0,64						
	S_3m						1						
SRI	SIG							1	0.45	1			
	Strat.								1	0.45			
	S_3m									1			
M-NIP	SIG										1	0,84	1
	Strat.											1	0,84
	S_3m												1
		Submerged			Exotic			Infrequent Species					
		SIG	Strat.	S_3m	SIG	Strat.	S_3m	SIG	Strat.	S_3m			
Submerged	SIG	1	0.83	0.96									
	Strat.		1	0.84									
	S_3m			1									
Exotic	SIG				1	0.58	1						
	Strat.					1	0.58						
	S_3m						1						
Infrequent species	SIG							1	0.85	1			
	Strat.								1	0.85			
	S_3m									1			

1.1.4.2. Influence of environmental factors on macrophyte communities in French SSL

A list of 238 taxa, namely 40 bryophytes, 20 Characeae, 107 helophytes, and 71 submerged or floating spermatophytes or fern species, were established in all 262 SSL. According to the national red list, 3 species were considered vulnerable, 9 near threatened, 152 least concerned, 1 data deficient, and 13 exotics.

The mean floristic richness by site was 20 ± 14 taxa, with a minimum of 1 species and a maximum of 73 taxa. Sampling time was usually around 30 min to 4 h, with a maximum of 8 h in a very unfavourable context (7.4 ha SSL, with most of the shoreline colonised by dense brambles, and whole waterbody occupied by dense *Ceratophyllum* stand, that made it impossible to sail with an electric motor).

GAMs identified 7 factors determinant for total richness, 6 for SRI, 3 for coverage of submerged species, and 5 for percentage of exotic species (Table 1.1.5). The influence of the factors on the 4 descriptors is summarised in Table 1.1.5, and the fitted relationships are shown in Figure 1.1.3. The deviances explained by the models were 73, 25, 15, and 39%, respectively. Surface area was the strongest predictor ($F = 19.28$) of total richness, followed by DIS ($F = 5.57$), elevation ($F = 5.08$), bank slope ($t = -3.57$), presence of invasive crayfish ($t = -2.57$), fish presence ($t = 2.11$), and woodland ($F = 1.5$). The influence of surface area on floristic richness was log-linear, corresponding to an increase in floristic richness with increasing surface areas. The influence of elevation on floristic richness was not clear from 0 to 1000 m, whereas a clear decrease in floristic richness with increasing elevation was established over 1000 m asl (Figure 1.1.3). DIS, a proxy of SSL connectivity, had a positive influence on floristic richness until 5 km, and after, it had a negative effect. Fish presence favoured floristic richness, whereas the presence of invasive crayfish, woodland context and banks verticality and instability had negative effects on floristic richness (Figure 1.1.3).

SRI was well explained by environmental factors ($R^2 = 0.23$). Surface area ($F = 0.47$) and elevation ($F = 2.54$) tended to have a positive influence, whereas the influence of fish presence ($t = -2.34$), DIS ($F = 1.03$), and woodland ($F = 0.45$) was negative. Mean depth seemed to have a positive influence from 0 to 1.8 m and a negative influence over 1.8 m. Three factors, invasive crayfish, shade, and mean depth, had a weak impact ($R^2 = 0.12$) on submerged species coverage ($t = -2.36$, $F = 1.88$, $F = 0.74$, respectively; Figure 1.1.3). A decrease was observed in the submerged vegetation cover along an increasing shade gradient ($F = 1.88$). The impact of mean depth on submerged vegetation cover occurred when the depth was > 1.8 m ($F = 0.74$). Below

1.8, the influence of mean depth was positive (Figure 1.1.3). The presence of invasive crayfish reduced the cover of submerged plants ($t = -2.36$).

The percentage of exotic species was favoured by distance from the source ($F = 3.80$), fish presence ($t = 3.18$), and mean depth ($F = 0.81$). Elevation ($F = 3.31$) and invasive crayfish presence (-2.28) tended to limit the percentage of exotic plant species (Figure 1.1.3).

*Table 1.1.5 – Results of the generalised additive model (GAM) describing the four descriptors of macrophyte communities in 262 SSL in terms of biotic and abiotic factors. All values are F-statistics apart from parametric factors (banks verticality & instability, invasive crayfish, and fish presence), which are t-statistics. Significance at: *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$. Only factors and values with at least $P < 0.05$ were indicated.*

*Table 1.1.5 – Résultats des modèles additifs généralisés (GAM) décrivant les quatre descripteurs biotiques et abiotiques des communautés de macrophytes de 262 SSL. Toutes les valeurs sont des F-statistiques, excepté les facteurs paramétriques (verticalité et instabilité des berges, présence d'écrevisses invasives et de poissons, qui sont des t-statistiques. *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$. Seuls les facteurs et valeurs avec au moins $P < 0.05$ sont indiquées.*

		Total richness	SRI	Submerged	Exotic
Surface area		19.28***	0.47*		
Distance from source (DIS)		5.57***	1.03**		3.80***
Elevation		5.08***	2.54***		3.31***
Banks verticality & instability		-3.57***			
Invasive crayfish presence		-2.57*		-2.36*	-2.28*
Fish presence		2.11*	-2.34*		3.18**
Woodland		1.50***	0.45*		
Shade				1.88***	
Mean depth			0.84*	0.74*	0.81*
<i>R²-adjusted</i>		0.71	0.23	0.12	0.38
<i>Deviance explained</i>		0.73	0.25	0.15	0.39

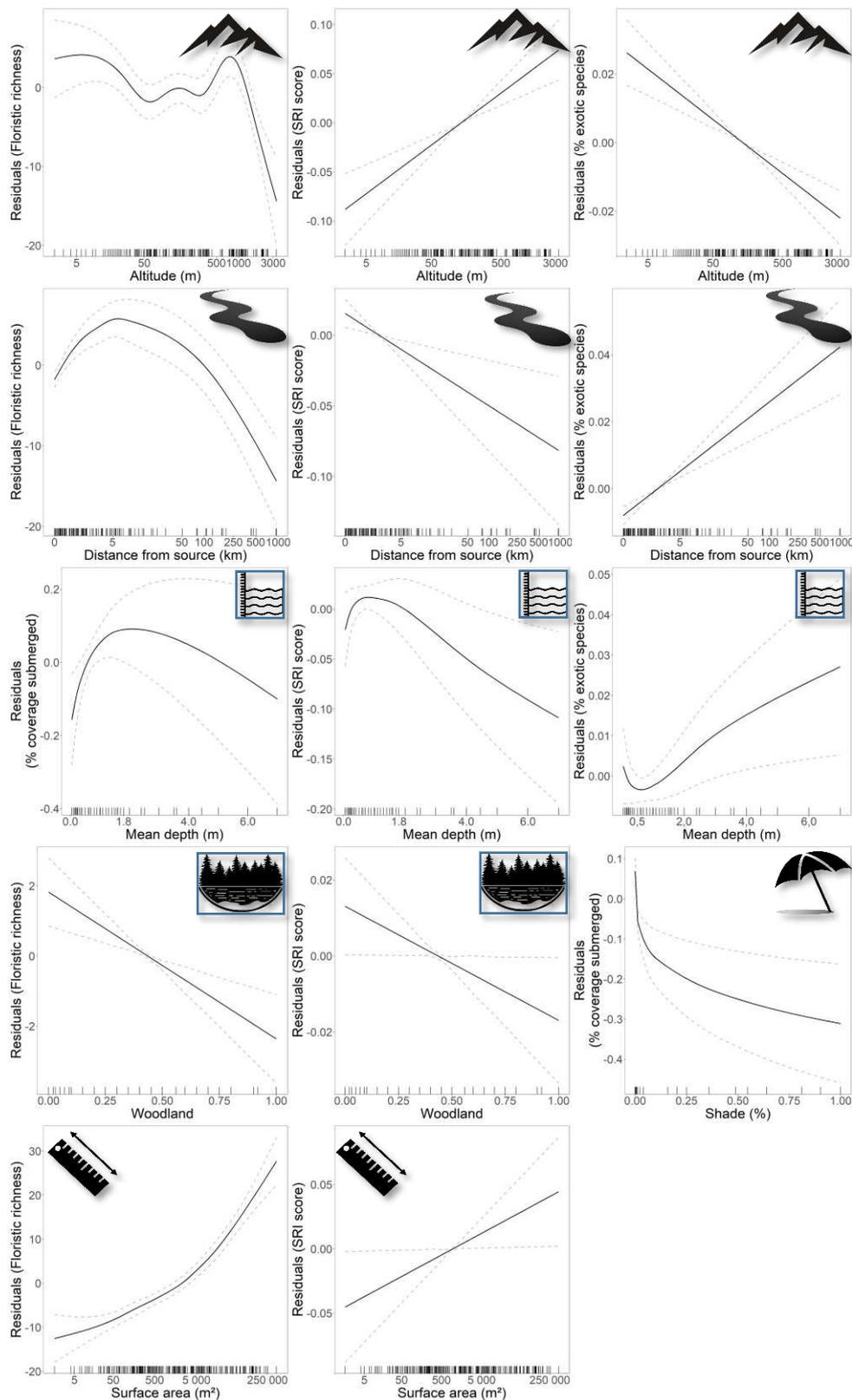


Figure 1.1.3 - Relations ajustées entre les résidus des modèles additifs généralisés (GAM) et les prédicteurs de la richesse floristique, du recouvrement des espèces submergées, de l'indice de rareté spécifique selon la liste rouge nationale (SRI) et le pourcentage d'espèces exotiques par rapport à la richesse totale pour 262 SSL

Figure 1.1.3 – Fitted relationships between residuals of the generalised additive models (GAM) and each significant predictor factor for floristic richness, coverage of submerged species, species rarity index according to the French national red list (SRI), and percentage of exotic species in relation to the total richness from the 262 SSL.

1.1.5. Discussion

Comparison of the efficiency of the three sampling methods

SSL are a matter of concern due to conservation issues, and determining the selection of a sampling method able to detect floristic biodiversity is important. Moreover, the accuracy and reproducibility of coverage estimation of macrophytes is a prerequisite to effectively monitor biological integrity (KARR & CHU, 1997). The S_3m method is a rapid assessment method that provides a representative picture of macrophyte richness and structure of the aquatic plant communities in SSL. Comparable results were obtained between the S_3m method and the mapped method to compute species coverage and more accurate and complete results than those obtained with a stratified method. Moreover, sampling with the S_3m method required less than half the time required for other methods. Species aggregation in patches can strongly affect the accuracy of stratified methods (MAY *et al.*, 2018). Consequently, the stratified method failed to obtain an accurate picture of the conservation value ($r = 0.45$ with SRI computed with stratified vs S_3m and mapped inventory) because of the incomplete richness sampled. Moreover, the stratified method failed to consider numerous species with a low frequency and consequently induced an underestimation of the floristic richness and SRI and an overestimation of the percentage of exotic species. These results validated our first hypothesis. However, the stratified method was accurate for monitoring trophic levels, as suggested by our results obtained with M-NIP ($r = 0.84$ with S_3m and mapped method), confirming the pertinence of stratified methods to monitor trophic alterations in various standing waters.

Our findings did not allow us to conclude that any method was the best for estimating species coverage. Stratified sampling failed to contact small, isolated vegetation patches and species (with a low frequency and low abundance). Additionally, almost half of the species found corresponded to this type of vegetation. However, the stratified method was effective in estimating the coverage of dominant species (PANTE & DUSTAN, 2012). The mapped and S_3m method could not include plant density in patches and were poorly fitted to report the coverage of dispersed species or species with low coverage. For a patchy distribution, a simple visual estimation can be more representative (DETHIER *et al.*, 1993 ; BRÅKENHJELM & QINGHONG, 1995) and less time-consuming (LILLIE, 2000) than quadrats, at least in small lakes. The accuracy of visual estimation can decrease with increasing surface area (TRAXLER, 1997). To limit this bias, the IBML 5-scale was used, and its accuracy was demonstrated for various surface areas compared to SIG estimation from mapped inventories. Correlations between the three sampling methods were

strong and estimated the coverage of submerged species ($r > 0.75$), suggesting that the three methods were valuable for estimating species coverage or at least the coverage of functional groups and dominant species, as expected by our second hypothesis. However, the results obtained with the stratified method for the Shannon index suggested that stratified methods were less efficient for monitoring community diversity.

A comparison between our data obtained with the S₃m method and data obtained in the literature with the stratified methods showed that the S₃m method recorded a higher number of plant taxa than those obtained in other studies conducted with other sampling methods (Table 1.1.6). A comparison of the number of plant species found in literature data and in our results with the S₃m method showed its efficiency for monitoring the aquatic macrophyte richness of SSL. However, these differences were only indicative and could be more explained by different local conditions or geographical isolation (SCHEFFER *et al.*, 2006 ; GLEDHILL *et al.*, 2008).

Table 1.1.6 – Differences in floristic richness observed between other studies conducted in France or neighbouring countries.

Table 1.1.6 – Différences de richesses floristiques observées avec d'autres études réalisées en France ou dans des pays voisins

Localization	Method	Richness	Number of SSL	Surface area Elevation
region Centre in France	Léquivard and Millouet (2013)	Stratified	0 to 31	130 surface area < 3700m ² elevation <504m
Neighbouring of region Centre	This study	S ₃ m method	1 to 42	175 surface area < 3700m ² elevation = 2 – 3340 m, \bar{x} = 441 m asl
Switzerland	Oertli et al. (2000)	Stratified	2 to 32 (mean = 11.6)	80 surface area = 6 – 94346 m ² elevation = 210 – 2757 m, \bar{x} = 732 m asl
Neighbouring of Switzerland	This study	S ₃ m method	1-61 species (mean = 17,6)	242 surface area 6 – 94346 m ² elevation = 2 – 3340 m, \bar{x} = 441 m asl

The accuracy of S_3m is particularly useful to evaluate the conservation value or monitor patrimonial taxa at a low frequency or exotic species. However, the inclusion or exclusion of infrequent species in biological monitoring is an old debate (VAN SICKLE *et al.*, 2007).

Deleting infrequent species can alter the sensitivity of community-based methods to detect ecological changes (CAO *et al.*, 1998). These species can also play a key role in management decisions when they have a patrimonial value (THOMPSON, 2013). Moreover, our method is useful for detecting early exotic species, which is essential for promoting a rapid response and minimising the impact of potential invasive species (REASER *et al.*, 2020). For instance, two small stands of *Myriophyllum aquaticum* were observed, corresponding to 0.2% of the SSL's surface area in one of the 26 SSL used for comparison. Four years later, its coverage represented approximately half of the surface area, dramatically increasing the cost of its control or eradication and reducing coverage of other macrophytes, such as *Luronium natans*, a species that is nationally protected. Our results from the 26 SSL highlight that numerous exotic or patrimonial species can be missed with a stratified method. Moreover, exotic or patrimonial species inventoried in the 262 SSL were mostly infrequent according to their mean coverage (exotic = $0.05 \pm 0.13\%$, vulnerable = $0.03 \pm 0.07\%$, near threatened = $0.10 \pm 0.20\%$, Table 1.1-S2). Consequently, the use of stratified methods induces serious consequences in management decisions. The S_3m method is cost effective, rapid (less time consuming than the other methods), and efficient for assessing aquatic plant communities in SSL.

Influence of environmental factors on aquatic plant communities

The higher richness found among the 262 sites vs the 26 sites (238 vs 148 taxa) could be explained by the diversity of climatic, elevational, and geological conditions (Figure 1.1.1).

Our results, conducted on SSL ranging from lowly- to highly-impacted SSL confirmed the determinant role of surface area, elevation, and distance from the source previously established on French lowly-impacted SSL (LABAT *et al.*, 2021). The decrease in floristic richness with elevations over 1000 m asl was probably due to an indirect effect of the short duration of the growing season, cold temperatures (JONES *et al.*, 2003), and maybe lower nutrient availability (LACOUL & FREEDMAN, 2005). Despite a lower floristic richness, altitude ponds are often occupied by transition mire and quaking bogs, usually combined with oligotrophic to mesotrophic vegetation in standing waters, including rare or specific species, such as *Sparganium angustifolium* or *Callitriche palustris*, at the highest elevation. Consequently, the conservation value increases with elevation despite lower floristic richness. The influence of anthropic pressures, which are usually lower with elevation (FERNÁNDEZ-ALÁEZ *et al.*, 2018), cannot be excluded. Thus, our third hypothesis was validated.

The distance from the source had an influence on macrophyte community composition (LABAT *et al.*, 2021). Moreover, higher DIS was often occupied by communities characteristic of natural eutrophic lakes with Magnopotamion or Hydrocharition, whereas lower DIS was characterised by communities of oligotrophic to mesotrophic standing waters with vegetation of the Littorelletea uniflorae and/or the Isoeto-Nanojuncetea. When DIS = 0 (isolated ponds), vegetation was usually typical of natural dystrophic lakes and ponds, or hard oligo-mesotrophic standing waters with benthic vegetation of Chara. DIS also had a positive influence on floristic richness under 5 km and became negative after that distance. Our fourth hypothesis, stipulated that distance from the source would influence floristic richness, was validated. Connectivity between SSL and rivers facilitates the dispersal of plant propagules (VOGT *et al.*, 2006) and in particular of exotic species (PARENDES & JONES, 2000). After 5 km, the effect of DIS became negative on the total floristic richness, perhaps because (1) colonisation by invasive species was higher with higher DIS (Figure 1.1.3) and (2) eutrophication was higher because of larger watersheds and increasing human activity pressure. Vertical or unstable banks also impacted floristic richness, reducing the expression of the pool of species according to the well-known colonisation gradient based on the littoral depth gradient (e.g., Pokorný and Björk 2010).

Our hypothesis on the positive effect of fish on floristic richness was validated. This positive influence was already found in some studies (LINTON & GOULDER, 2000 ; HASSALL *et al.*, 2011). However, fish presence could have an impact on the conservation value of the communities, as suggested by our results with the SRI index. The influence of fish, especially for submerged species, could depend on fish communities. Large cyprinids are known to reduce hydrophyte coverage and composition (PÍPALOVÁ, 2002), whereas their impact can be limited by piscivorous fish (TÁTRAI *et al.*, 2009). Goulder (2001) suggested that higher floristic richness in fishponds can be explained by (moderate) trample by anglers. Many users as anglers can also carry native and exotic plant fragments or seeds on their footwear (WARE *et al.*, 2012) or by boat. Higher depths motivate sailing for fish or sport; this activity is well-known as a major vector of native and exotic species dispersal (ROTHLISBERGER *et al.*, 2010 ; SYTSMA & PENNINGTON, 2015) and can partly explain the positive influence of depth on the percentage of exotic species. Over 1.8 m, mean depth becomes unfavourable to the development of submerged species (Figure 1.1.3), probably according to low light penetration in French SSL caused by (1) high coloured waters due to the presence of humic acids in soft-water lakes (LABAT *et al.*, 2021), (2) the abundance of phytoplankton due to anthropic eutrophication in most calcareous and mixed SSL, and (3) resuspension of sediments by wind and fish (SCHEFFER, 2004). Some exotic species are able to colonise deep areas where native species cannot survive (PULZATTO *et al.*, 2019) and can be

favoured by the low light conditions of most French shallow lakes.

As hypothesised, exotic crayfish had a strong impact on floristic richness and, in particular, on submerged macrophytes and could limit the abundance of exotic macrophyte species. Exotic crayfish can consume and fragment macrophytes, drastically reducing plant biomass and removing some plant species (CARREIRA *et al.*, 2014). However, no impact of crayfish was found on the SSL patrimonial value through the SRI score, probably because the contribution of submerged species to SRI was generally weak (low richness, and usually low conservation score). An indirect impact of exotic crayfish on conservation value could not be excluded because submerged species usually shelter numerous invertebrate and fish species (ENGEL, 1988) and strongly influence zooplankton and algae communities (CELEWICZ-GOŁDYN & KUCZYŃSKA-KIPPEN, 2017).

Larger SSL tended to be accompanied by highly diversified wetlands, which was related to water-level fluctuations. Conversely, lower total floristic richness was found in the woodland context, converging with results obtained in Switzerland (ANGÉLIBERT *et al.*, 2010). Rising of the banks was favourable to the development of woody shrubs and trees and usually led to dryer conditions for aquatic plant communities (COWARDIN *et al.*, 2005). This dryer condition could explain the lower total floristic richness in the woodland context.

As demonstrated in Great Britain (HASSALL *et al.*, 2011) and Switzerland (ANGÉLIBERT *et al.*, 2010), shade had no effect on floristic richness because submerged species generally grow outside the scope of shadow impact (SENDER, 2016). However, the colonisable area decreased with increasing shade and reduced submerged macrophyte coverage (Figure 1.1.3). Even if shade can influence macrophyte community composition (JOYE *et al.*, 2006), it had no significant influence on the conservation values determined by the SRI score.

Determinant factors identified for conservation interest through the SRI score should be viewed cautiously. Furthermore, the reliability of red lists in conservation evaluation is a matter of discussion because the status belonging to red lists is based on expert opinion or political or empirical decision (LE BERRE *et al.*, 2019). It might be useful to define rarity as including functional rarity (LOISEAU *et al.*, 2020) to better understand the implications of human and natural pressures in SSL functioning or to simply define species sensitivities to alterations as suggested in numerous integrity indices in North American lakes (BECK *et al.*, 2010) and for depressional wetlands (e.g., Reiss and Brown 2005).

The plants listed in red lists can strongly differ between close countries or regions or according to the considered scale (regional, national, European...). Differences can also be noticed through the taxa considered. The French national red list used for SRI computing excludes mosses and Characeae and can miss determinant factors for these groups or overestimate the influence of factors especially sensitive to groups included in this red list. Moreover, most of the species in our database were considered LC in the national red list, which tends to have less influence than exotic species in SRI trends. This can be observed through opposite trends for elevation, DIS, mean depth, and fish presence between the SRI and percentage of exotic species. The SRI score was also influenced by surface area and woodland.

1.1.6. Conclusion

In this study, a new sampling method (S_{3m}) adapted to SSL was proposed and validated. The S_{3m} method provided similar or even better results with lower time consumption than the stratified strategy, which is widely used for the monitoring of macrophyte communities in ponds and lakes. Therefore, our method constitutes an efficient tool for the assessment of aquatic plant communities for SSL with a surface area from 1 m² to at least 44 ha. A main contribution of the conservation of SSL is waterbodies characterised by a high conservation value, which remain neglected in particular due to the lack of adapted sampling methods in this range of surface areas. The test of the S_{3m} method on a wide range of French SSL differing by their location, physical features, and human use confirmed (1) the importance of biodiversity in SSL, including patrimonial species, and (2) that macrophyte richness and submerged macrophyte coverage may be predicted using both physical and/or biological factors.

Large lowland SSL defined by a short distance from the source (more than 0 but less than 5 km), a short coverage of woodlands nearby, and the presence of fish had a potentially higher floristic richness than small mountainous SSL. Therefore, at the landscape level, heterogeneity in the determinant factors was a prerequisite for the conservation of various communities of SSL, which may have convergent and opposite reactions through these determinant factors.

1.2. Principaux déterminants des communautés de macrophytes dans les SSL en situation de référence en France.

Dans le cadre de cette partie nous avons étudié plus spécifiquement les relations entre facteurs environnementaux et communautés de macrophytes dans les SSL en situation de référence, afin de nous affranchir au maximum des effets potentiels des activités anthropiques. Les données floristiques ont été récoltées à partir du protocole S₃m testé au précédent chapitre. Les données environnementales sont plus complètes qu'au chapitre précédent, avec des relevés physico-chimiques. Cette étude est rédigée sous forme d'un article qui a été publié dans la revue Waters.

LABAT F., THIEBAUT G., & PISCART C. (2021). Principal determinants of aquatic macrophyte communities in least-impacted small shallow lakes in France. Water 13: 609. (Manuscrit 2)

1.2.1. Résumé

Les SSL sont des écosystèmes caractérisés par une biodiversité élevée et originale, et assurent de nombreux services écosystémiques. Leur petite taille les rend particulièrement sensibles aux activités humaines. Les relations entre les facteurs environnementaux et les communautés de macrophytes ont été recherchées. Les macrophytes jouent un rôle central dans le maintien d'un état clair. Mieux comprendre les facteurs qui déterminent la composition et la richesse des communautés de plantes aquatiques en condition de référence s'avère indispensable pour conserver ces SSL. Des inventaires floristiques et des analyses de la qualité chimique des eaux ont été réalisés sur 89 SSL en situation de référence largement distribués en France. Les SSL ont été échantillonnés dans quatre écorégions climatiques, et regroupant des sites caractérisés par des géologies et des altitudes variées. Une classification hiérarchique a mis en évidence une séparation claire en quatre groupes de sites se distinguant par leur degré de minéralisation (pH, alcalinité, calcium). Ces quatre groupes sont : (1) les plans d'eau calcaires (2) les plans d'eau mixtes, (3) les plans d'eau aux eaux légèrement minéralisées, (4) les plans d'eau très peu minéralisés. Les plans d'eau mixtes et légèrement minéralisés se caractérisent également par des distances à la source plus élevées que chez les deux autres groupes. Les

facteurs environnementaux identifiés par db-RDA sont, par ordre d'importance, l'hydrogéologie (pH, calcium, alcalinité et phosphore), la distance à la source (un proxy de la connectivité avec le réseau hydrographique), la superficie des plans d'eau, le climat (amplitude des températures et températures moyennes) et l'hydropériode. Étonnamment, à l'échelle du pays, le climat et l'hydropériode influencent peu la composition des communautés de macrophytes. La géologie et la distance à la source sont les facteurs déterminants majeurs de la composition des communautés, tandis que la superficie détermine la richesse floristique.

1.2.2. Introduction

Human activities such as fish stocking, impoundment or mineral extraction have induced the creation of numerous Small Shallow Lakes (hereafter SSL) (WOOD *et al.*, 2003 ; DOWNING *et al.*, 2006). The term SSL includes both man-made and natural waterbodies. These freshwater ecosystems are the most abundant on Earth (DOWNING, 2010). The mean depth of SSL in temperate regions is less than 3 m, but can reach 7m (MEERHOFF & JEPPESEN, 2010), and their surface area ranges from 1 m² to 100 ha (MOSS, 2017). In this study we focused on waterbodies with surface area less than 50ha. Waterbodies with a surface area greater than 50Ha were usually monitored in France according to the system A from the EU Water Framework Directive (Annex II, 2000/60/EC). SSL can be largely colonized by macrophytes and do not have persistent stratification for long periods in summer (PADISÁK & REYNOLDS, 2003). Obviously, intense sediment-water interaction and the potentially large impact of aquatic vegetation make the functioning of SSL different from that of their deeper counterparts (SCHEFFER, 2001).

SSL provide many economically valuable services and long-term benefits to society, such as drinking-water supply, irrigation and aquaculture, and are often used for different types of recreation, such as angling, boating and swimming, or are built for amenity value (O'SULLIVAN & REYNOLDS, 2005). They provide habitats for rich and distinct aquatic fauna and flora (BIGGS *et al.*, 2017), and also contribute to the preservation of terrestrial biodiversity, such as birds or bats, by providing habitat or food (SALVARINA *et al.*, 2018 ; VANAUSDALL & DINSMORE, 2019). SSL play a role in regional carbon processing, burial in sediments and the emission of natural greenhouse gases (WILLIAMSON *et al.*, 2008) and are useful for carbon sequestration (MITSCH *et al.*, 2013). They retain part of watershed nutrients and contaminants (ZEDLER, 2003 ; SCHMADEL *et al.*, 2018) and influence river hydrology and hydromorphology (BAJKIEWICZ-GRABOWSKA *et al.*, 2020). Despite their economic importance and conservation value, SSL are largely neglected by the scientific community (BOIX *et al.*, 2012 ; BEKLIOĞLU *et al.*, 2016). In particular, SSL remain little studied in

many European countries, including France, although pond loss has reached 90% in many regions (OERTLI, 2018), due to agricultural intensification, urbanisation and, probably, global warming (BOOTHBY & HULL, 1997 ; DECLERCK *et al.*, 2006). Human pressures on freshwater ecosystems are increasing, through eutrophication and climate change (MOSS, 2011) or by the introduction of exotic or native species (SEEBENS *et al.*, 2017). Indeed, climatic disruption induces changes in stratification and mixing regime that could increase the frequency of harmful algal blooms, favouring cyanobacteria and altering nutrients and light availability (PICCIONI *et al.*, 2020). Furthermore, extensive nutrients loading increases phytoplankton and periphyton growth, increasing turbidity and limiting access to light for macrophytes (ZHANG *et al.*, 2018). When a critical level of turbidity is exceeded, submerged macrophytes disappear, producing shifts from clear to turbid states (SCHEFFER & VAN NES, 2007).

The decline of macrophyte beds in these freshwater ecosystems induces a reduction in biodiversity and has a negative impact on their function since macrophytes play a key role in SSL. When they are least impacted, many SSL are characterized by clear waters with abundant submerged vegetation. Macrophytes have a positive feedback on transparency, maintaining clear-water conditions through (1) competition with microalgae and excretion of allelochemicals, (2) providing habitats and refuges from fish predation for zooplankton and invertebrates, (3) providing habitat for piscivorous fish, limiting zooplanktivorous fishes (SCHEFFER *et al.*, 1993). Macrophytes also provide habitat for numerous other living organisms, such as periphyton (PIP & ROBINSON, 1984 ; SANTOS *et al.*, 2018), water birds (THOMAZ & CUNHA, 2010) and amphibians (MARTÍN *et al.*, 2005). As primary producers, they often dominate the production of organic matter, absorbing nutrients, ions and aerial carbon dioxide (WETZEL, 2001). Finally, they also strongly attenuate light and wind-driven turbulence, and separate warm surface water and colder bottom waters (SAND-JENSEN *et al.*, 2019).

In Europe, most studies on the structure and composition of aquatic plant communities have been conducted in Central, Northern or Mediterranean countries, within an area defined by homogeneous climatic conditions (FERNÁNDEZ-ALÁEZ *et al.*, 2018). The aim of this study is to identify the environmental drivers of aquatic macrophyte assemblages in French least-impacted SSL. France is characterized by four of the five European climatic ecoregions and by a high altitudinal gradient. The hydrogeochemistry of SSL in France also varies quite substantially, from mountainous hard rocks to regions dominated by low-lying alluvial deposits. SSL can be found on non-calcareous and calcareous sandy deposits, in bogs and on calcareous bedrocks. The baseline hydrogeochemical conditions play a fundamental underlying role in regulating the diversity of macrophyte communities (MURPHY, 2002).

The target waterbodies of this study occupy a wide range of environmental conditions (altitude, climate, geology), although the latitudinal range is relatively small. Our first hypothesis is that the main driver of aquatic plant communities and richness is the biogeochemistry of these lakes and in particular the mineralization (water mineral content), because nutrient concentrations are generally low in least-impacted conditions. In particular, we expected a lower richness in non-calcareous lakes because such lakes may support only carbon-limited species. Our second hypothesis is that the distribution is also explained by climatic gradient, because temperature is a determinant factor for macrophyte metabolism (LACOUL & FREEDMAN, 2006b).

1.2.3. Materials and Methods

1.2.3.1. Site Selection

We selected 89 SSL ranging from 3 to 3340 m above sea level (asl), differing in their geology (calcareous to siliceous), substrate type (sand, clay, rock), water supply (rainfall, groundwater, river flow) and surface area (from 1 m² to 41.4 ha). These SSL included both permanent, semi-permanent (dry only exceptionally, in drought years) and temporary waters (COLLINSON *et al.*, 1995). They were selected from four different biogeographical regions: Alpine, Mediterranean, Continental and Atlantic (Figure 1.2.1). They were of natural origin (glacial, alluvial ...) or the result of human activity. SSL which were characterized by shading equal to, or higher than, 75% were not included in the analysis, because of their very low floristic richness (BRIAN, 1987).

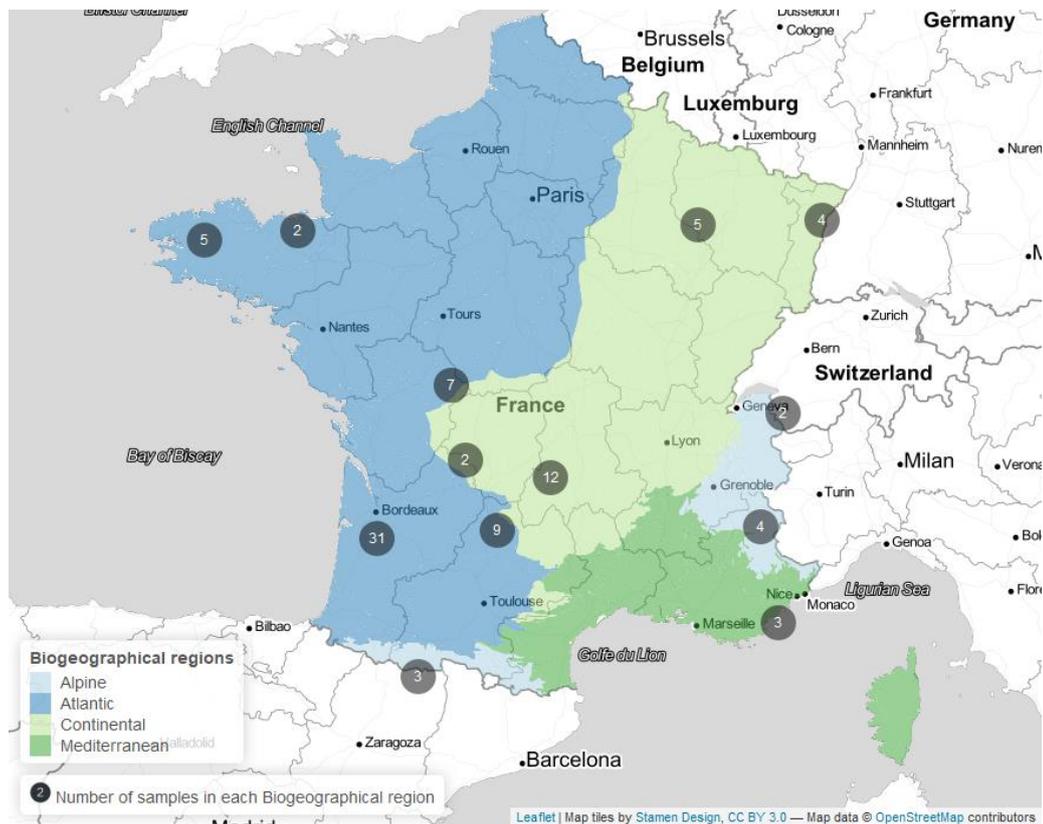


Figure 1.2.1 - Localisation des sites de référence échantillonnés avec le protocole S_3m

Figure 1.2.1 - Localisation of the sampling sites.

1.2.3.2. Environmental data

Environmental data, except for GIS analyses, were collected the same or the year following the macrophyte survey. For estimation of hydroperiod, each site was prospected at least three times at different seasons during two years a minima. GIS analyses were conducted mainly in 2020.

The size, altitude, average depth (estimated), maximum depth, shoreline index (INDERMUEHLE *et al.*, 2010) and % shading were noted for each sampling site, whereas other factors were coded into four or five classes: slope of banks (class 1: <5%; 2: 5%-25%; 3: 25%-50%; 4:50%-75%; 5: >75%) and hydroperiod (0: Permanent waters; 1: exceptional pluri-annual droughts; 2: short annual droughts; 3: long annual droughts). Distance from source (DIS), was measured using French National Geography Institute topographic maps; this is a proxy for the degree of connectivity between the SSL and a river hydrosystem (PETTS & AMOROS, 1996). If DIS = 0, the SSL was outside a river floodplain. If DIS > 0, the SSL is crossed by a river or located in its floodplain. Where the SSL was itself a source, DIS = length of the longest distance from the banks to the SSL outlet. Where the SSL was a river impoundment, DIS = length from the source of the river to the

SSL outlet. Where the SSL was on a river floodplain, DIS = length from the source to the perpendicular formed by the line between the river and the SSL. So, higher values of DIS denote connections with a larger river. Climatic factors defined by mean annual air temperature, mean annual air temperature amplitude, and mean annual precipitations were extracted from an INRAE reanalysis (MARZIN *et al.*, 2016) of the SAFRAN/France database (VIDAL *et al.*, 2010) for the years 2010-2016, with a grid size of 5 km.

We collected water and sediment samples once only, in the winter following the macrophyte surveys when biological activity is lower and the concentration of inorganic nutrients is potentially the highest (LINTON & GOULDER, 2000). The water and sediments were sampled at the deepest point of the waterbody, with the exception of the impoundments. In this last case, three sediment samples were taken along an upstream-downstream gradient and were mixed to form a single aggregate sample. The top centimetres of sediment were sampled with a sediment corer or with an Ekman grab, depending on the water depth. pH, conductivity and water colour were measured directly in the water column with probes (Multi-parameter WTW 3430, WTW 3630, Hydrolab, YSI, Exo3 for the usual parameters, and Lovibond MD100 for water colour). Additional chemical parameters (Kjeldhal N, ammonium, nitrite, nitrates, Total Phosphorus, Soluble Reactive Phosphorus, calcium, alkalinity) were analysed from the water, whereas Kjeldhal N, Total Phosphorus, Soluble Reactive Phosphorus, organic carbon, loss on ignition were analysed from the sediment samples according to French norms by an accredited laboratory.

1.2.3.3. Macrophyte community

Macrophytes were studied during the period of vegetation growth from 2013 to 2018. We sampled all sites at least once. All macrophytes were surveyed according to a newly-adapted method from the French standard method XPT90-328 (AFNOR, 2010) and the PSYM protocol (BIGGS *et al.*, 2000b). Terrestrial plants and wetland plants growing outside the outer edge of the waterbodies were not recorded. The vegetation abundance was assessed using the XPT90-328 classes (class 1: few individuals; 2: isolated small patches; 3: numerous small patches; 4: large discontinuous patches; 5: large continuous patches). Macrophytes at the outer edge and the shallow part of the site were surveyed while walking or wading in a zig-zag pattern. Deeper water zones were point-sampled from a boat following a zig-zag pattern with a grapnel or a rake.

Samples such as species of Characeae, *Ranunculus* subg. *Batrachium* and mosses were kept in alcohol or dried for identification in the laboratory. We identified all macrophytes (spermatophytes, bryophytes and Characeae) at species level when it was possible.

The study of the macrophyte community was realized by calculation of four biodiversity indices (taxonomic richness, Shannon-Wiener (1), Pielou's (2) and Simpson (3) diversity indices) (MAGURRAN, 2004). The Shannon and Simpson diversity indices are the most widely used indices based on species richness, and provide a synthetic image of richness and species distribution. The Simpson and Pielou's indices are independent of species richness, and depend solely on species distribution (LEPRÊTRE & MOUILLOT, 1999).

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i \quad (1)$$

$$J = \frac{H'}{\log S'} \quad (2)$$

$$D1 = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (3)$$

where p_i is the proportion of species i , and S is the number of species.

1.2.3.4. Data analysis

For multivariate analysis, taxa found at one station only were discarded. Singleton macrophyte species were removed to prevent random and uninterpretable fluctuations and only taxa identified at species level were retained in the analysis (CLARKE & WARWICK, 2001).

Square-rooted Bray-Curtis dissimilarity was calculated for the abundance-based taxonomic matrix. The dissimilarity matrix was then subjected to a hierarchical cluster analysis using Ward's minimum variance method, which seeks to define well-delimited groups by minimizing within-group sum of squares (WARD, 1963).

Community groups were then determined by comparing the distance matrix obtained with dendrogram and binary matrices representing partitions (BORCARD, 2011). A category label (Soft-Water, Soft-Water Marginal, Mixed and Calcareous) was attributed to each community group in accordance with the boundaries of the physico-chemical conditions. Strictly-defined Soft-Water lakes are those with Ca < 3 mg/L, with very low alkalinity, whereas soft-water-marginal lakes are characterized by Ca c10 -15 mg/L, and higher pH (MURPHY, 2002). Calcareous lakes are those with Ca > 20 mg/L and alkalinity > 1 meq/L (LYCHE SOLHEIM *et al.*, 2019).

Finally, indicator species for each group were identified using the IndVal index from the indicpecies package (DUFRENE & LEGENDRE, 1997 ; DE CÁCERES *et al.*, 2010).

IndVal index (4) is a measure of association between a taxon i and a group j of stations and is calculated as the product of specificity A (5) (mean abundance of species i across sites of group j compared to the mean abundance of the species over all groups) and fidelity B (6) (proportion of sites of a group j with species i). IndVal is maximal (= 100%) when a given taxon is observed at all stations of one community group only and in none of the other groups.

$$IndVal_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100 \quad (4)$$

$$A_{ij} = \frac{a_{ij}}{a_i} \quad (5)$$

$$B_{ij} = \frac{N_{ij}}{N_j} \quad (6)$$

Relationships between environmental factors and groups were explored using pairwise comparisons with Dunn's tests and boxplots for groups with significant shifts.

Major environmental determinants for macrophyte abundance-based taxonomic composition and groups were identified with distance-based redundancy analysis (db-RDA) (LEGENDRE & ANDERSON, 1999) combined with parametric forward selection (DRAY *et al.*, 2012) and tested by an ANOVA-like permutation test (LEGENDRE *et al.*, 2011).

Correlations between community characteristics and quantitative environmental variables were assessed using Spearman rank correlations to investigate the intensity of all possible relations following a positive or negative monotonic trend (QUINN & KEOUGH, 2002). We used R software (R CORE TEAM, 2020) for statistical analysis and data plotting. Most of the analysis was processed with the R Vegan package, except Dunn's test where the FSA R package was used and forward selection, which was conducted with the adespatial R package.

1.2.4. Results

A total of 183 plant taxa, reduced to 145 after singleton removal, were identified across all 89 stations.

1.2.4.1. Community Groups and Environmental Patterns

Ward clustering analysis resulted in four defined plant community groups (Figure 1.2.2, Table 1.2.1) based on the major variables identified by the Dunn test and db-RDA analysis (alkalinity, calcium, pH, Figure 1.2.3,

Table 1.2-S1). The complete record of indicator species for each group, with fidelity, specificity and indicator values are provided in Table 1.2-S2.

Table 1.2.1 - Floristic community groups characteristics and their respective median values (\pm SD). Best indicator taxa are noticed for each biological form (helophyte, hydrophyte, Characeae and bryophyte). Complete list of indicators taxa and corresponding index values (specificity, fidelity, indicator value) are noticed in Table 1.2-S2. asl = above sea level

Table 1.2.1 – Caractéristiques des groupes de communautés floristiques et leurs valeurs médianes respectives (\pm SD). Les meilleurs taxons indicateurs sont notés pour chaque forme biologique (hélophyte, hydrophyte, Characeae et bryophyte). La liste complète des taxons indicateurs et les valeurs d'indices correspondantes (spécificité, fidélité, valeur indicatrice) sont indiquées Table 1.2-S2. asl = au-dessus du niveau de la mer.

Community group	N° of station	Richness	Calcium mg/L	Alkalinity Meq/L	pH	DIS in km	Surface in m ²	Altitude in m (asl)	Significant indicator taxa
Soft-water	23	11 (\pm 5)	1.8 (\pm 3.3)	0.18 (\pm 0.21)	5.9 (\pm 0.81)	0 (\pm 0.8)	242 (\pm 2585)	68 (\pm 257)	<i>Eleocharis multicaulis</i>
									<i>Potamogeton polygonifolius</i>
									<i>Sphagnum auriculatum</i>
									<i>Carex rostrata</i>
Soft-water marginal	25	22 (\pm 12)	3.7 (\pm 16.3)	0.24 (\pm 0.91)	7.5 (\pm 0.97)	0.4 (\pm 22)	9855 (\pm 93324)	857 (\pm 109)	<i>Sphagnum fallax</i>
									<i>Ranunculus peltatus</i>
									<i>Phragmites australis</i>
Mixed	30	22 (\pm 9)	31.4 (\pm 38.8)	1.85 (\pm 1.89)	7.93 (\pm 0.62)	5.2 (\pm 238)	1975 (\pm 23841)	30 (\pm 109)	<i>Leptodyctium riparium</i>
									<i>Potamogeton lucens</i>
									<i>Juncus articulatus</i>
Calcareous	11	9 (\pm 4)	63.0 (\pm 24.5)	2.68 (\pm 1.17)	8.3 (\pm 0.36)	0 (\pm 2.8)	195 (\pm 2146)	371 (\pm 908)	<i>Ranunculus trichophyllus</i>
									<i>Chara contraria</i>
									<i>Drepanocladus aduncus</i>

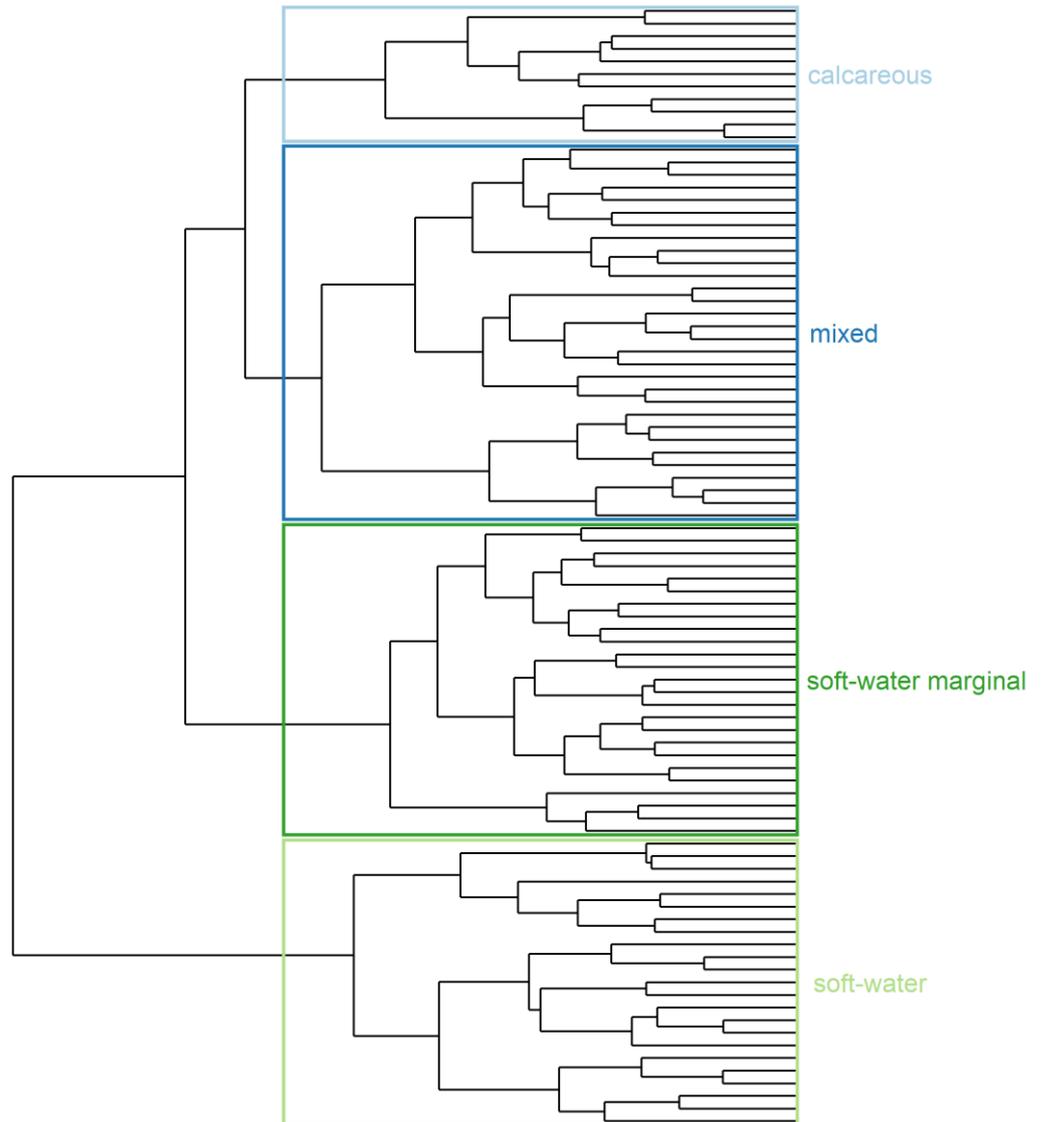


Figure 1.2.2 - Groupes de communauté issus de la partition. L'analyse hiérarchique de Ward est basée sur une matrice de distance de la racine carrée de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis, issue de la composition taxonomique en classes d'abondances de 89 plans d'eau échantillonnés entre 2013 et 2018. Les groupes sont nommés d'après les facteurs identifiés par test de Dunn (alcalinité, calcium, pH).

Figure 1.2.2 - Community group partition. Ward's minimum variance cluster analysis based on Square-rooted Bray-Curtis matrix from abundance-classes taxonomic composition at 89 sites sampled between 2013-2018. Groups are labelled according to variables identified by the Dunn's test (alkalinity, calcium, pH).

The first group of stations corresponded to acid ($\text{pH} = 5.9 \pm 0.8$) Soft-Water Lakes (median [calcium] = 1.83 ± 3.25 mg/L, median alkalinity = 0.18 ± 0.21 meq/L). This group pooled together 23 SSL, mostly located at low altitude (<138m asl), with the exception of three outliers (around 800m asl). DIS values (median DIS = 0.0 ± 0.8 km) indicated that most of these lakes were not connected to a stream. The indicator species were helophytes, such as *Eleocharis multicaulis*, hydrophytes, such as *Potamogeton polygonifolius*, or bryophytes, such as *Sphagnum auriculatum* (Table 1.2.1). The median macrophyte richness was low ($n = 11 \pm 5$).

The second group of stations corresponded to neutral (median $\text{pH} = 7.5 \pm 0.96$) Soft-Water Marginal Lakes. It comprised 25 SSL. The mineralization level was higher than in the Softwater Lake Group (median [calcium] = 3.70 ± 16.28 mg/L, median alkalinity 0.24 ± 0.91 meq/L). Most of the rare calcareous fens sampled were strongly associated to this group, and explained the outliers found for calcium, alkalinity, pH and altitude. SSL from Group 2 were frequently larger than those of the first group. The DIS values (median DIS = 0.4 ± 21.6 km) were higher in this group than those of Group 1, because most of these SSL were upland lakes located close to the source of a stream. This group was defined by numerous helophyte species, such as *Carex rostrata* or *Equisetum fluviatilis*, by bryophyte species of the *Sphagnum* Section *cuspidata* (mostly *S. fallax*) and by hydrophyte *Ranunculus peltatus*. It was characterized by a higher median richness ($n = 22 \pm 12$) than that of the first group.

The third group of stations was the Mixed Group, with slightly alkaline conditions (median $\text{pH} = 7.9 \pm 0.6$). It was characterized by higher mineralization (median [calcium] = 31.35 ± 39.82 mg/L; and alkalinity = 1.85 ± 1.89 meq/L). It grouped together 30 intermediate-hardwater lakes, located in ancient polders, estuaries or rare geological formations, such as limestone lens on siliceous bedrock. The DIS of these sites showed wide variation (from 0 to 950 km, with median = 5.2 km). The main indicator species were the hydrophyte *Potamogeton lucens*, the helophyte *Phragmites australis* and the bryophyte *Leptodictyum riparium*. The median richness was similar to that of Group 2 ($n = 22 \pm 9$).

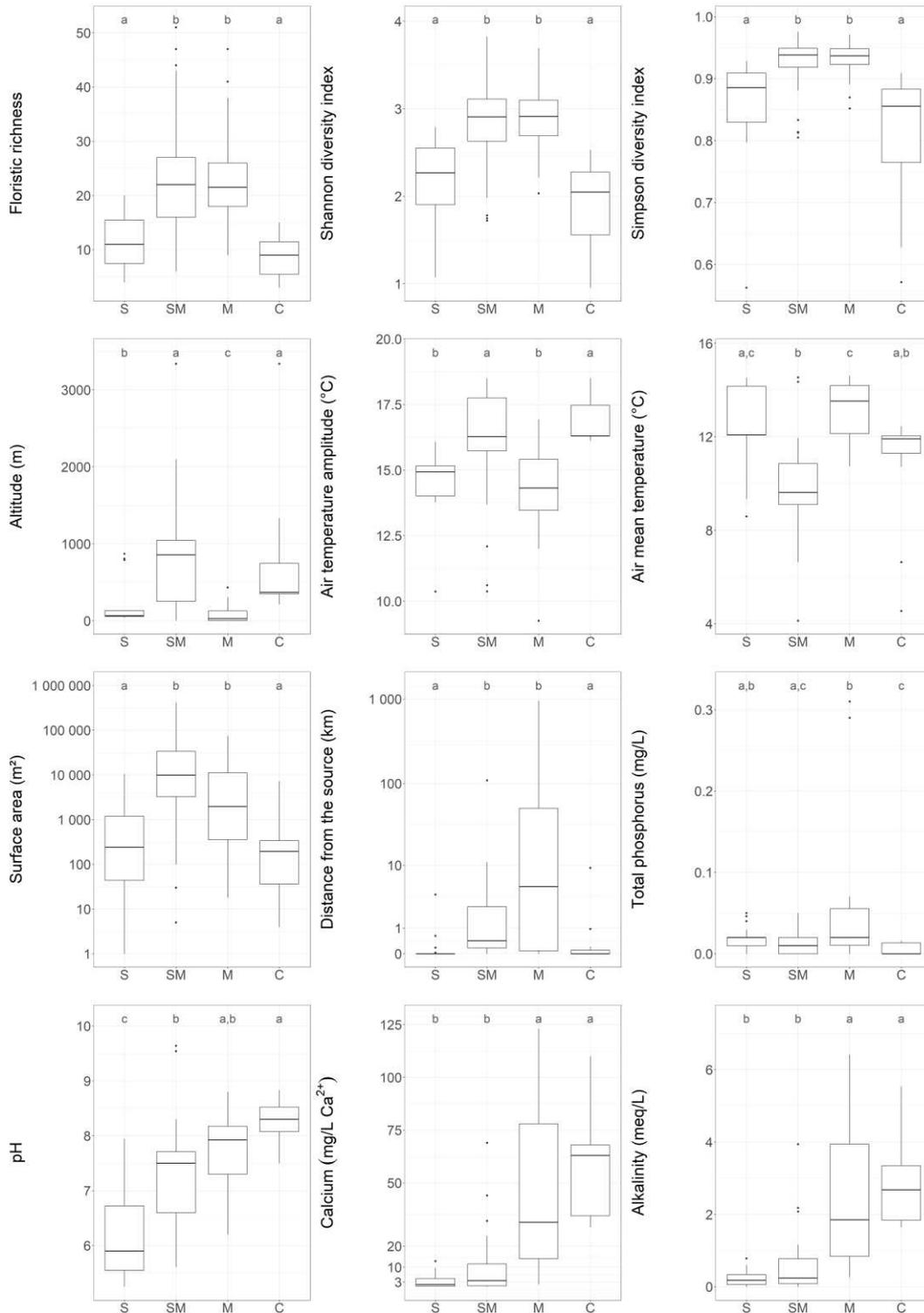


Figure 1.2.3 – Boîtes à moustache de la richesse et des indices de diversité (Shannon et Simpson) et des facteurs environnementaux déterminants des groupes de communautés de macrophytes en situation de référence (pH, calcium, alcalinité, superficie, distance à la source, phosphore total). S = soft-water (milieux acides), SM = soft-water marginal (milieux légèrement acides), M = mixed (milieux intermédiaires), C = calcareous (milieux calcaires). Les petites lettres (a, b, c) indiquent les différences significatives entre groupes (test de Dunn)

Figure 1.2.3 Box-plots of richness and diversity indices (Shannon's index, Simpson's index) and determinant environmental variables (pH, Calcium concentration, alkalinity, Surface area, distance from the source, total phosphorus). S = soft-water, SM = soft-water marginal, M = mixed, C = calcareous group. Small letters (a, b, c) indicated significant differences between the groups (Dunn's test).

The fourth group of stations, called the Calcareous Group, comprised 11 alkaline SSL (pH = 8.3 ± 0.36). The group was characterized by its high mineralization level (median [calcium] = 63.00 ± 24.52 mg/L; alkalinity = 2.68 ± 1.17 meq/L), DIS was generally low (DIS = 0.0 ± 2.8 km, but with two outliers). Altitude ranged from 213 to 3340 m asl, with a median of 371 m asl. The outlier at 3340 m asl corresponded to a rare calcareous fen with low floristic richness. Group 4 was mostly characterized by submerged macrophyte species, such as *Chara contraria*, *Ranunculus trichophyllus*, mosses, such as *Drepanocladus aduncus*, and by helophyte species such as *Juncus articulatus*. Species richness was low (median $n = 9 \pm 4$).

1.2.4.2. Environmental drivers of macrophyte communities

The db-RDA analysis indicated four determinant axes according to the results of the ANOVA-like permutation test ($P < 0.001$). Two db-RDA biplots, respectively on the 1-2 axes and 3-4 axes, are illustrated in Figure 1.2.4. In these two biplots, macrophyte communities were significantly influenced by a set of environmental variables that explained a total variation of 26.48%, with the first two axes explaining 15.02% and the two later axes contributing 11.46% of the db-RDA analysis. Among the 22 explanatory variables employed in the forward selection of the db-RDA model, 10 variables were retained (Table 1.2.2).

Variance explained by db-RDA axes are in order of importance, axis 1 (9.38%), axis 3 (6.49%), axis 2 (5.93%) and axis 4 (4.45%).

According to correlations test with db-RDA axes (Table 2), alkalinity ($r = -0.79$), calcium concentration ($r = -0.80$), pH ($r = -0.76$) and DIS ($r = -0.41$) were negatively correlated with the first db-RDA axis. Surface area ($r = -0.67$) and DIS ($r = -0.40$) were negatively correlated with the third db-RDA axis. Altitude ($r = 0.87$) and air temperature amplitude ($r = 0.62$) were positively correlated with the second db-RDA axis, whereas mean annual air temperature ($r = -0.81$) was negatively correlated with this second axis. Hydroperiod ($r = 0.37$) and air temperature amplitude ($r = -0.34$) were the environmental factors best correlated with the fourth db-RDA axis (respectively $r = 0.37$ and $r = -0.34$).

Total phosphorus was weakly correlated with the fourth db-RDA axis but showed a strong correlation with DIS ($r = 0.70$). Finally, mean depth was weakly correlated with the third db-RDA axis ($r = 0.33$), and a moderate correlation with surface area ($r = 0.46$) was established.

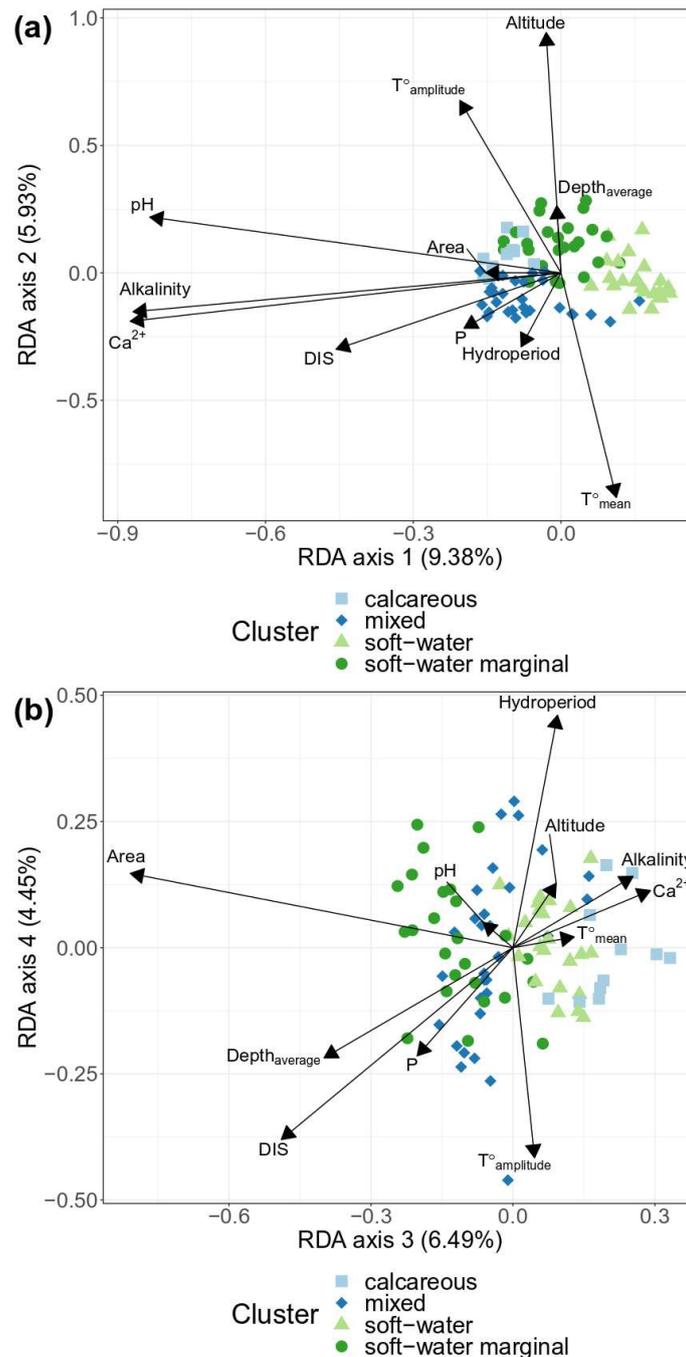


Figure 1.2.4 - Diagrammes de db-RDA obtenus à partir de la composition taxonomique des macrophytes exprimée en classes d'abondance, obtenue à partir de l'échantillonnage S_{3m} de 89 sites en situation de référence, échantillonnés entre 2013 et 2018. Les facteurs environnementaux (flèches noires) ont été sélectionnés à partir d'un algorithme de sélection ascendante. **(a)** = axes 1 et axes 2, **(b)** = axe 3 et axe 4 ($Pr = 0.001$). La variance expliquée de chaque axe d'après les tests de signifiante (LEGENDRE et al., 2011) est indiquée entre parenthèses en légende de chaque axe. Les couleurs et la forme des points représentent les quatre groupes identifiés à partir de l'analyse des groupes obtenus via une classification hiérarchique (soft-water, soft-water marginal, mixed and calcareous). Area = superficie des plans d'eau, DIS = distance à la source, P = phosphore total dans l'eau, T° amplitude = amplitude annuelle de la température de l'air, T° mean = moyenne annuelle de la température de l'air.

Figure 1.2.4 Distance-based redundancy analysis (db-RDA) ordination plots of macrophyte abundance based on taxonomic composition against forward selected environmental variables (black arrows) on 89 stations sampled from 2013 to 2018. **(a)** = Axis 1 & Axis 2, **(b)** = Axis 3 & Axis 4. Explained variance ($Pr < 0.001$) for each axis are indicated in parenthesis at each legend axis. Colors and points shape represent the 4 groups defined by cluster partition (soft-water, soft-water marginal, mixed and calcareous). Area= surface area, DIS = Distance from the source, P = total phosphorus in water, T° amplitude = air annual temperature amplitude, T° mean = air mean annual temperature.

Table 1.2.2 - Results of correlations between axes and environmental factors and ANOVA-like permutation test performed on db-RDA computed with macrophyte abundance based on taxonomic composition against forward selected environmental factors. $Pr(>f) = p$.values of the permutation tests.

Table 1.2.2 – Résultats des corrélations entre les axes et les facteurs environnementaux, et des tests de permutation de type ANOVA calculés sur les db-RDA basées sur la composition taxonomique en classes d'abondance des communautés de macrophytes de 89 SSL en situation de référence et des facteurs environnementaux sélectionnés par sélection ascendante.

Factors		Correlation with axes				ANOVA test	
		Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	F	Pr (>f)
Variance explained (%)		9.38	5.93	6.49	4.45		
Ca ²⁺ concentration		-0.80	-0.17	0.24	0.09	2.51	0.002
pH		-0.76	0.20	-0.05	0.04	1.67	0.028
Alkalinity		-0.79	-0.14	0.20	0.11	1.52	0.063
Distance from source		-0.41	-0.28	-0.40	-0.31	2.73	0.001
Total water phosphorus		-0.18	-0.20	-0.17	-0.17	2.20	0.004
Altitude		-0.03	0.87	0.08	0.10	2.28	0.006
Air mean temperature		0.10	-0.81	0.11	0.02	2.15	0.004
Air temperature amplitude		-0.18	0.62	0.04	-0.34	1.64	0.045
Surface area		-0.14	-0.01	-0.67	0.11	3.21	0.001
Mean depth		-0.01	0.24	0.33	-0.18	1.42	0.100
Hydroperiod		-0.07	-0.27	0.08	0.37	1.54	0.049

According to these observations and ANOVA-like permutation test and the correlations test with db-RDA axes (Table 2), the best explanatory variables may be classified, in order of importance, (1) Calcium concentration (F = 2.51, P = 0.002) and intercorrelated variables pH and alkalinity, (2) surface area (F = 3.21, P = 0.001), (3) DIS (F = 2.73, P = 0.001) and Total Phosphorus (F = 2.20, P = 0.004), (4) altitude (F = 2.28, P = 0.006), mean annual air temperature (F = 2.15, P = 0.004) and air temperature amplitude (F = 1.64, P = 0.045), and (5) hydroperiod (F = 1.54, P = 0.049). The influence of mean depth was not significant (P = 0.1).

1.2.4.3. Community characteristics: biological and environmental links

Pielou's index was not strongly correlated with any environmental variables (Figure 1.2-S3). Among the relationships tested with environmental variables, Floristic Rich-ness and Shannon H' index were strongly positively correlated with surface area (r = 0.73) and perimeter (r = 0.74). Simpson D1 index was strongly negatively correlated with surface area, r = -0.74) and perimeter

($r = -0.74$).

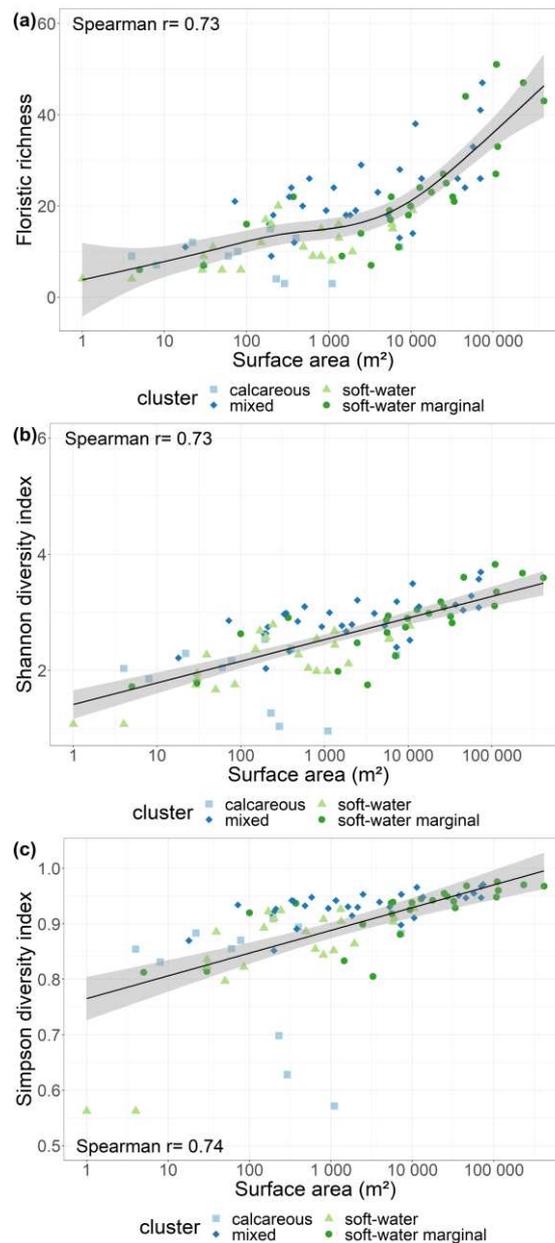


Figure 1.2.5 - Relations entre la superficie de chaque SSL en situation de référence et (a) la richesse floristique, (b) l'indice de diversité de Shannon, (c) l'indice d'équitabilité de Simpson. Les groupes de communauté (soft-water, soft-water marginal, mixed and calcareous) sont indiqués.

Figure 1.2.5 - Relationships between surface area of each SSL and (a) floristic richness, (b) Shannon diversity index, (c) Simpson diversity index. Community groups (soft-water, soft-water marginal, mixed and calcareous) are indicated.

1.2.5. Discussion

1.2.5.1. Drivers of Aquatic Plant Community Composition

Our results suggest that mineralization (i.e. alkalinity, calcium concentration) may have a stronger influence than climate on plant distribution and on their abundance at French scale. The influence of alkalinity on macrophyte species originates from their varying ability to use bicarbonate or carbon dioxide as a source of carbon in photosynthesis (MADSEN *et al.*, 1996). For the first time DIS was found to be among the best explanatory variables for aquatic community composition. DIS is a proxy for connectivity between SSL and river hydrosystems. Being close to a source (DIS close to 0) indicates that SSL are more isolated and have a water chemistry mostly influenced by geology. Increasing values of DIS indicates increased inputs from the catchment area and a higher chance of an SSL receiving propagules.

The influence of regional, spatial and environmental drivers can vary according to geographic region (ALAHUHTA *et al.*, 2018). Continental France is subject to highly heterogenous climatic conditions in a very small area (less than 600 000 km²), excluding most of the influence of latitude, which may have strong effects on macrophyte communities (GARCÍA-GIRÓN *et al.*, 2020). Climate and altitude seem to influence macrophyte community composition and not the richness, e.g. filtering some species that are especially adapted to high elevations, such as *Philonotis seriata*, or endemic species, such as *Caropsis verticillato-inundata* in the South-West lowlands. Climate and altitude can also exceed geological influence in littoral macrophyte composition. In France, beyond a certain climatic threshold (e.g. cold temperatures, heavy rainfalls), peat seems to have formed whatever the geological nature of the rocks (BRUNHES *et al.*, 1988). As a consequence, communities of the peaty formations associated with Soft-Water Marginal SSL are mostly independent to water composition of the lakes (JULVE *et al.*, 1989), with numerous acidophilous species even in calcareous fens (TYLER, 1984). This phenomenon can explain chemicals outliers (calcareous fens) associated with Soft Water marginal lakes group.

Hydroperiod is another driver highlighted by our results. This factor influenced floristic composition, affecting hydrophyte species (SCIANDRELLO *et al.*, 2016) and favouring therophyte species, or species adapted to drought or frequent water level fluctuations, such as helophytes. Helophytes are related to hydroperiod. Their adaptations can explain their distribution in the four groups of plants. Water fluctuations imply a discontinuity of the habitat conditions suitable for most aquatic plant, for shorter or longer periods, and induced stress for most aquatic plants, whereas helophytes are well-adapted to these conditions.

The influences of hydroperiod can be observed in our dataset through species with strong affinities with temporary systems, such as the occurrence of *Sphagnum inundatum* in the Soft-Water SSL or *Calliergonella cuspidata* in the Mixed SSL.

1.2.5.2. Drivers of macrophyte species richness

Contrary to what was predicted, richness was not correlated with calcium concentration nor with alkalinity. This result is surprising because other studies have found a major effect of alkalinity and correlated chemical parameters on macrophyte richness in varying regions (e.g. RØRSLETT, 1991 ; MURPHY, 2002 ; ALAHUHTA *et al.*, 2017). We also expected to find higher macrophyte richness in Calcareous SSL than in Soft-Water SSL. Soft-Water Stations (Group 1) had moderate richness (n = 11). The highest richness was observed in the Soft-Water Marginal Lakes (Group 2: n = 22) and in the Mixed Group (Group 3: n = 22). If we have established that Soft-Water Marginal Lakes are richer in species than Soft-Water or Calcareous SSL (Group 2 versus Groups 1 and 4), this is clearly linked to the higher surface area of the lakes. The richness in Group 3 (Mixed) could be explained by the presence of some large sites. In contrast, the Calcareous Group (Group 4) had the lowest richness (n = 9). Most of the larger calcareous lakes in France, and more broadly in Europe, are impacted (LYCHE SOLHEIM *et al.*, 2019). In our study, most of the Calcareous SSL were small, with calcareous rocky substrata, factors which do not favour the establishment of numerous plants and lead to low floristic richness.

Hydroperiod was not found to be an important predictor of floristic richness. These results were surprising, since moderate water level fluctuations may increase floristic richness (EDVARDSEN & ØKLAND, 2006), and severe droughts may also reduce it (EL MADIHI *et al.*, 2017). The effects of water fluctuation in the investigated SSL are unclear, because (1) most of the temporary SSL were very small, making it difficult to disentangle the influence of surface area from that of hydroperiod, (2) water level fluctuations were not quantified.

Thus, our first hypothesis was only partially validated. Floristic richness appears to be influenced mostly by surface area. Lack of evidence of the influence of alkalinity may be explained by the dominance in SSL of helophytes species, which are less sensitive to carbon dioxide availability.

Similarly to the case of alkalinity, the influence of nutrients on macrophyte community richness is well-known (LACOUL & FREEDMAN, 2006b). Nitrogen concentrations may be negatively correlated with macrophyte richness (JAMES *et al.*, 2005). The response of macrophyte richness to total phosphorus is frequently unimodal, decreasing (RØRSLETT, 1991) or increasing with eutrophication (SRIVASTAVA *et al.*, 1995), which is probably hiding a more general hump-shaped relationship (low richness in oligotrophic, high richness in mesotrophic, and low richness in hypereutrophic lakes) (AZEVEDO *et al.*, 2013). These relations can also vary across regions or contexts (DECLERCK *et al.*, 2005) and macrophyte growth-forms (ALAHUHTA *et al.*, 2017). Our results showed no correlation between total phosphorus and macrophyte species richness, probably due to the low phosphorus concentrations found in most of our SSL.

Contrary to our second hypothesis, we did not establish a correlation between aquatic plant richness and climate (neither with mean annual temperature nor with elevation). Several studies have demonstrated a linear decrease or negative correlation of macrophyte species richness with altitude (LACOUL & FREEDMAN, 2006a ; ALAHUHTA *et al.*, 2017 ; KOCHJAROVÁ *et al.*, 2017), probably depending on the strength of elevational gradient (ALAHUHTA, 2021). However, some other studies failed to demonstrate a clear pattern between floristic richness and altitude (CHAPPUIS *et al.*, 2011 ; FERNÁNDEZ-ALÁEZ *et al.*, 2018). The generality of a decrease in species richness with elevation has been more and more criticized (KATTAN & FRANCO, 2004). The decrease is not necessarily uniform, nor similar for all groups of organisms. Indeed, Rahbek (RAHBK, 1995) showed that a decrease in species richness was not the rule and that approximately half of the studies had a mid-elevation peak in species richness, because mountains may represent an attractive ecosystem for certain organisms. There are several environmental constraints that change with elevation (KÖRNER, 2007): those directly linked to the physical elevation above sea level (e.g. temperature, oxygen) and those determined by local characteristics (e.g. geology, land use). Confounding the former with the latter introduces confusion into studies of elevational gradients. The floristic richness of our high-altitude SSL was sometimes lower than the richness in other SSL, but some sites had levels of floristic richness that were similar to those observed at mid- or low-altitudes. Differences in macrophyte species richness between high altitude SSL probably reflect morphological features of the lakes (steep

slopes versus flat banks; depth, type of substrate) more than climatic limitations (ZELNIK *et al.*, 2012).

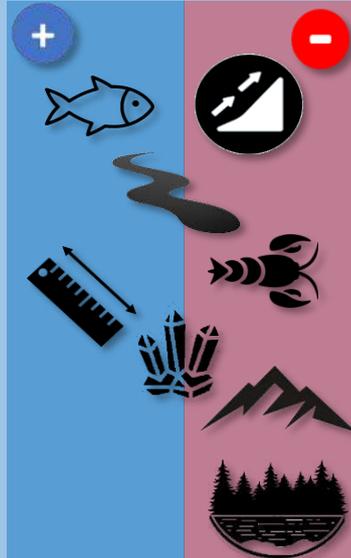
We found a strong positive correlation between macrophyte species richness and surface area. Relationships between surface area and floristic richness are generally accepted (MØLLER *et al.*, 1985 ; FERNÁNDEZ-ALÁEZ *et al.*, 2018). For example, macrophyte species richness has been found to respond positively to increasing surface area in Norway (EDVARSEN & ØKLAND, 2006), in Finland and in Minnesota (ALAHUHTA *et al.*, 2017) or in the study by Rørslett (RØRSLETT, 1991) in North Europe. Some conflicting results (FRIDAY, 1987 ; OERTLI *et al.*, 2002) were obtained in studies that were not focused on least-impacted sites. Disturbance such as eutrophication and stress, well known as factors reducing floristic richness (BIGGS *et al.*, 2000b), could explain the contrasting results in richness-area relationships. Another possible cause of confusion is the contrasting responses of particular floristic groups in SSL, with helophyte richness clearly being sensitive to surface area but not hydrophyte richness, because the hydrophyte species pool would be too small in SSL, and the deepest zones and bottom sediments of larger SLL are frequently unfavourable to hydrophytes (EDVARSEN & ØKLAND, 2006).

To conclude, our study highlights that factors influencing macrophyte abundance and composition in French least-impacted conditions are mainly geology and DIS, which determine Soft-Water, Mixed and Calcareous communities. In particular, DIS separates most of the Mixed communities from the Soft-Water or Calcareous Groups. DIS is also an indication of a major connectivity pattern. However, our findings suggest that mineralization and, to a lesser extent, total phosphorus concentrations were determinant variables of SSL macrophyte community composition, but not of their richness, which is mostly correlated with surface area. Finally, climate and hydroperiod marginally filter macrophyte composition. The drivers of aquatic plant community composition differed from the drivers of aquatic plant richness in least-impacted small lakes. Contrary to Edvarsen & Økland (EDVARSEN & ØKLAND, 2006), who suggested aquatic communities in SLL are unpredictable, we expect that the combination of geology and DIS may be useful in predicting floristic composition. Stochastic events determining macrophyte composition, in particular randomness in dispersal and establishment success, might be largely compensated by a generalized dispersal pattern, where macrophyte dispersal originates from the nearest river hydrosystem, a parameter represented by DIS. On the other hand, global optimal floristic richness could be predicted with high reliability from surface area.

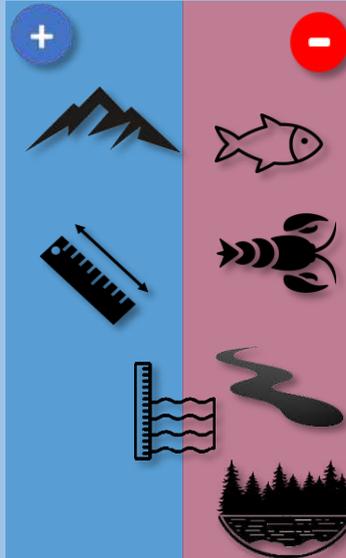
Déterminants majeurs des macrophytes



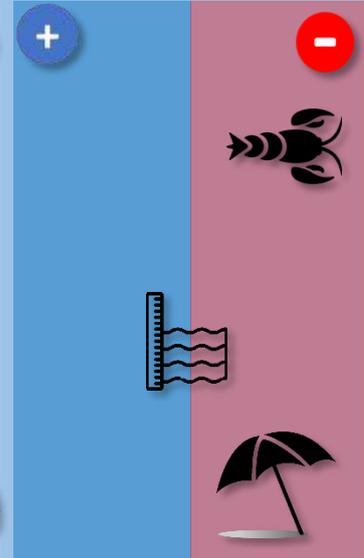
Richesse taxonomique



Intérêt patrimonial



Fonctions



Les facteurs environnementaux majeurs expliquant la distribution des communautés de macrophytes sont la géologie, la DIS et l'altitude. Plusieurs facteurs agissent plus spécifiquement sur la richesse, l'intérêt patrimonial ou des fonctions écologiques associées à un fort recouvrement en macrophytes, telles que le maintien d'un état clair ou la capacité d'accueil pour la faune et le périphyton.

Chapitre 2. Nouveaux protocoles d'échantillonnage adaptés aux invertébrés des SSL et principaux facteurs environnementaux déterminants des communautés

Les stratégies d'échantillonnage développées par le BAWWG (Biological Assessment of Wetlands Workgroup, piloté par l'U.S.-EPA (U.S. EPA, 2002b ; U.S. EPA, 2003)) sont les plus populaires dans la littérature mondiale en dehors de l'Europe, dans la continuité des tendances observées avant le BAWWG (RESH & McELRAVY, 1993). Il s'agit en général de protocoles reposant sur un nombre d'échantillons limités (2-3 échantillons), indépendants de la superficie, avec des mésohabitats généralement non définis, réalisés en kick sampling ou par enfoncements successifs du filet dans la colonne d'eau sur une distance prédéfinie. Cet échantillonnage est souvent complété par des pièges à activité voire des substrats artificiels. L'objectif principal de ces protocoles est de développer des indices d'intégrité biologique ou de comparer des sites ou des chroniques, ce qui ne nécessite pas nécessairement l'obtention d'une image la plus complète possible des communautés d'invertébrés. En Europe sont préférés des protocoles avec plus d'échantillons, ciblées sur des mésohabitats identifiés, dans une logique plus conservatoire. La méthode du pond action (BIGGS *et al.*, 1998) y est la plus populaire, à l'exception des pays francophones, ou la méthode IBEM (INDERMUEHLE *et al.*, 2010) domine (Table 2.1).

L'utilisation d'un filet troubleau ou en forme de D (« D-frame net ») est la technique la plus répandue. Son usage est largement reconnu dans la littérature comme le plus efficace pour récolter l'image la plus complète et représentative des communautés d'invertébrés des SSL (e.g. BRINKMAN & DUFFY, 1996 ; TOLONEN & HÄMÄLÄINEN, 2010). Toutefois, l'usage de ce filet peut énormément varier tant dans les mouvements réalisés, la taille que la maille de filet. Le filet peut être utilisé en réalisant des petits allers-retours mobilisant la faune sous-jacente (OERTLI *et al.*, 2005a), être simplement enfoncé régulièrement dans l'eau pour collecter du substrat (e.g. HENNEPIN COUNTY MN, 2017), ou encore via la technique de « kick and sweep » (e.g. ECOSUPERIOR, 2010), qui consiste à remuer le filet au pied et à récupérer la faune ainsi mobilisée au filet. Les filets sont réputés peu efficaces pour les habitats avec beaucoup de débris, une végétation très dense, ou des hauteurs d'eau très faibles, et tendraient à être moins efficaces pour capturer les invertébrés très mobiles comme les grands Dytiscidae (U.S. EPA, 2002b ; BECERRA JURADO *et al.*, 2007). Les filets peuvent être également moins performants pour capturer les taxons rares du sédiment si la superficie échantillonnée est insuffisante (GARCÍA-CRIADO & TRIGAL, 2005). Ces limitations sont souvent compensées par la combinaison du filet avec des pièges à activité (U.S. EPA, 2002b ; FLORENCIO *et al.*, 2012), voire des substrats artificiels (TURNER & TREXLER, 1997). L'usage de substrats artificiels seuls n'est pas conseillé, car il pose des problèmes de représentativité (SMITH & RULE, 2002), tout comme les préleveurs de sédiments, filets à plancton ou les pièges, peu efficaces s'ils sont utilisés seuls (TURNER & TREXLER, 1997).

Point de vue

Au sein d'une même méthode, les mouvements et la taille du filet peuvent considérablement varier. Ainsi, les inventaires naturalistes auxquels j'ai participé entre 2002-2012 m'ont conduit à adopter une technique beaucoup plus vigoureuse d'aller-retour que celle développée pour l'IBEM, avec un filet plus large, et des mouvements plus amples. Cette technique semble me permettre (d'après observations avec extraction de la faune directement sur site) de maximiser l'efficacité de mes captures, en incluant les grandes espèces très mobiles qui ont moins de possibilités de s'échapper. J'ai également ajouté un petit mouvement de haut en bas, qui limite les effets de colmatage du filet. Ce colmatage tend à diminuer l'efficacité de capture en limitant la vitesse du filet et en repoussant l'eau et le substrat à l'entrée du filet. D'autres naturalistes ne réalisent quasiment aucun va-et-vient, avec des mouvements peu énergiques, en balancier, avec des filets de grandes ouvertures et mailles plus larges, et obtiennent également de très bons résultats avec les espèces mobiles.

Ces différences de mouvement ne sont souvent pas précisées dans la littérature, alors qu'il n'est pas exclu qu'elles aient des conséquences sur l'efficacité de l'échantillonnage. Ainsi, le kick sampling offre probablement une plus grande possibilité de fuite aux espèces nageuses, beaucoup plus fréquentes qu'en cours d'eau.



Table 2.1 - Quelques méthodes d'échantillonnage des invertébrés des SSL

Famille de suivi	Exemples	Application/validation
<p>Troubleau Pression superficie dépendante. Échantillonnage ciblé dans des mésohabitats définis</p>	<p>PLOCH, IBEM et dérivés (OERTLI <i>et al.</i>, 2005a ; INDERMUEHLE <i>et al.</i>, 2010 ; BERTRAND <i>et al.</i>, 2011 ; PICARD, 2016) Le nombre d'échantillons dépend de la superficie, selon une loi logarithmique. 2/ 3 des échantillons sont à placer au niveau de l'interface eau-terre. Les échantillons sont ensuite distribués proportionnellement au recouvrement de chaque mésohabitat. Quelques règles complémentaires complexifient le protocole. Chaque échantillon dure 30 secondes, avec un va-et vient. Filet d'ouverture 10cm et de maille 0.5mm. Sédiments organiques non échantillonnés. 26 mésohabitats potentiels définis. Les invertébrés sont extraits sur place et identifiés au laboratoire. Pas d'estimation des abondances.</p>	<p>114 SSL Suisses, 130 mares de la région Centre, 150 mares du Nord-Ouest de la France, de superficie comprise entre 0.005 et 6ha, soit de 5 à 27 échantillons. Méthode validée à l'aide de courbes de cumul d'espèces.</p>
<p>Troubleau/D-frame. Pression indépendante de la superficie (sauf cas particulier). Échantillonnage ciblé dans des mésohabitats définis</p>	<p>Pond action, PSYM et dérivés (BIGGS <i>et al.</i>, 1998 ; BIGGS <i>et al.</i>, 2000b ; SOLIMINI <i>et al.</i>, 2007 ; TRIGAL <i>et al.</i>, 2008) Chaque mésohabitat est défini, selon sa structure (forme végétale, type de substrat), à la discrétion de l'opérateur. Chaque mésohabitat est échantillonné vigoureusement pendant 3 minutes divisé par le nombre de mésohabitats. Habitats vaseux non échantillonnés. Filet d'ouverture 25*20cm, et de maille 0.9mm. L'inventaire est complété par une chasse à vue d'1 minute. Les invertébrés sont extraits et identifiés au laboratoire. Estimation des abondances possible (variable selon les auteurs). (LUNDE & RESH, 2012) Quatre habitats définis : sans végétation, végétation émergente, submergée, et flottante. 20 échantillons répartis au prorata des recouvrements des habitats. En dessous de 0.03ha, seulement 10 échantillons. Un échantillon = 1m de long. Filet d'ouverture 30.5cm et de maille 0.5mm. Wetland Condition Index FWCI (LANE <i>et al.</i>, 2003 ; REISS <i>et al.</i>, 2010) 20 échantillons sont répartis proportionnellement dans chaque zone d'habitat, définie en fonction des types de végétation dominants (1-4 zones par plan d'eau). Un échantillon élémentaire correspond à une zone de 0.5m². Les invertébrés sont extraits, identifiés et estimés au laboratoire. Filet d'ouverture 50cm et de maille 0.59mm (Ludden, 2000) 1 échantillon sur 1m de long par habitat. Le filet tape le sol 3 fois sur 1m. 3 habitats définis selon la profondeur & le type de végétation : prairie humide, marais peu profond, marais profond. Filet de 30*17cm, maille de 1*3mm. Invertébrés</p>	<p>313 SSL de Grande-Bretagne, 31 espagnols, 41 italiens. Seul indice multimétrique invertébrés développé sur une large aire géographique et un jeu de données conséquent, avec d'autres tentatives dans 2 autres pays européens</p> <p>40 SSL, en général de 0.1 à 2ha, en Californie. Des courbes de cumul d'espèce sur un 1^{er} plan d'eau ont indiqué aux auteurs que 6 échantillons suffisaient, mais ils ont sécurisé la méthode à 20.</p> <p>149 SSL < 1ha, en Floride</p> <p>21 cuvettes d'origine glaciaire dans le Montana</p>

	extraits, identifiés et estimés au laboratoire. (MERETA <i>et al.</i>, 2012) Kick sampling de 10 minutes sur une distance de 10m. Le temps d'échantillonnage est réparti en fonction du recouvrement des différents mésohabitats (e.g. eau libre, végétation émergente).	8 SSL en Éthiopie, de superficie comprise entre 5ha et « quelques centaines d'ha »)
D-frame. Pression indépendante de la superficie, Pas de mésohabitat défini	WWPBI (LILLIE, 2000 ; LILLIE <i>et al.</i>, 2002 ; HAUXWELL <i>et al.</i>, 2004) 3 échantillons, de 2m de long chacun, les plus espacés possibles et positionnés dans des zones représentatives. Filet de maille 0.8-0.9mm (GERNES & HELGEN, 2002) Exemple de protocole impulsé par le BAWWG. 2 échantillons, dans des zones représentatives. 4 à 5 mouvements sur environ 1m par échantillon. Filet de maille 0.6mm. L'échantillonnage est complété par 10 pièges à activité. (EPELE & MISERENDINO, 2015) 3 échantillonnages horizontaux avec 8 mouvements sur 1,5m, de la marge vers le centre du plan d'eau. Filet de maille 0.8mm. Densité estimée à partir de la longueur parcourue par le filet et la surface du filet. Invertébrés extraits, identifiés et estimés au laboratoire (CHESSMAN <i>et al.</i>, 2002) 6 échantillons de 10m de long dans la zone littorale. Le filet est déplacé de la surface au fond 10 fois sur les 10m. Filet de maille 0.25mm, d'ouverture 0.034m ² . (HASSALL & ANDERSON, 2015) 2 échantillons en kick-sampling de 3minutes dans des zones représentatives en faisant varier la diversité des habitats (à la discrétion de l'opérateur). Filet de 0.5mm de maille	Environ 200 SSL temporaires, permanents ou semi-permanents du Wisconsin, entre 0.004 et 2.75ha 44 SSL du Minnesota, de superficie comprise entre 3 et 71ha 30 SSL de Patagonie, de superficie comprise entre 0.0003 et 272ha. 40 SSL en Australie. Superficies non précisées 20 SSL urbains au Canada, de 0.04 à 6Ha
Tube PVC avec aspirateur, indépendant de la superficie	(MACKINTOSH <i>et al.</i>, 2015) 6 échantillons randomisés, avec un tube PVC de diamètre 250mm. Le tube est placé dans le sédiment à la limite de profondeur de colonisation des macrophytes. L'eau est pompée et filtrée à l'aide d'un filet de maille 0.25mm	20 plans d'eau en Australie, de 0.12 à 57.8 ha

Dans le cadre de ce chapitre, nous testerons un nouveau protocole d'échantillonnage des invertébrés et nous nous intéresserons aux facteurs environnementaux qui déterminent les communautés d'invertébrés dans les SSL, quels que soient leur niveau de perturbation anthropique. Ensuite, nous nous intéresserons à un nombre de stations plus restreint en situation de référence, afin de nous affranchir au maximum des effets des perturbations anthropiques et identifier des communautés-types des SSL en situation de référence. Ces stations disposent également d'un plus grand nombre de facteurs environnementaux, des données physico-chimiques (eau et sédiments) y ayant été récoltées. Cette analyse devrait nous permettre de mieux étudier l'effet de la géologie et de l'hydrogéologie (fond géochimique, minéralisation de l'eau...) sur les communautés. Ce chapitre se scinde en deux parties, une première partie correspond à un manuscrit soumis à la revue *Aquatic Ecology*, sur l'échantillonnage des invertébrés aquatiques et les facteurs environnementaux déterminants quels que soient les niveaux de perturbations, et une seconde partie sous la forme d'un second manuscrit (en préparation et en français) sur les facteurs environnementaux déterminants et les groupes de communauté en situation de référence

2.1. Une nouvelle méthode d'échantillonnage des invertébrés des SSL: application à l'étude des influences des facteurs environnementaux sur leurs communautés

Dans le cadre de cette partie nous avons testé plusieurs protocoles d'échantillonnage des macroinvertébrés et nous avons cherché à expliquer les facteurs déterminants de la composition et de la structure des communautés des invertébrés au sein de 268 SSL. Cette étude est rédigée sous forme d'article et a été soumise à la revue *Aquatic Ecology*. Le protocole d'échantillonnage plus détaillé est disponible en annexe.

Invertebrates in small shallow lakes and ponds: a new sampling method to study the influence of environmental factors on their communities. LABAT F., THIEBAUT G., & PISCART C. (Manuscrit 3)

2.1.1. Résumé

Les SSL sont des réservoirs de biodiversité et fournissent de nombreux services écosystémiques. Par conséquent, proposer aux gestionnaires des outils pour suivre rapidement et facilement l'intégrité biologique et l'intérêt conservatoire de ces écosystèmes est une nécessité pour conserver leur biodiversité. Dans cette étude, un nouveau protocole d'échantillonnage des communautés d'invertébrés a été testé (1) sur un premier groupe de 8 SSL et (2) sur un panel large de 268 SSL en France continentale, répartis sur 5 régions éco-climatiques. Ce protocole, appelé S_{3i} , permet d'échantillonner les SSL de superficie comprise entre 1m² à au moins 20 ha. Son efficacité a été testée sur huit SSL en faisant varier la stratégie et la pression d'échantillonnage, à travers 4 descripteurs des communautés d'invertébrés : (1) la richesse taxonomique (brute et extrapolée), l'ASPT (ARMITAGE *et al.*, 1983 ; PAISLEY *et al.*, 2014), le pourcentage d'espèces polyvoltines et l'indice de diversité de Shannon. Ces descripteurs ont été sélectionnés en raison (1) de leur intérêt dans le suivi biologique des SSL (BIGGS *et al.*, 2000b ; SOLIMINI *et al.*, 2007 ; TRIGAL *et al.*, 2008 ; MENETREY *et al.*, 2011), et (2) car les incertitudes d'échantillonnage n'ont pas le même impact sur ces différents descripteurs (WIEDERKEHR *et al.*, 2016). Le protocole S_{3i} a ensuite été appliqué une fois en période estivale sur 268 SSL de France continentale, répartis sur 5 régions éco-climatiques. Ces plans d'eau sont de superficie comprise entre 1m² et 21 ha, et des altitudes de 2 à 3340m. Des modèles additifs généralisés ont été utilisés pour identifier les facteurs environnementaux corrélés à (1) la richesse totale en invertébrés, (2) la richesse et l'abondance relative du groupe fonctionnel ϵ (USSEGLIO-POLATERA *et al.*, 2001), groupe de taxa exclusif de la biodiversité des SSL et déterminants dans le fonctionnement des SSL.

Les richesses faunistiques obtenues avec la méthode S_{3i} sont généralement supérieures à celles observées dans la littérature dans des zones géographiques comparables, y compris lorsque la résolution taxonomique est plus importante, et l'échantillonnage réalisé sur plusieurs saisons (WILLIAMS *et al.*, 2004 ; HASSALL *et al.*, 2011 ; MIGUEL-CHINCHILLA *et al.*, 2014b ; HILL *et al.*, 2016a). L'altitude (au-delà de 1000m), la superficie et la distance à la source (un proxy de la connectivité des SSL) sont déterminants de la richesse en invertébrés. Les écrevisses exotiques impactent directement la richesse totale ainsi que la richesse du groupe ϵ . La présence de poissons impacte la richesse du groupe ϵ et l'abondance relative du groupe ϵ . La végétation littorale (entre 10 et 70%) et le recouvrement de la végétation sont particulièrement déterminants des trois descripteurs. La richesse en mésohabitats améliore uniquement la

richesse totale en invertébrés, et l'ombrage impacte les abondances du groupe ϵ . À l'exception de la DIS, identifiée pour la première fois comme facteur déterminant des communautés des SSL, nos résultats sont conformes aux tendances observées dans la littérature. **Le protocole S_{3i} a été appliqué avec succès sur une grande diversité de SSL en France. Ce protocole est rapide, reproductible, et représentatif pour suivre les invertébrés aquatiques des SSL, et est applicable à une large gamme de SSL.**

2.1.2. Introduction

Small shallow lakes (SSL) are among the most important ecosystems worldwide because they support services such as water supply, recreational activities and fish production (OERTLI *et al.*, 2005b), water-borne pollution treatment (BEDFORD, 1999 ; SCHMADEL *et al.*, 2018), or protection of human life and estate properties against floods and drought (COSTANZA *et al.*, 1997 ; BAJKIEWICZ-GRABOWSKA *et al.*, 2020). They also increase the connectivity of freshwater habitats and their resilience (DEACON *et al.*, 2018 ; PELLETIER *et al.*, 2020) and, at a regional scale, can support a richer, rarer and more specific biodiversity than any other freshwater ecosystem (WILLIAMS *et al.*, 2004). Unfortunately, shallow lakes diversity is in decline worldwide. Since the beginning of the 18th century, nearly 83% of natural wetlands have been lost, whereas since the end of the 20th century, the number of artificial shallow lakes has been increasing (DAVIDSON, 2014). Despite their importance, SSL are largely missing from national and international legislation and policy frameworks (HILL *et al.*, 2018). The Water Framework Directive WFD, which refers only to areas over 50 ha, fails to take into account the vast majority of these standing waterbodies (HASSALL *et al.*, 2016). Moreover, artificial shallow lakes are often considered as a source of alteration that should be destroyed (CARLUER *et al.*, 2016) despite their high potential in biodiversity conservation (WHITESON, 2009 ; ZAMORA-MARÍN *et al.*, 2021). Indeed, numerous human-made wetlands, especially dams, can alter (1) the quality of the global water resource by increasing water temperature or eutrophication (BEDNAREK, 2001), (2) hydrology and hydro-morphological river dynamics (VÖRÖSMARTY *et al.*, 2003 ; HABETS *et al.*, 2014), and (3) aquatic communities (POWER *et al.*, 1996 ; SAULINO *et al.*, 2017), promoting aquatic invasions (JOHNSON *et al.*, 2008 ; ATOBE *et al.*, 2014). Moreover, artificial SSL can shelter lower biodiversity than natural SSL, especially if they are strongly artificialized (ZAMORA-MARÍN *et al.*, 2021).

In this context, it is necessary to provide adapted and efficient monitoring tools to evaluate the biodiversity and integrity of SSL to objectively manage these ecosystems at the watershed

scale (JOSEFSSON, 2018). In Europe, two sampling methods for aquatic invertebrates in SSL (PSYM and PLOCH/IBEM) have been proposed for SSL up to a surface area of 6 ha (BIGGS *et al.*, 2000b ; OERTLI *et al.*, 2005a ; INDERMUEHLE *et al.*, 2010). However, ponds and shallow lakes below 50 ha do not benefit from a dedicated sampling method to assess their condition, functioning or conservation value.

For this reason, the goal of this study is to propose and test a new sampling method based on IBEM (INDERMUEHLE *et al.*, 2010) and PSYM (BIGGS *et al.*, 1998) methods but adapted to a broader range of surface areas. To be used/applied by environmental managers, this method should be cost-effective and reach several goals: (1) representativity, (2) rapidity, (3) reproducibility, (4) flexibility, (5) ability to collect data fitted for various biological and conservation indices. The ability to monitor small standing waterbodies is, however, challenging because they support diverse and heterogeneous habitats (HANISCH *et al.*, 2020 ; RIATO & LEIRA, 2020). Special attention is required for sampling methods to limit heterogeneity biases. Indeed, sampling design is too often overlooked and may affect the validity of the inferences and conclusions (IRVINE *et al.*, 2018 ; WILLIAMS & BROWN, 2019). To reach these goals, we propose a methodology called S3i (Sampling of Small Shallow lake invertebrates). First, we compared the efficiency and representativity of this new method on a panel of eight SSL with (1) sampling strategy congruent with the IBEM method and (2) sampling strategy with a larger number of replicates. Second, we applied the S3i method to study the macroinvertebrate community composition of 268 SSL according to biotic (e.g. presence of fish or invasive crayfish) and abiotic factors.

Based on our literature survey in SSL, we expected a positive influence of surface area (BIGGS *et al.*, 2005) and macrophytes (HASSALL *et al.*, 2011) on invertebrate richness, and a negative influence of elevation (HINDEN *et al.*, 2005) and the presence of fish (HASSALL *et al.*, 2011) or invasive crayfish (RODRÍGUEZ-PÉREZ *et al.*, 2016). However, the impacts of environmental factors are generally multifactorial and often non-linear (ANGELER *et al.*, 2014), so that estimating the role of each factor is difficult and requires large datasets like ours. We expect that GAM models will disentangle interactions among environmental factors.

2.1.3. Material and methods

We first compared the S_{3i} method with (1) a sampling strategy equivalent to those of the IBEM method regarding mesohabitat definition and replicates, and (2) a sampling strategy including more replicates than those proposed by the IBEM method (“maximised strategy”). This first comparison was conducted in eight SSL selected for their various morphologies. Then, we applied the S_{3i} method to 268 SSL in France. The detailed S_{3i} method is available (in French an English) at https://become.aquabio-conseil.com/DOCS/guide_BECOME.pdf.

2.1.3.1. Construction of the S_{3i} sampling method

The sampling method and the experimental definition of habitats were inspired by the IBEM and PSYM method and by our personal experiences in invertebrate inventories in small standing waters and marsh environments. The sampling method and differences between the S_{3i} method and the IBEM method are summarised in Figure 2.1.1 and Table 2.1.1. All mesohabitats visible from the shoreline and their relative coverage were identified by walking around the SSL. The identified mesohabitats were sampled. The mesohabitats unidentifiable from the shoreline and their relative coverage were identified following a zig-zag pattern and sampled, using a boat if necessary. Mesohabitats were kick-net or sweep-net sampled, depending on the mesohabitat type (Table 2.1.1). Finally, Incremental samples were kept separately, and invertebrates were identified and counted in the laboratory.

Selecting mesohabitats for invertebrate surveys and definition of sampling strategy

Mesohabitats were identified and their coverage was estimated by walking or wading in the littoral zone following a zig-zag pattern. Deeper water zones were explored from a boat following a zig-zag pattern too, using a grapnel or a rake. Nineteen main mesohabitat types were defined, vs. 26 according to the IBEM method (Table 2.1.1).

Two supplementary mesohabitats were added: “organic sediment” and “filamentous algae mesohabitat”, even though IBEM authors (OERTLI *et al.*, 2005a ; INDERMUEHLE *et al.*, 2010) consider that these mesohabitats do not bring any additional information for the selected taxonomic richness indices. However, these two habitats may cover a large proportion of lake area and should be taken into account to be representative of the natural community structure. The 20 mesohabitats were defined mostly by aggregation (e.g., IBEM mesohabitats A6 “hydrophytes with floating leaves” and A7 “large straight helophytes” were gathered in one S_{3i}

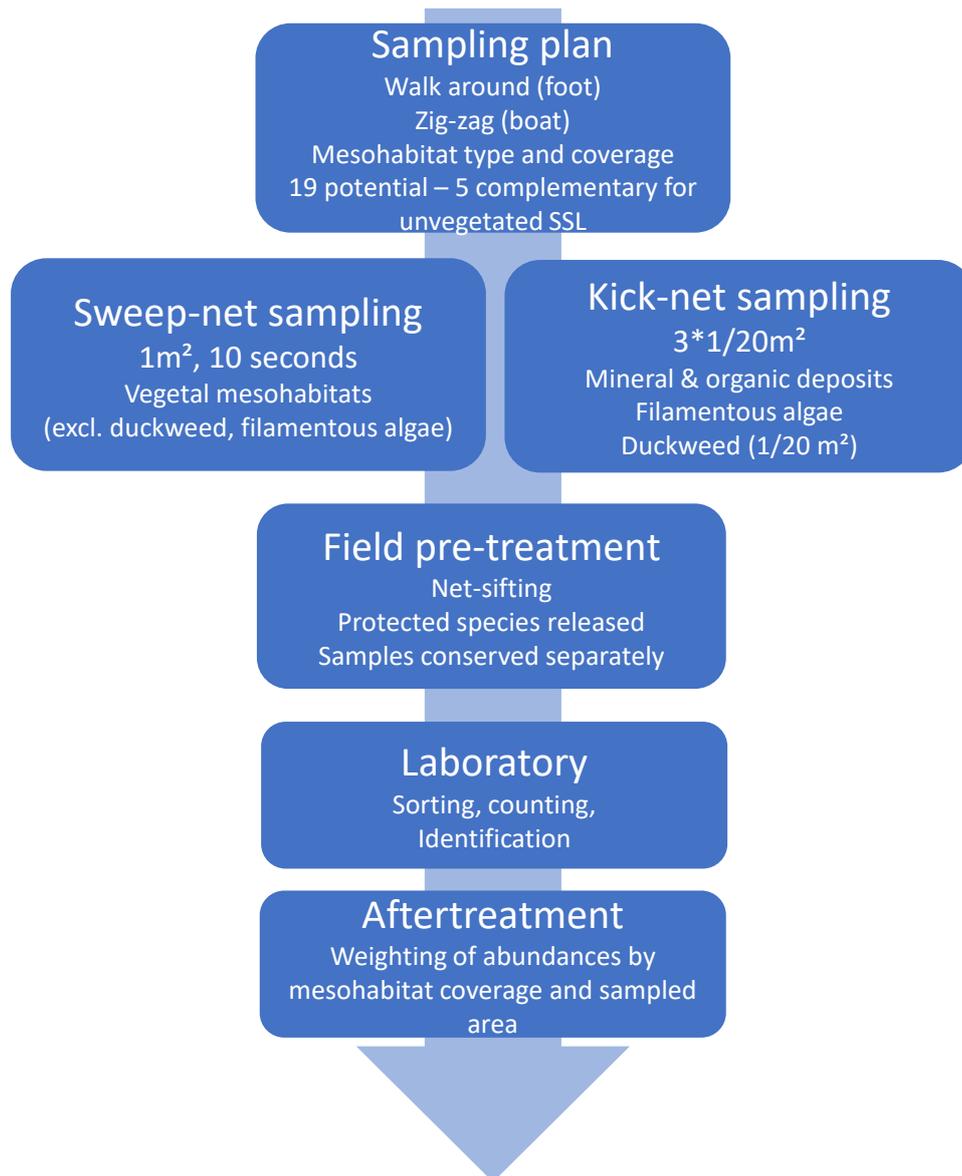
mesohabitat) or by splitting some IBEM mesohabitats (e.g., IBEM mesohabitat A1 “small size helophytes” was divided in three distinct mesohabitats). The reproducibility of mesohabitat identification was tested several times by different operators with various levels of experience.

Selection of samples number

The sample number may depend on the monitoring goals. In most of the sampling methods developed worldwide, two to three samples only are required to develop indices of biological integrity in shallow standing waters (e.g. U.S. EPA, 2003; Epele & Miserendino, 2015) and sometimes in surface areas exceeding 50 ha (GERNES & HELGEN, 2002). For example, the IBEM method required a sample number related to the pond size, from 5 samples for the smaller (50–170m²) to 27 samples for the larger (58 001–60 000m²) SSL. Our goal was to evaluate the conservation value, requiring representative sampling but maximum exhaustivity and sufficient precision in mesohabitat definition to improve the understanding and management of suitability for invertebrates. To minimise and control the method cost, our main goal was to reduce the number of samples without impacting the quality and reliability of the data. In the S3i method, each mesohabitat was sampled only once. In practice with the S3i method, the total number of samples never exceeded 12 samples.

Sampling efficiency for conservation monitoring

In S_{3i}, all mesohabitats, including those with very low coverage, were sampled to maximise faunistic richness as recommended in the PSYM method (BIGGS *et al.*, 1998).

Figure 2.1.1 - Résumé de la méthode S_{3i}Figure 2.1.1 – S_{3i} method summary**Sampling representativity**

In most of invertebrate sampling methods aimed at representativity, mesohabitats are replicated according to their coverage (e.g., Hering et al., 2004). In the S_{3i} method, invertebrate abundances in each incremental sample were weighted by the mesohabitat coverage and its sampled area [1].

$$A_i = \sum_j (a_{ij} \times C_j \times A_{s_j}) \quad [1]$$

where A_i is the total abundance of taxon i , a_{ij} is the estimated abundance of taxon i in an incremental sample of mesohabitat j , C_j is the relative coverage of mesohabitat j , and A_{s_j} is the sampled (estimated) area of mesohabitat j .

We assume that this double-weighting allows the sampling of small mesohabitats without

representativity alteration, responding to the double-objective of conservation monitoring, including rare species, and the representativity for integrity monitoring. To better consider mesohabitat weight on invertebrate communities, each mesohabitat coverage was considered independently. As a consequence, when mesohabitats were layered (e.g., 95% coverage of sand partially below 15% coverage of nymphaea stands), total coverage exceeded 100%. Only sampling mesohabitats were considered in the coverage estimation (e.g. filamentous algae mixed with macrophytes or sandy substratum merged with dense macrophyte roots were excluded for the estimation of filamentous algae or loose mineral substrate coverage).

Sampling technique

Comparisons of sampling techniques have been extensively documented (e.g., Brinkman & Duffy, 1996; Tolonen & Hämäläinen, 2010). Kick/sweep-netting seems to be the most efficient technique to sample stony substrate, mobile taxa and taxa fixed on vegetation. Kick or sweep-netting is presumed to be little effective for the sampling of habitats with large amounts of fine or coarse debris, dense vegetation stands, very shallow habitats and mobile invertebrates such as Dytiscidae (U.S. EPA, 2002b).

A mixed method comparable to the PSYM method (SHELLEY, 2009) was selected. Vegetation stands were sampled by vigorous sweep-netting, and mineral or deposit substrates by light kick-net sampling of $3 \times 1/20$ m² plots distributed in various cardinal points to include wind forcing effects in larger lakes. Vigorous sweep-netting corresponds to multiple, large-amplitude (60-100cm wide), quick and energetic back and forth linear movements for 10 seconds. Rapid and large movements combined with a medium hand-net aperture (25*20 cm vs. 10 cm in IBEM sampling) were performed to catch mobile species. The forward energetic hand-net movement created a vortex, mobilised fauna in the adjacent zone, especially fauna from the bottom, shallowest zone and densest vegetation stands, and the backward movement collected the fauna swept away by the vortex without clogging the mesh.

Filamentous algae and duckweed, in which fauna sorting is time-consuming, were lightly kick-sampled from $1/20$ m² plots. To increase reproducibility (same time + equivalent area \approx equivalent sampling effort) and allow the weighting of quantitative data, a sampling area per incremental sweep-netting sample (1 m² estimated for 10 seconds) was applied for each mesohabitat, irrespective of lake size.

Table 2.1.1 – *S_{3i}* mesohabitats and corresponding IBEM mesohabitats and codification. RSA = recommended sample area. It is recommended to realise sampling in the non-contiguous zone, favouring different wind exposures. If $RSA \geq 1$, the sweep-netting technique is applied; if $RSA < 1$, the kick-netting technique is applied, with $3 * 0.05 \text{ m}^2$, taking into account wind exposure or granulometry. Codification of IBEM mesohabitats is that of the original publication (INDERMUEHLE et al., 2010).

Table 2.1.1 – Mésohabitats du protocole *S_{3i}* et mésohabitats IBEM correspondants avec leur codification. RSA = surface d'échantillonnage recommandée. Il est recommandé de réaliser l'échantillonnage dans des zones non contiguës, favorisant différentes expositions au vent. Si $RSA \geq 1$, la méthode troubleau est appliquée, si $RSA < 1$ la méthode haveneau est appliquée, avec $3 * 0.05 \text{ m}^2$, en prenant en compte l'exposition au vent et les différences de granulométrie. La codification des mésohabitats IBEM est celle de la publication originale (INDERMUEHLE et al., 2010)

IBEM code	S _{3i} code	Definition	RSA (m ²)
Shoreline habitats (<20cm depth)			
A1	H12a	Creeping helophytes with thread-like leaves (<i>Isolepis fluitans</i> , <i>Juncus bulbosus</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> ...)	1
A1	H12b	Helophytes with no thread-like leaves (<i>Hypericum</i> , <i>Lycopus</i> , <i>Ludwigia</i> , <i>Menyanthes</i> ...)	1
A7	H12c	Hydrophytes with low dissected or no thread-like leaves (<i>Potamogeton polygonifolius</i> , <i>Najas</i> , <i>Elodea</i>)	1
A1	H12d	Small erect herbaceous helophytes with thread-like leaves (<i>Carex</i> , <i>Juncus</i> ...)	1
A7	H12e	Hydrophytes with thread-like or dissected leaves (<i>Myriophyllum</i> , <i>Utricularia</i> , <i>Batrachium</i> , <i>Zannichelia</i> ...), Characeae	1
A6+A7	H12f	Hydrophytes with floating leaves or large straight helophytes (<i>Nymphaea</i> , <i>Typha</i> , <i>Phragmites</i>)	1
A7	H12g	Bryophyta	1
A2	H11	Roots	1
Deep habitat (>20cm depth)			
B21+B242+B25	H10	Small creeping helophytes or with no thread-like leaves	1
B1221+B1222	H09	Hydrophytes with low dissected or no thread-like leaves	1
B21+B23+B241+B242	H08	Small erect herbaceous helophytes with thread-like leaves	1
B1111+B1112 +B113	H07	Hydrophytes with thread-like or dissected leaves, Characeae	1
B322	H06	Stones, blocks	3*0.05
B121+B22	H05a	Large floating leaves hydrophytes or large straight helophytes	1
B122	H05b	Small floating leaves (duckweeds, Azolla)	0.05
-	H04	Filamentous algae, (only if distinct mesohabitat or >5% coverage)	3*0.05
B13	H03	Bryophyta	1
B31	H02	Litter & organic sediment	3*0.05
B321	H01	Loose mineral substrate	3*0.05
B322	H0a	Flagstone	3*0.05

Table 2.1.2 – Area and sample numbers for all eight experimental sites.

Table 2.1.2 -Superficies et nombre d'échantillons pour les 8 sites expérimentaux de test du protocole S_{3i}

Site number	Area (m ²)	Sample numbers*		
		IBEM-like	S_{3i}	Maximised
1	>200k	36	14	45
2	5120	14	14	28
3	1720	7	9	20
4	1150	10	11	19
5	930	8	11	11
6	245	5	9	12
7	154	5	9	10
8	129	5	8	9

*deposit mesohabitats base-samples of 1/20m² were considered as individual samples

We selected a 0.5 mm mesh size to catch most of the macroinvertebrates with relatively long-life cycles, including most of Hydrachnidia and Chironomidae (LABAT, 2017), and prevent mesh clogging; below 0.5 mm the mesh was rapidly clogged in vegetation stands, hence reduced sampling efficiency.

Flexibility

Mesohabitats with coverage below 1m² or 3*1/20m² were also sampled, and their corresponding sampled area (A_{sj}) was noted for ponderation. This choice ensured taking into account (1) mesohabitats with extremely low coverage and their associated biodiversity and (2) sampling of extremely small ponds (sampling a pond with a size less than 2 m² is possible).

Invertebrate sorting and identification

Live sorting is the quickest and cheapest method, but increases uncertainties (HAASE *et al.*, 2004). Protected species were identified through observations in a small bin and directly released in the field, while samples were preserved in ethanol for subsequent sorting and identification in the laboratory followed the French norm NF T 90-388 (AFNOR, 2020). The taxonomic levels were those specified in a previous study (LABAT, 2017) : most taxa were identified at the genus level, except for some taxa (e.g. Diptera, at the family or subfamily level, Oligochaeta, at the subclass level).

Comparison of the S_{3i} sampling method with the IBEM strategy and maximised sampling

We compared the results of the S_{3i} method to those obtained via the IBEM strategy for eight SSL, selected mainly for their hydro-morphological differences (Figure 2.1.2). However, the S_{3i}

and IBEM methods clearly differed by their sampling gear and goals. Therefore, the IBEM method was adapted using the sampling equipment, catching movements and area-to-sample used in S_{3i} . Our results cannot be considered as a judgement of the IBEM method but just as a comparison of the values obtained with S_{3i} and a sampling strategy congruent with the IBEM philosophy. Sampling was conducted in four steps:

- > IBEM mesohabitats were sampled according to the IBEM strategy. Some first-step samples were considered as S_{3i} samples when possible (e.g., an IBEM-B13 sample could also be a S_{3i} -H03 sample).
- > S_{3i} sampling was completed if necessary (e.g., by organic sediment sampling, lacking in the IBEM strategy), according to the S_{3i} method.
- > Finally, we performed additional replicate samplings, if necessary and possible, to reach balanced number of samples (0–14 replicates) and come close to random sampling, allowing extrapolation methods as rarefaction curves.

Then, three sampling strategies were considered: IBEM, S_{3i} , and “maximised method”, the last one corresponding to the combination of all samples collected in the four steps.

To analyse the sampling method efficiency, we computed four biological metrics: taxonomic richness (gross, extrapolated and estimated), average score *per* taxon ASPT (ARMITAGE *et al.*, 1983 ; PAISLEY *et al.*, 2014), % of polyvoltine taxa (MONDY *et al.*, 2012) and the Shannon diversity index. We selected these metrics because (1) their behaviour differs under sampling uncertainties (WIEDERKEHR *et al.*, 2016), (2) they belong to three families of metrics preconised for the design of a multimetric index (HERING *et al.*, 2006), (3) most of them were identified as candidate metrics for SSL (BIGGS *et al.*, 2000b ; SOLIMINI *et al.*, 2007 ; TRIGAL *et al.*, 2008).

Extrapolation of taxonomic richness was computed from maximised strategy, based on the iNEXT algorithm, with $q = 0$ (HSIEH *et al.*, 2016). Extrapolated taxonomic richness was computed with 50 theoretical incremental samples. The values obtained with the iNEXT algorithm are called “extrapolated richness” thereafter.

Diversity index values were computed with the R package *vegan* (OKSANEN *et al.*, 2019) and other indices with personal script derived from Tidyverse packages (WICKHAM *et al.*, 2019).

Spearman correlations were calculated among the index values of the three sampling strategies (IBEM-like, S_{3i} and maximised).

2.1.3.2. Influence of environmental factors on three descriptors of SSL richness and functioning

We examined the influence of multi-scale habitat features on invertebrate richness to better understand which environmental factors are most important for biodiversity or restoration monitoring/management.

We analysed invertebrate fauna sampled between 2013 and 2019 in 268 French SSL across four climatic ecoregions, and various geologies and elevations. Each SSL was sampled once in summer or late spring.

These analyses were conducted through three descriptors: (1) total richness, a useful but incomplete picture of biodiversity (FLEISHMAN *et al.*, 2006), (2) richness of taxa from functional group ϵ (called “ ϵ -richness” thereafter) (USSEGLIO-POLATERA *et al.*, 2001), to summarise biodiversity of invertebrates specialists of SSL, and (3) relative abundances of group ϵ (“ ϵ -relative abundances”) to summarise ecosystem functions (CUMMINS & MERRITT, 2001). Group ϵ is dominated by invertebrate predators, Hemiptera and Coleoptera taxa, swimmers and crawlers. Most of the species of this functional group are found only in SSL, are top predators in fishless SSL, and play a key role in SSL functioning (RENNIE & JACKSON, 2005 ; CULLER *et al.*, 2014).

We performed Generalised additive model GAM (HASTIE & TIBSHIRANI, 1999) between these descriptors and 15 environmental factors to identify which are the best predictors of macroinvertebrate communities. The factors tested were (1) elevation, (2) surface area, (3) distance from source DIS (LABAT *et al.*, 2021) and (4) shoreline development index (HEINO *et al.*, 2009). Distance from source (DIS) was measured using topographic maps of the French National Geographic Institute, and used as a proxy for the degree of connectivity between SSL and river hydrosystems from their source. When DIS = 0, the SSL was outside a river floodplain. When DIS > 0, the SSL was a source of or crossed by a river or located in its floodplain. Where the SSL was a source, DIS was the length of the longest distance from the banks to the SSL outlet. Where the SSL was a river impoundment, DIS was the length from the river source to the SSL outlet. Where the SSL was on a river floodplain, DIS was the length from the source to the perpendicular formed by the virtual line between the river and the SSL. Therefore, higher DIS values denoted connections with a larger river and a larger watershed. Shoreline habitability (5) was also estimated according to the percentage of the perimeter with a slope > 50% or instable banks. Were also estimated (6) mean depth, (7) “shade” (proportion of the water surface overhung by vegetation), (8) percentage of woodland in the SSL surrounding (in a 50-m buffer

zone). (9) Drying (0 = not known to dry up, 1 = known to dry up), (10) fish presence, and (11) invasive crayfish presence (0 = fish or crayfish not known, 1 = fish or crayfish known) were estimated at least with three field observations in various seasons, invertebrate sampling and information provided by landowners. Habitat mosaic complexity was resumed with (12) mesohabitat richness (13) mesohabitat diversity with the Shannon diversity index, computed with the relative coverage of each mesohabitat (BEISEL *et al.*, 1998), (14) the proportion of the SSL covered by aquatic vegetation (“Plant cover”), which can influence invertebrate richness (FRIDAY, 1987), and (15) the relative coverage of shoreline vegetated area (“Shoreline plant cover”) because the shoreline is often richer in invertebrates, especially in aquatic Coleoptera (OERTLI & FROSSARD, 2013). Factors were assessed for normality and homoscedasticity using Shapiro–Wilk tests and by examining histograms, and transformations were applied where appropriate (Tab. 3). The best predictors were identified according to the REML method combined with null space penalization (MARRA & WOOD, 2011). All GAMs were computed with R (R CORE TEAM, 2020) and the mgcv package (WOOD, 2017).

2.1.4. Results

2.1.4.1. Comparison of S_{3i} and IBEM-strategies on macroinvertebrate biodiversity

In total, 146 taxa of invertebrates were recorded during the surveys of the eight experimental sites. Except for the Shannon diversity index, maximised, IBEM strategy and S_{3i} efficiencies were highly correlated (Table 2.1.3, Figure 2.1.2). The S_{3i} method obtained the best correlations with (1) extrapolated richness ($r = 0.95$), maximised Shannon ($r = 0.98$), maximised % of polyvoltine taxa ($r = 1$) and ASPT ($r = 0.9$). The IBEM-like strategy obtained a better correlation only with maximised richness ($r = 0.86$ vs. $r = 0.85$ with S_{3i}). The richness obtained with the S_{3i} method ($\bar{x} = 49 \pm 14$) was comparable to that obtained with the IBEM-like method ($\bar{x} = 49 \pm 11$). However, richness estimation in the S_{3i} method was slightly weaker in the larger SSL (Figure 2.1.2B). The IBEM-like precision was clearly weaker for the Shannon index when SSL had vertical mud banks (Figure 2.1.2D).

2.1.4.2. Influence of environmental factors on three descriptors of SSL richness and functioning

A total of 337 taxa of invertebrates were recorded during the surveys of the 268 SSL. Summary statistics of the 15 factors and the 3 descriptors are described in Table 2.1.4. Mean total invertebrate richness was 36 ± 15 , with a maximum of 79 taxa and a minimum of 5 taxa. Mean ϵ -richness was 13 ± 8 , with a maximum of 32 and a minimum of 0 taxa. Mean ϵ -relative abundances was 0.10 ± 0.14 , with a maximum of 0.80 and a minimum of 0.

The GAM analyses identified seven factors determinant for total richness, six factors for ϵ -richness and four factors for ϵ -relative abundances (Table 2.1.5; Figure 2.1.3 and Figure 2.1.4). The explanatory power of models was 49.5% for total invertebrate richness, 48% for ϵ -richness and 26.1% for ϵ -relative abundance.

The total and ϵ -richness in invertebrate decreased significantly with elevation ($F = 6.71$ and 2.81 , respectively), whereas they were positively affected by surface area ($F = 6.95$ and 2.30 , respectively). Shoreline vegetation coverage was a major factor, with a positive influence on total richness, ϵ -richness and ϵ -relative abundance ($F = 3.33$, 8.05 and 0.83 , respectively). The positive influence of shoreline vegetation coverage was highest from 10% coverage, and became negative for the three descriptors over 75%. Plant coverage had also a positive influence on total richness and ϵ -richness ($F = 1.13$ and 1.64) but no clear influence on ϵ -relative abundance, especially below approx. 40% ($F = 0.80$). Fishes strongly impacted ϵ -richness ($t = -4.25$) and ϵ -relative abundance ($t = -2.78$), whereas invasive crayfishes strongly affected total invertebrate richness ($t = -2.91$) and ϵ -richness ($t = -4.04$). Shade negatively affected only ϵ -relative abundance ($F = 1.25$). Distance from source, a proxy of SSL connectivity, had a clear positive influence on total richness under approx. 5 km and a negative influence beyond approx. 50 km. Finally, mesohabitat richness influenced only total invertebrate richness ($F = 0.98$). Drying, mean depth, mesohabitat diversity, woodlands, shoreline development and bank verticality or instability had no clear effects on the three descriptors.

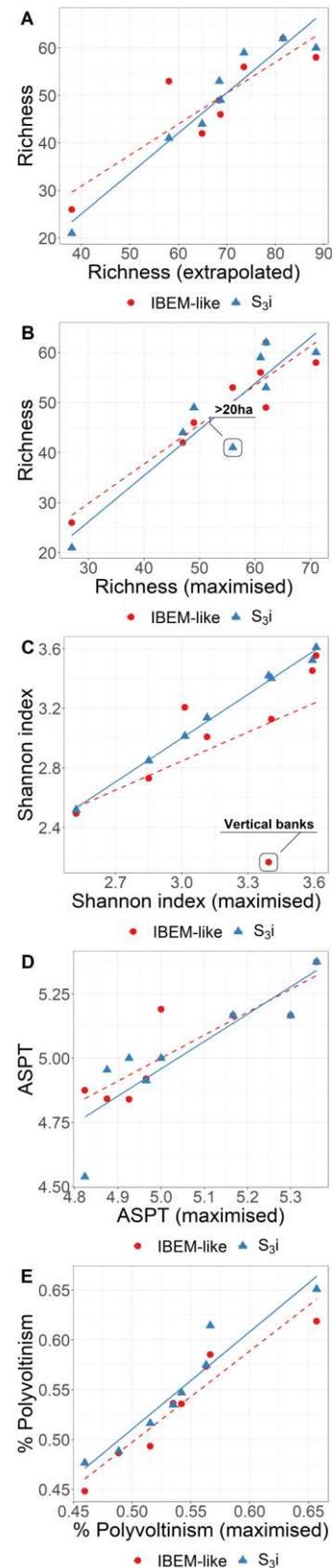


Figure 2.1.2 - Régression linéaire des indices-test obtenus sur huit sites expérimentaux avec les stratégies IBEM-like et S_{3j}

Figure 2.1.2 – Linear regressions for test-index obtained with IBEM-like and S_{3j} strategies from the eight experimental SSL.

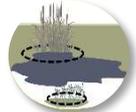
Table 2.1.4 – Summary statistics for the 3 descriptors (*italic*) and the 15 factors from the 268 SSL. ^alog+1 transformation, ^bv transformation. DIS = distance from source.

Table 2.1.4 – Statistiques résumant les 3 descripteurs (*en italique*) et les 15 facteurs des 268 SSL échantillonnés avec la méthode S_{3i} . . ^alog+1 transformation, ^bv transformation. DIS = distance à la source.

	Mean ± SD	Median	Min	Max
<i>Invertebrate richness</i>	36 ± 15	35	5	79
<i>ε-richness</i>	13 ± 8	12	0	32
<i>ε-relative abundances</i>	0.10 ± 0.14	0.05	0	0.80
Elevation (m)	442 ± 674	136	2	3 340
Surface area (m ²) ^a	14 341 ± 34 879	745	1	210 000
Shoreline Index	1.39 ± 0.39	1.28	0.56	2.99
Mean depth (m) ^b	1.01 ± 1.09	0.6	0.05	7
Shade (%) ^b	12 ± 26	0	0	100
Woodland (%)	41 ± 45	15	0	100
DIS (km) ^a	44.4 ± 147.5	0.1	0	950
Mesohabitat richness	4.9 ± 2.2	5	1	12
Mesohabitat diversity	1.17 ± 0.60	1.17	0	2.54
Plant cover (%)	59 ± 40	68	0	100
Vegetated shoreline cover (%) ^b	18 ± 28	5	0	100
% banks with slope > 50% or instable	0 (0-5%) = 51%; 1 (5-25%) = 25%; 2 (25-50%) = 12%; 3 (50-75%) = 6%; 4 (>75%) = 5%			
Drying	24% SSL were known to dry up			
Invasive crayfish presence	15% SSL were known with invasive crayfishes			
Fish presence	40% SSL were known with fishes			

Table 2.1.5 – Results of generalised additive models (GAMs) describing the taxonomic richness, ϵ -richness and ϵ -relative abundances of invertebrates in 268 SSL in terms of biotic and physical factors. All values are F-statistics apart from for parametric variables (invasive crayfish, and fish presence) which are t-statistics. Fitted smoothing functions can be seen in Figure 2.1.4. Bold terms are significant at: *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$. Only factors with at least one $P < 0.05$ were included.

Table 2.1.5 – Résultats des modèles additifs généralisés (GAM) décrivant la richesse taxonomique, la richesse du groupe fonctionnel ϵ et l'abondance relative du groupe ϵ dans 268 SSL d'après des facteurs biotiques et abiotiques. Toutes les valeurs sont des F-statistiques excepté les variables paramétriques (présence d'écrevisses exotiques ou de poissons), qui sont des t-statistiques. Les relations ajustées des modèles peuvent être observées Figure 2.1.4. Les valeurs en gras sont significatives avec : *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$. Seuls les facteurs avec au moins $P < 0.05$ sont inclus.

		Total richness	ϵ -richness	ϵ -relative abundances
Elevation		6.71***	6.95***	0.19
Shoreline vegetation		3.33***	8.05***	0.83**
Fish presence		-1.52	-4.25***	-2.78**
Invasive crayfish presence		-2.91**	-4.04***	-0.65
Surface area		2.81***	2.30***	0.12
Plant cover		1.13***	1.64***	0.80**
Shade		5.71e-4	4.25e-6	1.25***
Distance from source		1.03**	0.23	0.10
Mesohabitat richness		0.98**	1.89e-5	0.20
<i>R</i> ² -adjusted		0.495	0.480	0.261
Deviance		0.524	0.505	0.290

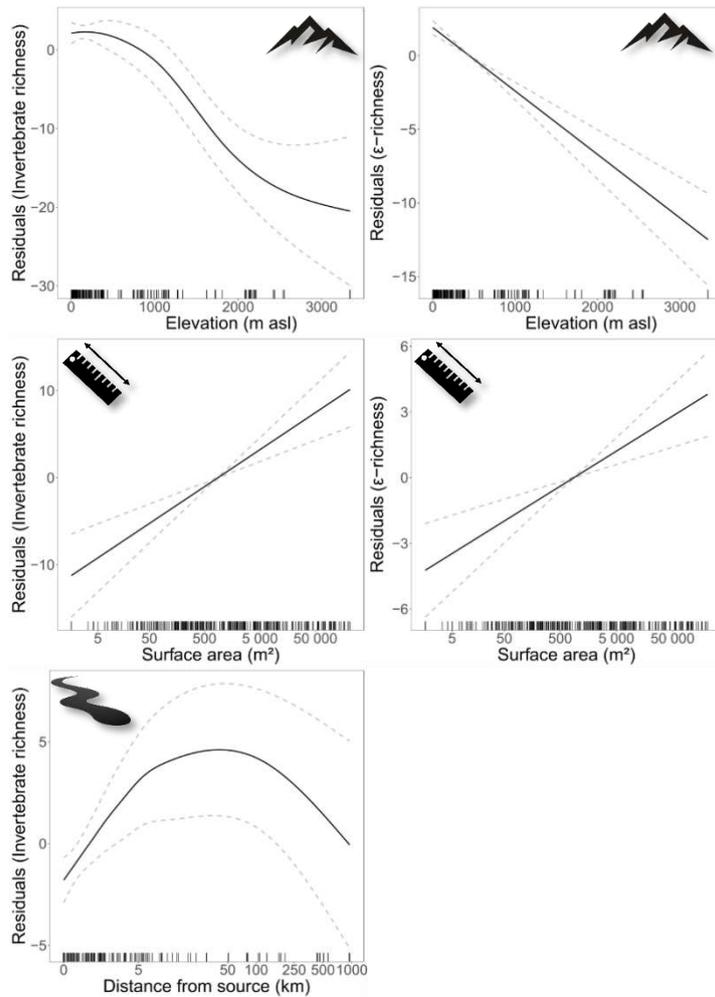


Figure 2.1.3- Relations ajustées entre les résidus des modèles additifs généralisés (GAM) et chaque prédicteur large échelle significatif (altitude, superficie et distance à la source) pour les trois descripteurs (richesse totale, richesse taxonomique du groupe ϵ , abondance relative du groupe ϵ) des communautés d'invertébrés de 268 SSL.

Figure 2.1.3 – Fitted relationships between residuals of the generalised additive model (GAM) and each significant predictor large-scale factor (elevation, surface area and distance from source) for the 3 descriptors from the 268 SSL. Solid lines are fitted splines in the continuous factors and fitted values for each of the categorical factor. Dashed lines are 1 SE.

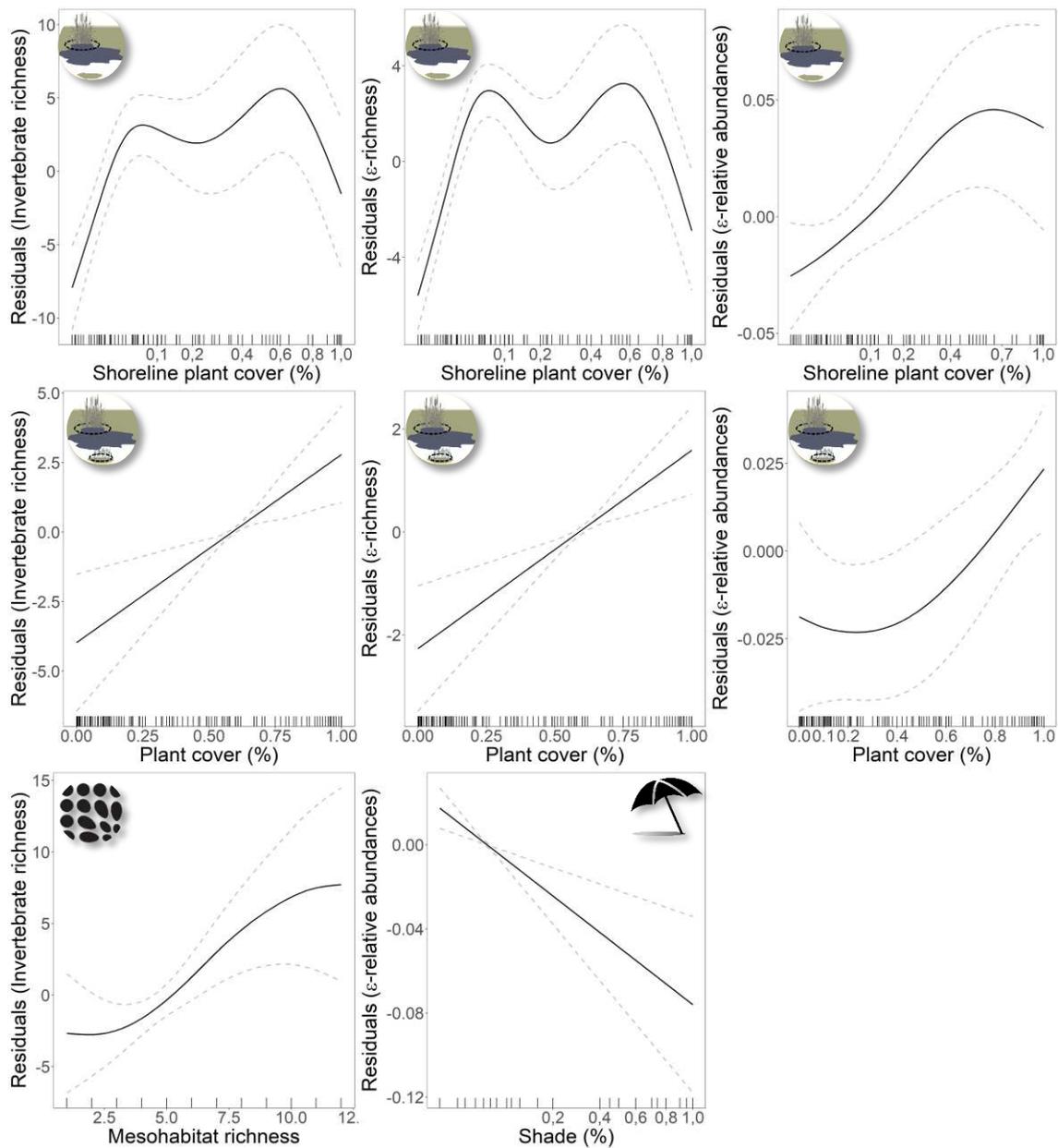


Figure 2.1.4 - Relations ajustées entre les résidus des modèles additifs généralisés (GAM) et chaque prédicteur petite échelle significatif (recouvrement de la végétation littorale, recouvrement de la végétation, richesse en mésohabitats et ombrage) pour les trois descripteurs (richesse totale, richesse taxonomique du groupe ϵ , abondance relative du groupe ϵ) des communautés d'invertébrés de 268 SSL.

Figure 2.1.4 – Fitted relationships between residuals of the generalised additive model (GAM) and each significant predictor small-scale factor (shoreline plant cover, plant cover, mesohabitat richness and shade) for the 3 descriptors from the 268 SSL. Solid lines are fitted splines in the continuous factors and fitted values for each of the categorical factors. Dashed lines are 1 SE.

2.1.5. Discussion

2.1.5.1. Efficiency and applicability of the S_{3i} method

The S_{3i} method is a rapid assessment method which allows to obtain a representative picture of aquatic invertebrate richness as well as the structure and function of the SSL. With a reasonable incremental samples number (12 max), we obtained comparable results with a larger number of incremental samples and even a better correlation with maximal richness than those obtained with a sampling strategy congruent with the IBEM method in SSL. These results can be explained by (1) a higher number of incremental samples in S_{3i} than for the IBEM strategy in small SSLs; (2) the inclusion of rare mesohabitats, allowing small numbers of incremental samples in large SSL to reduce the loss of certain rare taxa, (3) the inclusion of fine organic sediment and filamentous algae, useful to provide a comprehensive picture of the community structure. Indeed, these mesohabitats, despite the low taxonomic richness sheltered, can represent a large coverage in SSL, especially in turbid SSL with vertical banks or in shaded SSL. The pondering of incremental samples with their corresponding relative mesohabitat coverages is a keystone in the S_{3i} method because it avoids sample replication – hence reduced costs – and allows sampling very small SSL. The S_{3i} method can be applied to management and policy making, providing a useful tool for biological assessment. Its flexibility allows its application in most of SSL neglected by the WFD, from ponds of 1m² to shallow lakes covering at least 20 ha.

The method, with a mean of 36 taxa per SSL following one summer sampling of 268 French SSL, caught a higher diversity than other sampling methods used in most previous studies conducted in Europe and the USA (<30 mean taxon richness except in one study: Miguel-Chinchilla et al., 2014). For example, studies in Great Britain, with large datasets, found lower mean richness values: 28.2 (HASSALL *et al.*, 2011), 32.6 (WILLIAMS *et al.*, 2004) and 29 (HILL *et al.*, 2016b) taxa, with a higher taxonomic resolution (most of the taxa were identified at the species level, except Diptera at the family level, and Oligochaeta at the class level and Hydrachnoidea at the superfamily level), and sampling campaigns took place up to three times a year. Lower richness was also found in permanent coastal ponds in Spain (median richness \approx 31 taxa in the reference condition; Bella and Mancini 2009). However, these differences are only indicative because of different local conditions, geographical isolations or latitudes (CÉRÉGHINO *et al.*, 2011 ; NAMAYANDEH & QUINLAN, 2011). Among our 268 SSL, those located in the French Causses du Quercy can be compared with three ponds of same origin, context and equivalent surface area,

inventoried six times during one year by Angélibert (2004). Differences in fauna richness and composition between the two studies concerned mostly Trichoptera and some frequent Zygoptera genera, especially Coenagrion and Lestes, with species generally monovoltine, leaving most of the lentic ecosystems in winter, except at higher elevations (CHAM & BRITISH DRAGONFLY SOCIETY, 2012 ; HILL *et al.*, 2016b). As a consequence, samples from at least two seasons (winter and summer or winter and autumn, as suggested by Hill *et al.* (2016)) are required for managers who want a maximised picture of biodiversity for most of the groups.

2.1.5.2. Influence of environmental factors on macroinvertebrate communities in SSL

The results obtained with GAMs models are congruent with most of the literature on SSL invertebrate richness and functions in SSL. In this study, elevation was the major factor influencing invertebrate richness. The influence of elevation on invertebrate richness, including in lowlands, had not been studied before, whereas the strong negative influence of elevation on invertebrate taxonomic richness is well-documented for altitude lakes (FÜREDER *et al.*, 2006 ; FJELLHEIM *et al.*, 2009 ; MENDOZA & CATALAN, 2010). We expected a non-linear relationship between taxonomic richness and altitude, with a weak influence of altitude in lowland SSL and a strong negative influence in montane SSL. A positive influence of altitude has also been demonstrated in mountain ponds for some groups (HAMERLÍK *et al.*, 2017) or, rarely, for all groups (MARTINEZ-SANZ *et al.*, 2012). Elevation is a major factor for SSL invertebrate richness, with a large elevational gradient including lowlands, and its influences along the elevational gradient are specified for the first time. The “sharp decline” described in most studies on alpine ponds (WISSINGER *et al.*, 2016) is confirmed, but concerns only SSL from 1 000 to 2 500 m above sea level. Over 2 500 m and below 1 000 m, the influence of elevation was weaker. This can be explained by a threshold already highlighted for the Pyrenees (MENDOZA & CATALAN, 2010), with a strong influence on community composition. Beyond this threshold, the loss of biodiversity is weaker, maybe because communities over 2 500 m in France are mostly composed of stenoecious species strictly adapted to the extreme and specific conditions of high-elevation SSL (OERTLI & FROSSARD, 2013) or highly euryecious species able to deal with these conditions. Below 1 000 m, climatic constraints from elevation seem too weak to significantly influence total species richness. However, ϵ -richness decreased strongly with increasing elevation. These patterns are divergent with total richness; they suggest a special sensitivity of Coleoptera, and

maybe Hemiptera. Aquatic Coleoptera are known to be sensitive to elevation (TOUAYLIA *et al.*, 2011 ; PÉREZ-BILBAO *et al.*, 2014). In other groups, taxonomic resolution or lower sensitivity can explain the non-linear response of total taxonomic richness with elevation. Therefore, some groups like Sphaeriidae are mostly eurythermic, including species with high tolerance to quick and high temperature fluctuations (KUIPER, 1983). Others like Odonata include genera that can replace each other along an elevation gradient: *Anax imperator* is very common in lowlands, and often replaced by *Aeshna juncea* commonly found in the mountains. Although elevation influenced ϵ -richness, there was no effect of elevation on SSL functions through ϵ -relative abundances. The effect of elevation is related to numerous physical (climate, area, geology, natural or anthropic trajectories) and biological (primary productivity) processes (GRAHAM *et al.*, 2014) difficult to disentangle. For example, we observed that the frequency of littoral zones trampled by livestock increased with elevation. Littoral zones at increasing elevations seemed to be also frequently less attractive because of rocky shores or peculiar undercut or the vertical conformation of Sphagnum-banks induced by terrestrialisation.

“Shoreline vegetation” (vegetation with water depth less than 20cm) also had a strong positive influence on invertebrates in terms of total richness, ϵ -richness and ϵ -relative abundance.

However, shoreline vegetation shall not exceed 70%. We assume that extremely dense emergent vegetation stands can impact invertebrate richness as follows: (1) habitat homogeneity, as suggested by our results with mesohabitat richness, and (2) the absence of favourable density stands for some species, e.g. Hemiptera and Hydrophilidae, requiring moderate macrophyte densities (DE SZALAY & RESH, 2000 ; NOSEK *et al.*, 2007), or Haliplidae and few diving species preferring open water (FOSTER *et al.*, 2011).

The positive influence of plant coverage on invertebrate, Coleoptera and Hemiptera richness is well known (GEE *et al.*, 1997 ; HASSALL *et al.*, 2011), and we demonstrated here that it can also positively affect invertebrate functions. Mesohabitat richness also positively influenced total richness, but not ϵ -richness, suggesting that habitat heterogeneity determines suitable habitats for less specialist genera, but of possible conservation interest, such as Odonata (SCHOUTEN *et al.*, 2009). Finally, mesohabitat diversity (expressed by Shannon on mesohabitat coverages) had no clear influence on the three descriptors, suggesting that the presence of various mesohabitats is more important than the equilibria between mesohabitat coverages.

Surface area also positively affected the total richness. Many studies have found positive relationships between lake area and invertebrate richness (HEINO, 2000 ; CÉRÉGHINO *et al.*, 2008b).

However, our results in terms of ϵ -richness are congruent with those for smaller SSL (NILSSON & SVENSSON, 1995) but diverged from those observed in larger lakes for Coleoptera (OERTLI *et al.*, 2002) or more specifically Dytiscids (NILSSON & SÖDERBERG, 1996). Fishes, affecting Coleoptera and Hemiptera richness (SCHILLING *et al.*, 2008 ; MENDOZA *et al.*, 2012), are more frequent in large or connected waterbodies (SCHEFFER *et al.*, 2006). Some large fishless SSL were included in our analyses, allowing to disentangle surface area and fish influence, highlighting a positive influence of surface area on ϵ -richness, including Dytiscids. Here, we demonstrated that the presence of fish modified (1) the SSL functionality through ϵ -relative abundances and (2) the invertebrate composition, reducing the conservation interest in terms of ϵ -richness but (3) not in term of total richness. The impact of invasive crayfish slightly differed from that of fish as it mainly decreased total and ϵ -richness. While fish mainly consume swimming prey like Dytiscidae (ϵ -richness) and favour non-swimming species like Trichoptera or Mollusca (HINDEN *et al.*, 2005 ; HASSALL *et al.*, 2011), exotic crayfish can be more opportunistic (SOUTY-GROSSET *et al.*, 2016) and affect total richness and ϵ -richness. Exotic crayfish display great temporal variability (GHERARDI, 2006) that can favour large abundances of rapid colonizer ϵ -taxa like *Hydroglyphus geminus* (BAMEUL, 2013), and these can compensate for abundances of other ϵ -taxa affected by crayfish. However, the patterns observed for the presence of fish and invasive crayfish concerned predation-like top-down effects (LASKE *et al.*, 2017), and did not include indirect effects such as habitat destruction by most of invasive Cambaridae (RODRÍGUEZ-PÉREZ *et al.*, 2016 ; HERRMANN *et al.*, 2018) or fish farming intensification (BROYER & CURTET, 2011), that were taken into consideration in GAM models throughout plant coverage and mesohabitat richness. As plant coverage had a positive impact on our three descriptors, fishes and invasive crayfish species can have stronger effects, compared to those suggested by our results, on SSL functioning, invertebrate richness and conservation interest.

Distance from source (DIS), a proxy of SSL connectivity, positively influenced the total richness under 5 km and had a negative impact over 100 km. A better connectivity can bring in (mostly lentic) river taxa, which are naturally absent from most disconnected SSL. However, connectivity may facilitate biological invasion by neophyta (DEWINTON *et al.*, 2009) and neozoa (BERNARDO *et al.*, 2011), which are not included in GAM models. Over 100 km, we assume an adverse equilibrium between stream autochthonous taxa import versus (1) invader species contamination and (2) nutrient and organic matter inputs by rivers, more eutrophicated, and more often human-disturbed when the DIS is high (NISBET & VERNEAUX, 1970 ; PETTS *et al.*, 1989).

The impact of shade on invertebrate richness is complex. Some authors highlighted an

impact only for insects (HASSALL *et al.*, 2011) and others for Odonata but not for Coleoptera and Gastropoda (ANGÉLIBERT *et al.*, 2010). In our study, shade had only significant effects on ϵ -relative abundance, suggesting specific trophic web structures in shaded ponds, as demonstrated through the shade level in temporary ponds (MOKANY *et al.*, 2008).

Surprisingly, drying and shoreline development seemed to have no significative effects on our three descriptors. Numerous studies highlighted an impact of drying on total richness (COLLINSON *et al.*, 1995 ; HASSALL *et al.*, 2011) and invertebrate composition (BAZZANTI *et al.*, 2000). The influence on invertebrate functions is less significant (BAZZANTI & DELLA BELLA, 2004), although it can influence the food-web structure (SCHRIEVER & WILLIAMS, 2013). Droughts can also have positive effects on invertebrate richness, removing fishes (DORN, 2008) and controlling invasive crayfish populations (ANASTÁCIO *et al.*, 2009). The effects of SSL size and hydroperiod can also be confounded, because temporary SSL (24% in our dataset) are generally small (BROOKS, 2000). Pond drying can vary over the years, and documented drying does not necessary reflect the representative recent hydrological situation before sampling. As a consequence, the influence of the hydroperiod in a large dataset can be hard to disentangle when quantification and chronology of the hydroperiod are absent or approximative. For a long time, shoreline development was supposed to have positive influences on invertebrate richness (FRIDAY, 1987), demonstrated for Coleoptera richness (ANGÉLIBERT *et al.*, 2010) but not for total richness (FUENTES-RODRÍGUEZ *et al.*, 2013). We did not find any influence of shoreline development on total richness and ϵ -richness, maybe because the higher shoreline development observed in our dataset concerned high-elevation SSL, with rocky-constrained morphologies unfavourable to invertebrates, and large artificial urban SSL especially shaped to host various species, with intensive fish stocking and abundant water birds.

In this study, we proposed and validated a new sampling method (S3i), that is adapted to a worldwide range of SSL and provides similar or even better results than other protocols used for larger lakes. Our method hence constitutes an efficient tool for the assessment and management of SSL which remain neglected in particular due to the lack of adapted sampling methods. The application of the S3i method to the study of macroinvertebrate communities in SSL confirmed that SSL shelter a unique invertebrate biodiversity (especially ϵ -group diversity), and invertebrate richness, ϵ -group richness, and ecological functions (from ϵ -group relative abundances) can be predicted using physical and biological factors.

The SSL with (1) at least 10% coverage (but less than 70%) of macrophytes with a depth < 20 cm, (2) a well-vegetated surface area with various macrophyte forms, (3) fishless and without

invasive crayfish support more invertebrate taxa and greater abundances, especially in terms of the ϵ -group. At the landscape level, elevation, surface area, distance from source and shade situations should be diversified to increase β diversity, but also other situations to include poorer ecosystems susceptible to shelter rare species. The S_{3i} method remains to be tested in other environments and biogeographical areas to determine whether similar trends occur in other regions of the world such as tropical areas.

2.2. Principaux déterminants des communautés d'invertébrés dans les SSL en situation de référence en France

Dans la partie précédente (§2.1), nous nous sommes intéressés aux facteurs environnementaux déterminants des communautés d'invertébrés sur 268 plans d'eau de France continentale incluant une large gamme de perturbations anthropiques (de sites de « référence » à des plans d'eau très impactés situés sur des bassins versants urbains ou agricoles intensifs, ou encore des milieux fortement envahis par l'écrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii*). Afin de consolider nos premières observations, nous avons cherché à nous affranchir autant que possible de l'effet des perturbations anthropiques ou d'espèces exotiques envahissantes ingénieuses. Dans cette seconde partie, les analyses ont été conduites sur un jeu de données restreint (79 sites) en situation de « référence » (avec le moins possible de pressions d'origine anthropique). Ce chapitre correspond à un manuscrit en préparation rédigé en français.

2.2.1. Résumé

Les petits plans d'eau peu profonds (Small Shallow Lakes SSL) fournissent de nombreux services écosystémiques et accueillent une biodiversité originale et menacée par les activités anthropiques.

Nous avons recherché les relations entre les facteurs environnementaux et les communautés d'invertébrés dans les SSL les moins impactés. Les invertébrés jouent un rôle central dans les flux de nutriments et de matières. En l'absence de poissons, ils jouent le rôle de top-prédateur et ils peuvent aussi favoriser le développement des macrophytes en consommant le phytoplancton et l'épiphyton. Ils contribuent ainsi au maintien d'un état clair, favorable à la biodiversité de nombreux groupes biologiques. Mieux comprendre les facteurs qui déterminent la composition et la richesse des communautés d'invertébrés en condition de référence s'avère indispensable pour comprendre les interactions entre les facteurs environnementaux en dehors des contraintes anthropiques et pour conserver un bon fonctionnement de ces SSL. Des relevés de

faune invertébrée et des analyses de la qualité chimique des eaux ont été réalisés sur 79 SSL en situation de référence largement distribués en France. Les SSL ont été échantillonnés dans quatre écorégions climatiques, des géologies et des altitudes variées. Une classification hiérarchique a mis en évidence une séparation claire en cinq assemblages fortement associés à l'altitude et à la richesse en Cyprinidae : l'une avec peu ou pas de Cyprinidae, l'autre avec de nombreux Cyprinidae. Ces cinq assemblages sont : (1) les plans d'eau de montagnes sans poisson (2) les plans d'eau de montagne avec poissons, (3) les plans d'eau de plaine sans poisson à distance à la source élevée et très végétalisés, (4) les plans d'eau de plaine sans poisson à distance à la source faible à nulle, (5) les plans d'eau de plaine avec de nombreux Cyprinidae. Les principaux facteurs environnementaux identifiés par db-RDA sont le climat et l'altitude, l'hydrogéologie (pH, calcium, alcalinité et phosphore), les poissons, la diversité et la richesse des habitats, la distance à la source (un proxy de la taille du bassin versant et de la connectivité avec le réseau hydrographique), et la superficie des plans d'eau. Les modèles additifs généralisés croisant indices de diversité ou richesse taxonomique et facteurs environnementaux déterminants indiquent que (1) l'altitude, la distance à la source et la superficie agissent principalement sur la richesse taxonomique, (2) l'hydrogéologie, ainsi que la diversité et la richesse des habitats influencent principalement la richesse taxonomique et la structure des communautés, (3) les poissons et le climat modifient principalement la structure des communautés.

2.2.2. Introduction

Les petits plans d'eau peu profonds fournissent de nombreux services écosystémiques, en lien avec l'éducation, les loisirs, l'économie, l'hydrologie, la culture (EPCN, 2010). Ils peuvent également séquestrer le carbone (DOWNING *et al.*, 2006, GILBERT *et al.*, 2020). Ils sont d'importants couloirs de migration et zones refuges pour de nombreux oiseaux (VANAUSSDALL & DINSMORE, 2019) et invertébrés (DEACON *et al.*, 2018). La richesse taxonomique des SSL y serait plus élevée que dans les autres écosystèmes d'eau douce à l'échelle régionale (WILLIAMS *et al.*, 2004 ; DAVIES *et al.*, 2008). Cette forte biodiversité régionale est liée à (1) des compositions spécifiques qui diffèrent souvent fortement d'un SSL à l'autre, et (2) à l'occurrence d'espèces spécifiques aux SSL (MEESTER *et al.*, 2005). Pourtant, plus de 50% des SSL ont été détruits au cours du 20^{ème} siècle en Europe de l'Ouest (EPCN, 2007), et de nombreux SSL sont menacés par l'eutrophisation et le

dérèglement climatique (Moss, 2011). Avec le développement de la théorie des deux états stables alternatifs (SCHEFFER *et al.*, 1993), la compréhension du fonctionnement des SSL a fortement progressé (DE MEESTER *et al.*, 2006). Ces deux états dépendent notamment de la charge en nutriments : l'état clair est caractérisé par une faible charge en nutriments, une végétation submergée abondante et une forte biodiversité, l'état turbide est caractérisé par une charge en nutriments importante, une eau turbide avec une biomasse algale importante et une faible biodiversité (JOLLEY *et al.*, 2013 ; HILT *et al.*, 2017).

Toutefois, si l'influence des macrophytes, des poissons, du phytoplancton et du zooplancton sur le maintien ou non d'un état clair est largement documenté (e.g. Moss *et al.*, 1997 ; SCHEFFER, 2001 ; SCHEFFER & VAN NES, 2007), celle des invertébrés reste peu connue à ce jour (BAYLEY & PRATHER, 2003), alors que les communautés d'invertébrés peuvent être modifiées directement par le basculement d'un état clair en état turbide, et indirectement par la perte d'habitats consécutifs au basculement (VAN DE MEUTTER *et al.*, 2005). De plus, en particulier en l'absence de poissons, les invertébrés peuvent jouer le rôle de top prédateur (RENNIE & JACKSON, 2005 ; CULLER *et al.*, 2014) et ainsi participer au maintien d'un état clair, en modifiant en profondeur les communautés de zooplancton (SCHUM & MALY, 2000 ; MAGNUSSON & WILLIAMS, 2009). Des consommateurs primaires comme les mollusques peuvent jouer un rôle essentiel dans le maintien d'un état clair, en filtrant le plancton (MCLAUGHLAN & ALDRIDGE, 2013), ou en en broutant le biofilm sur les macrophytes (JONES & SAYER, 2003 ; MORMUL *et al.*, 2018). Les invertébrés affectent également les flux de nutriments et de matières à l'échelle du paysage en reliant les écosystèmes aquatiques et terrestres (GOUNAND *et al.*, 2018). Mieux comprendre les facteurs qui déterminent la composition et la richesse des communautés d'invertébrés pourrait donc être utile pour maintenir les SSL en bon état de conservation. En effet, différencier les différents processus qui expliquent l'assemblage des communautés et l'échelle spatio-temporelle à laquelle ils agissent est essentiel pour prédire les réponses de ces communautés aux changements environnementaux (GÖTZENBERGER *et al.*, 2012). S'intéresser en particulier aux facteurs environnementaux qui déterminent les communautés serait utile pour caractériser les communautés biologiques en situation de « référence », afin de pouvoir évaluer l'intégrité biologique de ces écosystèmes (BAILEY *et al.*, 2004). Très peu d'études se sont intéressées aux facteurs environnementaux déterminants des communautés d'invertébrés des SSL. La plupart se sont concentrées sur les motifs régissant la richesse en invertébrés (eg. HASSALL *et al.*, 2011) ou de certains groupes d'invertébrés (e.g. OERTLI *et al.*, 2005) sur des aires climatiques homogènes. Pourtant, le climat semble avoir une influence notable sur les communautés d'invertébrés

(CÉRÉGHINO *et al.*, 2011). Les études concentrées sur l'impact d'un facteur spécifique sur un descripteur de la structure des communautés d'invertébrés sont néanmoins abondantes. C'est ainsi le cas pour l'impact des poissons sur la richesse ou l'abondance des invertébrés (SCHILLING *et al.*, 2009 ; MCDEVITT-GALLES & JOHNSON, 2018), de la superficie de l'altitude et de l'hydropériode sur la richesse et les groupes alimentaires des invertébrés (STENERT & MALTCHIK, 2007), ou encore de la distance entre SSL sur les modes de dispersion des invertébrés (VAN DE MEUTTER, 2005). D'autres études se sont intéressées aux liens entre l'abondance relative de certains groupes d'invertébrés et (1) l'influence de facteurs environnementaux aux échelles bassin-versant et locale (HANSON *et al.*, 2012), ou (2) les facteurs environnementaux (morphologie, composition chimique de l'eau, niveau trophique) et les poissons (PAUKERT & WILLIS, 2003). Aucun de ces travaux n'a recherché simultanément l'influence des principaux facteurs environnementaux (1) sur la structure et la composition des communautés d'invertébrés des SSL (2) sur des SSL les moins impactés par les activités anthropiques, et (3) dans une large gamme de conditions environnementales.

La France recouvre quatre écorégions climatiques, et se caractérise par une géologie contrastée et un gradient altitudinal important. §2.1, nous nous sommes intéressés aux facteurs environnementaux déterminants des communautés d'invertébrés sur 268 plans d'eau de France continentale incluant une large gamme de perturbations anthropiques (de sites de « référence » à des plans d'eau très impactés situés sur des bassins versants urbains ou agricoles intensifs, ou encore des milieux fortement envahis par l'écrevisse de Louisiane *Procambarus clarkii*). Afin de consolider nos premières observations, nous avons cherché à nous affranchir autant que possible de l'effet des perturbations anthropiques ou d'espèces exotiques envahissantes ingénieuses. Les analyses ont été conduites sur un jeu de données restreint en situation de « référence » (avec le moins possible de pressions d'origine anthropique).

Notre première hypothèse est que le climat (CÉRÉGHINO *et al.*, 2011) et l'altitude (STENERT & MALTCHIK, 2007) sont les principaux facteurs déterminants des communautés d'invertébrés. Conformément à nos résultats du §2. 1, nous attendons une influence forte de l'altitude sur la richesse totale. Notre seconde hypothèse est que les communautés de poissons ont une influence majeure sur les communautés d'invertébrés (WELLBORN *et al.*, 1996), en particulier sur la composition des communautés d'invertébrés, mais pas sur la richesse totale, comme nous l'avons démontré §2.1. Notre troisième hypothèse est que l'hétérogénéité des habitats ou le recouvrement de la végétation littorale, influencent plus la richesse en invertébrés que la superficie des plans d'eau (HEINO, 2000, §2.1). Ce jeu de données de référence inclue une plus

grande variété de facteurs environnementaux, en particulier des paramètres physico-chimiques sur l'eau et les sédiments, qui permet d'explorer les relations entre hydrogéochimie et communautés d'invertébrés. Ainsi, notre quatrième hypothèse stipule que l'acidité de l'eau conditionne les assemblages en défavorisant certains groupes comme les Gastéropodes (ØKLAND, 1992) ou les Éphéméroptères (CARBONE *et al.*, 1998). Enfin, l'analyse de ce jeu de données de référence a pour objectif d'identifier les grands types de communautés d'invertébrés, ce qui pourra être utile dans le futur pour développer des indicateurs d'intégrité biologique ou d'état de conservation des SSL (ANGERMEIER & KARR, 1994 ; ANGERMEIER, 2000).

2.2.3. Matériel et méthode

2.2.3.1. Sélection des sites

79 sites compris entre 2 et 3340 m d'altitude, et qui diffèrent par la géologie (calcaire à siliceux), le type de substrat (sable, argile, rocheux), l'alimentation en eau (pluie, nappe phréatique, rivière) et la superficie (4 m² à 41.4 ha) ont été sélectionnés dans quatre régions biogéographiques : alpine, méditerranéenne, continentale et atlantique. Ils sont d'origine naturelle ou anthropique. Ces SSL comprennent des milieux permanents, semi-permanents (qui s'assèchent exceptionnellement en années sèches) et temporaires (COLLINSON *et al.*, 1995).

2.2.3.2. Données environnementales

Les données environnementales, exceptées celles issues d'analyses SIG, ont été collectées la même année ou l'année qui a suivi l'échantillonnage des invertébrés. Chaque site a été prospecté au moins trois fois à différentes saisons durant au moins deux ans pour définir l'hydropériode. Les analyses SIG ont été réalisées principalement en 2020.

La superficie, l'altitude, la profondeur moyenne (estimée), la profondeur maximale (mesurée), l'indice de développement littoral (HUTCHINSON, 1975a) et le pourcentage d'ombrage ont été renseignés pour chaque site échantillonné. D'autres facteurs ont été codés en classes : la pente des berges (classe 1 : <5%, 2 : 5-25%, 3 : 25-50%, 4 : 50-75%, 5 : >75%), l'hydropériode (0 : permanent, 1 : semi-permanent, 2 : assecs annuels courts, 3 : assecs annuels longs) et les poissons (0 : pas de poisson observé, 2 : cyprinidés observés, 1 : autres poissons observés). Cet « indice poisson » a pour objectif de résumer la qualité du peuplement piscicole à partir des

poissons observés sur le terrain. Cette échelle a été définie en fonction de l'impact attendu des poissons, la présence de poissons modifiant les communautés d'invertébrés (HASSALL *et al.*, 2011), et les Cyprinidae ayant un impact plus important sur le fonctionnement des SSL que les autres poissons (Moss *et al.*, 1997)). La distance à la source (DIS) a été mesurée en utilisant des cartes topographiques de l'IGN. Il s'agit d'un proxy (1) de la taille du bassin versant. Plus le bassin versant est grand, plus il est susceptible de modifier la minéralisation de l'eau et le niveau trophique des plans d'eau (MEYBECK & HELMER, 1989) ; (2) du degré de connectivité entre le SSL et l'hydrosystème. Si $DIS = 0$, le SSL est en dehors du lit majeur. Si $DIS > 0$, le SSL est connecté à un cours d'eau ou situé sur son lit majeur. Si le SSL est une source, $DIS =$ la plus grande longueur entre la rive du SSL et son exutoire. Quand le SSL est en travers d'un cours d'eau, $DIS =$ la longueur de la source du cours d'eau à l'exutoire du SSL. Quand le SSL est dans le lit majeur, $DIS =$ la longueur de la source jusqu'à la perpendiculaire formée entre le plan d'eau et le cours d'eau. Par conséquent, les plus fortes valeurs de DIS indiquent un grand bassin versant et une connexion potentielle à un grand cours d'eau. Les facteurs climatiques sont issus d'une analyse INRAE de la base SAFRAN pour les années 2010-2016 (MARZIN *et al.*, 2016).

Les échantillons d'eau et de sédiments ont été collectés une seule fois, dans l'hiver qui a suivi l'échantillonnage des invertébrés, lorsque l'activité biologique est la plus faible et que les concentrations en nutriments inorganiques sont potentiellement les plus élevés (LINTON & GOULDER, 2000). L'eau a été échantillonnée à 20 cm environ de la surface, au droit du point le plus profond du SSL. Les sédiments ont été échantillonnés au point le plus profond, à l'exception des retenues, pour lesquelles trois échantillons ont été réalisés le long d'un gradient amont-aval puis ont été regroupés en un échantillon moyen avant analyse. Les premiers centimètres de sédiment ont été échantillonnés à la pelle à sédiment ou à la benne Eckman, en fonction de la profondeur de l'eau. Le pH, la conductivité et la couleur de l'eau ont été mesurés directement dans la colonne d'eau avec des sondes professionnelles (sondes multi-paramètres WTW 3430, WTW 3630, Hydrolab, YSI, Exo3 pour les paramètres habituels, et Lovibond MD100 pour la couleur de l'eau). Les autres paramètres physico-chimiques (azote Kjeldhal, ammonium, nitrites, nitrates, phosphore total, phosphate, calcium et alcalinité) ont été analysés dans l'eau ou sur sédiment (azote Kjeldhal, phosphore total, phosphate, carbone organique, perte au feu) selon les normes françaises par un laboratoire accrédité.

La diversité des habitats (HASSALL *et al.*, 2011) et la végétation (FRIDAY, 1987) peuvent être déterminants des communautés d'invertébrés. Aussi, les habitats ont été exprimés à partir de quatre métriques dérivées des mésohabitats définis par notre protocole S_{3i} (§2.1): (1) la richesse

en mésohabitats, (2) la diversité en mésohabitats à partir de l'indice de diversité de Shannon, calculé à partir du recouvrement relatif de chaque mésohabitat (BEISEL *et al.*, 1998), (3) le recouvrement en végétation submergée, (4) le recouvrement en végétation littorale (<20 cm de profondeur).

2.2.3.3. Communauté d'invertébrés

Les invertébrés ont été échantillonnés durant les étés 2013 à 2018, une seule fois par site avec le protocole S_{3i} (§2.1), dérivé du protocole PSYM (SHELLEY, 2009) et du protocole IBEM (INDERMUEHLE *et al.*, 2010). Ce protocole repose sur l'échantillonnage de 19 mésohabitats potentiels. Chaque mésohabitat végétal a été échantillonné à l'aide d'un filet troubleau avec des allers-retours sur 1m² pendant 10 secondes. Les mésohabitats déposés (sables, vases, pierres...) ont été échantillonnés en récupérant le substrat sur 3 placettes de 1/20 m². Sur un plan d'eau, chaque mésohabitat n'a été échantillonné qu'une seule fois. Les invertébrés de chaque échantillon élémentaire ont été identifiés et comptés séparément au laboratoire principalement au genre, sauf les Diptères (famille), les Corixidae (sous-famille) et les Oligochètes et Hydracariens (classe). Les Chironomidae ont été scindés en deux groupes : Tanypodinae et autres Chironomidae. Les abondances de chaque taxon ont ensuite été pondérées par le recouvrement de chaque mésohabitat et la superficie échantillonnée, avant d'être agrégées en une liste faunistique unique par plan d'eau et converties en abondances relatives.

2.2.3.4. Analyse des données

L'étude des communautés d'invertébrés a été réalisée en calculant quatre descripteurs de la biodiversité : richesse taxonomique, indice de diversité de Shannon H' [1], indice d'équitabilité de Piélou J [2] et indice de diversité de Simpson D1 [3] (MAGURRAN, 2004). L'indice de Shannon fournit une image synthétique de la richesse et de la distribution des taxons. L'indice de Simpson et de Piélou sont indépendants de la richesse taxonomique et dépendent seulement de la distribution des taxons (LEPRÊTRE & MOUILLOT, 1999).

L'indice de Shannon tend à augmenter lorsque sont présentes des espèces rares. L'indice d'équitabilité de Piélou varie entre 0 et 1. S'il tend vers J = 1, alors les espèces présentes dans le peuplement ont des abondances identiques. S'il tend vers J = 0, alors nous sommes en présence d'un déséquilibre où une seule espèce domine tout le peuplement. L'indice de diversité de Simpson donne plus de poids aux espèces abondantes qu'aux espèces rares.

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i, \quad [1] \text{ Indice de Shannon}$$

$$J = \frac{H'}{\log S}, \quad [2] \text{ Indice de Piérou}$$

$$D1 = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2, \quad [3] \text{ Indice de Simpson}$$

avec p_i la proportion d'espèces (i) et S le nombre d'espèces.

Pour les analyses multivariées, les taxons trouvés uniquement sur une station ont été supprimés, afin de prévenir des fluctuations aléatoires ininterprétables (CLARKE & WARWICK, 2001), et les listes faunistiques ont été harmonisées au niveau requis par LABAT (2017).

La racine carrée de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis a été calculée sur la matrice taxonomique basée sur les abondances relatives. La matrice de dissimilarité a ensuite été soumise à une analyse de classification hiérarchique en utilisant la méthode de Ward (WARD, 1963). Les groupes de communauté ont ensuite été identifiés en comparant la matrice de distance obtenue avec le dendrogramme et les matrices binaires des partitions (BORCARD, 2011).

Afin d'identifier quels facteurs pouvaient caractériser les différents groupes identifiés à l'aide de la classification hiérarchique, une ANOVA suivi d'un test post-hoc de Dunn pour les comparaisons deux à deux ont été réalisés. Les résultats ont été illustrés à l'aide de boîtes à moustache pour les facteurs environnementaux avec les différences inter-groupes les plus significatives.

Un intitulé (Plaines P0 ; Plaines P1 ; Plaines P2 ; Collines ; Montagnes ; avec P0, P1 et P2 correspondant aux différentes classes de l'indice poisson) a été attribué à chaque groupe en accord avec les limites les plus discriminantes observées dans chaque groupe d'après les tests de Dunn.

Enfin, les taxons indicateurs de chaque groupe ont été identifiés en utilisant l'indice IndVal du package indicpecies (DUFRENE & LEGENDRE, 1997 ; DE CÁCERES *et al.*, 2010).

L'indice IndVal est une mesure de l'association entre un taxon (i) et un groupe (j) de stations, et est calculé comme le produit de la spécificité A, et de la fidélité B. La spécificité correspond à l'abondance moyenne du taxon i sur tous les sites du groupe j comparée à l'abondance moyenne du taxon sur tous les sites. La fidélité correspond à la proportion de sites du groupe j avec l'espèce i. L'indice IndVal est maximal (=100%) quand un taxon est observé sur toutes les

stations d'un groupe, et dans aucun autre groupe.

Les facteurs environnementaux déterminants des communautés d'invertébrés (indépendamment des groupes préalablement identifiés) ont été ensuite identifiés avec une analyse de redondance basée sur les distances (db-RDA) (LEGENDRE & ANDERSON, 1999). Ces analyses ont porté sur les listes faunistiques harmonisées exprimées en abondance relative. Les facteurs environnementaux ont été transformés ($\log + 1$), et sélectionnés à l'aide d'un algorithme de sélection ascendante (BLANCHET *et al.*, 2008). Cet algorithme permet de réduire le nombre de variables explicatives en conservant la variation expliquée par les variables à son maximum. La robustesse de l'analyse db-RDA a été vérifiée par un test de permutation de type ANOVA (LEGENDRE *et al.*, 2011). Des tests de corrélations de Spearman ont également été réalisés afin d'analyser les corrélations entre facteurs explicatifs.

Enfin, afin de mieux démêler l'influence des facteurs explicatifs de la db-RDA sur la richesse, la structure et la composition des communautés, des modèles additifs généralisés GAM (HASTIE & TIBSHIRANI, 1999) entre ces facteurs et (1) la richesse totale en invertébrés et (2) des indicateurs de la structure des communautés (indices de Shannon, Simpson et Piélou) ont été calculés. L'utilisation des GAM plutôt que de simples corrélations permettent d'identifier des relations multifactorielles et non linéaires. Pour réaliser ces GAM, les facteurs environnementaux ont été transformés si nécessaire après avoir vérifié leur normalité et leur homoscedasticité à travers des tests de Shapiro-Wilk et l'examen d'histogrammes de distribution. Les meilleurs prédicteurs pour chaque descripteur ont été identifiés selon la méthode REML avec pénalisation de l'espace null (MARRA & WOOD, 2011). Le logiciel R (R CORE TEAM, 2020) a été utilisé pour toutes les analyses statistiques et les représentations graphiques. La plupart de ces analyses ont été réalisées à l'aide du package Vegan (OKSANEN *et al.*, 2019), excepté les tests de Dunn, avec le package FSA, la sélection ascendante avec le package adespatial, et les GAM avec le package mgcv.

2.2.4. Résultats

Un total de 229 taxons, réduit à 195 après suppression des singletons ont été identifiés sur les 79 stations.

2.2.4.1. Groupes de communautés et motifs environnementaux

La classification hiérarchique a permis d'identifier cinq groupes de communautés d'invertébrés (Figure 2.2.1, Table 2.2.1) basés sur les facteurs majeurs identifiés (Figure 2.2.2). Ces cinq groupes sont très fortement influencés par l'empoissonnement et le recouvrement de la végétation submergée ou littorale. associés en 2 grands groupes : un premier groupe de plaine (Plaine P1) correspondant à des milieux avec une géologie calcaire ou siliceuse influencée par des distances à la source élevées (type mixte chez les macrophytes, LABAT *et al.*, 2021) avec peu ou pas de poissons, et un second (Plaines P0, Plaine P2, Montagnes P1 et Montagnes P2) aux altitudes variées, avec une géologie siliceuse, calcaire ou mixtes. Le premier groupe (Montagnes P1) correspond à des stations de montagne ou de colline (altitude moyenne = 1262 ± 1038 m), avec des poissons généralement abondants et un faible recouvrement de végétation submergée. Le second correspond à des stations de montagne ou de colline (altitude moyenne = 630 ± 360), avec peu ou pas de poissons et une végétation submergée abondante. Les trois autres groupes correspondent à des stations de plaine (altitudes moyennes respectivement 176 ± 198 ; 123 ± 237 et 161 ± 394). Les trois groupes de plaine se différencient principalement par l'empoissonnement le recouvrement de la végétation littorale et submergée et la distance à la source. Ainsi, les groupes P0 et P1 ne sont pas significativement différents pour l'indice poisson et le recouvrement de la végétation submergée d'après le test de Dunn (respectivement $p = 0.832$ et $p = 0.857$), et les groupes P1 et P2 ne sont pas significativement différents pour la distance à la source ($p = 0.95$). Le groupe P1 présente également un très fort recouvrement en végétation littorale ou peu profonde par rapport aux deux autres groupes de plaines ($p < 0.05$).

La liste complète des taxons indicateurs est indiquée Table 2.2-S1.

> Le groupe 1 des communautés de montagne P1 inclue des taxa indicateurs de nombreux genres de trichoptères (*Cyrnus*, *Oecetis*, *Triaenodes*, *Phryganea*...) et des taxons moins fréquents avec une très forte spécificité comme *Thraululus*. La distance à la source est généralement faible (2.1 ± 5.1 km), et la communauté de poissons plutôt caractérisée par une communauté de poissons riche en Cyprinidae (1.7 ± 0.6) et la richesse taxonomique en invertébrés y est moyenne (43 ± 8). Le recouvrement de la

végétation submergée y est plutôt faible ($29 \pm 33\%$), et celui de la végétation littorale ou peu profonde très faible ($3 \pm 2\%$).

> Le groupe 2 des communautés de montagne P2 inclue comme taxa indicateurs des genres comme *Ilybius*, *Aeshna* ou *Sialis*. Des taxons moins fréquents mais avec une très forte spécificité, comme *Nemurella* et *Cylindrotomidae* sont également présents. La distance à la source est généralement faible (1.4 ± 2.8 km), et la communauté de poissons plutôt caractérisée par une communauté de poissons avec peu ou pas de Cyprinidae (0.9 ± 1) et la richesse taxonomique en invertébrés y est faible (30 ± 12). Le recouvrement de la végétation submergée y est plutôt élevé ($72. \pm 39\%$).

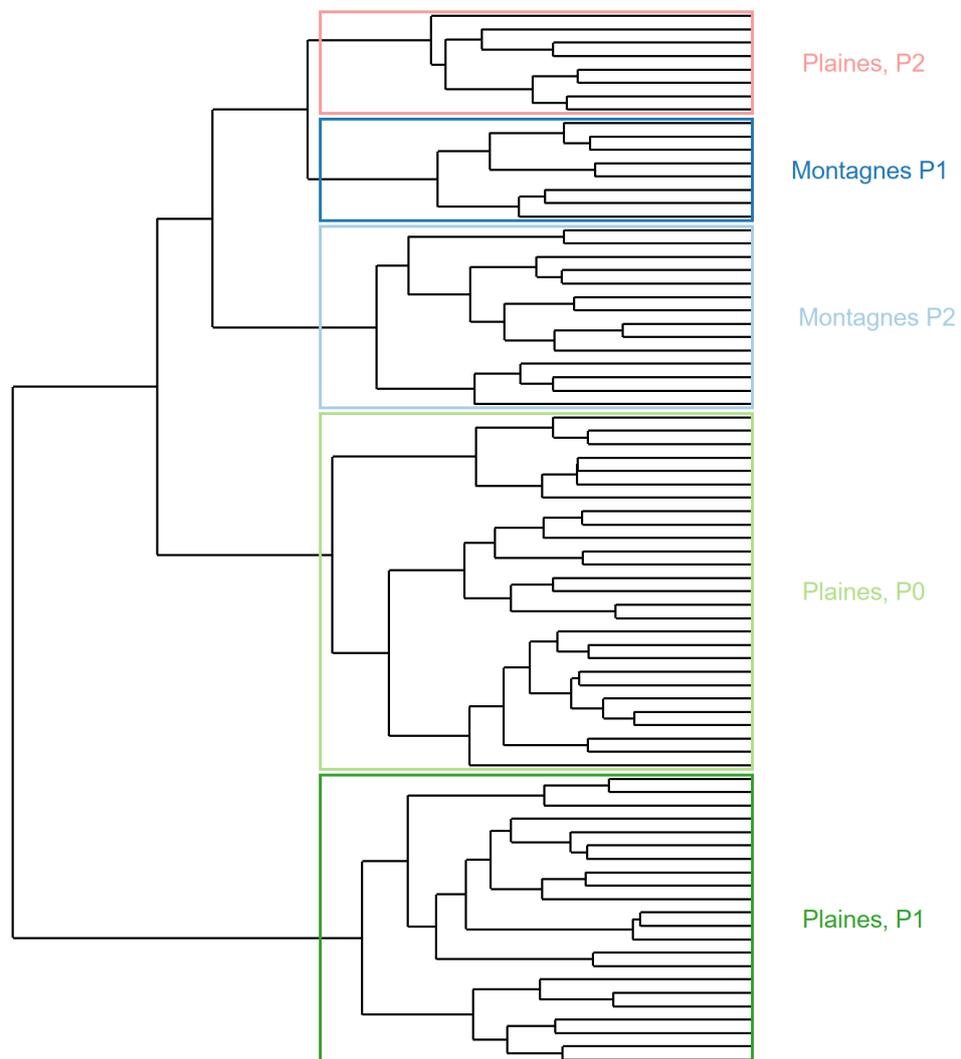


Figure 2.2.1- Groupes de communauté issus de la partition. L'analyse hiérarchique de Ward est basée sur une matrice de distance de la racine carrée de l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis, issue de la composition taxonomique en abondance relative de 79 plans d'eau échantillonnés entre 2013 et 2018. Les groupes sont nommés d'après les facteurs identifiés par test de Dunn.

> Le groupe 3 des communautés de plaine P0 est caractérisé principalement par des Odonates (*Sympetrum*, *Lestes*, *Ceriagrion*...) et des invertébrés nageurs (*Berosus*, *Cybister*, *Plea*...) ou qui occupent la colonne d'eau (Chaoboridae). La distance à la source est généralement faible (2.5 ± 10.1 km), et la communauté de poissons généralement absente ou peu abondante (0.2 ± 0.5) et la richesse taxonomique en invertébrés y est moyenne (40 ± 9). Le recouvrement de la végétation submergée y est élevé ($82 \pm 31\%$).

Table 2.2.1 - Groupes de communautés d'invertébrés caractéristiques des SSL en situation de référence, valeurs moyennes respectives (SD) de quelques facteurs environnementaux et les huit premiers taxons indicateurs avec les valeurs Indval les plus élevées. NGF = Nivellement général de la France, DIS = distance à la source. La liste complète des taxons indicateurs est fournie Table 2.2-S1.

Groupe	N° de stations	Richesse	Altitude m NGF	Indice Poissons	DIS (km)	Surface (m ²)	Recouvrement Vegetation (%)	Recouvrement vegetation littorale (%)	Taxons indicateurs les plus significants
Montagne P1	8	30 (± 12)	1262 (± 1038)	0.86 (± 1.03)	1.5 (± 2.8)	12667 (± 29954)	29 (± 33)	3 (± 2)	<i>Oecetis</i> <i>Cyrnus</i>
									<i>Thraulius</i> <i>Paraleptophlebia</i>
Montagne P2	14	43 (± 8)	630 (± 361)	1.69 (± 0.63)	2.0 (± 5.1)	57290 (± 111422)	72 (± 39)	19 (± 34)	<i>Phryganea</i> <i>Pisidium (lato sensu)</i>
									<i>Cordulia</i> <i>Coenagrion</i>
Plaine P0	27	40 (± 9)	176 (± 198)	0.23 (± 0.53)	2.5 (± 10.8)	1063 (± 1950)	82 (± 31)	12 (± 12)	<i>Ilybius</i> <i>Corixinae</i>
									<i>Aeshna</i> <i>Pyrrhosoma</i>
Plaine P1	22	57 (± 8)	123 (± 237)	0.41 (± 0.67)	99.9 (± 276.5)	23057 (± 54591)	82 (± 26)	29 (± 30)	<i>Sialis</i> <i>Cylindrotomidae</i>
									<i>Ceriagrion</i> <i>Plea</i>
Plaine P2	8	36 (± 13)	161 (± 394)	1.50 (± 0.76)	19.9 (± 25.5)	26095 (± 29387)	36 (± 27)	4 (± 5)	<i>Lestes</i> <i>Berosus</i>
									<i>Sympetrum</i> <i>Chaboboridae</i>
Plaine P1	22	57 (± 8)	123 (± 237)	0.41 (± 0.67)	99.9 (± 276.5)	23057 (± 54591)	82 (± 26)	29 (± 30)	<i>Anax</i> <i>Cybister</i>
									<i>Ochthebius</i> <i>Haliplus</i>
Plaine P2	8	36 (± 13)	161 (± 394)	1.50 (± 0.76)	19.9 (± 25.5)	26095 (± 29387)	36 (± 27)	4 (± 5)	<i>Sciomyzidae</i> <i>Helophorus</i>
									<i>Hygrotus</i> <i>Hyphydrus</i>
Plaine P2	8	36 (± 13)	161 (± 394)	1.50 (± 0.76)	19.9 (± 25.5)	26095 (± 29387)	36 (± 27)	4 (± 5)	<i>Hydrobius</i> <i>Laccophilus</i>
									<i>Menetus</i> <i>Physella</i>
Plaine P2	8	36 (± 13)	161 (± 394)	1.50 (± 0.76)	19.9 (± 25.5)	26095 (± 29387)	36 (± 27)	4 (± 5)	<i>Naucoris</i> <i>Hydrochus</i>
									<i>Erythromma</i> <i>Haementeria</i>
Plaine P2	8	36 (± 13)	161 (± 394)	1.50 (± 0.76)	19.9 (± 25.5)	26095 (± 29387)	36 (± 27)	4 (± 5)	<i>Caenis</i> <i>Peltodytes</i>

> Le groupe 4 des communautés de plaine P1 est caractérisé principalement par des Diptères (*Sciomyzidae*, *Stratiomyidae*) et des Coléoptères (*Hygrotus*, *Hydrobius*, *Haliplus*...). La distance à la source est généralement élevée (99.8 ± 276 km), et la communauté de poissons généralement peu abondante et peu représentée par des

Cyprinidae (0.4 ± 0.7). La richesse taxonomique en invertébrés y est élevée (57 ± 8) et plus atypique (groupe associé à une branche distincte sur le dendrogramme (Figure 2.2.1)). Le recouvrement de la végétation submergée et littorale ou peu profonde y sont généralement très importants (respectivement 82 ± 26 et $29 \pm 30\%$).

> Le groupe 5 des communautés de plaine P2 est caractérisé par des groupes taxonomiques plus diversifiés, tels que les gastéropodes (*Menetus*, *Physella*), les Hémiptères (*Naucoris*), les Odonates (*Erythromma*) ou les Éphéméroptères (*Caenis*). La distance à la source est moyenne (19.9 ± 25.5 km), et la communauté de poissons souvent représentée par des Cyprinidae (1.5 ± 0.8). La richesse taxonomique en invertébrés y est plutôt faible (36 ± 13), tout comme le recouvrement de la végétation submergée ($36 \pm 27\%$). Le recouvrement de la végétation littorale ou peu profonde y est très faible ($4 \pm 5\%$).

2.2.4.2. Facteurs environnementaux des communautés d'invertébrés

Les caractéristiques générales des facteurs environnementaux déterminants ainsi que des descripteurs des communautés sont résumées Table 2.2.2. Dans ce jeu de données de référence, les SSL temporaires ou semi-permanents sont rares (6% pour chaque type), et les mares sont globalement très peu ombragées (ombrage moyen 4%, ombrage maximal 50%). Comparativement au jeu de données utilisé précédemment (§2.1), le recouvrement de la végétation submergée est plus important (médiane = 92% §2.1 contre 68% dans cette partie). Les recouvrements de la végétation littorale sont comparables. La diversité des mésohabitats est plus élevée dans le jeu de données de référence (médiane = 1.39 contre 1.17). Pour les autres facteurs environnementaux, moyennes et déviations standards sont similaires.

Les analyses db-RDA indiquent quatre axes déterminants d'après les résultats obtenus avec les tests de permutation de type ANOVA ($P < 0.001$). Deux biplots de db-RDA, respectivement sur les axes 1 et 2 et sur les axes 3 et 4 sont donc illustrés Figure 2.2.3. Les facteurs environnementaux expliquent 17.65% de la variation des deux premiers axes, et 12.00% de la variation des axes 3 et 4. Ces valeurs, assez faibles, correspondent toutefois à des niveaux de variance habituellement obtenus dans les études en biologie ou écologie (MØLLER & JENNIONS, 2002). 12 facteurs ont été retenus par la sélection ascendante.

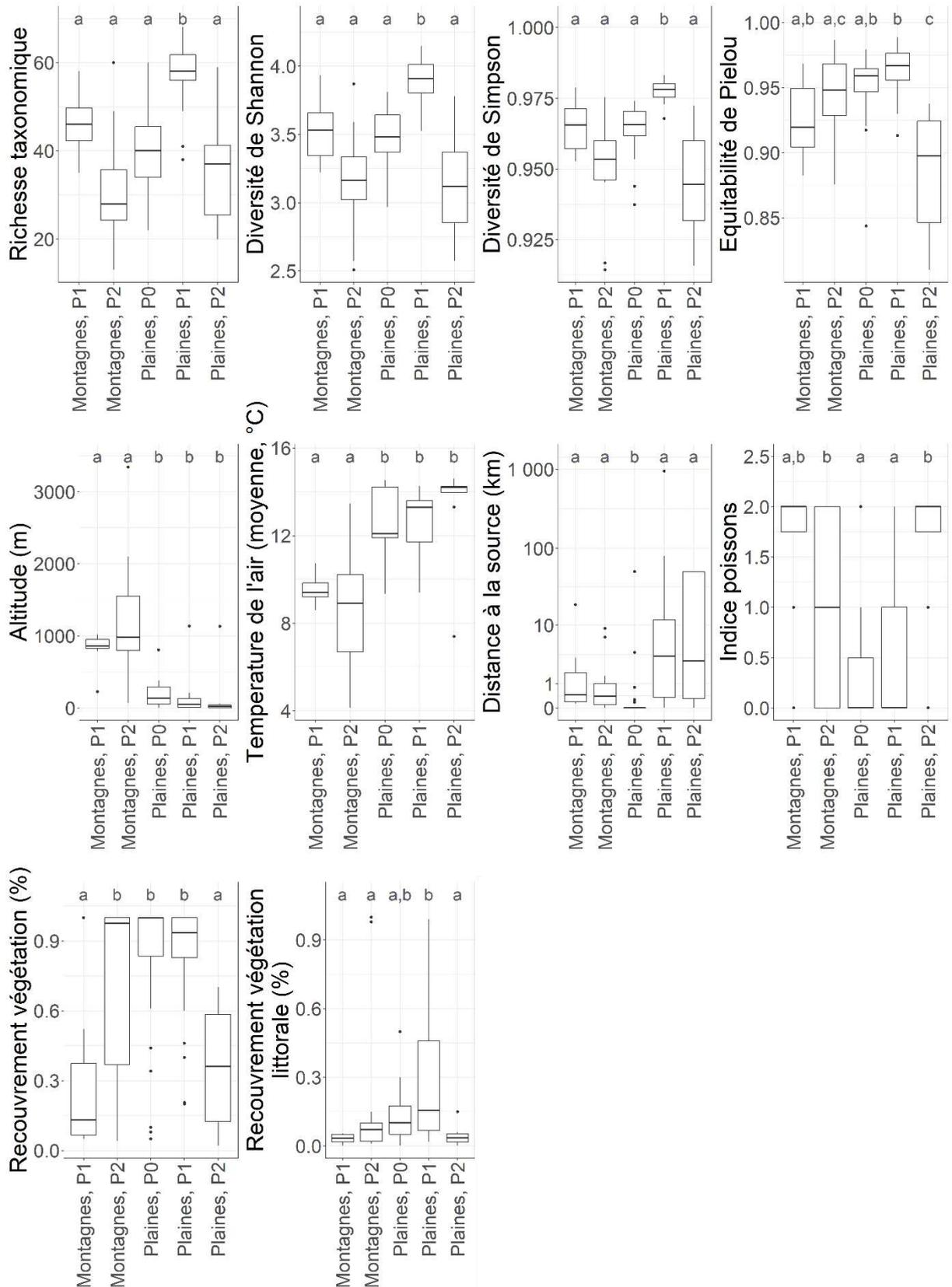


Figure 2.2.2 - Boîtes à moustache de la richesse, des indices de diversité (indices de Shannon, de Simpson et de Pielou) et des facteurs environnementaux comprenant au moins quatre p. valeur <0.05 d'après le test de Dunn appliqués aux cinq groupes de communautés d'invertébrés. Les petites lettres (a, b, c, d) indiquent des différences significatives entre les groupes d'après le test de Dunn.

La variance expliquée par la db-RDA (Table 2.2.3) est, par ordre d'importance, l'axe 1 (9.73%), l'axe 2 (7.92%), l'axe 3 (7.43%) et l'axe 4 (4.57%). D'après les tests de corrélation avec les axes de la db-RDA, la conductivité ($r = -0.53$), la distance à la source ($r = -0.41$), la température moyenne de l'air ($r = -0.65$) et la diversité des habitats ($r = -0.41$) sont négativement corrélés avec l'axe 1, tandis que l'altitude ($r = 0.63$) est positivement corrélée avec l'axe 1. Le pH ($r = 0.76$) et la concentration en calcium de l'eau sont positivement corrélés avec l'axe 2 ($r = 0.59$). L'indice poissons ($r = -0.54$) et la superficie ($r = -0.45$) sont négativement corrélés à l'axe 3, tandis que le recouvrement en végétation littorale (<20 cm de profondeur) est positivement corrélé à cet axe ($r = 0.41$). La superficie ($r = 0.43$) est faiblement et positivement corrélée à l'axe 4.

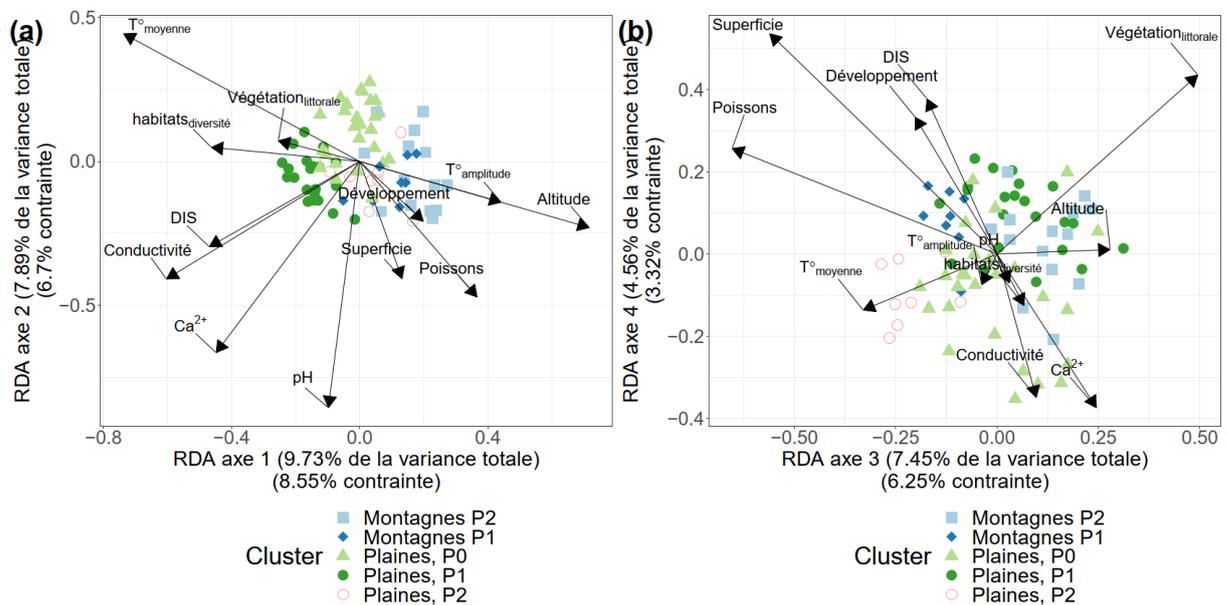


Figure 2.2.3 – Diagrammes de db-RDA obtenus à partir de la composition taxonomique des invertébrés exprimée en abondance relative. Les facteurs environnementaux (flèches noires) ont été sélectionnés à partir d'un algorithme de sélection ascendante. (a) = axes 1 et axes 2, (b) = axe 3 et axe 4 ($Pr = 0.001$). La variance expliquée de chaque axe d'après les tests de signifiante (LEGENDRE et al., 2011) est indiquée entre parenthèses en légende de chaque axe. Les couleurs et la forme des points représentent les cinq groupes identifiés à partir de l'analyse des groupes obtenus via une classification hiérarchique (Montagnes P1, Montagnes P2, Plaines P0, Plaines P1, Plaines P2). DIS = distance à la source.

Table 2.2.2 - Résumé statistique des 4 descripteurs des communautés et des facteurs environnementaux déterminants des communautés d'invertébrés en situation de référence (les facteurs déterminants du §2.1 ont été inclus pour comparaison)

	Mean ± SD	Median	Min	Max
<i>Richesse totale</i>	43 ± 13	43	13	68
<i>Indice de Shannon</i>	3.50 ± 0.37	3.50	2.50	4.14
<i>Indice de Simpson</i>	0.96 ± 0.02	0.97	0.91	0.98
<i>Indice de Piéluou</i>	0.94 ± 0.04	0.95	0.81	0.99
Altitude (m)	427 ± 650	137	2	3340
Température moyenne de l'air	11.99 2.03	12.19	6.36	14.5
Température de l'air (amplitude)	14.99 2.17	15.16	9.25	18.49
Superficie (m ²)	21032 ± 57344	1330	4	414100
Indice de développement D	1.29 ± 0.23	1.25	0.99	1.83
Profondeur moyenne (m)	1.15 ± 1.15	0.60	0.05	7
DIS (km)	31 ± 150	0	0	950
Richesse en mésohabitats	5 ± 2	5	1	12
Diversité en mésohabitats	1.29 ± 0.53	1.39	0	2.37
Recouvrement végétation submergée (%)	70 ± 36	92	2	100
Recouvrement végétation littorale (%)	16 ± 24	8	0	100
Ombrage (%)	4 ± 9	0	0	50
Calcium (mg/L)	24.93 33.21	8.10	0.78	123
pH	7.3 1.0	7.5	5.3	9.6
Conductivité µS/cm	271 283	152	12	1384
Verticalité des berges	0 (0-5%) = 60%; 1 (5-25%) = 20%; 2 (25-50%) = 6%; 3 (50-75%) = 9%; 4 (>75%) = 5%			
Hydropériode	88% sont permanents, 6 % sont semi-permanents, 6% sont temporaires			
Poissons	55% des sites sont connus sans poisson, 30% sont connus avec des Cyprinidae, 15% sont connus avec d'autres poissons			

Malgré l'algorithme de sélection ascendante, plusieurs variables explicatives sont fortement corrélées : (1) l'altitude avec la température moyenne de l'air (Spearman $r = 0.86$) et l'amplitude de la température de l'air ($r = 0.82$), (2) le calcium avec la conductivité ($r = 0.80$).

Les facteurs les plus explicatifs seraient donc (1) les facteurs climatiques et l'altitude (axe 1), en particulier la température moyenne de l'air ($F = 1.85$, $P = 0.018$), (2) la minéralisation de l'eau (axe 2) : pH ($F = 2.00$, $P = 0.013$) et ses facteurs inter-corrélés calcium ($F = 1.83$, $P = 0.02$) et conductivité ($F = 1.65$, $P = 0.045$). L'axe 3 semble concerner les poissons ($F = 0.94$, mais $P = 0.521$) associés à la superficie ($F=1.73$, $P=0.033$) et à la végétation littorale ($F=2.03$, $P = 0.006$). Le quatrième axe concerne une part de variance très faible, qui semble pour partie en lien avec la superficie. La distance à la source ($F = 2.30$, $P = 0.005$) ainsi que la diversité des habitats ($F = 2.84$, $P=0.001$) sont également des facteurs explicatifs importants (axe 1, et pour partie axe 2).

Table 2.2.3 - Résultats des corrélations entre les axes et les facteurs environnementaux, ainsi que ceux des tests de permutation de type ANOVA, obtenus avec la db-RDA calculée sur la matrice taxonomique et les facteurs environnementaux sélectionnés par sélection ascendante. Pr(>f) = valeurs p des tests de permutation. Les meilleures corrélations pour chaque axe sont en gras.

		Corrélation avec les axes				Test ANOVA	
		Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4	F	Pr (>f)
Variance expliquée (%)		9.73	7.92	7.43	4.57		
Distance à la source		-0.41	-0.26	-0.14	0.31	2.30	0.005
pH		-0.09	0.76	0.04	-0.06	2.00	0.013
Calcium		-0.39	0.59	0.21	-0.31	1.83	0.02
Conductivité		-0.53	0.36	0.09	-0.29	1.65	0.045
Altitude		0.63	0.21	0.22	0.01	1.57	0.063
Température moyenne de l'air		-0.65	-0.39	-0.27	-0.11	1.85	0.018
Temperature de l'air (amplitude)		0.39	0.13	-0.03	-0.06	2.55	0.002
Superficie		0.11	0.37	-0.45	0.43	1.73	0.033
Développement		0.17	-0.19	-0.16	0.27	1.69	0.038
Végétation littorale		-0.22	-0.08	0.41	0.36	2.03	0.006
Diversité des habitats		-0.41	0.05	0.06	-0.10	2.84	0.001
Poissons		0.39	-0.39	-0.54	0.14	0.94	0.521

2.2.4.3. Liens entre environnement et caractéristiques biologiques

Les résultats des analyses GAM entre facteurs environnementaux déterminants et descripteurs sont indiqués dans la Table 2.2.4 et illustrés par la Figure 2.2.4. Tous les modèles expliquent plus de 50% de la déviance. La richesse est principalement corrélée à la superficie (F = 6.82) et l'altitude (F = 3.62). L'indice de diversité de Shannon est principalement corrélé au recouvrement de la végétation littorale (F = 2.36), au pH (F = 1.61) et à la diversité des habitats (F = 1.24). L'indice de Simpson est principalement corrélé à la diversité des habitats (F = 1.37), et l'indice de Piélou au recouvrement de la végétation littorale (F = 3.14) et à la température moyenne de l'air (F = 1.71). L'altitude a une influence négative sur la richesse, tandis que la superficie possède une influence positive sur cette richesse (Figure 2.2.4).

Table 2.2.4 - – Résultats des modèles additifs généralisés (GAM) décrivant les quatre descripteurs de la biodiversité des communautés d'invertébrés dans 79 SSL en situation de « référence ». Toutes les valeurs sont des F-statistiques exceptés le R² et la déviance. La signifiante est indiquée telle que : *** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05. Seules les valeurs avec P < 0.05 sont indiquées.

	Richesse taxonomique	Diversité Shannon	Equitabilité Simpson	Equitabilité Piélou
R²-ajusté	0.52	0.57	0.52	0.58
Déviance expliquée	0.59	0.64	0.58	0.62
Conductivité	0.41*			
Distance à la source	0.68*			
pH	1.18**	1.61***	1.16**	
Calcium				
Altitude	3.62***	2.80**	2.00*	
Température moyenne de l'air		0.42*	0.65*	1.71***
Température de l'air (amplitude)				
Superficie	6.82***	2.84**		4.00**
Développement	2.17*			
Végétation littorale		2.36***	1.22**	3.14***
Diversité des habitats	0.86**	1.24***	1.37***	0.56*
Poissons				2.42*

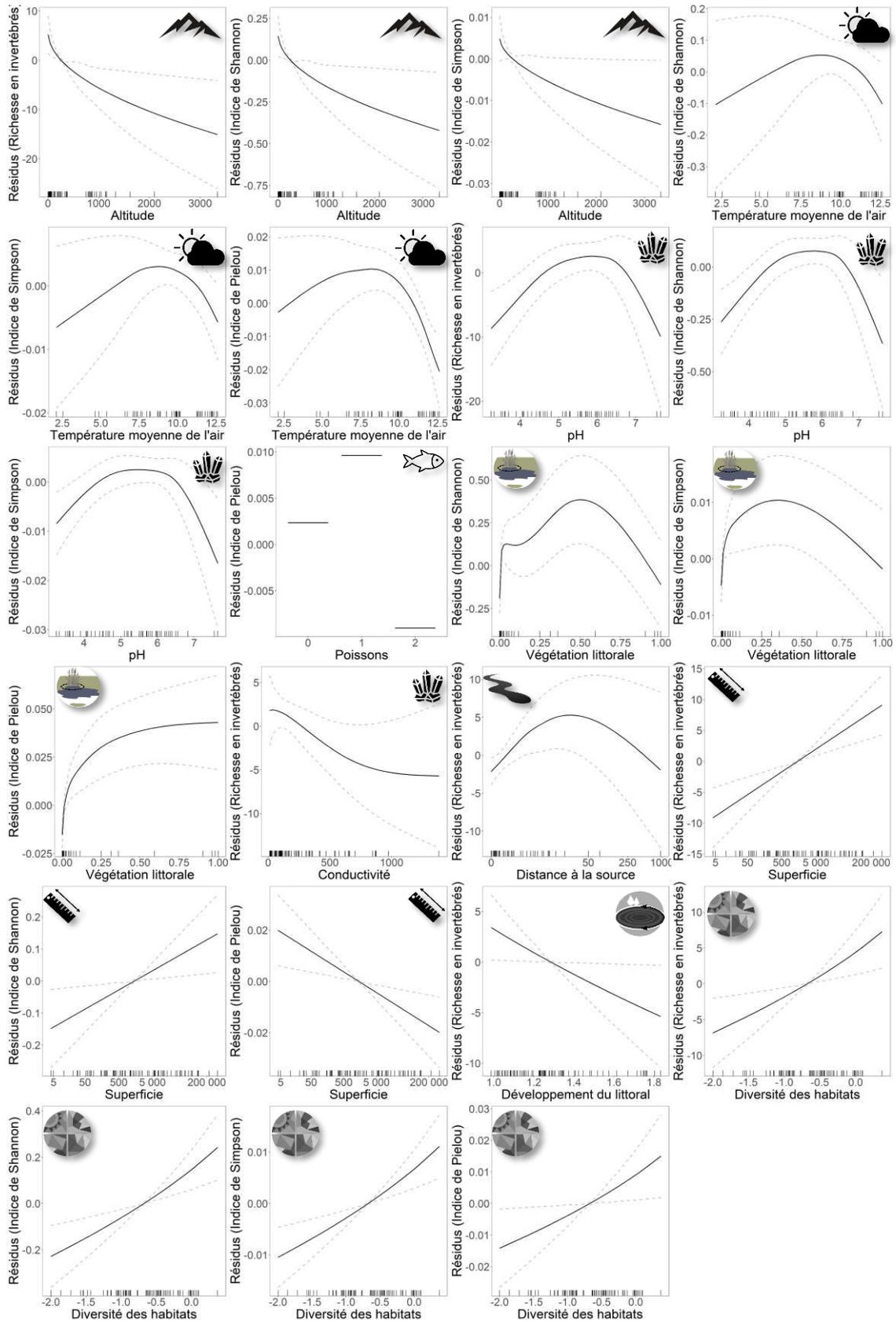


Figure 2.2.4 – Relations ajustées entre les résidus des modèles additifs généralisés (GAM) et les prédicteurs (p -value < 0.001) des indicateurs de biodiversité (richesse, indice de Shannon, de Simpson et de Pielou) des communautés d'invertébrés de 79 SSL en situation de « référence ».

2.2.5. Discussion

Les groupes identifiés par classification hiérarchique semblent donc principalement influencés (1) par le climat qui distingue les plans d'eau de montagne et de plaines, (2) par l'effet combiné d'une communauté de poissons riche en Cyprinidae et d'un recouvrement faible en macrophytes. D'après la figure Figure 2.2.3a, une distance à la source élevée, qui influence la conductivité et la minéralisation de l'eau, associée à un fort recouvrement de la végétation littorale, sont probablement les facteurs principaux qui expliquent la séparation des plans d'eau de plaine P1 des autres plans d'eau.

2.2.5.1. Influences du climat et d'altitude

Nos résultats suggèrent qu'en situation de référence, le climat et l'altitude ont une plus forte influence sur les communautés d'invertébrés que la chimie de l'eau, la morphologie des plans d'eau ou les poissons. Cela rejoint les conclusions obtenues à partir des traits bio-écologiques en Europe (CÉRÉGHINO *et al.*, 2011). Toutefois, contrairement à cette étude, l'hydropériode n'apparaît pas comme un facteur déterminant. Cela peut s'expliquer par la plus forte sensibilité à la variabilité spatio-temporelle des analyses portant sur la composition faunistique par rapport à celles utilisant les traits-bioécologiques (MONDY & USSEGLIO-POLATERA, 2013). L'utilisation des traits pourraient ainsi mettre en évidence l'influence d'autres facteurs, qui ne semblent pas jouer sur la composition ou la structure des communautés, mais qui peuvent modifier leur fonctionnement. L'absence de relation entre communautés et hydropériode peut également être liée (1) à une gamme d'hydropériodes trop restreinte (BATZER *et al.*, 2004), l'échantillonnage estival ayant exclu les SSL aux assecs les plus longs et les plus fréquents, en particulier de nombreux SSL méditerranéens (CÉRÉGHINO *et al.*, 2011), (2) un trop faible nombre de milieux non permanents (10% de la donnée totale).

L'altitude impacte la richesse faunistique (Figure 2.2.4), ce qui est conforme à la plupart des observations réalisées sur des plans d'eau de montagne (HOFFMAN *et al.*, 1996 ; HINDEN *et al.*, 2005 ; FÜREDER *et al.*, 2006) ainsi qu'à nos premiers résultats (cf. §2.1). Notre première hypothèse est donc validée. L'altitude peut être une contrainte forte pour les communautés d'invertébrés des SSL. En effet, l'altitude présente des contraintes physiques directement liées au gradient d'altitude (pression atmosphérique, pression en oxygène, température, rayonnements ultra-violet), et d'autres qui ne sont pas directement liées mais qui peuvent introduire des confusions dans les interprétations (humidité, vent, longueur de la saison...) (KÖRNER, 2007). Ainsi, les SSL

situés à haute altitude sont recouverts de glace en hiver voire dépourvus d'eau libre pendant des mois, ce qui peut devenir le facteur principal déterminant des communautés de ces écosystèmes (GRIFFITHS *et al.*, 2017). De telles conditions, parfois associées à un substratum rocheux, peut également avoir des conséquences sur la diversité des habitats présents (axe 1 de la db-RDA) et influencer la structure de la communauté.

Bien que le climat ne semble pas affecter la richesse en invertébrés (Table 2.2.4), il influence la structure de la communauté en termes de diversité et d'équitabilité, et probablement la composition taxonomique, en favorisant des espèces caractéristiques des eaux froides ou qui émergent plus tôt en plaine. Ainsi, les taxons indicateurs des communautés de montagne incluent des espèces caractéristiques de milieux froids, comme les *Cylindrotomidae*, avec des larves résistantes au gel (BRINKMAN, 2005), ou des espèces très précoces, donc absentes des échantillons estivaux de plaine, comme *Nemurella*. L'impact de la précocité de certains taxons est beaucoup plus net chez les groupes indicateurs des communautés de montagne P2, avec de nombreux genres de trichoptères (*Cyrnus*, *Oecetis*, *Triaenodes*, *Phryganea*) dont les espèces les plus limnophiles ont tendance à émerger au printemps en plaine. Les communautés des SSL sont composées de nombreuses espèces univoltines avec des cycles rapides, émergeant au plus tard en début d'été (CAYROU & CÉRÉGHINO, 2005). Ces espèces ont pu influencer nos résultats en émergeant plus tardivement dans les SSL en altitude.

2.2.5.2. Influence des poissons et des macrophytes sur les communautés d'invertébrés

L'analyse db-RDA met en évidence des relations positives entre superficie et l'indice poisson et une relation négative entre l'indice poisson et le recouvrement de la végétation littorale. Il est admis que plus les plans d'eau sont de grande taille, plus ils ont de chance d'être colonisés par les poissons (SCHEFFER *et al.*, 2006). Les résultats de la db-RDA soulignent l'importance de la végétation qui sert de refuge contre la prédation des poissons (ZELNIK *et al.*, 2012). La végétation à plus faible profondeur constitue les herbiers les moins accessibles aux poissons invertivores. Cette végétation littorale modifie également la structure de la communauté, comme l'indiquent les indices de Shannon plus élevés lorsque le recouvrement végétal littoral est compris entre environ 5% et 60% de la surface totale du plan d'eau (Figure 2.2.4). La présence de poissons n'affecte pas la richesse totale, mais les communautés de poissons avec pas ou peu de *Cyprinidae* auraient tendance à équilibrer les communautés d'invertébrés (indice de Piélu plus

élevé que dans les milieux dépourvus de poissons ou avec Cyprinidae, Figure 2.2.4), et probablement la composition de la communauté. Les Dytiscidae régressent généralement en présence de poissons tandis que les Trichoptères, Mollusques et Odonates sont favorisés par la présence de poissons (HINDEN *et al.*, 2005 ; HASSALL *et al.*, 2011). C'est ce que nous observons dans le groupe de plaine P2, aux taxons indicateurs composés principalement d'Odonates, et de Mollusques, et dans le groupe de montagnes P1, aux taxons indicateurs dominés par les Trichoptères. De plus, ces deux groupes présentent des recouvrements en macrophytes significativement plus faibles que les groupes P0 et P1, ce qui peut être indirectement lié à la présence de poissons (augmentation de la turbidité liée aux Cyprinidae abondants), et qui peut aussi expliquer l'impact plus spécifique des poissons sur les communautés d'invertébrés chez ces deux groupes, la fonction d'abri face à la prédation piscicole des macrophytes n'étant que très peu assurée. L'influence des poissons sur les communautés d'invertébrés semble donc importante comme l'indiquait notre hypothèse 2. Toutefois, cette influence semble complexe à mesurer, et concernerait presque exclusivement la composition des communautés. En effet, notre classification hiérarchique indique que la présence de poissons est déterminante pour la composition des communautés de plaine, comme de montagne, alors que les tests de permutation ont mis en évidence une p. value trop élevée, et la F-statistique obtenue avec les GAM pour l'indice de Piélou est faible comparativement à celles obtenues avec d'autres paramètres. Ces résultats peuvent être liés à la difficulté d'obtenir une image fiable, tant qualitative que quantitative, des communautés de poisson des SSL (EVANS & LAMBERTI, 2018) et à l'influence complexe entre prédation piscicole et végétation qui sert d'abris aux invertébrés.

2.2.5.3. Influences de la superficie et de la diversité des habitats

L'influence de la superficie sur la richesse totale et la structure des communautés semble plus importante que celle de la diversité des habitats ou du recouvrement de la végétation littorale d'après nos modèles (Figure 2.2.4). Toutefois, les résultats de la db-RDA suggèrent une plus forte influence de la diversité des habitats sur les communautés. Notre troisième hypothèse n'est donc pas complètement validée. La superficie influencerait donc plus la richesse et la structure des communautés, tandis que la diversité des habitats influencerait plus la composition de ces communautés. En effet, la superficie est positivement corrélée avec la richesse en invertébrés, ce qui est cohérent avec les résultats de nombreuses études (e.g. HEINO, 2000 ; CÉRÉGHINO *et al.*, 2008). De plus grandes superficies tendent également à créer des communautés moins équilibrées (indice de Piélou plus faible). Cela pourrait être lié à la difficulté

des herbiers à coloniser l'intégralité des grands SSL, notamment en raison de l'action du vent et de la présence plus fréquente de Cyprinidae (JANSSEN *et al.*, 2014), et de leur profondeur souvent plus importante (§1.1). La végétation submergée colonisant moins de superficie relative, les mésohabitats sont moins diversifiés, dominés par des substrats déposés (graviers, sables, vases, pierres...), moins accueillants pour les invertébrés (BAZZANTI *et al.*, 2010). Les rares taxons caractéristiques de ces substrats (Chironomidae, Oligochètes, Asellidae...) dominant largement la communauté d'invertébrés, le reste de la diversité, cantonnée à de petites superficies littorales, ne présentant que de très faibles abondances à l'échelle du plan d'eau. Superficie et habitabilité sont donc intimement liées, comme le suggère les corrélations opposées de la superficie et du recouvrement de la végétation littorale.

2.2.5.4. Influences du pH et de ses facteurs intercorrélés calcium et conductivité

D'après les résultats de la classification hiérarchique, l'influence du pH ou de la minéralisation ne permettent pas de définir des grands types de communautés même si l'influence du pH sur les communautés est importante d'après la db-RDA. Notre quatrième hypothèse n'est donc pas complètement validée. Les Gastéropodes, certains Éphéméroptères et Achètes sont connus pour leur sensibilité à l'acidification des eaux (SCHARTAU *et al.*, 2008). De plus, d'après nos résultats, le pH influence la richesse faunistique. Certains auteurs indiquent une diminution de la richesse avec le pH (NILSSON & SÖDERBERG, 1996 ; BATZER *et al.*, 2004), d'autres une augmentation (ARNOTT *et al.*, 2006). Nos résultats concordent plutôt avec des expériences conduites en mésocosmes (BEREZINA, 2001). qui mettaient en évidence que la richesse taxonomique des invertébrés avait tendance à diminuer uniquement à des valeurs extrêmes de pH (inférieurs à 4 et supérieurs à 9). Dans notre étude, les valeurs optimales de pH sont comprises entre 5 et 6.5 tant pour la richesse que pour la diversité de Shannon. ROTH *et al.* (2020) suggèrent que les eaux acides, en augmentant l'accumulation de matières organiques grossières, peuvent augmenter les abondances des coléoptères. Au contraire, les pH faiblement acides à neutre (pH>6) ont tendance à favoriser d'autres groupes comme les Gastéropodes (SPYRA, 2017). Des pH <5 et > 6.5 auraient donc tendance à favoriser certains groupes aux dépens d'autres, la richesse et la diversité étant plus élevées entre ces deux bornes.

Les invertébrés montrent des sensibilités différentes à la salinité selon leur histoire évolutive. Celles qui ont un ancêtre marin sont ainsi moins sensibles aux conductivités élevées que celles qui ont un ancêtre terrestre (HART *et al.*, 1991). Les Malacostracés tolèrent ainsi plus facilement les conductivités élevées que les insectes (PISCART *et al.*, 2005 ; BOIX *et al.*, 2008). Dans les SSL, de

plus fortes conductivités peuvent augmenter (MELAND *et al.*, 2020) ou diminuer la richesse taxonomique lorsque l'augmentation de la conductivité est un indice de perturbation (EPELE & MISERENDINO, 2015). Certains groupes d'insectes, comme les Corixidae (SAVAGE, 1982 ; SAVAGE, 1994) et certains genres de Coléoptères (VELASCO *et al.*, 2006 ; AKÜNAL & ASLAN, 2017) sont connus pour se distribuer selon un gradient de salinité. Toutefois, la résolution taxonomique utilisée dans cette thèse peut sous-estimer l'influence de la conductivité, celle-ci s'exerçant souvent à l'intérieur de genres très diversifiés. Le rôle de la conductivité sur certains groupes peut également dépendre de l'altitude, favorisant par exemple la richesse en odonates uniquement dans les mares alpines (HINDEN *et al.*, 2005). Des conductivités élevées peuvent diminuer la pression des poissons en zone tempérée (BRUCET *et al.*, 2012), tandis que des conductivités plus faibles peuvent favoriser le parasitisme par les Hydracariens et empêcher l'installation d'espèces halophiles (SCUDDER, 1983). Malgré des différences significatives de conductivité entre les SSL de plaine P0 et P1, il ne semble pas y avoir de lien évident entre conductivité et coléoptères aquatiques.

En effet, *Cybister* (groupe P0) posséderait une plus faible affinité (médiane = 320 μS) aux conductivités élevées qu'*Hygrotus* (médiane = 425 μS), mais une plus forte affinité qu'*Hyphydrus* (médiane = 220 μS) et *Laccophilus* (médiane = 280 μS) (SCHMIDL, 2003). De plus, la conductivité a été conservée par l'algorithme de sélection ascendante en étant plus corrélée à l'axe 1 de la db-RDA, associée aux facteurs climatiques et à la DIS, qu'à l'axe 2, associé à la minéralisation. Les conductivités les plus élevées de notre jeu de données ont été trouvées pour les DIS les plus élevées (SSL à influence estuarienne) ou proches du littoral (mares interdunaires), ou temporaires. L'influence de la distance à la côte maritime et de l'hydropériode sur la conductivité a déjà été observée dans les mares temporaires méditerranéennes (FLORENCIO *et al.*, 2013 ; FLORENCIO *et al.*, 2014). Enfin, la présence de poissons, en modifiant les communautés, peut expliquer l'absence de groupes de communautés bien définis en fonction de la géologie.

2.2.5.5. Influences de la distance à la source (DIS)

La DIS influence la richesse totale. Cette dernière tend à augmenter entre 0 et 50 km, et régresse au-delà de 50 km, confirmant les résultats obtenus §2.1. De plus, elle semble être un facteur qui régit les grands groupes de communautés d'invertébrés, des DIS élevées influençant suffisamment les communautés pour scinder les 3 grands groupes de plaine en groupes distincts.

La DIS, en tant que proxy de la connectivité avec les cours d'eau, peut faciliter la dispersion

des espèces et la colonisation des SSL par des communautés de poissons (KRISTENSEN *et al.*, 2020) et d'oiseaux (CINTRA, 2012). Les communautés de poissons (HUET, 1954) et d'oiseaux d'eau (RUSHTON *et al.*, 1994) évoluent en fonction du gradient longitudinal des cours d'eau. Les oiseaux peuvent consommer voire piétiner la végétation (MOSS *et al.*, 1997 ; VAN ALTENA *et al.*, 2016), apporter de nouvelles espèces d'invertébrés (SWANSON, 1984 ; OKAMURA *et al.*, 2019) et favoriser l'eutrophisation des SSL (HOYER & CANFIELD, 1994). Les communautés de poissons des DIS élevées, riches en Cyprinidae, peuvent aussi fragiliser le fonctionnement des SSL en favorisant le basculement d'un état clair à un état turbide (HARGEBY *et al.*, 2005). La DIS peut également être considérée comme un proxy de la taille des bassins versants, donc influencer la qualité des eaux. En effet, plus la superficie du bassin versant est élevée, plus la concentration en nutriments est élevée, y compris en absence de perturbations anthropiques, et la minéralisation est fortement influencée (MEYBECK & HELMER, 1989). Le groupe de plaine P1, avec ses recouvrements importants de végétation littorale et submergée et dépourvue de poissons, correspondent principalement à des plans d'eau alluviaux temporaires ou des plans d'eau permanents situés sur d'anciennes vallées alluviales. Plus eutrophes et en phase de comblement, ils présentent une communauté d'invertébrés atypiques échappant à la prédation piscicole qui s'exerce généralement dans les plans d'eau à DIS élevée.

2.2.5.6. Influence du développement du littoral : indice D (HUTCHINSON, 1975c)

L'indice de développement du littoral D résume la complexité morphologique d'un plan d'eau à partir de son périmètre et de sa superficie. Cet indice n'était pas apparu comme déterminant en §2.1. Il est connu pour influencer positivement la richesse en Coléoptères (ANGÉLIBERT *et al.*, 2010). Un indice de développement plus élevé suppose une plus grande hétérogénéité spatiale, donc des habitats plus diversifiés. Pourtant, nos résultats indiquent qu'il influence négativement la richesse totale. Cela peut s'expliquer par l'intégration dans les GAM d'indicateurs d'habitabilité pour les invertébrés plus représentatifs que l'indice D (richesse et diversité en mésohabitats). De plus, les SSL de référence qui ont les indices D les plus élevés correspondent à des milieux rocheux, ne permettant pas la formation d'habitats favorables aux invertébrés.

2.2.5.7. Conclusions

Pour conclure, la structure et la composition des communautés d'invertébrés sont principalement régies par (1) les facteurs spatiaux : altitude, climat et distance à la source, (2) l'hydrologie et la géologie du bassin versant, (3) la présence de poisson et la nature du peuplement de poissons, (4) la complexité de l'habitat (diversité des habitats, recouvrement de la végétation littorale, superficie, développement des rives). Ces résultats sont conformes aux modèles généraux de filtres environnementaux multi-échelles expliquant les assemblages d'espèces au sein d'une communauté (e.g. LORTIE *et al.*, 2004 ; HEINO, 2009). Tandis que l'efficacité des travaux de biomanipulation dans le cadre de travaux de restauration des SSL (COOKE *et al.*, 2001), ou encore l'importance de l'habitat dans les milieux dégradés (THORNHILL *et al.*, 2017) pouvait laisser suggérer le contraire, nos résultats semblent confirmer, au moins pour les invertébrés des SSL, les théories sur l'organisation des systèmes, qui supposent que, dans les SSL de référence, les facteurs à large échelle gouvernent généralement ceux à petite échelle (ALLEN & STARR, 2017).

Déterminants majeurs des invertébrés



Richesse taxonomique

Intérêt patrimonial

Fonctions



Les facteurs environnementaux majeurs expliquant la distribution des communautés d'invertébrés sont la géologie, la DIS et l'altitude, ainsi que les poissons qui peuvent modifier profondément les communautés lorsqu'ils sont présents. Plusieurs facteurs agissent plus spécifiquement sur la richesse, l'intérêt patrimonial associé à un groupe ϵ diversifié, ou les fonctions écologiques associées à un groupe ϵ abondant, telles que la stabilité de l'écosystème ou l'apport de ressources importantes aux écosystèmes riverains.

Chapitre 3. Discussion générale

3.1. Analyse comparée des facteurs déterminants des communautés des macrophytes et des invertébrés

Les facteurs discriminants des communautés diffèrent selon le compartiment biologique. En effet, chez les macrophytes, c'est la minéralisation de l'eau qui définit les grands types de communautés. En revanche, chez les invertébrés, dominent l'altitude associée au climat, ainsi qu'une combinaison complexe de facteurs incluant la DIS et les poissons (Table D-1).

De plus, les facteurs déterminants identifiés dans ce manuscrit peuvent agir sur les communautés de macrophytes et d'invertébrés soit directement, soit indirectement (Table D-1, Figure D-1).

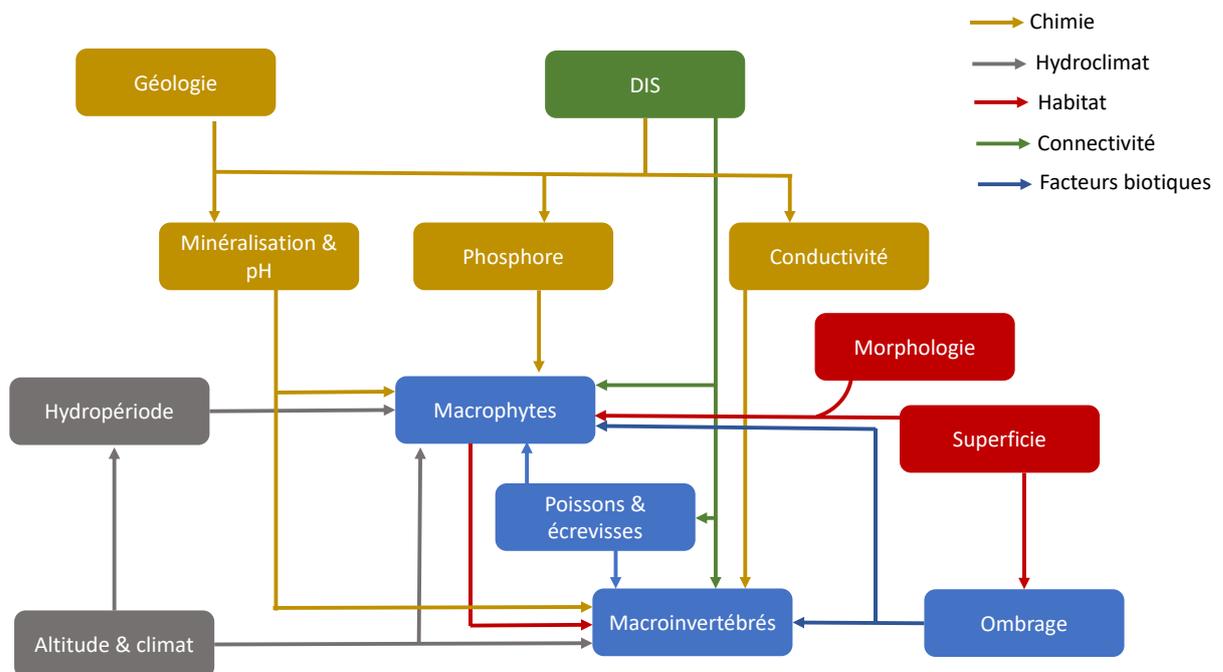


Figure D-1 – Représentation schématisée des relations mises en évidence entre facteurs environnementaux déterminants et communautés de macrophytes et d'invertébrés

Table D-1 - Synthèse de l'influence relative au sein de chaque compartiment des différents facteurs environnementaux déterminants des communautés de macrophytes et d'invertébrés ++++ = influence très forte, qui détermine les grands groupes de communauté, +++ = forte influence, ++ = influence moyenne, + = faible influence. Cette hiérarchisation est une interprétation des résultats obtenus chapitres 1 et 2, et sont à prendre avec précaution.

		Macrophytes	Invertébrés
Altitude & climat		+++	++++
DIS		+++	+++(+)
Calcium & Alcalinité		++++	++
pH		++++	+++
Phosphore		+	
Conductivité			+
Poissons		+	++++
Écrevisses exotiques		+	+++
Superficie		+++	++
Complexité des habitats		(Sans objet)	+++(+)
Profondeur moyenne		+	
État des rives		+	
Développement			+
Hydropériode		+	
Ombrage		+	+
Environnement forestier		+	+

Ainsi, la géologie et la DIS en tant que proxy de la taille du bassin versant influencent la chimie de l'eau qui influence les communautés de macrophytes et d'invertébrés. La DIS influence également ces communautés en tant que proxy de la connectivité à un cours d'eau. La morphologie et la superficie influencent directement les communautés de macrophytes et d'invertébrés, et indirectement celle des invertébrés, les macrophytes étant un des habitats essentiels pour les invertébrés.

Les échantillonnages ayant été réalisés une seule fois par plan d'eau, il est possible que les résultats aient été influencés par des variations interannuelles climatiques ou hydrologiques. C'est en particulier le cas pour les résultats obtenus pour l'hydropériode. Ceux-ci peuvent refléter plus la situation hydrologique des quelques mois ou des dernières années précédant la date de l'échantillonnage que le comportement hydrologique moyen du plan d'eau sur plusieurs années et les communautés correspondantes. Cela peut expliquer la faible influence de l'hydropériode dans nos résultats, pourtant connue pour influencer fortement les communautés d'invertébrés (CÉRÉGHINO *et al.*, 2011) et de macrophytes (TEMMINK *et al.*, 2021).

3.1.1. Influences de la géologie et des nutriments sur les communautés d'invertébrés et de macrophytes

3.1.1.1. Rôle de la minéralisation et du pH

Le pH, le calcium ou encore l'alcalinité ont une influence déterminante sur les communautés de macrophytes. Chez les invertébrés, ces deux gradients sont également déterminants, mais pas suffisamment pour expliquer les différents types de communautés présents à l'échelle de la France continentale.

Les macrophytes se distribuent en fonction de la géologie. Le pH et ses variables associées (alcalinité, conductivité, calcium) sont des facteurs déterminants de la composition floristique. La répartition et le développement des plantes aquatiques sont conditionnées par leur capacité à utiliser diverses sources de carbone minéral. Les pH acides induisent des teneurs faibles de bicarbonates dans les eaux, alors que les pH neutres et alcalins sont caractérisés par des teneurs élevées en carbonate de calcium. Lorsque le pH est bas, la majorité du carbone inorganique est présent sous forme de CO₂, ce qui favorise les espèces qui assimilent directement le CO₂, comme les Sphaignes (GRAHN, 1977). Les bryophytes ne peuvent pas utiliser les bicarbonates pour la

photosynthèse (GLIME & VITT, 1984). En revanche, les héliophytes peuvent utiliser le CO₂ atmosphérique. Les hydrophytes phanérogames ont développé des mécanismes leur permettant d'utiliser le CO₂ dissous et les ions bicarbonates. Cependant quelques macrophytes des eaux peu minéralisées (*Myriophyllum alterniflorum*, *Lobelia dortmana*, *Isoetes lacustris*) semblent incapables d'utiliser les bicarbonates (MABERLY & SPENCE, 1983 ; MABERLY & MADSEN, 1998).

La répartition des macrophytes peut également être liée à la concentration en calcium. Le calcium est un élément essentiel de la membrane cellulaire des végétaux (MARSCHNER, 2012), et un facteur essentiel de distribution des végétaux supérieurs, souvent classés en espèces calcifuges, présentes dans les milieux acides avec de faibles concentrations en calcium, et calcicoles, qui se développent dans les milieux riches en calcium (WHITE & BROADLEY, 2003). C'est en réalité la capacité des végétaux à tolérer des concentrations excessives en aluminium, manganèse et fer dans les milieux acides qui déterminent les espèces calcifuges, et les déficits en fer et en phosphore dans les milieux calcaires qui déterminent les espèces calcicoles (LEE, 1998).

Les invertébrés sont moins sensibles au pH des eaux que les macrophytes. Toutefois, certains groupes comme les Coléoptères aquatiques peuvent présenter à de faibles échelles spatiales des communautés types qui s'organisent selon un gradient de pH (EYRE *et al.*, 1986 ; BLOEHL *et al.*, 2010). Des pH bas défavoriseraient de nombreux invertébrés comme les mollusques et les sangsues et favoriseraient les Odonates et les Corixidae (MUNIZ, 1990). Il est difficile de savoir si les groupes défavorisés le sont en raison du pH (toxicité des protons) ou du déficit en calcium, ces deux paramètres étant fortement corrélés (MUNIZ, 1990). Des conditions acides auraient également tendance à diminuer la pression de prédation et favoriser les groupes les plus vulnérables à la prédation des poissons (JACKSON & HARVEY, 1993). Cela peut expliquer l'optimum observé §2.2 pour la richesse taxonomique et la structure des communautés d'invertébrés, à un pH acide à faiblement acide (pH entre 5 et 6.5). Le calcium joue également un rôle fondamental pour le développement de certains invertébrés. Les invertébrés ont besoin de calcium pour maintenir leur activité neuromusculaire, une perméabilité cellulaire normale, et une stabilité des matrices intercellulaires (WETZEL, 2001). Le calcium est un composé essentiel de la coquille des mollusques. Chez de nombreux crustacés, l'exosquelette de chitine est durci par des dépôts de sels de calcium. Chez les insectes, ce phénomène est beaucoup plus rare et concernerait quelques espèces de Diptères (Stratiomyidae et Psychodidae) (ROBERTSON, 1941). Peu de groupes d'invertébrés sont toutefois connus pour être distribués selon la concentration en calcium. Les Mollusques, les Achètes et les Triclares peuvent ainsi être divisés en espèces d'eaux calcaires (\geq

20mg Ca/L) et en espèces qui tolèrent de plus faibles concentrations (MACAN, 1961). Ces groupes ont une faible contribution dans la richesse en invertébrés des SSL (LABAT, 2017), ce qui peut expliquer la moindre importance de la minéralisation sur les communautés d'invertébrés par rapport aux communautés de macrophytes.

La conductivité est un autre facteur fortement corrélé au calcium, à l'alcalinité ou encore au pH. Cependant, certains plans d'eau (milieux temporaires, mares dunaires) peuvent présenter des conductivités élevées et des pH acides et des concentrations en calcium faibles en lien avec la proximité de l'océan. Les espèces de macrophytes peuvent être séparées en deux groupes : les glycophytes et les halophytes. Les halophytes tolèrent de grandes concentrations en sels, tandis que les glycophytes meurent ou ont des problèmes de croissance liés aux effets toxiques d'un excès en ions (HART *et al.*, 1991). Cet excès est évalué à 4000mg/L (soit environ 877 μ S/cm à 15°C) (HART *et al.*, 1991). La plupart des hydrophytes phanérogames sont des glycophytes. Très peu de SSL échantillonnés dans notre jeu de données dépassent ces valeurs. Ces rares plans d'eau présentent effectivement quelques espèces halophiles (e.g. *Juncus gerardii*, *Ranunculus peltatus* subsp. *baudotii*, *Juncus acutus*). L'influence de la conductivité sur les communautés de macrophytes semble donc ne pas avoir été mise en évidence en raison d'un jeu de données avec des conductivités <600 μ S/cm, sauf exceptions.

L'importance de la conductivité sur les communautés d'invertébrés est détaillée §2.2.

3.1.1.2. Rôle du phosphore

Les macrophytes, en tant que producteurs primaires, ont besoin de phosphore d'origine minérale pour leur croissance. Des concentrations moyennes favorisent ainsi des communautés de macrophytes plus diversifiées (§1.1). Des concentrations élevées en phosphore tendent à favoriser le développement du périphyton et du phytoplancton, qui entrent en compétition avec les macrophytes pour la lumière (SCHEFFER, 2001 ; HIDDING *et al.*, 2016), ce qui tend à sélectionner des formes de vie flottantes plus compétitives pour l'accès à la lumière (POKORNÝ & BJÖRK, 2010). Dans les milieux aquatiques, le phosphore est souvent le facteur limitant de la croissance des végétaux. Les exigences des végétaux aquatiques vis-à-vis du phosphore biodisponible diffèrent selon les espèces et sont à l'origine des indicateurs de bioindication des milieux aquatiques par les macrophytes (e.g. HAURY *et al.*, 2006 ; SAGER & LACHAVANNE, 2009). Les invertébrés ne sont pas soumis à ces limitations physiologiques et semblent donc peu ou pas influencés par le phosphore.

3.1.2. Influences des facteurs géographiques (altitude, climat et distance à la source)

Les influences de l'altitude et du climat sont difficiles à distinguer, une altitude plus importante se traduisant par des températures de l'air plus faibles et des précipitations plus importantes (RICKLEFS & MILLER, 2000). L'analyse des taxons indicateurs des groupes d'invertébrés (de montagnes et des 3 groupes de plaine) suggère que l'influence de l'altitude sur les communautés d'invertébrés pourrait être liée à la donnée récoltée une seule fois en période estivale. En effet, les espèces à émergence précoce en plaine (principalement des Trichoptères, HILL *et al.*, 2016b) peuvent être échantillonnées en été dans les montagnes. Toutefois, ces taxons représentent une petite part de la biodiversité totale. HEINO & ALAHUHTA (2015) ont montré que le climat avait une très forte influence sur les communautés de Coléoptères aquatiques, qui constituent une part essentielle de la biodiversité des SSL. Les communautés types d'invertébrés peuvent être ainsi attribuées à des changements abrupts de composition liés à des forces historiques ou des contraintes climatiques (HEINO & ALAHUHTA, 2015). Ces changements abrupts seraient donc à l'origine des communautés types de montagnes et plaines que nous avons identifiées. Les macrophytes seraient aussi sensibles que les invertébrés au climat (HEINO, 2008). Toutefois, nos résultats mettent en évidence que chez les macrophytes la disponibilité des sources de carbone est plus importante que le climat et l'altitude.

La distance à la source est un autre facteur géographique déterminant des communautés de macrophytes et d'invertébrés. Son influence semble notamment suffisamment importante pour distinguer des communautés types d'invertébrés de plaine. Nos résultats suggèrent (1) pour les macrophytes, une synergie entre DIS et phosphore total, et (2) pour les invertébrés une synergie entre DIS et conductivité. Les influences de la DIS sont donc multiples, et diffèrent selon le compartiment biologique. Ainsi, nous avons observé pour les deux compartiments une richesse totale qui augmente avec de faibles connexions ($DIS > 0$), puis qui régressent ($DIS > 5$ km pour les macrophytes, > 50 km environ pour les invertébrés).

Chez les macrophytes, les espèces se dispersent principalement par hydrochorie (SOONS *et al.*, 2016 ; BAASTRUP-SPOHR *et al.*, 2016). L'hydrochorie permet aux macrophytes de se disperser sur des distances plus longues que par anémochorie ou autochorie, mais l'hydrochorie nécessite une connexion hydrologique (canaux, cours d'eau) (GARCÍA-GIRÓN *et al.*, 2019). La connexion à un cours d'eau (exprimée ici par la distance à la source) favoriserait donc l'implantation d'espèces

hydrochores, ce sur de longues distances, alors qu'un réseau de SSL non connectés favoriserait plus la colonisation par des espèces utilisant d'autres stratégies (SOOMERS *et al.*, 2013).

La connexion avec un réseau hydrographique, même intermittente, favorise également la présence et des abondances plus élevées d'invertébrés caractéristiques des chenaux de cours d'eau (LABAT, 2019), ou à dispersion passive (VAN DE MEUTTER *et al.*, 2007).

Les communautés caractéristiques des SSL sont composées principalement (à la résolution taxonomique choisie pour cette étude) de Coléoptères et dans une moindre mesure d'Hémiptères (groupe fonctionnel ϵ , USSEGLIO-POLATERA *et al.*, 2001 ; LABAT, 2017). La plupart des espèces de ce groupe sont ailées et aquatiques au stade adulte, et pratiquent la dispersion active aérienne, parfois en masse (STEVENS *et al.*, 2007). Elles peuvent changer de milieu plusieurs fois durant leur cycle de vie. Certaines espèces peuvent présenter une activité continue de vol pendant l'été, et représenter une quantité importante d'échanges de biomasse. Ainsi, 10-20% des effectifs des Corixidae *Arctocorisa carinata* et *Callicorixa producta* se dispersent chaque jour (PAJUNEN & JANSSON, 1969). La dispersion peut être déclenchée notamment par (1) des températures plus élevées (PAJUNEN & JANSSON, 1969 ; BILTON, 2014), (2) une réduction significative des niveaux d'eau (VELASCO & MILLÁN, 1998), (3) une diminution de la densité d'herbier (YEE *et al.*, 2009) et (4) une trop forte densité conspécifique (PAJUNEN & PAJUNEN, 2003 ; YEE *et al.*, 2009). Cette dispersion active et intense tend à homogénéiser les communautés à l'échelle d'un réseau de SSL non connectés, à condition qu'ils soient assez près les uns des autres (effet de masse, (MOUQUET & LOREAU, 2003 ; TORNERO *et al.*, 2016) tandis qu'un réseau de SSL connectés à un réseau hydrographique présentent des communautés d'invertébrés plus hétérogènes (VAN DE MEUTTER *et al.*, 2007). Ces processus de dispersion peuvent expliquer en grande partie l'influence de la DIS sur les communautés de macrophytes et d'invertébrés. La DIS peut influencer les communautés d'invertébrés, (1) directement en favorisant la colonisation des SSL par des espèces à dispersion passive ou aquatique voire terrestre active, (2) indirectement en favorisant la colonisation par des poissons, qui vont modifier les communautés d'invertébrés, en particulier la richesse du groupe fonctionnel ϵ . La DIS pourrait donc provoquer un glissement typologique des modes de dispersion, en privilégiant les espèces à modes de dispersion par voie aquatique. Les communautés d'invertébrés des SSL aux DIS élevées pourraient donc avoir des sensibilités aux filtres de dispersion plus proches de celles des macrophytes. Nous avons également observé que les DIS élevées s'accompagnaient d'espèces végétales plus ubiquistes, rencontrées fréquemment en cours d'eau. La DIS modifierait donc la richesse mais aussi la composition des communautés d'invertébrés et de macrophytes.

Ces différences de modalités de dispersion peuvent également expliquer pour partie le rôle de l'hydropériode, dont l'impact dans nos résultats est avéré pour les macrophytes, mais pas pour les invertébrés. Les assecs favorisent les hydrophytes à cycle de vie court ou ayant développé des formes terrestres et défavorise l'installation d'hydrophytes à cycle de vie long (FERNÁNDEZ-ALÁEZ *et al.*, 2020). Les variations importantes de niveau d'eau dans les SSL tendent à défavoriser les espèces flottantes et émergentes (VAN GEEST *et al.*, 2005), mais des variations de niveau d'eau peuvent également créer une dynamique favorable à une richesse floristique élevée (VAN GEEST *et al.*, 2005 ; MALTCHIK *et al.*, 2007). En effet, l'exondation peut favoriser l'expression de la banque de graines (SMITH & KADLEC, 1983 ; HOWARD & WELLS, 2009) et permettre aux espèces de berges exondées d'assurer une reproduction sexuée. De nombreux invertébrés comme les Coléoptères ou les Diptères sont connus pour recoloniser rapidement les SSL s'asséchant occasionnellement (JEFFRIES, 2011), ce qui peut limiter l'impact de l'hydropériode sur les invertébrés, par ailleurs reconnu dans de nombreuses études (e.g. BROOKS, 2000 ; SCHRIEVER & WILLIAMS, 2013).

3.1.3. Influences de l'habitat physique (superficie et morphologie des plans d'eau)

La superficie influence les richesses taxonomiques selon la relation aire-espèces (species-area relationship SAR). Découverte dès la fin du 18^{ème} siècle, la SAR a depuis connu de nombreuses évolutions dans sa compréhension. Elle intègre désormais les effets de niche, de diversité d'habitats et de dispersion, qui dépendent de l'échelle spatiale considérée (SHMIDA & WILSON, 1985 ; TJØRVE *et al.*, 2021). Ainsi, plus un SSL sera grand, plus il pourra accueillir d'habitats différents, et plus il aura de chances d'être colonisé par de nouvelles espèces (LEIBOLD, 2018). La première hypothèse est discutée dans les SSL pour les invertébrés, la correspondance entre diversité des habitats et superficie n'étant pas claire (OERTLI *et al.*, 2002 ; HASSALL *et al.*, 2011). Pour les macrophytes, cette relation est plus reconnue (ALAHUHTA, 2021), même si elle reste discutée. Ainsi, VESTERGAARD & SAND-JENSEN (2000a) attribuent le gain d'habitats à la variation plus importante des profondeurs dans les grands plans d'eau, souvent plus profonds. Ce gain est d'ailleurs confirmé §1.1, avec une augmentation de la richesse floristique lorsque la profondeur moyenne augmente jusqu'à 1.8 mètres. À l'inverse, les plans d'eau temporaires sont moins hétérogènes, ce qui pourrait être attribué à tort à leur faible taille (FERNÁNDEZ-ALÁEZ *et al.*,

2020). La seconde hypothèse ou « target area effect » (LOMOLINO, 1990) a été confirmée par des taux de colonisation plus importants des macrophytes dans les grands plans d'eau (BAASTRUP-SPOHR *et al.*, 2016) comparés à de plus petits plans d'eau (STAGE SØ *et al.*, 2020), en lien probable avec une dispersion de propagules plus importante dans les grands plans d'eau, qui accueillent des densités plus importantes d'oiseaux d'eau (BAASTRUP-SPOHR *et al.*, 2016). Au contraire, la dispersion des invertébrés des SSL serait moins tributaire de la taille des plans d'eau. Ainsi, plusieurs études ont montré qu'il n'existait pas de lien entre richesse en Coléoptères et taille des SSL (FRIDAY, 1987 ; OERTLI *et al.*, 2002 ; HASSALL *et al.*, 2011), mais qu'il en existait un pour des invertébrés à dispersion non active comme les Gastéropodes (BRÖNMARK, 1985 ; OERTLI *et al.*, 2002), ou les invertébrés aux adultes non aquatiques (qui se dispersent donc moins fréquemment) à dispersion aérienne active comme les Odonates ou les Chironomidae (OERTLI *et al.*, 2002 ; DELLA BELLA *et al.*, 2005). Ainsi, les Gastéropodes, qui ont adopté la zoochorie pour coloniser de nouveaux SSL (LEEUWEN, 2012), peuvent coloniser plus facilement les grands plans d'eau. Les différences de modalités de dispersion entre macrophytes et invertébrés peuvent donc expliquer nos résultats, qui semblent mettre en évidence une plus forte influence de la superficie des SSL chez les macrophytes que chez les invertébrés.

D'autres facteurs morphologiques peuvent également influencer les communautés. Ainsi, les macrophytes sont sensibles à l'état des berges (verticalité et instabilité) et à la profondeur moyenne. La prise en compte des taxons situés dans la zone de plus hautes eaux permet de mieux intégrer les effets de l'état des berges en période de basses eaux. L'inclusion dans les analyses de critères d'habitabilité supplémentaires (voir plus loin) ne permet probablement pas d'observer un effet de l'état des berges chez les invertébrés. La profondeur du plan d'eau permet d'exprimer un gradient de transparence de l'eau nécessaire à l'installation de formes de vie donc d'espèces plus diversifiées. Au-delà d'une certaine profondeur, la transparence n'est plus suffisante pour permettre l'installation de nouvelles espèces de macrophytes. Les invertébrés n'ont pas besoin de lumière pour se développer, et ne sont donc pas directement sensibles à la transparence de l'eau donc à la profondeur des plans d'eau. Les SSL, polymictiques ou dont la lumière atteint le fond, sont censés être dépourvus de stratification durable, donc de déficit en oxygène durable. La profondeur n'affecte donc pas ou peu directement la composition et la distribution des invertébrés au sein du plan d'eau, contrairement aux plans d'eau profonds (BRINKHURST, 1974 ; VERNEAUX *et al.*, 2009). Les communautés d'invertébrés, y compris le benthos, sont ainsi plus régies par la présence et l'abondance d'herbiers diversifiés au sein du plan d'eau (ALLISON & HARVEY, 1988).

3.1.4. Influence des facteurs biotiques (poissons, écrevisses exotiques et ombrage)

Les poissons ont un impact plus important sur les communautés d'invertébrés que sur les communautés de macrophytes. L'impact des poissons sur les communautés d'invertébrés est principalement lié à la prédation (DIEHL & KORNIJÓW, 1998). La présence de poissons influencerait l'occupation de l'habitat par les communautés d'invertébrés, celles-ci se distribuant de manière relativement homogène au sein des différents habitats en l'absence de poissons, mais se répartissant selon la complexité des habitats en présence de poissons (RENNIE & JACKSON, 2005). Certains invertébrés peuvent également adopter des comportements moins risqués évitant la prédation des poissons (MACCHIUSI & BAKER, 1991 ; BALL & BAKER, 1996). La prédation des poissons est sélective. Elle privilégie les espèces de grande taille (DIEHL, 1992), avec quelques exceptions comme les plus gros mollusques, protégés par leur coquille (OSENBERG & MITTELBACH, 1989), ou des odonates qui ont développé des comportements cryptiques (MCPEEK, 1990). Les poissons peuvent également altérer indirectement les habitats macrophytiques en diminuant la transparence de l'eau, en particulier dans les milieux eutrophes (WILLIAMS *et al.*, 2002). Cet impact peut varier en fonction des saisons, une partie du peuplement opérant des migrations saisonnières (BRÖNMARK *et al.*, 2010). Toutefois, nos résultats mettent en évidence un impact bien moindre des poissons sur les communautés de macrophytes que sur celles des invertébrés.

L'impact de la prédation/déprédation des écrevisses sur les communautés de macrophytes ou d'invertébrés peut varier significativement en fonction de la stratégie alimentaire des écrevisses concernées. Les Astacidae comme *Pacifastacus leniusculus* consomment principalement des espèces peu mobiles comme les Gastéropodes, avec une préférence pour les espèces à coquilles fines (NYSTRÖM *et al.*, 1999). Les Cambaridae comme *Procambarus clarkii* s'attaquent indifféremment à tous les groupes d'invertébrés (CORREIA, 2003). Poissons et écrevisses peuvent ainsi affecter la richesse, la composition et la structure des communautés des invertébrés, comme le suggèrent nos résultats. Certaines espèces d'écrevisses comme *Procambarus clarkii* ou *Faxonius immunis* ont également un impact indirect car elles détruisent les habitats des invertébrés en consommant et fragmentant les macrophytes (CARREIRA *et al.*, 2014 ; HERRMANN *et al.*, 2018). Nos nombreux SSL envahis par *Procambarus clarkii* sont

probablement à l'origine des impacts importants observés tant sur les communautés de macrophytes que d'invertébrés.

L'effet de l'ombrage sur les communautés de macrophytes et d'invertébrés est déterminant mais faible d'après nos résultats. Cela peut s'expliquer par :

- > la large gamme de superficie des SSL échantillonnés, les plans d'eau très ombragés étant naturellement les plus petits. Il peut donc être difficile de distinguer les effets aire-espèces des effets de l'ombrage
- > le faible nombre de plans d'eau très ombragés dans notre jeu de données.

Les macrophytes sont plus influencés par l'ombrage dans nos résultats, ce qui s'explique facilement par l'importance de la lumière chez ces organismes photosynthétiques. Chez les invertébrés, l'impact peut être indirect (plus faibles recouvrements des herbiers d'après nos résultats) ou direct (modifications profondes de l'édifice trophique en lien avec les apports importants de matières organiques détritiques par les arbres surplombants, ou le développement plus important des algues à la lumière (MOKANY *et al.*, 2008). Nous n'avons pas constaté de telles modifications, celles-ci nécessitant probablement une analyse des traits bio-écologiques.

3.1.5. Des invertébrés fortement dépendants des macrophytes dans les

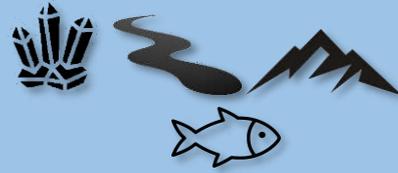
SSL

Nos résultats indiquent que la richesse et la diversité des mésohabitats, le recouvrement en macrophytes submergés ou des hélophytes influençant la richesse et la structure des communautés d'invertébrés. Ces différents indicateurs ne sont pas corrélés à la superficie des SSL, ce qui confirme l'hypothèse d'une absence ou tout du moins d'une faible relation entre superficie et habitabilité des SSL pour les invertébrés, expliquant en partie une plus faible dépendance de la richesse des invertébrés à la taille des plans d'eau. Les macrophytes semblent donc un compartiment-clé dans le maintien d'une macrofaune diversifiée et abondante à l'échelle locale. Les invertébrés sont fortement influencés par la complexité des habitats (HEINO, 2000, nos résultats). Même s'il peut exister une forte corrélation entre richesse en macrophytes et richesse en invertébrés (HASSALL *et al.*, 2011 ; LABAT, 2017), il n'existe que très peu de liens trophiques directs entre ces deux groupes. En effet, les espèces phytophages spécialistes sont peu nombreuses chez les invertébrés aquatiques. Il s'agit (1) de Lépidoptères Crambidae

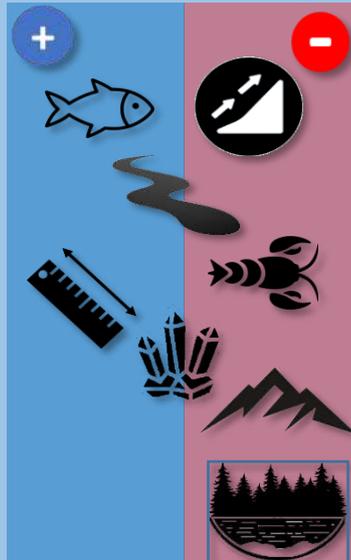
(VALLENDUUK & CUPPEN, 2004), (2) de Chrysomelidae Donaciinae (BORDY *et al.*, 2012), et (3) de quelques espèces de Curculionidae (CALDARA & O'BRIEN, 1995). Toutefois, la présence de macrophytes structurellement différents dans un plan d'eau va permettre l'installation d'une communauté plus diversifiée mais surtout plus abondante (WALKER *et al.*, 2013), et assurer la survie des invertébrés en cas de prédation par les poissons (RENNIE & JACKSON, 2005). La superficie, la profondeur de l'eau, l'hydropériode, la verticalité des berges, ou encore le phosphore total, déterminants des communautés de macrophytes (§1), influencent certainement les communautés d'invertébrés de façon indirecte. Ainsi, l'eutrophisation, en privilégiant certains types biologiques de macrophytes ou en remplaçant des macrophytes par du phytoplancton (POKORNÝ & BJÖRK, 2010), pourrait affecter indirectement les communautés d'invertébrés en modifiant la structure de l'habitat (WALKER *et al.*, 2013). Un basculement d'un état clair à un état turbide correspondrait alors en une destruction presque totale des habitats les plus favorables pour les invertébrés (PAN *et al.*, 2015). Le recouvrement de la végétation littorale peu profonde peut être considéré comme un proxy de l'état des berges, celle-ci ne pouvant se développer si les berges sont trop verticales ou trop mobiles. Le recouvrement de la végétation littorale est déterminant des communautés d'invertébrés lorsque les milieux subissant des pressions anthropiques sont intégrés dans les analyses (§1.1). Ce résultat indique que cet habitat est un habitat-refuge permettant de maintenir une communauté d'invertébrés diversifiée et patrimoniale, et qu'à l'inverse la verticalité ou l'instabilité des berges tendent à fragiliser les communautés d'invertébrés en cas de perturbation. Cette végétation peu profonde, qui peut être composée uniquement d'hélophytes, permet aux invertébrés d'échapper à la prédation des poissons, mais est également moins sensible à l'eutrophisation. Toutefois, nous avons montré que de trop forts recouvrements de végétation littorale (dominée par les hélophytes), liés au comblement naturel des SSL, avait également un impact négatif sur la richesse en invertébrés.

Synthèse des facteurs déterminants

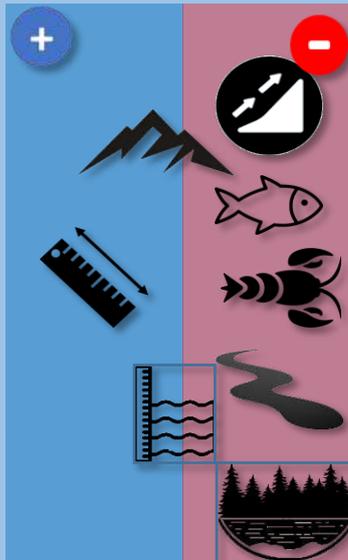
Déterminants majeurs



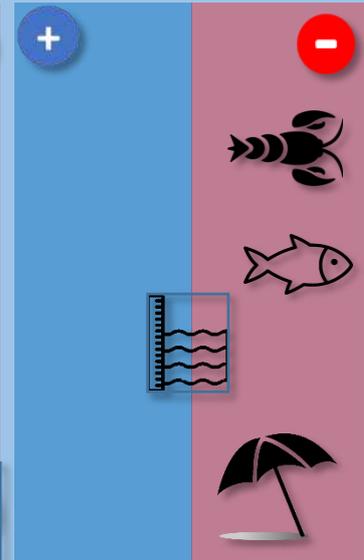
Richesse taxonomique



Intérêt patrimonial



Fonctions



Les facteurs environnementaux majeurs expliquant la distribution des communautés de macrophytes et d'invertébrés sont la géologie, la DIS et l'altitude. Chez les invertébrés, la présence de poissons modifie profondément la composition des communautés. Chez les macrophytes comme chez les invertébrés, plusieurs facteurs agissent plus spécifiquement sur la richesse, l'intérêt patrimonial ou des fonctions écologiques associées à un fort recouvrement en macrophytes (maintiens d'un état clair, capacité d'accueil pour la faune et le périphyton...) et à des invertébrés du groupe ϵ abondants (stabilité de l'écosystème, apport de ressources importantes dans les écosystèmes riverains...).

3.2. Implications pour la gestion des SSL

3.2.1. Enjeux des nouveaux protocoles d'échantillonnage proposés

Comme nous l'avons montré dans les chapitres précédents, les protocoles S_{3m} et S_{3i} sont rapides, reproductibles, représentatifs (au sens de la directive cadre sur l'eau) et donnent une image assez complète de la biodiversité des invertébrés et des macrophytes des SSL. Ils peuvent par conséquent être utilisés dans les suivis de conservation. Il s'agit donc d'outils compatibles pour les suivis de biodiversité ou pour le développement d'outils de bioindication variés pour deux compartiments biologiques clés du fonctionnement des SSL. Ces deux protocoles peuvent donc être très utiles pour la conservation et la gestion éclairée des SSL en France. Toutefois, ces deux méthodes requièrent des compétences taxonomiques avancées. Les bryophytes des SSL sont beaucoup plus diversifiés que ceux rencontrés en cours d'eau, et certaines espèces, comme les Sphaignes, sont particulièrement délicates à différencier. Les invertébrés des SSL présentent également des difficultés d'identification taxonomiques, en particulier pour les larves d'Odonates et de Coléoptères. À l'exception de l'ouvrage de NILSSON (2005), incluant uniquement les taxons du Nord de l'Europe, les ouvrages d'identification consacrés à ces deux groupes ne concernent que les larves de dernier stade, ce qui peut engendrer des erreurs d'identification. De nouvelles clés d'identification adaptées à ces milieux particuliers sont donc nécessaires.

Les protocoles S_{3i} et S_{3m} sont donc des méthodes basées sur la morphologie (BOERO, 2010)), qui font appel aux compétences taxonomiques d'opérateurs (ou morphotaxonomie), à une époque où les méthodes moléculaires ont le vent en poupe. Des méthodes reposant sur l'ADN environnemental pourraient être à terme moins coûteuses et plus exhaustives. Toutefois l'utilisation de protocoles reposant sur des critères d'identification morphologiques pour les SSL reste indispensable:

- > les méthodes moléculaires doivent pouvoir être validées en comparant leurs résultats avec ceux obtenus avec des méthodes basées sur la morphologie (DUARTE *et al.*, 2021);
- > Les méthodes basées sur la morphologie sont indispensables pour entretenir les compétences morphotaxonomiques nécessaires pour découvrir, décrire et comprendre l'écologie des nouvelles espèces (DARLING *et al.*, 2017). La morphotaxonomie et la taxonomie moléculaire, ayant toutes deux des limites et des avantages, sont complémentaires (KIM & BYRNE, 2006 ; BOERO, 2010 ; SHETH & THAKER, 2017) ;
- > des méthodes basées sur la morphologie peuvent être simplifiées à l'usage et pour la sensibilisation des gestionnaires et des citoyens (e.g. HELGEN, 2002 ; BOURDAGHS & GERNES, 2005), et contribuer à l'amélioration de la connaissance et de la conservation de la biodiversité des SSL (CHANDLER *et al.*, 2017).

En France, les plans d'eau d'origine artificielle sont souvent considérés comme ayant un impact négatif sur la ressource en eau et les écosystèmes aquatiques (CARLUER *et al.*, 2016). S'il est démontré que les plans d'eau artificiels sont souvent moins accueillants que les plans d'eau d'origine naturelle (ZAMORA-MARÍN *et al.*, 2021), distinguer les impacts supposés ou la biodiversité théorique à partir de l'origine (naturelle ou anthropique) des plans d'eau n'est pas souhaitable, car elle masque des réalités non binaires (ANGERMEIER, 2000), voire une absence de différence (BUBÍKOVÁ & HRIVNÁK, 2018) selon le contexte ou les zones géographiques considérées. Il est primordial de disposer de protocoles permettant (1) d'analyser objectivement la biodiversité et les fonctions (leur degré de « naturalité biophysique » ? GUETTÉ *et al.*, 2018) assurées par un plan d'eau ou un réseau de plans d'eau, (2) suivre les actions de gestion semble indispensable, à une époque où la création de plans d'eau artificiels augmente, dans un contexte de raréfaction de la ressource et de disparition des SSL d'origine naturelle (EPCN, 2007). Il est urgent de mettre en place des protocoles permettant de faire évoluer des plans d'eau artificiels vers la naturalité (adoucissement des pentes des berges, utilisation de substrats « naturels » plutôt que des bâches en plastique, plantation des macrophytes lors de la création du plan d'eau...). Enfin, il a

été démontré qu'un programme de suivi rigoureux augmente significativement les chances d'efficacité des actions de restauration des SSL, car il permet (1) d'adapter ces actions en fonction des résultats des suivis, (2) de mieux les valoriser pour favoriser de futurs projets de restauration (HOBBS & NORTON, 1996 ; ABELL *et al.*, 2020).

Les protocoles S3m et S3i offrent donc de nombreuses opportunités pour assurer la conservation des macrophytes et invertébrés caractéristiques des SFranceFrance.

3.2.2. Les SSL dans un contexte de changement global

La France continentale se situe à un carrefour d'influences climatiques, et couvre quatre des onze régions biogéographiques mondiales, ce qui en fait un des pays accueillant le plus de biodiversité en Europe et génère une responsabFranceforte de la France pour la conservation de ces écosystèmes (CBD, 2014). Parmi les principales menaces qui pèsent sur cette diversité, nous pouvons retenir les quatre principales (SHARMA, 2020):

- > Les espèces exotiques envahissantes. La globalisation des échanges dans un monde de plus en plus interconnecté a augmenté les risques d'introduction Franceces exotiques. La France possède ainsi le nombre d'espèces invasives le plus élevé d'Europe pour la plupart des groupes biologiques (DAISIE, 2009). Au moins 148 espèces exotiques Francedouce sont présentes en France, ce qui est très élevé, et comparable au point chaud de xénodiversité des Grands Lacs d'Amérique du Nord (BEISEL *et al.*, 2017). Les invasions biologiques en France (toutes EEE et écosystèmes confondus) auraient coûté entre 1.280 et 11 535 millions de \$ entre 1993 et 2018 (RENAULT *et al.*, 2021).

- > La destruction, l'artificialisation et la fragmentation des habitats par l'agriculture et l'urbanFrancen. Les surfaces urbanisées en France ont ainsi augmenté de 20% entre 1990 et 2012 (BÉCHET *et al.*, 2017). 54% du territoire métropolitain est utilisé par l'agriculture. Depuis les années 70, les activités agricoles se sont spécialisées vers des monocultures intensives, s'accompagnant d'une régression de 41 à 34% de la superficie des prairies permanentes (THEROND *et al.*, 2017). La moitié des zones humides françaises auraient disparu entre les années 60 et 90, pour partie liée à l'urbanisation et au drainage des terres. Cette régression ralenti depuis les années 90 suite à une prise de conscience de l'intérêt des zones humides (DEVAUX *et al.*, 2018). La superficie des milieux humides artificiels a au contraire progressé de 38% entre 1975 et 2005 (DEVAUX *et al.*,

2018).

> La pollution par les micropolluants, les fertilisants et les effluents d'origine agricole et urbaine. L'eutrophisation est en particulier une source de perturbation majeure pour les écosystèmes aquatiques. Après une augmentation des apports d'azote entre les années 70 et 90, les quantités utilisées se stabilisent ou se réduisent légèrement depuis les années 2000, mais la concentration en nitrates dans les eaux ne baisse pas malgré l'amélioration des pratiques agricoles. Les apports de phosphore ont été divisés par quatre entre les années 70 et 2014, grâce à la mise aux normes des stations d'épuration, à l'évolution de la composition des détergents et à une utilisation plus raisonnées des engrais phosphorés (INSEE, 2017).

> Le changement climatique. La biodiversité et les services écosystémiques des SSL sont gravement menacés par le changement climatique. De plus, comme pour de nombreux écosystèmes (e.g. COE *et al.*, 2013 ; BAJŽELI & RICHARDS, 2014), leur disparition, leur perturbation, ou les changements d'usages peuvent provoquer des boucles de rétroaction positive accélérant le changement climatique, les SSL pouvant être de très bon stockeurs de carbone (DOWNING, 2010 ; GILBERT *et al.*, 2020) mais également d'importants émetteurs de méthane (EMILSON *et al.*, 2018). Le changement climatique devrait augmenter l'évaporation et diminuer les précipitations au moins en période estivale avec pour conséquences une modification de l'hydropériode de la plupart des petits SSL, accélérant leur comblement et modifiant leurs communautés (MATTHEWS, 2010). Ainsi, la disparition de nombreuses mares au cours des dernières décennies en Colombie britannique a été attribuée au changement climatique (COELHO, 2015). En France, le développement de certaines cultures très consommatrices en eau comme le maïs irrigué devrait augmenter le stress hydrique et affecter le fonctionnement des SSL (DEVAUX *et al.*, 2018). Dans les SSL connectés à un réseau hydrographique, une perturbation de l'hydrologie est attendue, impactant les communautés et leurs services écosystémiques (PÉREZ LLORÉNS, 2008). Le changement climatique devrait également modifier la stratification thermique des SSL les plus profonds, diminuer les concentrations en oxygène dissous et augmenter la fréquence des mortalités liées à des crises anoxiques (BRÖNMARK & HANSSON, 2005). L'augmentation des températures a des effets synergiques avec l'eutrophisation et peut stimuler les basculements en état turbide (JEPPESEN *et al.*, 2014) et favoriser les blooms de cyanobactéries (PAERL & HUISMAN, 2008 ; HAVENS & PAERL, 2015). Le changement climatique tend également à favoriser les

invasions biologiques et à augmenter leur impact (BURGIEL & MUIR, 2010).

Aujourd'hui, près de 90% des habitats d'eau douce serait dans un état de conservation défavorable (BENSETTITI & PUISSAUVE, 2015). Malgré les efforts déjà engagés, l'effet combiné des différentes causes de perturbation, dans un contexte de changement climatique, crée une situation critique pour la biodiversité et les services écosystémiques des SSL.

La France des milieux aquatiques continentaux en France se fait principalement par masse d'eau et bassin versant, avec des SSL largement négligés. Il semble urgent d'intégrer à nos politiques publiques une gestion des SSL prenant en compte (1) les territoires limniques (BARTOUT & TOUCHART, 2017), mais également (2) les facteurs environnementaux qui déterminent l'organisation des différentes communautés dans l'espace et (3) les réseaux de SSL en tant que métaécosystèmes, permettant de concilier les enjeux de conservation, les usages, et les services écosystémiques. Dans le chapitre suivant, quelques pistes de gestion issues de nos résultats sont proposées. Ces pistes spécifiques aux SSL sont à associer à d'autres mesures plus générales non abordées dans ce manuscrit, telles que des mesures de gestion à l'échelle des bassins versants, (réduction des intrants, créations de zones tampons...), de réduction des émissions de gaz à effets de serre ou de contrôle des espèces exotiques envahissantes.

3.2.3. Conséquences pour la gestion des SSL

D'après nos résultats, six principaux facteurs abiotiques contrôlent les communautés d'invertébrés et de macrophytes des SSL: la minéralisation (donc la géologie), l'altitude (et/ou le climat), la distance à la source, la superficie, l'hydropériode et le niveau trophique.

Chacun de ces facteurs est susceptible de façonner les communautés et de créer des communautés-types présentant un intérêt conservatoire. Il est donc important de conserver une diversité de SSL prenant en compte ces six facteurs afin de s'assurer la plus grande biodiversité à l'échelle régionale (ou de la France continentale) (ROSSET *et al.*, 2014). En effet, des mesures de gestion permettant d'améliorer la diversité locale (diversité α) des SSL ne conduit pas nécessairement à l'amélioration d'une biodiversité régionale (diversité γ) (HASSALL *et al.*, 2011).

Les espèces exotiques envahissantes (STIERS *et al.*, 2011 ; SOUTY-GROSSET *et al.*, 2016) et l'empoisonnement (EBY *et al.*, 2006 ; MIRÓ & VENTURA, 2020) peuvent être des sources de perturbations majeures des communautés et du réseau trophique des SSL. Nos résultats montrent en particulier que les poissons et les écrevisses exotiques envahissantes semblent

principalement altérer les communautés des SSL, en diminuant notamment l'intérêt conservatoire des communautés de macrophytes et d'invertébrés. De plus, la connexion à un réseau hydrographique augmente le risque de colonisation par des poissons et des espèces exotiques envahissantes (§1.1). Des milieux connectés doivent être maintenus pour leur spécificité, mais des petits milieux plus isolés et servant de réservoir de biodiversité sont indispensables (TIBERTI, 2017). Dans certains cas, une simple déconnexion à un réseau hydrographique ne suffit pas. Ainsi en Gironde, l'écrevisse de Louisiane a colonisé presque tous les SSL, cette espèce pouvant migrer par voie terrestre pour coloniser les SSL plus isolés (THOMAS *et al.*, 2019). Les rares SSL non contaminés sont généralement des milieux très isolés (mares-abreuvoirs pour la faune sauvage en arrière-dune), ou dont les assècs semblent trop fréquents et de trop longue durée pour assurer le maintien d'une population d'écrevisses viable.

Les grands SSL sont plus favorables à l'installation d'une communauté de macrophytes diversifiée et à fort intérêt patrimonial (§1). Toutefois, ces grands SSL sont plus souvent colonisés par les poissons et font plus souvent l'objet d'introduction de poissons (SCHEFFER *et al.*, 2006). Des introductions ou des pratiques de pêche privilégiant les Cyprinidae sont connues pour avoir un impact important sur le fonctionnement des SSL (HARGEBY *et al.*, 2005 ; HANSON *et al.*, 2017), à tel point qu'il est parfois considéré que les pratiques de pêche à la carpe sont incompatibles avec les autres usages dans les milieux eutrophes (MOSS *et al.*, 1997). Afin de limiter ces impacts, l'introduction de poissons piscivores ou la suppression des poissons a souvent mis en évidence des effets de cascade sur les chaînes trophiques, conduisant au maintien ou à l'amélioration d'un état clair, qui favorise le développement des macrophytes (MEIJER *et al.*, 1999 ; POTTHOFF *et al.*, 2008). Nos résultats (§2.2) semblent mettre en évidence que, même en situation de « référence », des SSL avec des communautés de poissons avec peu ou pas de Cyprinidae et bien végétalisés présentent des communautés d'invertébrés plus stables, très atypiques par rapport aux autres SSL, mais avec des taxons caractéristiques de milieux lentiques.

Les SSL peu profonds, fortement végétalisés et apiscicoles sont plus favorables à l'installation d'une communauté d'invertébrés caractéristique des SSL (§2). En raison de leur capacité de dispersion et de leur sensibilité aux poissons, la diversité de ces invertébrés peut être conservée en privilégiant des réseaux de petits SSL denses.

Afin de maintenir une biodiversité régionale en macrophytes et en invertébrés, il conviendrait donc (1) de conserver des grands SSL avec une gestion de l'empoisonnement visant à limiter les populations de poissons benthivores et planctivores, (2) de conserver/créer

des réseaux denses de petits SSL déconnectés, avec des hydropériodes différentes, (3) ainsi que de nombreux petits SSL isolés qui peuvent faire office de réservoir de biodiversité en cas d'invasion biologique, (4) de protéger et éviter le comblement des très rares grands SSL non connectés et apiscicoles.

Enfin, au sein de ce réseau de SSL géré régionalement, il est possible d'améliorer la diversité α et la stabilité de quelques SSL en favorisant des zones littorales aux berges aux pentes douces, avec des hauteurs d'eau <20cm pour favoriser la richesse en invertébrés, et des zones plus profondes <2m pour assurer un recouvrement important de la végétation submergée.

Perspectives de recherche

Dans les chapitres précédents, nous avons proposé et testé de nouveaux protocoles d'échantillonnage dans quatre écorégions climatiques européennes et défini quels étaient les facteurs environnementaux déterminants sur de larges jeux de données. Les SSL restant encore peu étudiés nous proposons ici plusieurs perspectives de recherche.

1. Appliquer les protocoles d'échantillonnage en milieu tropical

Les protocoles ayant été appliqués sur une très grande diversité de plans d'eau en France métropolitaine, ils devraient pouvoir être adaptés à des SSL dans d'autres secteurs biogéographiques. Un projet est en cours dans le cadre d'un appel à projet avec le Parc National de Guadeloupe. La Guadeloupe est un terrain exploratoire intéressant car (1) le fonctionnement des mares tropicales reste très peu connu (GOPAL *et al.*, 2000), (2) comparativement à la plupart des contrées tropicales, la faune et la flore de Guadeloupe sont assez bien connues, ce qui permet d'aborder ces écosystèmes sans s'engager dans des efforts taxonomiques très importants. Les exigences écologiques des macrophytes des mares ont déjà fait l'objet d'études (JÉRÉMIE & JEUNE, 1991) qui devraient pouvoir servir de comparaison pour (1) nous assurer de la pertinence du protocole macrophytes en contexte tropical insulaire, (2) observer les évolutions récentes des communautés de macrophytes dans une île où les pressions anthropiques sont souvent intenses, avec une croissance de la population plus importante qu'en métropole (SHARMA, 2020), et une forte vulnérabilité aux espèces exotiques envahissantes. Identifier les facteurs environnementaux déterminants des communautés d'invertébrés et de macrophytes en milieu tropical insulaire est une question qui nous paraît très innovante, et qui pourrait permettre de fournir des outils de gestion adaptés pour les SSL guadeloupéens.

2. Utiliser les traits bio-écologiques et les formes de vie pour mieux identifier les facteurs environnementaux qui déterminent le fonctionnement des SSL

Nous avons émis l'hypothèse §2.2 que l'utilisation des traits bio-écologiques pouvait mettre en évidence d'autres facteurs environnementaux déterminants.

Nous nous sommes intéressés jusqu'à présent à la composition, à la richesse taxonomique et à la structure des communautés de macrophytes et d'invertébrés. Les listes taxonomiques quantitatives ou semi-quantitatives sont souvent très sensibles à la variabilité spatio-temporelle (MONDY & USSEGLIO-POLATERA, 2013). Les traits bio-écologiques, et plus largement les approches dites « fonctionnelles » peuvent permettre de s'affranchir partiellement de cette variabilité et mieux traduire la structure et la dynamique des communautés et le fonctionnement des écosystèmes étudiés (LAVOREL & GARNIER, 2002 ; VIOLLE *et al.*, 2007). De telles approches permettent d'identifier des mécanismes écologiques généraux malgré les différences taxonomiques observées dans différentes régions biogéographiques ou écosystèmes (VIOLLE *et al.*, 2014). Ces approches peuvent également être intéressantes lorsqu'on étudie les invertébrés des SSL, dont les capacités importantes de dispersion sont susceptibles de créer une certaine stochasticité dans les communautés de SSL au sein d'un réseau de mares. Une rapide analyse des données du §2.2 converties en traits bio-écologiques (TACHET *et al.*, 2012), calculés en fréquences relatives (MONDY, 2012) et associés à une db-RDA, montre les avantages inhérents à cette approche : (1) une contribution forte des axes de la db-RDA, donc la robustesse de cette approche (2) plusieurs facteurs environnementaux qui n'ont pas été identifiés comme déterminants à partir des analyses basées sur les listes taxonomiques (Figure P-1). Les facteurs tels que le calcium, les poissons, l'altitude, la distance à la source et la végétation littorale restent déterminants des communautés d'invertébrés, mais de nouveaux facteurs, tels que le phosphore et le carbone organique total des sédiments sont identifiés comme déterminants. Ainsi, les milieux plus acides aux températures froides sont réputés moins productifs et ont tendance à s'humifier, en accumulant des matières organiques tourbeuses peu biodisponibles dans les sédiments, à l'inverse des plans d'eau calcaires ou eutrophes (WETZEL, 2001). Ce gradient lié au climat, à la géologie et à la distance à la source a probablement des conséquences sur l'édifice trophique, et donc sur les traits bio-écologiques des invertébrés. La db-RDA met en

évidence l'influence négative de l'altitude et du climat sur la qualité des berges, les plans d'eau d'altitude ayant des berges souvent plus rocheuses ou verticalisées en raison des phénomènes de terrestrialisation (marges des plans d'eau occupées par des herbiers verticaux de sphaignes peu accueillants pour les invertébrés). La db-RDA confirme également l'importance de la végétation littorale comme zone refuge contre la prédation piscicole.

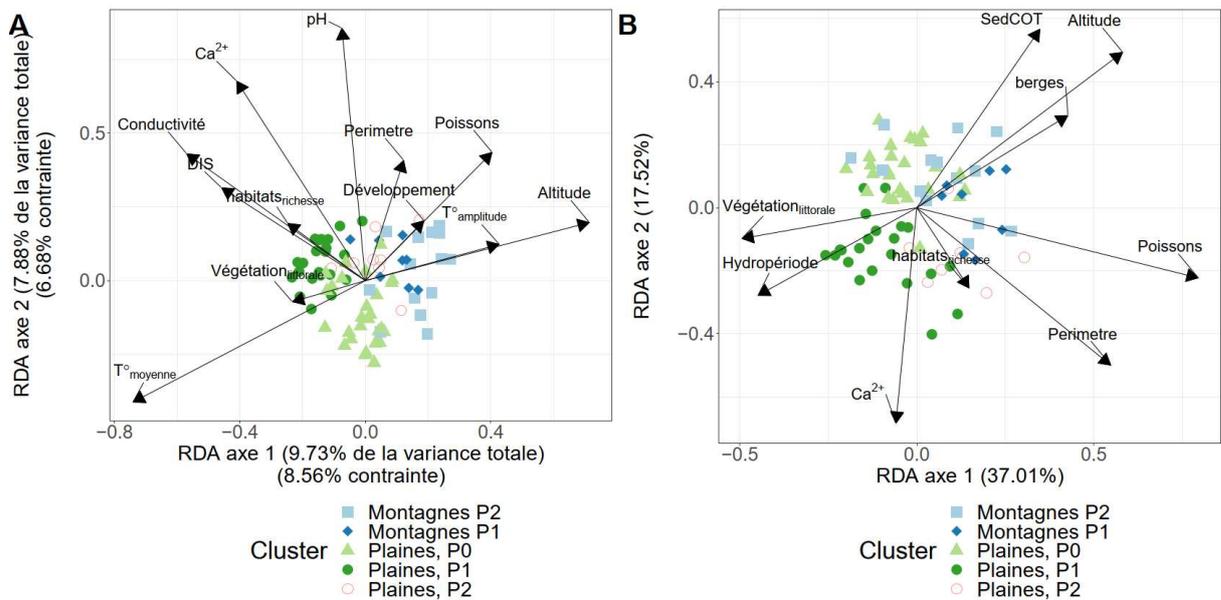


Figure P-1 – Diagrammes de db-RDA obtenus à partir des traits bio-écologiques des invertébrés exprimés en fréquence relative. Les facteurs environnementaux (flèches noires) ont été sélectionnés à partir d'un algorithme de sélection ascendante. (a) = axes 1 et axes 2, (b) = axe 3 et axe 1 ($P = 0.001$). La variance expliquée de chaque axe d'après les tests de signification (LEGENDRE et al., 2011) est indiquée entre parenthèses en légende de chaque axe. Les couleurs et la forme des points représentent les cinq groupes identifiés à partir de l'analyse des groupes obtenus via une classification hiérarchique (Montagnes P1, Montagnes P2, Plaines P0, Plaines P1, Plaines P2). DIS = distance à la source, SedCOT = Carbone organique total des sédiments.

3. Préciser l'impact de l'empoisonnement sur les communautés d'invertébrés et de macrophytes

Les résultats §2.2 mettent en évidence une difficulté à évaluer l'impact des poissons sur les communautés d'invertébrés. Ces difficultés peuvent être liées à l'impossibilité d'obtenir une image fiable des communautés de poissons au sein de SSL non vidangeables. Les méthodes d'échantillonnage existantes (filets maillants, méthode par ambiance) ne permettent pas d'obtenir une image représentative des communautés (EVANS & LAMBERTI, 2018). Elles permettent difficilement de capturer les gros Cyprinidae, dont l'impact sur les SSL est largement reconnu (ABELL, 2018), ou les poissons de fond comme les anguilles, dont l'impact sur certaines espèces comme les écrevisses exotiques peut être important (AQUILONI *et al.*, 2010). Les progrès récents

en biologie moléculaire (LACOURSIÈRE-ROUSSEL *et al.*, 2016 ; WANG *et al.*, 2021) devraient permettre de mieux qualifier les communautés de poissons des SSL, donc mieux étudier l'impact des poissons sur les communautés d'invertébrés et de macrophytes et plus largement sur le fonctionnement des SSL. Ces résultats pourraient ensuite être utilisés pour adapter les pratiques d'empoissonnement et les pratiques de pêche, et ainsi favoriser la pérennité des usages.

D'autres approches sont envisagées à partir de l'échantillonnage de plans d'eau à vocation piscicole, à l'empoissonnement bien connu, qui permettraient de prendre à compte à la fois l'empoissonnement et les modalités de gestion associées, afin de concilier autant que possible production piscicole, intérêt conservatoire et services écosystémiques.

4. Développer un indice multimétrique pour évaluer les SSL

Un indice multimétrique qui suit les préconisations de HERING *et al.* (2006) et développé à partir des données analysées dans ce manuscrit est déjà librement disponible à l'adresse <https://become.aquabio-conseil.com/>. Certaines métriques (indice d'état trophique et indices de conservation) et l'indice multimétrique vont prochainement faire l'objet d'articles soumis à des revues scientifiques internationales. Dans ce cadre, les résultats obtenus et les compétences acquises au cours de cette thèse vont nous permettre :

- (1) de perfectionner notre typologie et les métriques qui reposent sur des modèles prédictifs. La version actuelle de l'indice repose principalement sur le système A de la Directive Cadre sur l'Eau (les valeurs de référence sont définies à partir d'une régionalisation, combinées dans notre indice à la distance à la source agrégée en catégories). Cette approche a le défaut de caricaturer certains facteurs déterminants comme l'altitude ou la distance à la source. Nous proposerons donc une nouvelle version de l'indice qui reposera plus (voire exclusivement) sur le système B (les valeurs de référence sont prédites à partir de facteurs environnementaux).
- (2) de mieux analyser la sensibilité aux pressions des différentes métriques sélectionnées, en explorant la sensibilité des métriques à chaque pression, par exemple en utilisant des modèles additifs généralisés, ce qui pourrait nous permettre de développer ensuite un outil diagnostique pour identifier les causes probables de dégradation de l'indice (MONDY & USSEGLIO-POLATERA, 2013 ; LARRAS *et al.*, 2017).

Cette nouvelle version pourra exploiter un jeu de données plus important, une trentaine de

plans d'eau supplémentaires ayant été échantillonnés depuis la dernière mise à jour de l'indice.

5. Mieux prendre en compte les processus de dispersion dans la distribution des taxons

La distance au plan d'eau et aux cours d'eau le plus proche n'ont pas été intégrées aux analyses réalisées jusqu'à présent. Malgré l'absence présumée de nombreux petits SSL dans les bases de données, nous envisageons d'intégrer la distance au plan d'eau le plus proche calculé à partir de la base cartographique de Laurent Touchart et d'en regarder les effets sur la composition des communautés, mais également sur les modalités de dispersion. Nous n'avons qu'à peine abordé la distance au cours d'eau le plus proche, car la DIS ne prend en compte la connexion au cours d'eau que de manière binaire (connecté/déconnecté). Elle intègre donc principalement les phénomènes de dispersion par voie aquatique. La distance au cours d'eau le plus proche permettrait de mieux prendre en compte les phénomènes de dispersion indirecte ou par voie aérienne. Cette étude serait également l'occasion d'utiliser et compléter avec des taxons caractéristiques des SSL une base de traits de dispersion basée sur l'analyse morphométrique des ailes (GERBER *et al.*, 2020).

6. Facteurs de dispersion et de prolifération des espèces exotiques et proposition de valeurs seuils

Dans la continuité du projet précédent, l'intégration de la distance inter-SSL associée à la DIS permettrait de mieux intégrer les mécanismes de dispersion des espèces exotiques envahissantes EEE. §1.2, nous avons mis en évidence une forte relation entre richesse en espèces exotiques et DIS. Notre première hypothèse est que la DIS est le facteur majeur de dispersion des EEE dans les SSL. Notre seconde hypothèse est que la distance au SSL le plus proche a une influence faible chez les plantes exotiques, mais importante chez les invertébrés exotiques pouvant pratiquer une dispersion aérienne ou terrestre. Notre troisième hypothèse est que la majorité des EEE ne prolifèrent qu'en cas de perturbation du milieu (théorie

« conducteur-passager », MACDOUGALL & TURKINGTON, 2005 ; DIDHAM *et al.*, 2005), à l'exception de rares espèces comme l'écrevisse de Louisiane qui peuvent coloniser une large gamme d'écosystèmes et modifier drastiquement ces écosystèmes pour pouvoir proliférer (GHERARDI, 2006). Notre quatrième hypothèse est qu'il est possible, en fonction des espèces exotiques, d'identifier des valeurs seuils de dispersion en deçà desquelles les actions de contrôle voire d'éradication seraient inefficaces ou au moins extrêmement coûteuses. Ces valeurs seuils pourraient également être utilisées pour identifier ou aménager des SSL isolés servant de zones refuges préservées des EEE.

Conclusions

Nous avons proposé deux protocoles d'échantillonnage des macroinvertébrés et des macrophytes des SSL. Ces protocoles ont été conçus pour permettre de récolter des données les plus complètes et représentatives possibles en un minimum de temps. À partir de ces protocoles, nous avons cherché à identifier quels étaient les facteurs environnementaux qui expliquaient la répartition des communautés d'invertébrés et de macrophytes à l'échelle de la France continentale. Nous avons mis en évidence que l'altitude associée au climat, la géologie via la minéralisation de l'eau et la distance à la source, un proxy de la connectivité des SSL avec un réseau hydrographique, étaient les trois facteurs environnementaux qui déterminaient les communautés de macrophytes et d'invertébrés. Ces trois facteurs n'agissent pas de la même manière sur les deux groupes biologiques : ainsi, les communautés de macrophytes se répartissent en fonction du degré de minéralisation et du pH de l'eau. Les communautés d'invertébrés sont quant à elles d'abord régies par le climat et l'altitude. Les communautés d'invertébrés possèdent en outre une sensibilité importante aux communautés de poissons et à la distance à la source, qui conduit à leur répartition au sein de grands groupes de communautés. En outre, les invertébrés semblent montrer moins de sensibilité à la relation aire-espèces que les macrophytes. Nous supposons que les différences observées sont liées (1) aux différences de stratégie de dispersion dominante chez les macrophytes et chez les invertébrés, et (2) à l'influence de la complexité des habitats chez les invertébrés, qui n'est pas corrélée à la superficie des SSL. Les macrophytes des SSL, principalement hydrochores, peuvent coloniser de plus grandes distances que les invertébrés, mais sont plus sensibles aux filtres de dispersion locaux que la majorité des invertébrés des SSL, qui pratiquent une dispersion active et intense. Ces différences impliquent des stratégies de conservation régionales et locales des SSL adaptées aux deux compartiments. Ces stratégies doivent (1) assurer une diversité de situations permettant aux différents types de communautés de référence de perdurer, et (2) développer des réseaux de SSL permettant aux espèces de s'adapter aux changements globaux tout en résistant aux invasions biologiques.

Références

-A-

ABELL J., 2018. – *Shallow lakes restoration review: A literature review*. Waikato Regional Council, 77 p.

ABELL J. M., ÖZKUNDAKCI D., HAMILTON D. P. & REEVES P., 2020. – Restoring shallow lakes impaired by eutrophication: Approaches, outcomes, and challenges. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, : 1-48 doi : 10.1080/10643389.2020.1854564.

ADAMUS P. R. & BRANDT K., 1990. – *Impacts on quality of inland wetlands of the United States: A survey of indicators, techniques, and applications of community-level biomonitoring data*. U.S. Environmental Protection Agency, 392 p.

ADAMUS P. R. & DANIELSON T. J., 2001. – *Indicators for Monitoring Biological Integrity of Inland, Freshwater Wetlands A Survey of North American Technical Literature (1990-2000)*. Washington, D. C. : U.S. Environmental Protection Agency, 219 p.

AFNOR., 2010. – *XP T90-328 - Échantillonnage des communautés de macrophytes en plans d'eau*. Paris : AFNOR, 33 p.

—., 2020. – *NF T 90-388 - Qualité de l'eau - Analyse d'échantillons contenant des macro-invertébrés de cours d'eau, canaux et plans d'eau - Qualité de l'eau - Traitement au laboratoire d'échantillons contenant des macro-invertébrés de cours d'eau*. La Plaine Saint-Denis : AFNOR, 36 p.

AKASAKA M. & TAKAMURA N., 2012. – Hydrologic connection between ponds positively affects macrophyte α and γ diversity but negatively affects β diversity. *Ecology*, **93** : 967-73 doi : 10.2307/23213491.

AKÜNAL A. & ASLAN E. G., 2017. – Ecological investigations on Hydrophilidae and Helophoridae (Coleoptera) specimens gathered from several water bodies of Western Turkey. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, (418) : 43 doi : 10.1051/kmae/2017035.

ALAHUHTA J., 2021. – Macroecology of macrophytes in the freshwater realm: Patterns, mechanisms and implications. *Aquatic Botany*, **168** : 10.

ALAHUHTA J., KANNINEN A., HELLSTEN S., VUORI K.-M., KUOPPALA M. & HÄMÄLÄINEN H., 2014. – Variable response of functional macrophyte groups to lake characteristics, land use, and space: implications for bioassessment. *Hydrobiologia*, **737** (1) : 201-214 doi : 10.1007/s10750-013-1722-3.

ALAHUHTA J., LINDHOLM M., BOVE C. P., CHAPPUIS E., CLAYTON J., DE WINTON M., FELDMANN T., ECKE F., GACIA E., GRILLAS P., HOYER M. V., JOHNSON L. B., KOLADA A., KOSTEN S., LAURIDSEN T. ET AL., 2018. – Global patterns in the metacommunity structuring of lake macrophytes: regional variations and driving factors. *Oecologia*, **188** (4) : 1167-1182 doi : 10.1007/s00442-018-4294-0.

ALAHUHTA J., ROSBAKH S., CHEPINOGA V. & HEINO J., 2020. – Environmental determinants of lake macrophyte communities in Baikal Siberia. *Aquatic Sciences*, **82** (2) : 39 doi : 10.1007/s00027-020-0710-8.

ALAHUHTA J., TOIVANEN M., HJORT J., ECKE F., JOHNSON L. B., SASS L. & HEINO J., 2017. – Species richness and taxonomic distinctness of lake macrophytes along environmental gradients in two continents. *Freshwater Biology*, **62** (7) : 1194-1206 doi : 10.1111/fwb.12936.

ALEXANDER T. J., VONLANTHEN P. & SEEHAUSEN O., 2017. – Does eutrophication-driven evolution change aquatic ecosystems? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **372** : 2010041.

ALLEN T. F. H. & STARR T. B., 2017. – *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. University of Chicago Press, 423 p. doi : 10.7208/chicago/9780226489711.001.0001.

ALLISON W. R. & HARVEY H. H., 1988. – Composition, distribution and standing crop of the benthos in a shallow lake: With 2 figures and 3 tables in the text. *SIL Proceedings, 1922-2010*, **23** (1) : 241-245 doi : 10.1080/03680770.1987.11897933.

VAN ALTENA C., BAKKER E. S., KUIPER J. J. & MOOIJ W. M., 2016. – The impact of bird herbivory on macrophytes and the resilience of the clear-water state in shallow lakes: a model study. *Hydrobiologia*, **777** (1) : 197-207 doi : 10.1007/s10750-016-2779-6.

ANASTÁCIO P. M., LEITÃO A. S., BOAVIDA M. J. & CORREIA A. M., 2009. – Population dynamics of the invasive crayfish (*Procambarus clarkii* Girard, 1852) at two marshes with differing hydroperiods. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, **45** (4) : 247-256 doi : 10.1051/limn/2009025.

ANGELER D. G., ALLEN C. R., BIRGÉ H. E., DRAKARE S., MCKIE B. G. & JOHNSON R. K., 2014. – Assessing and managing freshwater ecosystems vulnerable to environmental change. *AMBIO*, **43** (1) : 113-125 doi : 10.1007/s13280-014-0566-z.

ANGÉLIBERT S., 2004. – *Etude des mares du parc naturel régional des causses du Quercy : fonctionnement, biodiversité et connectivité inter-mares - Propositions pour l'entretien et la sauvegarde*. Toulouse, 178 p.

ANGÉLIBERT S., ROSSET V., INDERMUEHLE N. & OERTLI B., 2010. – The pond biodiversity index "IBEM": a new tool for the rapid assessment of biodiversity in ponds from Switzerland. Part 1. Index development. *Limnetica*, **29** (1) : 93-104.

ANGERMEIER P. L., 2000. – The Natural Imperative for Biological Conservation. *Conservation Biology*, **14** (2) : 373-381 doi : 10.1046/j.1523-1739.2000.98362.x.

ANGERMEIER P. L. & KARR J. R., 1994. – Biological Integrity versus Biological Diversity as Policy Directives. *BioScience*, **44** (10) : 690-697 doi : 10.2307/1312512.

AQUILONI L., BRUSCONI S., CECCHINELLI E., TRICARICO E., MAZZA G., PAGLIANTI A. & GHERARDI F., 2010. – Biological control of invasive populations of crayfish: The European eel (*Anguilla anguilla*) as a predator of *Procambarus clarkii*. *Biological Invasions*, **12** : 3817-3824 doi : 10.1007/s10530-010-9774-z.

ARLINGHAUS R. & NIESAR M., 2005. – Nutrient digestibility of angling baits for carp, *Cyprinus carpio*, with implications for groundbait formulation and eutrophication control. *Fisheries Management and Ecology*, **12** (2) : 91-97 doi : 10.1111/j.1365-2400.2004.00425.x.

ARMITAGE P., MOSS D., WRIGHT J. & FURSE M., 1983. – The performance of a new biological water quality score system based on macroinvertebrates over a wide range of unpolluted running-water sites. *Water Research*, **17** (3) : 333-347 doi : 10.1016/0043-1354(83)90188-4.

ARNOTT S. E., JACKSON A. B. & ALARIE Y., 2006. – Distribution and potential effects of water beetles in lakes recovering from acidification. *Journal of the North American Benthological Society*, **25** : 811-824.

ARP C. D., SCHMIDT J. C., BAKER M. A. & MYERS A. K., 2007. – Stream geomorphology in a mountain lake district: hydraulic geometry, sediment sources and sinks, and downstream lake effects. *Earth Surface Processes and Landforms*, **32** (4) : 525-543 doi : 10.1002/esp.1421.

ARRINGTON D. A., TOTH L. A. & KOEBEL J. W., 1999. – Effects of rooting by feral hogs *Sus scrofa* L. on the structure of a floodplain vegetation assemblage. *Wetlands*, **19** (3) : 535-544 doi : 10.1007/BF03161691.

ASPLUND T. R., 2000. – *The Effects of Motorized Watercraft on Aquatic Ecosystems*. Wisconsin Department of Natural Resources, Bureau of Integrated Science Services, University of Wisconsin – Madison, Water Chemistry Program, 21 p.

ATOBE T., OSADA Y., TAKEDA H., KUROE M. & MIYASHITA T., 2014. – Habitat connectivity and resident shared predators determine the impact of invasive bullfrogs on native frogs in farm ponds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281** (1786) : 20132621 doi : 10.1098/rspb.2013.2621.

AZEVEDO L. B., VAN ZELM R., ELSHOUT P. M. F., HENDRIKS A. J., LEUVEN R. S. E. W., STRUIJS J., DE ZWART D. & HUIJBREGTS M. A. J., 2013. – Species richness-phosphorus relationships for lakes and streams worldwide: Freshwater species richness and phosphorus concentrations. *Global Ecology and Biogeography*, **22** (12) : 1304-1314 doi : 10.1111/geb.12080.

-B-

BAASTRUP-SPOHR L., KRAGH T., PETERSEN K., MOESLUND B., SCHOU J. CHR. & SAND-JENSEN K., 2016. – Remarkable richness of aquatic macrophytes in 3-years old re-established Lake Fil, Denmark. *Ecological Engineering*, **95** : 375-383 doi : 10.1016/j.ecoleng.2016.06.081.

BAILEY R. C., NORRIS R. H. & REYNOLDSON T. B., 2004. – *Bioassessment of Freshwater Ecosystems: Using the Reference Condition Approach*. Boston, MA : Springer US : Imprint : Springer, 175 p.

BAJKIEWICZ-GRABOWSKA E., GOLUS W., MARKOWSKI M. & KWIDZIŃSKA M., 2020. – *The Role of Lakes in Shaping the Runoff of Lakeland Rivers*. Dans : Korzeniewska E, Harnisz M. *Polish River Basins and Lakes – Part I: Hydrology and Hydrochemistry*. Cham : Springer International Publishing, p. 175-187. doi : 10.1007/978-3-030-12123-5_9.

BAJŽELJ B. & RICHARDS K., 2014. – The Positive Feedback Loop between the Impacts of Climate Change and Agricultural Expansion and Relocation. *Land*, **3** (3) : 898-916 doi : 10.3390/land3030898.

BALL S. L. & BAKER R. L., 1996. – Predator--Induced Life History Changes: Antipredator Behavior Costs or Facultative Life History Shifts? *Ecology*, **77** (4) : 1116-1124 doi : 10.2307/2265580.

BAMEUL F., 2013. – Disparition de *Graphoderus bilineatus* (Degeer, 1774) (Coleoptera, Dytiscidae) des marais de la Perge causée par l'Ecrevisse américaine à pattes rouges. *Bulletin de la Societe Entomologique de France*, **118** (2) : 133-136.

BARRETO L. S., 2008. – The Reconciliation of the r-K, and C-S-R-Models for. *Silva Lusitana*, **16** (1) : 97-103.

BARROW J. L., BEISNER B. E., GILES R., GIANI A., DOMAIZON I. & GREGORY-EAVES I., 2019. – Macrophytes moderate the taxonomic and functional composition of phytoplankton assemblages during a nutrient loading experiment. *Freshwater Biology*, **64** (8) : 1369-1381 doi : 10.1111/fwb.13311.

BARTOUT P., 2016. – Le territoire comme palimpseste lentique : une vision spatiale géohistorique des interactions hommes-milieus-plans d'eau. *Revue Géographique de l'Est*, **56** (1-2) doi : 10.4000/rge.5723.

—., 2018. – Inventaire des plans d'eau de France métropolitaine - BD Topo remaniée. .

BARTOUT P. & TOUCHART L., 2017. – Le territoire limnique, une alternative à la gouvernance des plans d'eau par masses d'eau ? *Vertigo*, (Volume 17 numéro 3) doi : 10.4000/vertigo.18692.

BARTRONS M., SARDANS J., HOEKMAN D. & PEÑUELAS J., 2018. – Trophic transfer from aquatic to terrestrial ecosystems: a test of the biogeochemical niche hypothesis. *Ecosphere*, **9** (7) : e02338 doi : 10.1002/ecs2.2338.

BATZER D. & BOIX D., 2016. – *An Introduction to Freshwater Wetlands and Their Invertebrates*. Dans : Batzer D, Boix D. *Invertebrates in Freshwater Wetlands*. Cham : Springer International Publishing, p. 1-23. doi : 10.1007/978-3-319-24978-0_1.

BATZER D. P., DIETZ-BRANTLEY S. E., TAYLOR B. E. & DEBIASE A. E., 2005. – Evaluating regional differences in macroinvertebrate communities from forested depressional wetlands across eastern and central North America. *Journal of the North American Benthological Society*, **24** (2) : 403-414 doi : 10.1899/04-055.1.

BATZER D. P., JACKSON C. R. & MOSNER M., 2000. – Influences of riparian logging on plants and invertebrates in small, depressional wetlands of Georgia, U.S.A. *Hydrobiologia*, : 123-132.

BATZER D. P., PALIK B. & BUECH R., 2004. – Relationships between environmental characteristics and macroinvertebrate communities in seasonal woodland ponds of Minnesota. *Journal of North American Benthological Society*, **23** (1) : 50-68.

- BAXTER C. V., FAUSCH K. D. & CARL SAUNDERS W., 2005. – Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones: Prey subsidies link stream and riparian food webs. *Freshwater Biology*, **50** (2) : 201-220 doi : 10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x.
- BAYLEY S. E. & PRATHER C. M., 2003. – Do wetland lakes exhibit alternative stable states? Submersed aquatic vegetation and chlorophyll in western boreal shallow lakes. *Limnology and Oceanography*, **48** (6) : 2335-2345 doi : 10.4319/lo.2003.48.6.2335.
- BAZZANTI M., COCCIA C. & GIUSEPPINA DOWGIALLO M., 2010. – Microdistribution of macroinvertebrates in a temporary pond of Central Italy: Taxonomic and functional analyses. *Limnologica*, **40** (4) : 291-299 doi : 10.1016/j.limno.2009.10.006.
- BAZZANTI M. & DELLA BELLA V., 2004. – Functional Feeding and Habit Organization of Macroinvertebrate Communities in Permanent and Temporary Ponds in Central Italy. *Journal of Freshwater Ecology*, **19** (3) : 493-497 doi : 10.1080/02705060.2004.9664924.
- BAZZANTI M., SEMINARA M., BALDONI S. & STELLA A., 2000. – Macroinvertebrates and environmental factors of some temporary and permanent ponds in Italy. *SIL Proceedings, 1922-2010*, **27** (2) : 936-941 doi : 10.1080/03680770.1998.11901377.
- BÉCARES E., CONTY A., RODRIGUEZ-VILLAFANE C. & BLANCO S., 2004. – Funcionamiento de los lagos someros mediterráneos. *Ecosistemas*, **13** (2) : 2-12.
- BECCERRA JURADO G., MASTERSON M., HARRINGTON R. & KELLY-QUINN M., 2007. – Evaluation of sampling methods for macroinvertebrate biodiversity estimation in heavily vegetated ponds. *Hydrobiologia*, **597** (1) : 97-107 doi : 10.1007/s10750-007-9217-8.
- BÉCHET B., LE BISSONNAIS Y., RUAS A., AGUILERA A., ANDRÉ M., ANDRIEU H., AY J.-S., BAUMONT C., BARBE E., BEAUDET-VIDAL E., BELTON-CHEVALIER L., BERTHIER R., BILLET PH., BONIN O., CAVAILHÈS J. ET AL., 2017. – *Sols artificialisés et processus d'artificialisation des sols : déterminants, impacts et leviers d'action*. INRA, 609 p.
- BECK M. W., HATCH L. K., VONDRACEK B. & VALLEY R. D., 2010. – Development of a macrophyte-based index of biotic integrity for Minnesota lakes. *Ecological Indicators*, **10** (5) : 968-979 doi : 10.1016/j.ecolind.2010.02.006.
- BEDFORD B. L., 1999. – Cumulative effects on wetland landscapes: Links to wetland restoration in the United States and southern Canada. *Wetlands*, **19** (4) : 775-788 doi : 10.1007/BF03161784.
- BEDNAREK A. T., 2001. – Undamming Rivers: A Review of the Ecological Impacts of Dam Removal. *Environmental Management*, **27** (6) : 803-814 doi : 10.1007/s002670010189.
- BEISEL J.-N., PELTRE M.-C., KALDONSKI N., HERMANN A. & MULLER S., 2017. – Spatiotemporal trends for exotic species in French freshwater ecosystems: where are we now? *Hydrobiologia*, **785** (1) : 293-305 doi : 10.1007/s10750-016-2933-1.
- BEISEL J.-N., USSEGLIO-POLATERA P., THOMAS S. & MORETEAU J.-C., 1998. – Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of mesohabitat characteristics. *Hydrobiologia*, **389** (1-3) : 73-88.

BEKLIOĞLU M., MEERHOFF M., DAVIDSON T. A., GER K. A., HAVENS K. & MOSS B., 2016. – Preface: Shallow lakes in a fast changing world. *Hydrobiologia*, **778** (1) : 9-11 doi : 10.1007/s10750-016-2840-5.

BELLA V. D. & MANCINI L., 2009. – Freshwater diatom and macroinvertebrate diversity of coastal permanent ponds along a gradient of human impact in a Mediterranean eco-region. *Hydrobiologia*, **634** : 25-41.

BENSETTITI F. & PUISSAUVE R., 2015. – *Résultats de l'évaluation de l'état de conservation des habitats et des espèces dans le cadre de la directive Habitats-Faune-Flore en France*. Paris : MNHN-SPN, MEDDE, 204 p.

BEREZINA N., 2001. – Influence of Ambient pH on Freshwater Invertebrates under Experimental Conditions. *Russian Journal of Ecology*, **32** : 343-351 doi : 10.1023/A:1011978311733.

BERGSTEN J. & MILLER K. B., 2005. – Taxonomic revision of the Holarctic diving beetle genus *Acilius* Leach (Coleoptera: Dytiscidae): *Acilius* taxonomic revision. *Systematic Entomology*, **31** (1) : 145-197 doi : 10.1111/j.1365-3113.2005.00309.x.

BERNARDO J., COSTA A., BRUXELAS S. & TEIXEIRA A., 2011. – Dispersal and coexistence of two non-native crayfish species (*Pacifastacus leniusculus* and *Procambarus clarkii*) in NE Portugal over a 10-year period. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, **401** : 28 doi : 10.1051/kmae/2011047.

BERNES C., CARPENTER S. R., GÅRDMARK A., LARSSON P., PERSSON L., SKOV C. & VAN DONK E., 2013. – What is the influence on water quality in temperate eutrophic lakes of a reduction of planktivorous and benthivorous fish? A systematic review protocol. *Environmental Evidence*, **2** (1) : 9 doi : 10.1186/2047-2382-2-9.

BERRY T. & LELARGE K., 2018. – *Synthèse et valorisation numérique des connaissances sur l'histoire et les techniques d'extraction de la pierre meulière sur le Pinail*. GEREPI, 42 p.

BERTRAND J., BERGER A., GAVAND S., LÉQUIVARD L., MILLOUET J. C., PINEAU X., RENON J.-P. & THOMAS A., 2011. – *VALMARES – PROGRAMME SCIENTIFIQUE 2007 Etude écologique de 130 mares de l'Orléanais (Région Centre) Création d'indices de qualité des eaux.*, 111 p.

BERTRIN V., BOUTRY S., JAN G., DUCASSE G., GRIGOLETTO F. & RIBAUDDO C., 2017. – Effects of wind-induced sediment resuspension on distribution and morphological traits of aquatic weeds in shallow lakes. *Journal of Limnology*, doi : 10.4081/jlimnol.2017.1678.

BIGGS J., FOX G., NICOLET P., WALKER D., WHITFIELD M. & WILLIAMS P., 1998. – *A guide to the methods of the National Pond Survey - Pond Action*. Oxford : Pond Action, 22 p.

BIGGS J., VON FUMETTI S. & KELLY-QUINN M., 2017. – The importance of small waterbodies for biodiversity and ecosystem services: implications for policy makers. *Hydrobiologia*, **793** (1) : 3-39 doi : 10.1007/s10750-016-3007-0.

BIGGS J., WILLIAMS P., WHITFIELD M., FOX G. & NICOLET P., 2000a. – *Biological Techniques of Still Water Quality Assessment Phase 3. Method Development*. Bristol : Environment Agency, 162 p.

- BIGGS J., WILLIAMS P., WHITFIELD M., FOX G., NICOLET P. & SHELLEY H., 2000b. – *A new biological method for assessing the ecological quality of lentic waterbodies*. Dans : *L'eau, de la cellule au paysage*. Paris : Elsevier, p. 235-250.
- BIGGS J., WILLIAMS P., WHITFIELD M., NICOLET P. & WEATHERBY A., 2005. – 15 years of pond assessment in Britain: results and lessons learned from the work of Pond Conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15** (6) : 693-714 doi : 10.1002/aqc.745.
- BILTON D., FREELAND J. & OKAMURA B., 2001. – Dispersal in Freshwater Invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32** doi : 10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114016.
- BILTON D. T., 2014. – *Dispersal in Dytiscidae*. Dans : Yee DA. *Ecology, Systematics, and the Natural History of Predaceous Diving Beetles (Coleoptera: Dytiscidae)*. Dordrecht : Springer Netherlands, p. 387-407. doi : 10.1007/978-94-017-9109-0_9.
- BIRK S., BONNE W., BORJA A., BRUCET S., COURRAT A., POIKANE S., SOLIMINI A., VAN DE BUND W., ZAMPOUKAS N. & HERING D., 2012. – Three hundred ways to assess Europe's surface waters: An almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. *Ecological Indicators*, **18** : 31-41 doi : 10.1016/j.ecolind.2011.10.009.
- BLANCHET F. G., LEGENDRE P. & BORCARD D., 2008. – FORWARD SELECTION OF EXPLANATORY VARIABLES. *Ecology*, **89** (9) : 2623-2632 doi : 10.1890/07-0986.1.
- BLOECHL A., KOENEMANN S., PHILIPPI B. & MELBER A., 2010. – Abundance, diversity and succession of aquatic Coleoptera and Heteroptera in a cluster of artificial ponds in the North German Lowlands. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, **40** (3) : 215-225 doi : 10.1016/j.limno.2009.08.001.
- BOERO F., 2010. – The Study of Species in the Era of Biodiversity: A Tale of Stupidity. *Diversity*, **2** (1) : 115-126 doi : 10.3390/d2010115.
- BOISSEZON A., 2014. – *Distribution et dynamique des communautés de Characées: Impact des facteurs environnementaux régionaux et locaux*. doi : 10.13140/RG.2.1.3280.2165.
- BOIX D., BIGGS J., CÉRÉGHINO R., HULL A. P., KALETTKA T. & OERTLI B., 2012. – Pond research and management in Europe: "Small is Beautiful". *Hydrobiologia*, **689** (1) : 1-9 doi : 10.1007/s10750-012-1015-2.
- BOIX D., GASCÓN S., SALA J., BADOSA A., BRUCET S., LÓPEZ-FLORES R., MARTINOY M., GIFRE J. & QUINTANA X. D., 2008. – Patterns of composition and species richness of crustaceans and aquatic insects along environmental gradients in Mediterranean water bodies. *Hydrobiologia*, **597** (1) : 53-69 doi : 10.1007/s10750-007-9221-z.
- BOLPAGNI R., POIKANE S., LAINI A., BAGELLA S., BARTOLI M. & CANTONATI M., 2019. – Ecological and Conservation Value of Small Standing-Water Ecosystems: A Systematic Review of Current Knowledge and Future Challenges. *Water*, **11** (3) : 402 doi : 10.3390/w11030402.
- BOOTHBY J. & HULL A. P., 1997. – A census of ponds in Cheshire, North West England. **7** : 5.
- BORCARD D., 2011. – *Numerical ecology with R*. New York : Springer, 306 p.

- BORDY B., DOGUET S. & DEBREUIL M., 2012. – *Les Donaciinae de France*. Rutilans & Magellanes, 92 p.
- BORNETTE G., HENRY C., BARRAT M.-H. & AMOROS C., 1994. – Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic macrophytes in the Upper Rhone River and its floodplain. *Freshwater Biology*, **31** (3) : 487-505 doi : 10.1111/j.1365-2427.1994.tb01753.x.
- BOSCH N. S. & ALLAN J. D., 2008. – The influence of impoundments on nutrient budgets in two catchments of Southeastern Michigan. *Biogeochemistry*, **87** (3) : 325-338 doi : 10.1007/s10533-008-9187-6.
- BOURDAGHS M. & GERNES M., 2005. – *A Citizen's Guide to Biological Assessment of Wetlands The Vegetation Index of Biological Integrity (IBI) Field and Laboratory protocols, Pictorial Key to the Common Wetland Plants*. St. Paul, MN : Minnesota Pollution Control Agency, 90 p.
- ., 2019. – *Wetland monitoring standard operating procedures - Vegetation sampling procedures for wetland biological monitoring sites*. St. Paul, MN : Minnesota Pollution Control Agency, 26 p.
- BOUTRY S., BERTRIN V. & DUTARTRE A., 2013. – *Méthode d'évaluation de la qualité écologique des plans d'eau basée sur les communautés de macrophytes Indice Biologique Macrophytique en Lac (IBML) - Rapport d'avancement*. IRSTEA, 47 p.
- BOUWMAN A. F., BIERKENS M. F. P., GRIFFIOEN J., HEFTING M. M., MIDDELBURG J. J., MIDDELKOOP H. & SLOMP C. P., 2013. – Nutrient dynamics, transfer and retention along the aquatic continuum from land to ocean: towards integration of ecological and biogeochemical models. *Biogeosciences*, **10** (1) : 1-22 doi : 10.5194/bg-10-1-2013.
- BOUZILLÉ J.-B., 2007. – *Gestion des habitats naturels et biodiversité*. Paris : Tec & doc-Lavoisier, 356 p.
- BRÅKENHJELM S. & QINGHONG L., 1995. – Comparison of field methods in vegetation monitoring. *Water, Air, and Soil Pollution*, **79** : 75-87.
- BRAUN-BLANQUET J., 1964. – *Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde*. 3., neubearb. und wesentl. vermehrte Aufl. 1964, Softcover reprint., Wien : Springer, 865 p.
- BRAUNS M., GARCIA X.-F. & PUSCH M. T., 2008. – Potential effects of water-level fluctuations on littoral invertebrates in lowland lakes. *Hydrobiologia*, **613** (1) : 5-12 doi : 10.1007/s10750-008-9467-0.
- BRIAN A. D., 1987. – The flora of the marl-pits (ponds) in one Cheshire parish. *Watsonia*, **16** : 417-426.
- BRINKHURST R. O., 1974. – *The benthos of lakes*. Caldwell, N.J : Blackburn Press, 190 p.
- BRINKMAN M. A. & DUFFY W. G., 1996. – Evaluation of Four Wetland Aquatic Invertebrate Samplers and Four Sample Sorting Methods. *Journal of Freshwater Ecology*, **11** (2) : 193-200 doi : 10.1080/02705060.1996.9663478.
- BRINKMAN R., 2005. – *Diptera Cylindrotomidae*. Dans : Nilsson AN. *Aquatic insects of north Europe a taxonomic handbook*. Stenstrup, Denmark : Apollo Books.

BROCHET A.-L., GUILLEMAIN M., FRITZ H., GAUTHIER-CLERC M. & GREEN A. J., 2009. – The role of migratory ducks in the long-distance dispersal of native plants and the spread of exotic plants in Europe. *Ecography*, **32** (6) : 919-928 doi : <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05757.x>.

BRODERSEN K. P., 1995. – The effect of wind exposure and filamentous algae on the distribution of surf zone macroinvertebrates in Lake Esrom, Denmark. *Hydrobiologia*, **297** (2) : 131-148 doi : 10.1007/BF00017480.

BRÖNMARK C., 1985. – Freshwater snail diversity: effects of pond area, habitat heterogeneity and isolation. *Oecologia*, **67** (1) : 127-131 doi : 10.1007/BF00378463.

BRÖNMARK C., BRODERSEN J., CHAPMAN B. B., NICOLLE A., NILSSON P. A., SKOV C. & HANSSON L.-A., 2010. – Regime shifts in shallow lakes: the importance of seasonal fish migration. *Hydrobiologia*, **646** (1) : 91-100 doi : 10.1007/s10750-010-0165-3.

BRÖNMARK C. & HANSSON L.-A., 2002. – Environmental issues in lakes and ponds: current state and perspectives. *Environmental Conservation*, **29** (3) : 290-307 doi : 10.1017/S0376892902000218.

—., 2005. – *The biology of lakes and ponds*. 2nd ed., Oxford : Oxford University Press, 285 p.

BROOKS R. T., 2000. – Annual and seasonal variation and the effects of hydroperiod on benthic macroinvertebrates of seasonal forest (“vernal”) ponds in central Massachusetts, USA. *Wetlands*, **20** (4) : 707-715 doi : 10.1672/0277-5212(2000)020[0707:AASVAT]2.0.CO;2.

BROWN R. L. & CHENOWETH J., 2008. – The Effect of Glines Canyon Dam on Hydrochorous Seed Dispersal in the Elwha River. *Northwest Science*, **82** (sp1) : 197-209 doi : 10.3955/0029-344X-82.S.I.197.

BROYER J. & CURTET L., 2011. – The influence of fish farming intensification on taxonomic richness and biomass density of macrophyte-dwelling invertebrates in French fishponds. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (400) : 10 doi : 10.1051/kmae/2011017.

BRUCET S., BOIX D., NATHANSEN L. W., QUINTANA X. D., JENSEN E., BALAYLA D., MEERHOFF M. & JEPPESEN E., 2012. – Effects of Temperature, Salinity and Fish in Structuring the Macroinvertebrate Community in Shallow Lakes: Implications for Effects of Climate Change. *PLOS ONE*, **7** (2) : e30877 doi : 10.1371/journal.pone.0030877.

BRUNAUD D., 2005. – *Rôle du marnage sur la biodiversité dans un étang peu profond du Limousin (France)*. Dans : *The Fourth Inter-Celtic Colloquium on Hydrology and Management of Water resources*. Guimarães, Portugal, p. 1-19.

BRUNHES J., LAFORGE CH. & REFFAY A., 1988. – Les tourbières d’Auvergne : répartition et conditions de développement. *Bulletin de la Société d’histoire naturelle du muséum d’Auvergne*, **54** : 43-50.

BUBÍKOVÁ K. & HRIVNÁK R., 2018. – Artificial ponds in Central Europe do not fall behind the natural ponds in terms of macrophyte diversity. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, (419) : 8 doi : 10.1051/kmae/2017055.

BUFFINGTON J. M. & MONTGOMERY D. R., 2013. – 9.36 *Geomorphic Classification of Rivers*. Dans : *Treatise on Geomorphology*. Elsevier, p. 730-767.

BURGIEL S. & MUIR A., 2010. – *Invasive Species, Climate Change and Ecosystem-Based Adaptation: Addressing Multiple Drivers of Global Change Global Invasive Species Programme*. Washington, DC, US, and Nairobi, Kenya : Global Invasive Species Programme (GISP), 56 p. doi : 10.13140/2.1.1460.8161.

BYERS J. E., 2002. – Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*, **97** (3) : 449-458 doi : 10.1034/j.1600-0706.2002.970316.x.

-C-

CALDARA R. & O'BRIEN C., 1995. – Curculionidae: aquatic weevils of China (Coleoptera). *Water beetles of China*, **1** : 389-408.

CALIZZA E., ROSSI L., CAREDDU G., SPORTA CAPUTI S. & COSTANTINI M. L., 2019. – Species richness and vulnerability to disturbance propagation in real food webs. *Scientific Reports*, **9** (1) : 19331 doi : 10.1038/s41598-019-55960-8.

CALLAWAY R. M. & RIDENOUR W. M., 2004. – Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2** (8) : 436-443 doi : 10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2.

CALOW P., 1973. – Gastropod associations within Malham Tarn, Yorkshire. *Freshwater Biology*, **3** (6) : 521-534 doi : 10.1111/j.1365-2427.1973.tb00074.x.

CAO Y., WILLIAMS D. D. & WILLIAMS N. E., 1998. – How important are rare species in aquatic community ecology and bioassessment? *Limnology and Oceanography*, **43** (7) : 1403-1409 doi : 10.4319/lo.1998.43.7.1403.

CARBONE J., KELLER B. & GRIFFITHS R., 1998. – Effects of Changes in Acidity on Aquatic Insects in Rocky Littoral Habitats of Lakes Near Sudbury, Ontario. *Restoration Ecology*, **6** : 376-389 doi : 10.1046/j.1526-100X.1998.06408.x.

CARLUER N., BABUT M., BERNEZ I., BURGER-LEENHARDT D., DORIOZ J. M., DOUEZ O., DUFOUR S., GRIMALDI C., HABETS F., LE BISSONNAIS Y., MOLÉNAT J., ROLLET A. J., SAUVAGE S., USSEGLIO-POLATERA P. & LEBLANC B., 2016. – *Expertise scientifique collective sur l'impact cumulé des retenues- Rapport complet*. IRSTEA - INRA - ONEMA - Ministère de l'Environnement de l'Energie et de la Mer, 421 p.

CARREIRA B., DIAS M. & REBELO R., 2014. – How consumption and fragmentation of macrophytes by the invasive crayfish *Procambarus clarkii* shape the macrophyte communities of temporary ponds. *Hydrobiologia*, **721** doi : 10.1007/s10750-013-1651-1.

CAYROU J. & CÉRÉGHINO R., 2005. – Life-cycle phenology of some aquatic insects: implications for pond conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15** (6) : 559-571 doi : 10.1002/aqc.739.

CBD., 2014. – *Cinquième rapport national de la France à la Convention sur la Diversité Biologique*. CBD, 128 p.

CELEWICZ-GOŁDYN S. & KUCZYŃSKA-KIPPEN N., 2017. – Ecological value of macrophyte cover in creating habitat for microalgae (diatoms) and zooplankton (rotifers and crustaceans) in small field and forest water bodies. *PLOS ONE*, **12** (5) : e0177317 doi : 10.1371/journal.pone.0177317.

CÉRÉGHINO R., OERTLI B., BAZZANTI M., COCCIA C., COMPIN A., BIGGS J., BRESSI N., GRILLAS P., HULL A., KALETTKA T. & SCHER O., 2011. – Biological traits of European pond macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, **689** (1) : 51-61 doi : 10.1007/s10750-011-0744-y.

CÉRÉGHINO R., RUGGIERO A., MARTY P. & ANGÉLIBERT S., 2008a. – Influence of vegetation cover on the biological traits of pond invertebrate communities. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, **44** (4) : 267-274 doi : 10.1051/limn:2008010.

—., 2008b. – Biodiversity and distribution patterns of freshwater invertebrates in farm ponds of a south-western French agricultural landscape. *Hydrobiologia*, **597** (1) : 43-51 doi : 10.1007/s10750-007-9219-6.

CHAICHANA R., MOSS B. & LEAH R. T., 2009. – Effects of water birds on aquatic vegetation in a shallow lake. *SIL Proceedings, 1922-2010*, **30** (5) : 741-744 doi : 10.1080/03680770.2009.11902229.

CHAM S. A. & BRITISH DRAGONFLY SOCIETY., 2012. – *Field guide to the larvae and exuviae of British dragonflies: damselflies (Zygoptera) and dragonflies (Anisoptera)*. Peterborough [UK] : British Dragonfly Society, 152 p.

CHANDLER M., SEE L., COPAS K., BONDE A. M. Z., LÓPEZ B. C., DANIELSEN F., LEGIND J. K., MASINDE S., MILLER-RUSHING A. J., NEWMAN G., ROSEMARTIN A. & TURAK E., 2017. – Contribution of citizen science towards international biodiversity monitoring. *Biological Conservation*, **213** (B) : 280-294 doi : 10.1016/j.biocon.2016.09.004.

CHAPPUIS E., BALLESTEROS E. & GACIA E., 2011. – Aquatic macrophytes and vegetation in the Mediterranean area of Catalonia: patterns across an altitudinal gradient. *Phytocoenologia*, **41** (1) : 35-44 doi : 10.1127/0340-269X/2011/0041-0467.

—., 2012. – Distribution and richness of aquatic plants across Europe and Mediterranean countries: patterns, environmental driving factors and comparison with total plant richness. *Journal of Vegetation Science*, **23** (5) : 985-997 doi : 10.1111/j.1654-1103.2012.01417.x.

CHASE J. & LEIBOLD M., 2002. – Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, **416** : 427-30 doi : 10.1038/416427a.

CHEN B.-M., LIAO H., CHEN W.-B., HUI-JIE W. & SHAO-LIN P., 2017. – Role of allelopathy in plant invasion and control of invasive plants. *Allelopathy Journal*, **41** : 155-166.

CHESSMAN B., TRAYLER K. & DAVIS J., 2002. – Family- and species-level biotic indices for macroinvertebrates of wetlands of the Swan Coastal Plain, Western Australia. *Marine and Freshwater Research*, **53** : 919-920 doi : 10.1071/MF00079.

CIECIERSKA H. & KOLADA A., 2014. – ESMI: a macrophyte index for assessing the ecological status of lakes. *Environmental Monitoring and Assessment*, **186** (9) : 5501-5517 doi : 10.1007/s10661-014-3799-1.

- CINTRA R., 2012. – Ecological Gradients Influencing Waterbird Communities in Black Water Lakes in the Anavilhanas Archipelago, Central Amazonia. *International Journal of Ecology*, **2012** : e801683 doi : 10.1155/2012/801683.
- CIZEL O., 2013. – La mare et la loi : quelques remarques sur un binôme méconnu. *Zones humides info*, **80-81** : 3.
- CLARKE K. R. & WARWICK R. M., 2001. – *An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd edition., Plymouth, UK : PRIMER-E, 176 p.
- COE M. T., MARTHEWS T. R., COSTA M. H., GALBRAITH D. R., GREENGLASS N. L., IMBUZEIRO H. M. A., LEVINE N. M., MALHI Y., MOORCROFT P. R., MUZA M. N., POWELL T. L., SALESKA S. R., SOLORZANO L. A. & WANG J., 2013. – Deforestation and climate feedbacks threaten the ecological integrity of south-southeastern Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **368** (1619) : 20120155 doi : 10.1098/rstb.2012.0155.
- COELHO A. J. A., 2015. – *Assessing climate change induced declines in ponds in British Columbia's semi-arid grasslands*. Kamloops, Canada : Thompson Rivers University, 79 p.
- COHEN M. J., CARSTENN S. & LANE C. R., 2004. – Floristic quality indices for biotic assessment of depressional marsh condition in Florida. *Ecological Applications*, **14** (3) : 784-794 doi : 10.1890/02-5378.
- COLLINSON N. H., BIGGS J., CORFIELD A., HODSON M. J., WALKER D., WHITFIELD M. & WILLIAMS P. J., 1995. – Temporary and permanent ponds: An assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation*, **74** (2) : 125-133 doi : 10.1016/0006-3207(95)00021-U.
- COMPTE J., GASCÓN S., QUINTANA X. D. & BOIX D., 2011. – Fish effects on benthos and plankton in a Mediterranean salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **409** (1-2) : 259-266 doi : 10.1016/j.jembe.2011.09.005.
- CONNELL J. H., 1978. – Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, **199** (4335) : 1302-1310 doi : 10.1126/science.199.4335.1302.
- COOKE G. D., LOMBARDO P. & BRANT C., 2001. – Shallow and deep lakes: determining successful management options. *LakeLine*, **21** : 42-46.
- CORREIA A. M., 2003. – Food choice by the introduced crayfish *Procambarus clarkii*. *Annales Zoologici Fennici*, **40** : 517-528.
- COSTANZA R., LIMBURG K., NAEEM S., O'NEILL R. V., PARUELO J., RASKIN R. G. & SUTTON P., 1997. – The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387** : 253-387.
- COVICH A. P., PALMER M. A. & CROWL T. A., 1999. – The Role of Benthic Invertebrate Species in Freshwater Ecosystems: Zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling. *BioScience*, **49** (2) : 119-127 doi : 10.2307/1313537.
- COWARDIN L. M., CARTER V., GOLET F. C. & LAROE E. T., 2005. – *Classification of Wetlands and Deepwater Habitats of the United States*. Dans : Lehr JH, Keeley J. *Water Encyclopedia*. Hoboken, NJ, USA : John Wiley & Sons, Inc., p. sw2162. doi : 10.1002/047147844X.sw2162.

CULLER L. E., OHBA S. & CRUMRINE P., 2014. – *Predator-Prey Interactions of Dytiscids*. Dans : Yee DA. *Ecology, Systematics, and the Natural History of Predaceous Diving Beetles (Coleoptera: Dytiscidae)*. Dordrecht : Springer Netherlands, p. 363-386. doi : 10.1007/978-94-017-9109-0_8.

CUMMINS K. W. & MERRITT R. W., 2001. – *Application of Invertebrate Functional Groups to Wetland Ecosystem Function and Biomonitoring*. Dans : *Bioassessment and management of North American freshwater wetlands*. New York : John Wiley & Sons Inc, p. 85-111.

-D-

DAISIE., 2009. – *Handbook of alien species in Europe*. Dordrecht, Netherlands : Springer, 399 p.

D'ANTONIO C., MEYERSON L. A. & DENSLOW J., 2001. – *Exotic species and conservation: Research needs*. Dans : Soulé ME, Orians GH, Society for Conservation Biology. *Conservation biology: research priorities for the next decade*. Washington, [D.C.] : Island Press, p. 59-80.

DARLING J. A., GALIL B. S., CARVALHO G. R., RIUS M., VIARD F. & PIRAINO S., 2017. – Recommendations for developing and applying genetic tools to assess and manage biological invasions in marine ecosystems. *Marine Policy*, **85** : 54-64 doi : 10.1016/j.marpol.2017.08.014.

DARWIN C., 1859. – *On the origin of species: by means of natural selection*.

DAVIDSON N. C., 2014. – How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research*, **65** (10) : 934 doi : 10.1071/MF14173.

DAVIES B., BIGGS J., WILLIAMS P., WHITFIELD M., NICOLET P., SEAR D., BRAY S. & MAUND S., 2008. – Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **125** (1-4) : 1-8 doi : 10.1016/j.agee.2007.10.006.

DE CÁCERES M., LEGENDRE P. & MORETTI M., 2010. – Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, **119** (10) : 1674-1684 doi : 10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x.

DE MEESTER L., DECLERCK S., JANSE J., DAGEVOS J., PORTIELJE R., LAMMENS E., JEPPESEN E., LAURIDSEN T., SCHWENK K., MUylaert K., VAN DER GUCHT K., VYVERMAN W., ZWART G., HANNEN E., PUIJENBROEK P. ET AL., 2006. – *Biodiversity in European Shallow Lakes: a Multilevel–Multifactorial Field Study*. , p. 149-167. doi : 10.1007/978-3-540-33189-6_7.

DE SZALAY F. A. & RESH V. H., 2000. – Factors influencing macroinvertebrate colonization of seasonal wetlands: responses to emergent plant cover. *Freshwater Biology*, **45** (3) : 295-308 doi : 10.1111/j.1365-2427.2000.00623.x.

DEACON C., SAMWAYS M. J. & PRYKE J. S., 2018. – Artificial reservoirs complement natural ponds to improve pondscape resilience in conservation corridors in a biodiversity hotspot. *PLOS ONE*, **13** (9) : e0204148 doi : 10.1371/journal.pone.0204148.

DECLERCK S., DE BIE T., ERCKEN D., HAMPPEL H., SCHRIJVERS S., VAN WICHELEN J., GILLARD V., MANDIKI R., LOSSON B., BAUWENS D., KEIJERS S., VYVERMAN W., GODDEERIS B., DE MEESTER L., BRENDONCK L. & MARTENS K., 2006. – Ecological characteristics of small farmland ponds: Associations with land use practices at multiple spatial scales. *Biological Conservation*, **131** (4) : 523-532 doi : 10.1016/j.biocon.2006.02.024.

DECLERCK S., VANDEKERKHOVE J., JOHANSSON L., MUylaERT K., CONDE-PORCUNA J. M., VAN DER GUCHT K., PÉREZ-MARTÍNEZ C., LAURIDSEN T., SCHWENK K., ZWART G., ROMMENS W., LÓPEZ-RAMOS J., JEPPESEN E., VYVERMAN W., BRENDONCK L. & DE MEESTER L., 2005. – Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology*, **86** (7) : 1905-1915 doi : 10.1890/04-0373.

DELLA BELLA V., BAZZANTI M. & CHIAROTTI F., 2005. – Macroinvertebrate diversity and conservation status of Mediterranean ponds in Italy: water permanence and mesohabitat influence. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15** (6) : 583-600 doi : 10.1002/aqc.743.

DEN HARTOG C. & SEGAL S., 1964. – A New Classification of the Water-Plant Communities. *Acta Botanica Neerlandica*, **13** (3) : 367-393 doi : 10.1111/j.1438-8677.1964.tb00163.x.

DETHIER M., GRAHAM E., COHEN S. & TEAR L., 1993. – Visual versus random-point percent cover estimations: « objective » is not always better. *Marine Ecology Progress Series*, **96** : 93-100 doi : 10.3354/meps096093.

DEVAUX J., HELIER A. & EFESE., 2018. – *Les milieux humides et aquatiques continentaux*. EFESE, 248 p.

DEWINTON M. D., CHAMPION P. D., CLAYTON J. S. & WELLS R. D. S., 2009. – Spread and status of seven submerged pest plants in New Zealand lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **43** (2) : 547-561 doi : 10.1080/00288330909510021.

DIDHAM R., TYLIANAKIS J., HUTCHISON M., EWERS R. & GEMMELL N., 2005. – Are invasive species drivers of ecological change? *Trends in ecology & evolution*, **20** : 470-4 doi : 10.1016/j.tree.2005.07.006.

DIEHL S., 1992. – Fish Predation and Benthic Community Structure: The Role of Omnivory and Habitat Complexity. *Ecology*, **73** (5) : 1646-1661 doi : 10.2307/1940017.

DIEHL S. & KORNIJÓW R., 1998. – *The influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates*. Dans : *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. New York, NY : Springer New York, p. 24-46.

DOKULIL M. T. & TEUBNER K., 2003. – Eutrophication and restoration of shallow lakes – the concept of stable equilibria revisited. *Hydrobiologia*, **506-509** (1-3) : 29-35 doi : 10.1023/B:HYDR.0000008629.34761.ed.

DONK E. V., GULATI R. D. & GRIMM' M. P., 1990. – Restoration by biomanipulation in a small hypertrophic lake: first-year results. *Hydrobiologia*, **191** : 285-295.

DORN N. J., 2008. – Colonization and reproduction of large macroinvertebrates are enhanced by drought-related fish reductions. *Hydrobiologia*, **605** (1) : 209-218 doi : 10.1007/s10750-008-9355-7.

DOWNING J. A., 2010. – Emerging global role of small lakes and ponds: little things mean a lot. *Limnetica*, **29** (1) : 9-24 doi : 10.23818/limn.29.02.

DOWNING J. A., PRAIRIE Y. T., COLE J. J., DUARTE C. M., TRANVIK L. J., STRIEGL R. G., McDOWELL W. H., KORTELAINEN P., CARACO N. F., MELACK J. M. & MIDDELBURG J. J., 2006. – The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, **51** (5) : 2388-2397 doi : 10.4319/lo.2006.51.5.2388.

DRAY S., PÉLISSIER R., COUTERON P., FORTIN M.-J., LEGENDRE P., PERES-NETO P. R., BELLIER E., BIVAND R., BLANCHET F. G., DE CÁCERES M., DUFOUR A.-B., HEEGAARD E., JOMBART T., MUNOZ F., OKSANEN J., THIOULOUSE J. & WAGNER H. H., 2012. – Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, **82** (3) : 257-275 doi : 10.1890/11-1183.1.

DREYER J., TOWNSEND P. A., III J. C. H., HOEKMAN D., VANDER ZANDEN M. J. & GRATTON C., 2015. – Quantifying aquatic insect deposition from lake to land. *Ecology*, **96** (2) : 499-509 doi : 10.1890/14-0704.1.

DU RIETZ G. E., 1921. – *Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie*. Uppsala : A. Holzhausen, 288 p.

—., 1931. – *Life-forms of terrestrial flowering plants*. Uppsala : Almqvist & Wiksells Boktryckeri Ab, 104 p.

DUARTE C. M. & KALFF J., 1986. – Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities^{1,1}. *Limnology and Oceanography*, **31** (5) : 1072-1080 doi : <https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.5.1072>.

DUARTE C. M., KALFF J. & PETERS R. H., 1986. – Patterns in Biomass and Cover of Aquatic Macrophytes in Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **43** (10) : 1900-1908 doi : 10.1139/f86-235.

DUARTE S., LEITE B., FEIO M., COSTA F. & FILIPE A., 2021. – Integration of DNA-Based Approaches in Aquatic Ecological Assessment Using Benthic Macroinvertebrates. *Water*, **13** (3) : 331 doi : 10.3390/w13030331.

DUFRENE M. & LEGENDRE P., 1997. – Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs*, **67** (3) : 345 doi : 10.2307/2963459.

DUPONT V. & SELLIER Y., 2017. – *Cartographie des mares de la Réserve Naturelle Nationale du Pinail*. GEREPI, 56 p.

-E-

EARL J. E. & SEMLITSCH R. D., 2013. – Spatial Subsidies, Trophic State, and Community Structure: Examining the Effects of Leaf Litter Input on Ponds. *Ecosystems*, **16** (4) : 639-651 doi : 10.1007/s10021-013-9639-2.

EBY L., ROACH W., CROWDER L. & STANFORD J., 2006. – Effects of stocking-up freshwater food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, **21** (10) : 576-584 doi : 10.1016/j.tree.2006.06.016.

ECKE F., 2018. – The added value of bryophytes and macroalgae in ecological assessment of lakes. *Ecological Indicators*, **85** : 487-492 doi : 10.1016/j.ecolind.2017.10.069.

ECOSUPERIOR., 2010. – Kick & Sweep Technique. .

EDVARSDEN A. & ØKLAND R. H., 2006. – Variation in plant species richness in and adjacent to 64 ponds in SE Norwegian agricultural landscapes. *Aquatic Botany*, **85** (2) : 79-91 doi : 10.1016/j.aquabot.2006.01.014.

EL MADIHI M., RHAZI L., VAN DEN BROECK M., RHAZI M., WATERKEYN A., SABER E., BOUAHIM S., ARAHOU M., ZOUAHRI A., GUELMAMI A., MULLER S. D., BRENDONCK L. & GRILLAS P., 2017. – Plant community patterns in Moroccan temporary ponds along latitudinal and anthropogenic disturbance gradients. *Plant Ecology & Diversity*, **10** (2-3) : 197-215 doi : 10.1080/17550874.2017.1346716.

ELTON C. S., 1927. – *Animal ecology*. New York, : Macmillan Co., doi : 10.5962/bhl.title.7435.

—., 1958. – *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Cham : Springer International Publishing doi : 10.1007/978-3-030-34721-5.

EMERY-BUTCHER H. E., BEATTY S. J. & ROBSON B. J., 2020. – The impacts of invasive ecosystem engineers in freshwaters: A review. *Freshwater Biology*, **65** (5) : 999-1015 doi : 10.1111/fwb.13479.

EMILSON E. J. S., CARSON M. A., YAKIMOVICH K. M., OSTERHOLZ H., DITTMAR T., GUNN J. M., MYKYTCZUK N. C. S., BASILIKO N. & TANENTZAP A. J., 2018. – Climate-driven shifts in sediment chemistry enhance methane production in northern lakes. *Nature Communications*, **9** (1) : 1801 doi : 10.1038/s41467-018-04236-2.

ENGEL S., 1988. – The Role and Interactions of Submersed Macrophytes in a Shallow Wisconsin Lake. *Journal of Freshwater Ecology*, **4** (3) : 329-341 doi : 10.1080/02705060.1988.9665182.

ENGLONER A. I., 2015. – Proposal for estimating volume based relative abundance of aquatic macrophytes. *Community Ecology*, **16** : 33-38.

EPCN., 2007. – Developing the Pond Manifesto. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, **43** (4) : 221-232 doi : 10.1051/limn:2007001.

—., 2010. – *Manifeste pour les mares et les étangs*. European Pond Conservation Network, 20 p.

EPELE L. B., BRAND C. & MISERENDINO M. L., 2019. – Ecological drivers of alpha and beta diversity of freshwater invertebrates in arid and semiarid Patagonia (Argentina). *Science of The Total Environment*, **678** : 62-73 doi : 10.1016/j.scitotenv.2019.04.392.

EPELE L. B. & MISERENDINO M. L., 2015. – Environmental Quality and Aquatic Invertebrate Metrics Relationships at Patagonian Wetlands Subjected to Livestock Grazing Pressures. *PLOS ONE*, **10** (10) : e0137873 doi : 10.1371/journal.pone.0137873.

ESPELUND M. & KLAVENESS D., 2014. – Botulism outbreaks in natural environments – an update. *Frontiers in Microbiology*, **5** : 287 doi : 10.3389/fmicb.2014.00287.

EULISS N. H., LABAUGH J. W., FREDRICKSON L. H., MUSHET D. M., LAUBHAN M. K., SWANSON G. A., WINTER T. C., ROSENBERRY D. O. & NELSON R. D., 2004. – The wetland continuum: A conceptual framework for interpreting biological studies. *Wetlands*, **24** (2) : 448-458 doi : 10.1672/0277-5212(2004)024[0448:TWCACF]2.0.CO;2.

EVANS N. T. & LAMBERTI G. A., 2018. – Freshwater fisheries assessment using environmental DNA: A primer on the method, its potential, and shortcomings as a conservation tool. *Fisheries Research*, **197** : 60-66 doi : 10.1016/j.fishres.2017.09.013.

EVENSON G. R., GOLDEN H. E., LANE C. R. & D'AMICO E., 2015. – Geographically isolated wetlands and watershed hydrology: A modified model analysis. *Journal of Hydrology*, **529** : 240-256 doi : 10.1016/j.jhydrol.2015.07.039.

EVENSON G. R., GOLDEN H. E., LANE C. R., McLAUGHLIN D. L. & D'AMICO E., 2018. – Depressional wetlands affect watershed hydrological, biogeochemical, and ecological functions. *Ecological Applications*, **28** (4) : 953-966 doi : 10.1002/eap.1701.

EYRE M. D., BALL S. G. & FOSTER G. N., 1986. – An Initial Classification of the Habitats of Aquatic Coleoptera in North- East England. *The Journal of Applied Ecology*, **23** (3) : 841 doi : 10.2307/2403938.

-F-

FENNESSY M. S., JACOBS A. D. & KENTULA M. E., 2004. – *Review of Rapid Methods for Assessing Wetland Condition*. Washington, D. C. : U.S. Environmental Protection Agency, 82 p.

FERNÁNDEZ-ALÁEZ C., FERNÁNDEZ-ALÁEZ M., GARCÍA-CRIADO F. & GARCÍA-GIRÓN J., 2018. – Environmental drivers of aquatic macrophyte assemblages in ponds along an altitudinal gradient. *Hydrobiologia*, **812** (1) : 79-98 doi : 10.1007/s10750-016-2832-5.

FERNÁNDEZ-ALÁEZ M., GARCÍA-CRIADO F., GARCÍA-GIRÓN J., SANTIAGO F. & FERNÁNDEZ-ALÁEZ C., 2020. – Environmental heterogeneity drives macrophyte beta diversity patterns in permanent and temporary ponds in an agricultural landscape. *Aquatic Sciences*, **82** (2) : 20 doi : 10.1007/s00027-020-0694-4.

FERNANDO C. H., TUDORANCEA C. & MENGESTOU S., 1990. – Invertebrate zooplankton predator composition and diversity in tropical lentic waters. *Hydrobiologia*, **198** : 13-31.

FERRÃO-FILHO A. DA S. & KOZLOWSKY-SUZUKI B., 2011. – Cyanotoxins: Bioaccumulation and Effects on Aquatic Animals. *Marine Drugs*, **9** (12) : 2729-2772 doi : 10.3390/md9122729.

FJELLHEIM A., RADDUM G., VANDVIK V., ALNICEANU D., BOGGERO A., ANTON B., GALAS J., SPORKA F., VIDINOVA Y., BITUŠÍK P., DUMNIC-KA E., GÂLDEAN N., KOWNACKI A., KRNO I., PREDÁ E., RISNOVEANU G. & STUCHLIK E., 2009. – Diversity and distribution patterns of benthic invertebrates along alpine gradients. A study of remote European freshwater lakes. *Advanc. Limnol.*, **62** : 167-190 doi : 10.1127/advlim/62/2009/167.

FLEISHMAN E., NOSS R. & NOON B., 2006. – The utility and limitations of species richness metrics in conservation. *Ecological Indicators - ECOL INDIC*, **6** : 543-553 doi : 10.1016/j.ecolind.2005.07.005.

FLOOD P. J., DURAN A., BARTON M., MERCADO-MOLINA A. E. & TREXLER J. C., 2020. – Invasion impacts on functions and services of aquatic ecosystems. *Hydrobiologia*, **847** (7) : 1571-1586 doi : 10.1007/s10750-020-04211-3.

FLORENCIO M., DÍAZ-PANIAGUA C., GOMEZ-MESTRE I. & SERRANO L., 2012. – Sampling macroinvertebrates in a temporary pond: comparing the suitability of two techniques to detect richness, spatial segregation and diel activity. *Hydrobiologia*, **689** (1) : 121-130 doi : 10.1007/s10750-011-0690-8.

FLORENCIO M., DÍAZ-PANIAGUA C., GÓMEZ-RODRÍGUEZ C. & SERRANO L., 2014. – Biodiversity patterns in a macroinvertebrate community of a temporary pond network. *Insect Conservation and Diversity*, **7** (1) : 4-21 doi : 10.1111/icad.12029.

FLORENCIO M., GÓMEZ-RODRÍGUEZ C., SERRANO L. & DÍAZ-PANIAGUA C., 2013. – Competitive exclusion and habitat segregation in seasonal macroinvertebrate assemblages in temporary ponds. *Freshwater Science*, **32** : 650-662 doi : 10.1899/12-105.1.

FORMAN R. T., 1995. – *Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge University Press, 656 p.

FOSTER G. N., FOSTER A. P., EYRE M. D. & BILTON D. T., 1989. – Classification of water beetle assemblages in arable fenland and ranking of sites in relation to conservation value. *Freshwater Biology*, **22** (3) : 343-354 doi : 10.1111/j.1365-2427.1989.tb01109.x.

FOSTER G. N., FRIDAY L. E. & HÁJEK J., 2011. – *Handbooks for the identification of British insects Vol. 4, Pt. 5 Part 1 Vol. 4, Pt. 5 Part 1 Keys to the adults of the Water beetles of Britain and Ireland - (Coleoptera Hydradephaga Gyrinidae Haliplidae Paelobiidae Noteridae and Dytiscidae)*. Shrewsbury : Field Studies Council, 144 p.

FOULLEY J.-L., DELMAS C. & ROBERT-GRANIÉ C., 2002. – Méthodes du maximum de vraisemblance en modèle linéaire mixte. *Journal de la société française de statistique*, **143** (1-2) : 5-52.

FRIDAY L. E., 1987. – The diversity of macroinvertebrate and macrophyte communities in ponds. *Freshwater Biology*, **18** (1) : 87-104 doi : 10.1111/j.1365-2427.1987.tb01297.x.

FRISCH D., GREEN A. J. & FIGUEROLA J., 2007. – High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds. *Aquatic Sciences*, **69** (4) : 568-574 doi : 10.1007/s00027-007-0915-0.

FUENTES-RODRÍGUEZ F., JUAN M., GALLEGO I., LUSI M., FENOY E., LEÓN D., PEÑALVER P., TOJA J. & CASAS J. J., 2013. – Diversity in Mediterranean farm ponds: trade-offs and synergies between irrigation modernisation and biodiversity conservation: *Macroinvertebrate diversity in farm ponds*. *Freshwater Biology*, **58** (1) : 63-78 doi : 10.1111/fwb.12038.

FULLER M. M., ROMANUK T. N. & KOLASA J., 2004. – Community Structure and Metacommunity Dynamics of Aquatic Invertebrates: a Test of the Neutral Theory. *arXiv:q-bio/0406023*, .

FULLER M. R., DOYLE M. W. & STRAYER D. L., 2015. – Causes and consequences of habitat fragmentation in river networks. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1355** : 31-51 doi : 10.1111/nyas.12853.

FÜREDER L., ETTINGER R., BOGGERO A., THALER B. & THIES H., 2006. – Macroinvertebrate Diversity in Alpine Lakes: Effects of Altitude and Catchment Properties. *Hydrobiologia*, **562** : 123-144 doi : 10.1007/s10750-005-1808-7.

-G-

GALATOWITSCH S. M., WHITED D. C., LEHTINEN R. & SCHIK K., 2000. – The Vegetation of Wet Meadows in Relation to Their Land-use. *Environmental Monitoring and Assessment*, **60** : 121-144.

GARCÍA-CRIADO F. & TRIGAL C., 2005. – Comparison of several techniques for sampling macroinvertebrates in different habitats of a North Iberian pond. *Hydrobiologia*, **545** (1) : 103-115 doi : 10.1007/s10750-005-2741-5.

GARCÍA-GIRÓN J., HEINO J., BAASTRUP-SPOHR L., BOVE C. P., CLAYTON J., DE WINTON M., FELDMANN T., FERNÁNDEZ-ALÁEZ M., ECKE F., GRILLAS P., HOYER M. V., KOLADA A., KOSTEN S., LUKÁCS B. A., MJELDE M. ET AL., 2020. – Global patterns and determinants of lake macrophyte taxonomic, functional and phylogenetic beta diversity. *Science of The Total Environment*, **723** : 138021 doi : 10.1016/j.scitotenv.2020.138021.

GARCÍA-GIRÓN J., HEINO J., IVERSEN L. L., HELM A. & ALAHUHTA J., 2021. – Rarity in freshwater vascular plants across Europe and North America: Patterns, mechanisms and future scenarios. *Science of The Total Environment*, **786** : 147491 doi : 10.1016/j.scitotenv.2021.147491.

GARCÍA-GIRÓN J., WILKES M., FERNÁNDEZ-ALÁEZ M. & FERNÁNDEZ-ALÁEZ C., 2019. – Processes structuring macrophyte metacommunities in Mediterranean ponds: Combining novel methods to disentangle the role of dispersal limitation, species sorting and spatial scales. *Journal of Biogeography*, **46** (3) : 646-656 doi : 10.1111/jbi.13516.

GASCÓN S., BOIX D., SALA J. & QUINTANA X. D., 2005. – Variability of benthic assemblages in relation to the hydrological pattern in Mediterranean salt marshes (Empordà wetlands, NE Iberian Peninsula). *Archiv für Hydrobiologie*, **163** (2) : 163-181 doi : 10.1127/0003-9136/2005/0163-0163.

GEE J. H. R., SMITH B. D., LEE K. M. & GRIFFITHS S. N. W., 1997. – The ecological basis of freshwater pond management for biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **7** : 91-104.

VAN GEEST G. J., WOLTERS H., ROOZEN F. C. J. M., COOPS H., ROIJACKERS R. M. M., BUIJSE A. D. & SCHEFFER M., 2005. – Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes. *Hydrobiologia*, **539** (1) : 239-248 doi : 10.1007/s10750-004-4879-y.

GERBER R., PISCART C. & ROUSSEL J.-M., 2020. – *Analyse des stratégies de dispersion des insectes aquatiques par sciences participatives.* , p. 1.

GERNES M. C. & HELGEN J. C., 2002. – *Indexes of Biological Integrity (IBI) for Large Depressional Wetlands in Minnesota.* St. Paul, MN : Minnesota Pollution Control Agency, 86 p.

GETHING K. J., RIPLEY M. C., MATHERS K. L., CHADD R. P. & WOOD P. J., 2020. – The influence of substrate type on macroinvertebrate assemblages within agricultural drainage ditches. *Hydrobiologia*, **847** (20) : 4273-4284 doi : 10.1007/s10750-020-04416-6.

GETHÖFFER F. & SIEBERT U., 2020. – Current knowledge of the Neozoa, Nutria and Muskrat in Europe and their environmental impacts. *Journal of Wildlife and Biodiversity*, **4** (2) doi : 10.22120/jwb.2019.109875.1074.

- GHERARDI F., 2006. – Crayfish invading Europe: the case study of *Procambarus clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, **39** (3) : 175-191 doi : 10.1080/10236240600869702.
- GIBBONS J. W., WINNE C. T., SCOTT D. E., WILLSON J. D., GLAUDAS X., ANDREWS K. M., TODD B. D., FEDEWA L. A., WILKINSON L., TSALIAGOS R. N., HARPER S. J., GREENE J. L., TUBERVILLE T. D., METTS B. S., DORCAS M. E. ET AL., 2006. – Remarkable Amphibian Biomass and Abundance in an Isolated Wetland: Implications for Wetland Conservation. *Conservation Biology*, **20** (5) : 1457-1465 doi : 10.1111/j.1523-1739.2006.00443.x.
- GILBERT P. J., TAYLOR S., COOKE D., DEARY M. & JEFFRIES M., 2020. – Quantifying organic carbon storage in temperate pond sediments. *Journal of Environmental Management*, **280** doi : [10.1016/j.jenvman.2020.111698](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111698).
- GIMÉNEZ-ANAYA A., HERRERO J., ROSELL C., COUTO S. & GARCÍA-SERRANO A., 2008. – Food habits of wild boars (*Sus Scrofa*) in a mediterranean coastal wetland. *Wetlands*, **28** (1) : 197-203 doi : 10.1672/07-18.1.
- GLEASON J. E. & ROONEY R. C., 2018. – Pond permanence is a key determinant of aquatic macroinvertebrate community structure in wetlands. *Freshwater Biology*, **63** (3) : 264-277 doi : 10.1111/fwb.13057.
- GLEDHILL D. G., JAMES P. & DAVIES D. H., 2008. – Pond density as a determinant of aquatic species richness in an urban landscape. *Landscape Ecology*, **23** (10) : 1219-1230 doi : 10.1007/s10980-008-9292-x.
- GLIME J. & VITT D., 1984. – The physiological adaptations of aquatic Musci. *Lindbergia*, **10** : 41-52.
- GOBLER C., 2019. – Climate Change and Harmful Algal Blooms: Insights and perspective. *Harmful Algae*, **91** : 101731 doi : 10.1016/j.hal.2019.101731.
- GOLDEN H. E., RAJIB A., LANE C. R., CHRISTENSEN J. R., WU Q. & MENGISTU S., 2019. – Non-floodplain Wetlands Affect Watershed Nutrient Dynamics: A Critical Review. *Environmental Science & Technology*, **53** (13) : 7203-7214 doi : 10.1021/acs.est.8b07270.
- GOPAL B., JUNK W. J. & DAVIS J. A., 2000. – *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Leiden : Backhuys, 2 p.
- GÖTZENBERGER L., DE BELLO F., BRÄTHEN K. A., DAVISON J., DUBUIS A., GUISAN A., LEPS J., LINDBORG R., MOORA M., PÄRTEL M., PELLISSIER L., POTTIER J., VITTOZ P., ZOBEL K. & ZOBEL M., 2012. – Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, **87** (1) : 111-127 doi : 10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x.
- GOULDER R., 2001. – Angling and species richness of aquatic macrophytes in ponds. *Freshwater Forum*, **15** : 71-76.
- GOUNAND I., HARVEY E., LITTLE C. J. & ALTERMATT F., 2018. – Meta-Ecosystems 2.0: Rooting the Theory into the Field. *Trends in Ecology & Evolution*, **33** (1) : 36-46 doi : 10.1016/j.tree.2017.10.006.

GRAHAM C., CARNAVAL A., CADENA C., ZAMUDIO K., ROBERTS T., PARRA J., MCCAIN C., BOWIE R., MORITZ C., BAINES S., SCHNEIDER C., VANDERWAL J., RAHBEK C., KOZAK K. & SANDERS N., 2014. – The origin and maintenance of montane diversity: Integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography*, **37** : 711-719 doi : 10.1111/ecog.00578.

GRAHN O., 1977. – Macrophyte succession in Swedish lakes caused by deposition of airborne acid substances. *Water, Air, and Soil Pollution*, **7** (3) doi : 10.1007/BF00284126.

GRATTON C. & ZANDEN M. J. V., 2009. – Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems. *Ecology*, **90** (10) : 2689-2699 doi : 10.1890/08-1546.1.

GRIFFITH G. E., KINNEY A. J. & OMERNIK J. M., 1987. – INTERPRETING PATTERNS OF LAKE ALKALINITY IN THE UPPER MIDWEST REGION USA. *Lake and Reservoir Management*, **3** (1) : 329-336 doi : 10.1080/07438148709354788.

GRIFFITHS K., MICHELUTTI N., SUGAR M., DOUGLAS M. S. V. & SMOL J. P., 2017. – Ice-cover is the principal driver of ecological change in High Arctic lakes and ponds. *PLoS ONE*, **12** (3) : e0172989 doi : 10.1371/journal.pone.0172989.

GRIME J. P., 1977. – *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2. ed., Chichester : Wiley, 417 p.

GRIMM M. P., 1989. – Northern pike (*Esox lucius* L.) and aquatic vegetation, tools in the management of fisheries and water quality in shallow waters. *Hydrobiological Bulletin*, **23** (1) : 59-65 doi : 10.1007/BF02286427.

GRINNELL J., 1917. – The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34** (4) : 427-433 doi : 10.2307/4072271.

GUETTÉ A., CARRUTHERS-JONES J., GODET L. & ROBIN M., 2018. – « Naturalité » : concepts et méthodes appliqués à la conservation de la nature. *Cybergeo : European Journal of Geography*, doi : 10.4000/cybergeo.29140.

GUILLOIN S., THOREL M., FLIPO N., OURSEL B., CLARET C., FAYOLLE S., BERTRAND C., RAPPLE B., PIEGAY H., OLIVIER J.-M., VIENNEY A., MARMONIER P. & FRANQUET E., 2019. – Functional classification of artificial alluvial ponds driven by connectivity with the river: Consequences for restoration. *Ecological Engineering*, **127** : 394-403 doi : 10.1016/j.ecoleng.2018.12.018.

-H-

HAASE P., PAULS S., SUNDERMANN A. & ZENKER A., 2004. – Testing different sorting techniques in macroinvertebrate samples from running waters. *Limnologica*, **34** : 366-378.

HABETS F., PHILIPPE E., MARTIN E., DAVID C. H. & LESEUR F., 2014. – Small farm dams: impact on river flows and sustainability in a context of climate change. *Hydrology and Earth System Sciences*, **18** (10) : 4207-4222 doi : 10.5194/hess-18-4207-2014.

HÅKANSON L., 1977. – The influence of wind, fetch, and water depth on the distribution of sediments in Lake Vänern, Sweden. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **14** (3) : 397-412 doi : 10.1139/e77-040.

- HAMERLÍK L., SVITOK M., NOVIKMEC M., VESELSKÁ M. & BITUŠÍK P., 2017. – Weak altitudinal pattern of overall chironomid richness is a result of contrasting trends of subfamilies in high-altitude ponds. *Hydrobiologia*, **793** (1) : 67-81 doi : 10.1007/s10750-016-2992-3.
- HANISCH J. R., CONNOR S. J., SCRIMGEOUR G. J. & COBBAERT D., 2020. – Bioassessment of benthic macroinvertebrates in wetlands: a paired comparison of two standardized sampling protocols. *Wetlands Ecology and Management*, **28** : 199-216 doi : 10.1007/s11273-020-09708-1.
- HANSKI I., 1998. – Metapopulation dynamics. *Nature*, **396** (6706) : 41-49 doi : 10.1038/23876.
- HANSON M. A., HERWIG B. R., ZIMMER K. D., FIEBERG J., VAUGHN S. R., WRIGHT R. G. & YOUNK J. A., 2012. – Comparing Effects of Lake- and Watershed-Scale Influences on Communities of Aquatic Invertebrates in Shallow Lakes. *PLOS ONE*, **7** (9) : e44644 doi : 10.1371/journal.pone.0044644.
- HANSON M. A., HERWIG B. R., ZIMMER K. D. & HANSEL-WELCH N., 2017. – Rehabilitation of shallow lakes: time to adjust expectations? *Hydrobiologia*, **787** (1) : 45-59 doi : 10.1007/s10750-016-2865-9.
- HANSSON L.-A., BRONMARK C., ANDERS NILSSON P. & ABJORNSSON K., 2005. – Conflicting demands on wetland ecosystem services: nutrient retention, biodiversity or both? *Freshwater Biology*, **50** (4) : 705-714 doi : 10.1111/j.1365-2427.2005.01352.x.
- HANSSON L.-A., NICOLLE A., BRÖNMARK C., HARGEBY A., LINDSTRÖM Å. & ANDERSSON G., 2010. – Waterfowl, macrophytes, and the clear water state of shallow lakes. *Hydrobiologia*, **646** (1) : 101-109 doi : 10.1007/s10750-010-0169-z.
- HARGEBY A., BLINDOW I. & HANSSON L.-A., 2005. – Shifts between clear and turbid states in a shallow lake: Multi-causal stress from climate, nutrients and biotic interactions. *Arch. Hydrobiol.*, **161** : 433-454 doi : 10.1127/0003-9136/2004/0161-0433.
- HART B. T., BAILEY P., EDWARDS R., HORTLE K., JAMES K., MCMAHON A., MEREDITH C. & SWADLING K., 1991. – A review of the salt sensitivity of the Australian freshwater biota. *Hydrobiologia*, **210** (1) : 105-144 doi : 10.1007/BF00014327.
- HART R. C., 2011. – Zooplankton biomass to chlorophyll ratios in relation to trophic status within and between ten South African reservoirs: Causal inferences, and implications for biomanipulation. *Water SA*, **37** (4) : 513-522 doi : 10.4314/wsa.v37i4.9.
- HARTOG C. D. & VELDE G. V. D., 1988. – *Structural Aspects of Aquatic Plant Communities*. Dans : *Vegetation of inland waters*. Springer, Dordrecht, p. 113-153. doi : 10.1007/978-94-009-3087-2_4.
- HASSALL C. & ANDERSON S., 2015. – Stormwater ponds can contain comparable biodiversity to unmanaged wetlands in urban areas. *Hydrobiologia*, **745** (1) : 137-149 doi : 10.1007/s10750-014-2100-5.
- HASSALL C., HILL M., GLEDHILL D. & BIGGS J., 2016. – *The Ecology and Management of Urban Ponds*. Dans : Francis RA, Millington JDA, Chadwick MA. *Urban Landscape Ecology: Science, Policy and Practice*. Abingdon : Routledge, p. 129-147.

HASSALL C., HOLLINSHEAD J. & HULL A., 2011. – Environmental correlates of plant and invertebrate species richness in ponds. *Biodiversity and Conservation*, **20** (13) : 3189-3222 doi : 10.1007/s10531-011-0142-9.

HASTIE T. & TIBSHIRANI R., 1999. – *Generalized additive models*. Boca Raton, Fla : Chapman & Hall/CRC, 335 p.

HATZENBELER G. R., KAMPA J. M., JENNINGS M. J. & EMMONS E. E., 2004. – A Comparison of Fish and Aquatic Plant Assemblages to Assess Ecological Health of Small Wisconsin Lakes. *Lake and Reservoir Management*, **20** (3) : 211-218 doi : 10.1080/07438140409354245.

HAURY J., PELTRE M.-C., TRÉMOLIÈRES M., BARBE J., THIÉBAUT G., BERNEZ I., DANIEL H., CHATENET P., HAAN-ARCHIPOF G., MULLER S., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., CAZAUBON A. & LAMBERT-SERVIEN E., 2006. – A new method to assess water trophy and organic pollution – the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR): its application to different types of river and pollution. *Hydrobiologia*, **570** (1) : 153-158 doi : 10.1007/s10750-006-0175-3.

HAUXWELL J., BERNTHAL T. W., LILLIE R. A., JUDZIEWICZ E. J. & KENNEY S., 2004. – *Field Testing the Wisconsin Depressional Wetland Macroinvertebrate and Plant Indices of Biological Integrity for Application by Trained Volunteers*. Monona, Wisconsin : Wisconsin Department of Natural Resources, 63 p.

HAVEL J. E., KOVALENKO K. E., THOMAZ S. M., AMALFITANO S. & KATS L. B., 2015. – Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia*, **750** (1) : 147-170 doi : 10.1007/s10750-014-2166-0.

HAVENS K. E. & BEAVER J. R., 2013. – Zooplankton to phytoplankton biomass ratios in shallow Florida lakes: an evaluation of seasonality and hypotheses about factors controlling variability. *Hydrobiologia*, **703** (1) : 177-187 doi : 10.1007/s10750-012-1357-9.

HAVENS K. E. & PAERL H. W., 2015. – Climate Change at a Crossroad for Control of Harmful Algal Blooms. *Environmental Science & Technology*, **49** (21) : 12605-12606 doi : 10.1021/acs.est.5b03990.

HAYASHI M. & VAN DER KAMP G., 2007. – *Water Level Changes in Ponds and Lakes: The Hydrological Processes*. Dans : *Plant Disturbance Ecology*. Elsevier, p. 311-339. doi : 10.1016/B978-012088778-1/50012-1.

HECNAR S. J. & M'CLOSKEY R. T., 1997. – The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biological Conservation*, **79** (2-3) : 123-131 doi : 10.1016/S0006-3207(96)00113-9.

HEDBERG R., 2019. – *Biodiversity of aquatic invertebrates in urban ponds: effects of land use*. Uppsala Universitet, 17 p.

HEINO J., 2000. – Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size and water chemistry. *Hydrobiologia*, **418** : 229-242.

—., 2008. – Regional gradient analysis of freshwater biota: do similar biogeographic patterns exist among multiple taxonomic groups?: Biogeographic patterns in freshwater biota. *Journal of Biogeography*, **28** (1) : 69-76 doi : 10.1046/j.1365-2699.2001.00538.x.

—., 2009. – Biodiversity of Aquatic Insects: Spatial Gradients and Environmental Correlates of Assemblage-Level Measures at Large Scales. *Freshwater Reviews*, **2** : 1-29 doi : 10.1608/FRJ-2.1.1.

HEINO J. & ALAHUHTA J., 2015. – Elements of regional beetle faunas: faunal variation and compositional breakpoints along climate, land cover and geographical gradients. *The Journal of Animal Ecology*, **84** (2) : 427-441 doi : 10.1111/1365-2656.12287.

HEINO J., TOLONEN K. T., KOTANEN J. & PAASIVIRTA L., 2009. – Indicator groups and congruence of assemblage similarity, species richness and environmental relationships in littoral macroinvertebrates. *Biodiversity and Conservation*, **18** (12) : 3085-3098 doi : 10.1007/s10531-009-9626-2.

HELGEN J. C., 2002. – *A Citizen's Guide to Biological Assessment of Wetlands: The Macroinvertebrate Index of Biological Integrity (IBI) Field and Laboratory Protocols, Pictorial Keys to Wetland Invertebrates*. St. Paul, MN : Minnesota Pollution Control Agency, 56 p.

HENNEPIN COUNTY MN., 2017. – Minnesota Wetland Health Evaluation Program - Collecting a dip net sample (WHEP). .

HERING D., FELD C. K., MOOG O. & OFENBÖCK T., 2006. – Cook book for the development of a Multimetric Index for biological condition of aquatic ecosystems: Experiences from the European AQEM and STAR projects and related initiatives. *Hydrobiologia*, **566** (1) : 311-324 doi : 10.1007/s10750-006-0087-2.

HERRMANN A., SCHNABLER A. & MARTENS A., 2018. – Phenology of overland dispersal in the invasive crayfish *Faxonius immunitis* (Hagen) at the Upper Rhine River area. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, (419) : 30 doi : 10.1051/kmae/2018018.

HIDDING B., BAKKER E., HOOTSMANS M. & HILT S., 2016. – Synergy between shading and herbivory triggers macrophyte loss and regime shifts in aquatic systems. *Oikos*, **125** : n/a-n/a doi : 10.1111/oik.03104.

HIDDING B., NOLET B. A., DE BOER T., DE VRIES P. P. & KLAASSEN M., 2010. – Above- and below-ground vertebrate herbivory may each favour a different subordinate species in an aquatic plant community. *Oecologia*, **162** (1) : 199-208 doi : 10.1007/s00442-009-1450-6.

HILL M. J., HASSALL C., OERTLI B., FAHRIG L., ROBSON B. J., BIGGS J., SAMWAYS M. J., USIO N., TAKAMURA N., KRISHNASWAMY J. & WOOD P. J., 2018. – New policy directions for global pond conservation. *Conservation Letters*, **11** (5) : e12447 doi : 10.1111/conl.12447.

HILL M. J., RYVES D. B., WHITE J. C. & WOOD P. J., 2016a. – Macroinvertebrate diversity in urban and rural ponds: Implications for freshwater biodiversity conservation. *Biological Conservation*, **201** : 50-59 doi : 10.1016/j.biocon.2016.06.027.

HILL M. J., SAYER C. D. & WOOD P. J., 2016b. – When is the best time to sample aquatic macroinvertebrates in ponds for biodiversity assessment? *Environmental Monitoring and Assessment*, **188** (3) : 194 doi : 10.1007/s10661-016-5178-6.

HILT S., BROTHERS S., JEPPESEN E., VERAART A. J. & KOSTEN S., 2017. – Translating Regime Shifts in Shallow Lakes into Changes in Ecosystem Functions and Services. *BioScience*, **67** (10) : 928-936 doi : 10.1093/biosci/bix106.

HINDEN H., OERTLI B., MENETREY N., SAGER L. & LACHAVANNE J.-B., 2005. – Alpine pond biodiversity: what are the related environmental variables? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15** : 613-624.

HOBÆK A., MANCA M. & ANDERSEN T., 2002. – Factors influencing species richness in lacustrine zooplankton. *Acta Oecologica*, **23** (3) : 155-163 doi : 10.1016/S1146-609X(02)01147-5.

HOBBS R. J. & NORTON D. A., 1996. – Towards a Conceptual Framework for Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, **4** (2) : 93-110 doi : 10.1111/j.1526-100X.1996.tb00112.x.

HOFFMAN R. L., LISS W. J., LARSON G. L., DEIMLING E. K. & LOMNICKY G. A., 1996. – Distribution of nearshore macroinvertebrates in lakes of the Northern Cascade Mountains, Washington, USA. *Archiv für Hydrobiologie*, : 363-389 doi : 10.1127/archiv-hydrobiol/136/1996/363.

HOLMLUND C. M. & HAMMER M., 1999. – Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics*, **29** (2) : 253-268 doi : 10.1016/S0921-8009(99)00015-4.

HOWARD R. J. & WELLS C. J., 2009. – Plant community establishment following drawdown of a reservoir in southern Arkansas, USA. *Wetlands Ecology and Management*, **17** (6) : 565-583 doi : 10.1007/s11273-009-9134-x.

HOYER M. V. & CANFIELD D. E., 1994. – Bird abundance and species richness on Florida lakes: influence of trophic status, lake morphology, and aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, **297/280** : 107-119.

HSIEH T. C., MA K. H. & CHAO A., 2016. – iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, **7** (12) : 1451-1456 doi : 10.1111/2041-210X.12613.

HUANG J., XU Q., XI B., WANG X., JIA K., HUO S., SU J., ZHANG T. & LI C., 2014. – Effects of lake-basin morphological and hydrological characteristics on the eutrophication of shallow lakes in eastern China. *Journal of Great Lakes Research*, **40** doi : 10.1016/j.jglr.2014.04.016.

HUBBELL S. P., 2001. – *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton : Princeton University Press, 375 p.

HUEBNER C. D., 2007. – Detection and Monitoring of Invasive Exotic Plants: A Comparison of Four Sampling Methods. *Northeastern Naturalist*, **14** (2) : 183-206.

HUET M., 1954. – Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. *Bulletin Français de Pisciculture*, (175) : 41-53 doi : 10.1051/kmae:1954001.

HUTCHINSON G. E., 1957. – Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22** (0) : 415-427 doi : 10.1101/SQB.1957.022.01.039.

HUTCHINSON G. E., 1975a. – *A Treatise on limnology: Vol-1 Part-1: Geography and physics of lakes*. New York : John Wiley & Sons, 137 p.

HUTCHINSON G. E., 1975b. – *A Treatise on limnology: Vol-3: Limnological Botany*. New York : John Wiley and Sons, 660 p.

HUTCHINSON G. E., 1975c. – *A Treatise on limnology: Vol-1 Part-1: Geography and physics of lakes*. New York : John Wiley & Sons, 137 p.

HUTOROWICZ A., 2020. – A Retrospective Ecological Status Assessment of the Lakes Based on Historical and Current Maps of Submerged Vegetation—A Case Study from Five Stratified Lakes in Poland. *Water*, **12** (9) : 2607 doi : 10.3390/w12092607.

-|-

ILG C. & OERTLI B., 2014. – How can we conserve cold stenotherm communities in warming Alpine ponds? *Hydrobiologia*, **723** (1) : 53-62 doi : 10.1007/s10750-013-1538-1.

INDERMUEHLE N., ANGÉLIBERT S. & OERTLI B., 2008. – *IBEM: Indice de Biodiversité des Étangs et Mares Un outil pour l'évaluation biologique des étangs et mares Manuel d'utilisation*. Université de Genève, 33 p.

INDERMUEHLE N., ANGÉLIBERT S., ROSSET V. & OERTLI B., 2010. – The pond biodiversity index “IBEM”: a new tool for the rapid assessment of biodiversity in ponds from Switzerland. Part 2. Method description and examples of application. *Limnetica*, **29** (1) : 105-120 doi : 10.23818/limn.29.08.

INDERMUEHLE N., OERTLI B., MENETREY N. & SAGER L., 2004. – An overview of methods potentially suitable for pond biodiversity assessment. *Archive des Sciences*, **57** : 131-140.

INSEE., 2017. – *Les acteurs économiques et l'environnement*. INSEE, 180 p.

IRVINE K. M., RODHOUSE T. J., WRIGHT W. J. & OLSEN A. R., 2018. – Occupancy modeling species-environment relationships with non-ignorable survey designs. *Ecological Applications*, **28** (6) : 1616-1625 doi : 10.1002/eap.1754.

IWAI N., KAGAYA T. & ALFORD R. A., 2012. – Feeding by omnivores increases food available to consumers. *Oikos*, **121** (2) : 313-320 doi : 10.1111/j.1600-0706.2011.20128.x.

-J-

JACKSON D. A. & HARVEY H. H., 1993. – Fish and Benthic Invertebrates: Community Concordance and Community–Environment Relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50** : 2641-2651.

JACKSON S. T. & CHARLES D. F., 1988. – Aquatic macrophytes in Adirondack (New York) lakes: patterns of species composition in relation to environment. *Canadian Journal of Botany*, **66** (7) : 1449-1460 doi : 10.1139/b88-199.

JAMES C., FISHER J., RUSSELL V., COLLINGS S. & MOSS B., 2005. – Nitrate availability and hydrophyte species richness in shallow lakes. *Freshwater Biology*, **50** (6) : 1049-1063 doi : 10.1111/j.1365-2427.2005.01375.x.

JANAUER G. A. & HEINDL E., 1998. – Die Schätzskaala nach Kohler: Zur Gültigkeit der Funktion $f(y) = ax^3$ als Maß für die Pflanzenmenge von Makrophyten. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich*, **135** : 117-128.

JANSSEN A. B. G., TEURLINCX S., AN S., JANSE J. H., PAERL H. W. & MOOIJ W. M., 2014. – Alternative stable states in large shallow lakes? *Journal of Great Lakes Research*, **40** (4) : 813-826 doi : 10.1016/j.jglr.2014.09.019.

JASMIN J.-N., ROCHEFORT L. & GAUTHIER G., 2008. – Goose grazing influences the fine-scale structure of a bryophyte community in arctic wetlands. *Polar Biology*, **31** (9) : 1043-1049 doi : 10.1007/s00300-008-0443-y.

JAX K., 2010. – *Ecosystem Functioning*. Cambridge : Cambridge University Press, 272 p. doi : 10.1017/CBO9780511781216.

JEFFRIES M., 1993. – Invertebrate Colonization of Artificial Pondweeds of Differing Fractal Dimension. *Oikos*, **67** (1) : 142-148 doi : 10.2307/3545104.

—., 2011. – The temporal dynamics of temporary pond macroinvertebrate communities over a 10-year period. *Hydrobiologia*, **661** : 391-405 doi : 10.1007/s10750-010-0551-x.

JEPPESEN E., JENSEN J. P., KRISTENSEN P., SØNDERGAARD M., MORTENSEN E., SORTKJÆR O. & OLRİK K., 1990. – Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions. *Hydrobiologia*, **200-201** (1) : 219-227 doi : 10.1007/BF02530341.

JEPPESEN E., JENSEN J. P., SØNDERGAARD M., LAURIDSEN T. & LANDKILDEHUS F., 2000. – Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology*, **45** (2) : 201-218 doi : 10.1046/j.1365-2427.2000.00675.x.

JEPPESEN E., MEERHOFF M., DAVIDSON T. A., TROLLE D., SØNDERGAARD M., LAURIDSEN T. L., BEKLIÖGLU M., BRUCET S., VOLTA P., GONZÁLEZ-BERGONZONI I. & NIELSEN A., 2014. – Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes. *Journal of Limnology*, **73** (s1) doi : 10.4081/jlimnol.2014.844.

JEPPESEN E., MEERHOFF M., JACOBSEN B. A., HANSEN R. S., SØNDERGAARD M., JENSEN J. P., LAURIDSEN T. L., MAZZEO N. & BRANCO C. W. C., 2007. – Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—the successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiologia*, **581** (1) : 269-285 doi : 10.1007/s10750-006-0507-3.

JEPPESEN E., PEDER JENSEN J., SØNDERGAARD M., LAURIDSEN T., JUNGE PEDERSEN L. & JENSEN L., 1997. – *Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth*. Dans : Kufel L, Prejs A, Rybak JI. *Shallow Lakes '95*. Dordrecht : Springer Netherlands, p. 151-164. doi : 10.1007/978-94-011-5648-6_17.

JEPPESEN E., SØNDERGAARD M., SØNDERGAARD M. & CHRISTOFFERSEN K., 1998. – *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. New York, NY : Springer New York.

JÉRÉMIE J. & JEUNE B., 1991. – Végétation des milieux aquatiques stagnants des Petites Antilles et relation entre la minéralisation des eaux et la distribution des macrophytes. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle Section B, Adansonia, botanique, phytochimie*, **13-14** :

297-330.

JESCHKE J. M. & HEGER T., 2018. – *Invasion biology: hypotheses and evidence*.

JOHANSSON F. & BRODIN T., 2003. – Effects of Fish Predators and Abiotic Factors on Dragonfly Community Structure. *Journal of Freshwater Ecology*, **18** (3) : 415-423 doi : 10.1080/02705060.2003.9663977.

JOHNS P., MOSS B. & PHILLIPS G., 1994. – *Lakes - Classification & Monitoring - A strategy for the classification of Lakes*.

JOHNSON P. T., OLDEN J. D. & ZANDEN M. J. V., 2008. – Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6** (7) : 357-363 doi : 10.1890/070156.

JOHNSON R. K., 1998. – Spatiotemporal variability of temperate lake macroinvertebrate communities: detection of impact. *Ecological Applications*, **8** (1) : 10.

JOLLEY J. C., ALBIN E. S., KAEMINGK M. A. & WILLIS D. W., 2013. – A Survey of Aquatic Invertebrate Communities in Nebraska Sandhill Lakes Reveals Potential Alternative Ecosystem States. *Journal of Fish and Wildlife Management*, **4** (1) : 151-162 doi : 10.3996/082012-JFWM-072.

JOLY P., MIAUD C., LEHMANN A. & GROLET O., 2001. – Habitat Matrix Effects on Pond Occupancy in Newts. *Conservation Biology*, **15** : 239-248 doi : 10.1111/j.1523-1739.2001.99200.x.

JONES J. I., LI W. & MABERLY S. C., 2003. – Area, Altitude and Aquatic Plant Diversity. *Ecography*, **26** (4) : 411-420.

JONES J. I. & SAYER C. D., 2003. – Does the Fish-Invertebrate-Periphyton Cascade Precipitate Plant Loss in Shallow Lakes? *Ecology*, **84** (8) : 2155-2167 doi : 10.1890/02-0422.

JONES MATTHEW P. & HUNT WILLIAM F., 2010. – Effect of Storm-Water Wetlands and Wet Ponds on Runoff Temperature in Trout Sensitive Waters. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, **136** (9) : 656-661 doi : 10.1061/(ASCE)IR.1943-4774.0000227.

JOSEFSSON H., 2018. – The Simplification of Biological Diversity in International and EU Law. *Sustainability*, **10** (10) : 3424 doi : 10.3390/su10103424.

JOYE D. A., OERTLI B., LEHMANN A., JUGE R. & LACHAVANNE J.-B., 2006. – The prediction of macrophyte species occurrence in Swiss ponds. *Hydrobiologia*, **570** (1) : 175-182 doi : 10.1007/s10750-006-0178-0.

JULVE P., BRUNHES J. & MIOUZE C., 1989. – Etudes structurales et dynamiques sur des écosystèmes de tourbières acides : 1. Dynamique des groupements végétaux et hydrologie d'une tourbière de l'étage montagnard du Massif Central. *Bulletin d'écologie*, **20** (1) : 15-26.

-K-

KAMENIK C., SCHMIDT R., KUM G. & PSENNER R., 2001. – The Influence of Catchment Characteristics on the Water Chemistry of Mountain Lakes. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **33** (4) : 404-409 doi : 10.1080/15230430.2001.12003448.

- KARR J. R. & CHU E. W., 1997. – *Biological monitoring and assessment: using multimetric indexes effectively*. University of Washington, Seattle, 155 p.
- KATTAN G. H. & FRANCO P., 2004. – Bird Diversity along Elevational Gradients in the Andes of Colombia: Area and Mass Effects. *Global Ecology and Biogeography*, **13** (5) : 451-458.
- KEANE R. M. & CRAWLEY M. J., 2002. – Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, **17** (4) : 164-170 doi : 10.1016/S0169-5347(02)02499-0.
- KELLY D. J. & SCHALLENBERG M., 2019. – Assessing food web structure in relation to nutrient enrichment, macrophyte collapse and lake resilience in shallow lowland lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **53** (4) : 603-619 doi : 10.1080/00288330.2019.1606021.
- KIM K. C. & BYRNE L. B., 2006. – Biodiversity loss and the taxonomic bottleneck: emerging biodiversity science. *Ecological Research*, **21** (6) : 794-810 doi : 10.1007/s11284-006-0035-7.
- KLINGER L. F., 1996. – The Myth of the Classic Hydrosere Model of Bog Succession. *Arctic and Alpine Research*, **28** (1) : 1 doi : 10.2307/1552080.
- KOCHJAROVÁ J., NOVIKMEC M., OŤAHEĽOVÁ H., HAMERLÍK L., SVITOK M., HRIVNÁK M., SENKO D., BUBÍKOVÁ K., MATÚŠOVÁ Z., PAĽOVE-BALANG P. & HRIVNÁK R., 2017. – Vegetation-Environmental Variable Relationships in Ponds of Various Origins along an Altitudinal Gradient. *Polish Journal of Environmental Studies*, **26** (4) : 1575-1583 doi : 10.15244/pjoes/68155.
- KOHLER A., 1978. – Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süßwasserbiotopen. *Landschaft Stadt.*, **10** : 73-85.
- KÖRNER C., 2007. – The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, **22** (11) : 569-574 doi : 10.1016/j.tree.2007.09.006.
- KÖRNER S., 2002. – Loss of Submerged Macrophytes in Shallow Lakes in North-Eastern Germany. *International Review of Hydrobiology*, **87** (4) : 375-384.
- KRATZ T. K., MACINTYRE S. & WEBSTER K. E., 2005. – *Causes and Consequences of Spatial Heterogeneity in Lakes*. Dans : Lovett GM, Turner MG, Jones CG, Weathers KC. *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes*. New York, NY : Springer New York, p. 329-347. doi : 10.1007/0-387-24091-8_16.
- KRISTENSEN E., SAND-JENSEN K., KRISTENSEN J. S. B., PEDERSEN M. E., BAASTRUP-SPOHR L. & KRAGH T., 2020. – Early fish colonization and community development in a shallow re-established lake. *Ecological Engineering*, **155** : 105956 doi : 10.1016/j.ecoleng.2020.105956.
- KUIPER J. G. J., 1983. – The Sphaeriidae of Australia. *Basteria*, **47** : 3-52.
- KUIPER J. J., VAN ALTENA C., DE RUITER P. C., VAN GERVEN L. P. A., JANSE J. H. & MOOIJ W. M., 2015. – Food-web stability signals critical transitions in temperate shallow lakes. *Nature Communications*, **6** (1) : 7727 doi : 10.1038/ncomms8727.
- KVĚT J., POKORNÝ J. & ČÍŽKOVÁ H., 2008. – Carbon accumulation by macrophytes of aquatic and wetland habitats with standing water. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India - Section B: Biological Sciences*, **78** : 91-98.

-L-

LABAT F., 2017. – A new method to estimate aquatic invertebrate diversity in French shallow lakes and ponds. *Ecological Indicators*, **81** : 401-408 doi : 10.1016/j.ecolind.2017.05.073.

—., 2019. – *Diagnostic écologique de frayères à brochet potentielles - Développement de nouveaux indicateurs - Rapport final - mai 2019* -. Aquabio, FDAAPPMA33, 180 p.

LABAT F., THIÉBAUT G. & PISCART C., 2021. – Principal Determinants of Aquatic Macrophyte Communities in Least-Impacted Small Shallow Lakes in France. *Water*, **13** (5) : 609 doi : 10.3390/w13050609.

LACOUL P. & FREEDMAN B., 2005. – Physical and Chemical Limnology of 34 Lentic Waterbodies along a Tropical-to-Alpine Altitudinal Gradient in Nepal. *International Review of Hydrobiology*, **90** (3) : 254-276 doi : 10.1002/iroh.200410766.

—., 2006a. – Relationships between aquatic plants and environmental factors along a steep Himalayan altitudinal gradient. *Aquatic Botany*, **84** (1) : 3-16 doi : 10.1016/j.aquabot.2005.06.011.

—., 2006b. – Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews*, **14** (2) : 89-136 doi : 10.1139/a06-001.

LACOUL P., FREEDMAN B. & CLAIR T., 2011. – Effects of acidification on aquatic biota in Atlantic Canada. *Environmental Reviews*, **19** : 429-460 doi : 10.1139/a11-016.

LACOURSÈRE-ROUSSEL A., CÔTÉ G., LECLERC V. & BERNATCHEZ L., 2016. – Quantifying relative fish abundance with eDNA: a promising tool for fisheries management. *Journal of Applied Ecology*, **53** (4) : 1148-1157 doi : 10.1111/1365-2664.12598.

LANE C. R., BROWN M. T., MURRAY-HUDSON M. & VIVAS B. M., 2003. – *The Wetland Condition Index (WCI): Biological Indicators of Wetland Condition for Isolated Depressional Herbaceous Wetlands in Florida*. Florida Department of Environmental Protection, 165 p.

LARRAS F., COULAUD R., GAUTREAU E., BILLOIR E., ROSEBERY J. & USSEGLIO-POLATERA P., 2017. – Assessing anthropogenic pressures on streams: A random forest approach based on benthic diatom communities. *Science of The Total Environment*, **586** : 1101-1112 doi : 10.1016/j.scitotenv.2017.02.096.

LASKE S., ROSENBERGER A., KANE W., WIPFLI M. & ZIMMERMAN C., 2017. – Top-down control of invertebrates by Ninespine Stickleback in Arctic ponds. *Freshwater Science*, **36** (1) : 124-137 doi : 10.1086/690675.

LAVOREL S. & GARNIER E., 2002. – Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16** (5) : 545-556 doi : 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x.

LE BERRE M., NOBLE V., PIRES M., MÉDAIL F. & DIADEMA K., 2019. – How to hierarchise species to determine priorities for conservation action? A critical analysis. *Biodiversity and Conservation*, **28** (12) : 3051-3071 doi : 10.1007/s10531-019-01820-w.

- LEE J. A., 1998. – *The Calcicole—Calcifuge Problem Revisited*. Dans : Callow JA. *Advances in Botanical Research*. Academic Press, p. 1-30. doi : 10.1016/S0065-2296(08)60306-7.
- LEEUWEN C. H. A. VAN., 2012. – *Speeding up the snail's pace : bird-mediated dispersal of aquatic organisms*. Radboud Universiteit Nijmegen, 176 p.
- LEGENBRE P. & ANDERSON M. J., 1999. – Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*, **69** (1) : 1-24 doi : 10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2.
- LEGENBRE P., OKSANEN J. & TER BRAAK C. J. F., 2011. – Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis: Test of canonical axes in RDA. *Methods in Ecology and Evolution*, **2** (3) : 269-277 doi : 10.1111/j.2041-210X.2010.00078.x.
- LEIBOLD M. A., 2018. – *Metacommunity ecology*. Princeton, NJ : Princeton University Press.
- LEPRÊTRE A. & MOUILLOT D., 1999. – A comparison of species diversity estimators. *Population Ecology*, **41** (2) : 203-215 doi : 10.1007/s101440050024.
- LÉQUIVARD L. & MILLOUET J.-C., 2013. – Flore des mares de l'Orléanais. *Symbioses*, **30** : 17-26.
- LIAO W., VENN S. & NIEMELÄ J., 2020. – Environmental determinants of diving beetle assemblages (Coleoptera: Dytiscidae) in an urban landscape. *Biodiversity and Conservation*, **29** (7) : 2343-2359 doi : 10.1007/s10531-020-01977-9.
- LILLIE R. A., 2000. – *Development of a Biological Index and Classification System for Wisconsin Wetlands Using Macroinvertebrates and Plants*. Monona, Wisconsin : Wisconsin Department of Natural Resources, 55 p.
- LILLIE R. A., GARRISON P., DODSON S. I., BAUTZ R. A. & LALIBERTE G., 2002. – *Refinement and Expansion of Wetland Biological Indices for Wisconsin*. Madison, Wisconsin : Wisconsin Department of Natural Resources, 132 p.
- LING J. E., 2006. – *Testing aquatic macroinvertebrate and plant techniques for the biological assessment of wetlands: a consideration of the effects of errors and implications for sampling design*. University of Western Sydney, 865 p.
- LING J. E. & JACOBS S. W. J., 2010. – Biological assessment of wetlands: testing techniques - preliminary results. *Wetlands Australia*, **21** (1) : 36-55 doi : 10.31646/wa.250.
- LINTON S. & GOULDER R., 2000. – Botanical conservation value related to origin and management of ponds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **10** (2) : 77-91 doi : 10.1002/(SICI)1099-0755(200003/04)10:2<77::AID-AQC391>3.0.CO;2-Y.
- ., 2003. – Species richness of aquatic macrophytes in ponds related to number of species in neighbouring water bodies. *Archiv für Hydrobiologie*, **157** (4) : 555-565 doi : 10.1127/0003-9136/2003/0157-0555.
- LODGE D. M. & LORMAN J. G., 1987. – Reductions in Submersed Macrophyte Biomass and Species Richness by the Crayfish *Orconectes rusticus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **44** (3) : 591-597 doi : 10.1139/f87-072.

LOISEAU N., MOUQUET N., CASAJUS N., GRENIÉ M., GUÉGUEN M., MAITNER B., MOUILLOT D., OSTLING A., RENAUD J., TUCKER C., VELEZ L., THUILLER W. & VIOLLE C., 2020. – Global distribution and conservation status of ecologically rare mammal and bird species. *Nature Communications*, **11** (1) : 5071 doi : 10.1038/s41467-020-18779-w.

LOLU A. J., AHLUWALIA A. S., SIDHU M. C. & RESHI Z. A., 2019. – Carbon Sequestration Potential of Macrophytes and Seasonal Carbon Input Assessment into the Hokersar Wetland, Kashmir. *Wetlands*, **39** (3) : 453-472 doi : 10.1007/s13157-018-1092-8.

LOMOLINO M., 1990. – The Target Area Hypothesis: The Influence of Island Area on Immigration Rates of Non-Volant Mammals. *Oikos*, **57** : 297 doi : 10.2307/3565957.

LOMOLINO M. V., BROWN J. H. & SAX D. F., 2009. – *Island Biogeography Theory: Reticulations and Reintegration of "a Biogeography of the Species"*. Dans : Losos JB, Ricklefs RE. *The Theory of Island Biogeography Revisited*. Princeton University Press, p. 13-51. doi : 10.1515/9781400831920.13.

LOMOLINO M. & WEISER M., 2001. – Towards a more general species–area relationship: Diversity on all islands, great and small. *Journal of Biogeography - J BIOGEOGR*, **28** : 431-445.

LOREAU M., MOUQUET N. & HOLT R., 2003. – Meta-ecosystems: A theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, **6** : 673-679 doi : 10.1046/j.1461-0248.2003.00483.x.

LORTIE C. J., BROOKER R. W., CHOLER P., KIKVIDZE Z., MICHALET R., PUGNAIRE F. I. & CALLAWAY R. M., 2004. – Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107** (2) : 433-438 doi : 10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x.

LUDDEN V. E., 2000. – *The effects of natural variability on the use of macroinvertebrates as bioindicators of disturbance in intermontane depressional wetlands in Northwestern Montana USA*. Orono : University of Maine, 173 p.

LUKÁCS B. A., SRAMKÓ G. & MOLNÁR V A., 2013. – Plant diversity and conservation value of continental temporary pools. *Biological Conservation*, **158** : 393-400 doi : 10.1016/j.biocon.2012.08.024.

LUNDE K. B. & RESH V. H., 2012. – Development and validation of a macroinvertebrate index of biotic integrity (IBI) for assessing urban impacts to Northern California freshwater wetlands. *Environmental Monitoring and Assessment*, **184** (6) : 3653-3674 doi : 10.1007/s10661-011-2214-4.

LYCHE SOLHEIM A., GLOBEVNIK L., AUSTNES K., KRISTENSEN P., MOE S. J., PERSSON J., PHILLIPS G., POIKANE S., VAN DE BUND W. & BIRK S., 2019. – A new broad typology for rivers and lakes in Europe: Development and application for large-scale environmental assessments. *Science of The Total Environment*, **697** : 134043 doi : 10.1016/j.scitotenv.2019.134043.

-M-

MABERLY S. C. & MADSEN T. V., 1998. – Affinity for CO₂ in Relation to the Ability of Freshwater Macrophytes to Use HCO₃⁻. *Functional Ecology*, **12** (1) : 99-106.

MABERLY S. C. & SPENCE D. H. N., 1983. – Photosynthetic Inorganic Carbon use by Freshwater Plants. *The Journal of Ecology*, **71** (3) : 705 doi : 10.2307/2259587.

MACAN T. T., 1961. – Factors that limit the range of freshwater animals. *Biological Reviews*, **36** (2) : 151-195 doi : 10.1111/j.1469-185X.1961.tb01582.x.

MACARTHUR R. H. & WILSON E. O., 1969. – *The theory of island biogeography*. Princeton (N.J.) : Princeton university press.

MACCHIUSI F. & BAKER R. L., 1991. – Prey behaviour and size-selective predation by fish. *Freshwater Biology*, **25** (3) : 533-538 doi : 10.1111/j.1365-2427.1991.tb01396.x.

MACDOUGALL A. & TURKINGTON R., 2005. – Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology*, **86** : 42-55 doi : 10.1890/04-0669.

MACKINTOSH T. J., DAVIS J. A. & THOMPSON R. M., 2015. – The influence of urbanisation on macroinvertebrate biodiversity in constructed stormwater wetlands. *Science of The Total Environment*, **536** : 527-537 doi : 10.1016/j.scitotenv.2015.07.066.

MADSEN T. V., MABERLY S. C. & BOWES G., 1996. – Photosynthetic acclimation of submersed angiosperms to CO₂ and HCO₃⁻. *Aquatic Botany*, **53** (1-2) : 15-30 doi : 10.1016/0304-3770(95)01009-2.

MAGNUSSON A. K. & WILLIAMS D. D., 2009. – Top-down control by insect predators in an intermittent pond – a field experiment. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, **45** (3) : 131-143 doi : 10.1051/limn/2009017.

MAGURRAN A. E., 2004. – *Measuring biological diversity*. Malden, Ma : Blackwell Pub, 256 p.

MÄKIRINTA U., 1978. – Ein neues ökomorphologisches Lebensformen-System der aquatischen Makrophyten tab: 2. *Phytocoenologia*, : 446-470 doi : 10.1127/phyto/4/1978/446.

MALTCHIK L., ROLON A. S. & SCHOTT P., 2007. – Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. *Limnology*, **8** (1) : 23-28 doi : 10.1007/s10201-006-0192-y.

MANATUNGE J., ASAEDA T. & PRIYADARSHANA T., 2000. – The influence of structural complexity on fish-zooplankton interactions: a study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes*, **58** : 425-438.

MANTEL S. K., MULLER N. W. & HUGHES D. A., 2010. – Ecological impacts of small dams on South African rivers Part 2: biotic response - abundance and composition of macroinvertebrate communities. *Water SA*, **36** (3) : 361-370.

- MANZO L. M., GRECH M. G., EPELE L. B., KUTSCHKER A. M. & MISERENDINO M. L., 2020. – Macrophyte regional patterns, metrics assessment and ecological integrity of isolated ponds at Austral Patagonia (Argentina). *Science of The Total Environment*, **727** : 138617 doi : 10.1016/j.scitotenv.2020.138617.
- MARKWELL K. A. & FELLOWS C. S., 2008. – Habitat and Biodiversity of On-Farm Water Storages: A Case Study in Southeast Queensland, Australia. *Environmental Management*, **41** (2) : 234-249 doi : 10.1007/s00267-007-9037-7.
- MARLENE P., KALETKA T., ONANDIA G., BALLA D. & LISCHIED G., 2020. – How much information do we gain from multiple-year sampling in natural pond research? *Limnologica*, **80** : 125728 doi : 10.1016/j.limno.2019.125728.
- MARRA G. & WOOD S. N., 2011. – Practical variable selection for generalized additive models. *Computational Statistics & Data Analysis*, **55** (7) : 2372-2387 doi : 10.1016/j.csda.2011.02.004.
- MARSCHNER P., 2012. – *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. 3rd ed., London ; Waltham, MA : Elsevier/Academic Press, 651 p.
- MARTÍN J., LUQUE-LARENA J. J. & LÓPEZ P., 2005. – Factors affecting escape behavior of Iberian green frogs (*Rana perezi*). *Canadian Journal of Zoology*, **83** (9) : 1189-1194 doi : 10.1139/z05-114.
- MARTINEZ-SANZ C., FERNANDEZ-ALAEZ C. & GARCIA-CRIADO F., 2012. – Richness of littoral macroinvertebrate communities in mountain ponds from NW Spain: what factors does it depend on? *Journal of Limnology*, **71** (1) : 154-163 doi : 10.4081/jlimnol.2012.e16.
- MARZIN A., DELAIGUE O., LOGEZ M., BELLARD J. & PONT D., 2016. – Jeux de données de référence pour le calcul de l'IPR+. *SEEE - Le portail de l'évaluation des eaux*, http://seee.eaufrance.fr/algos/IPRplus/Documentation/IPRplus_v1.0.3_Import_export.zip Consulté le 4/5/2020.
- MATTHEWS J., 2010. – Anthropogenic climate change impacts on ponds: a thermal mass perspective. *BioRisk*, **5** : 193-209 doi : 10.3897/biorisk.5.849.
- MAY F., GERSTNER K., MCGLINN D. J., XIAO X. & CHASE J. M., 2018. – mobsim: An r package for the simulation and measurement of biodiversity across spatial scales. *Methods in Ecology and Evolution*, **9** (6) : 1401-1408 doi : <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12986>.
- MAY F., GERSTNER K., MCGLINN D., XIAO X. & CHASE J. M., 2017. – *mobsim : An R package for the simulation and measurement of biodiversity across spatial scales*. Ecology doi : 10.1101/209502.
- MCABENDROTH L., RAMSAY P. M., FOGGO A., RUNDLE S. D., BILTON D. T. & PERSSON L., 2005. – Does Macrophyte Fractal Complexity Drive Invertebrate Diversity, Biomass and Body Size Distributions? *Oikos*, **111** (2) : 279-290.
- MCCOMAS S., 2003. – *Lake and pond management guidebook*. Boca Raton, Fla : Lewis Publishers, 286 p.
- MCDEVITT-GALLES T. & JOHNSON P. T. J., 2018. – Drought attenuates the impact of fish on aquatic macroinvertebrate richness and community composition. *Freshwater Biology*, **63** (11) : 1457-1468 doi : 10.1111/fwb.13173.

MCLAUGHLAN C. & ALDRIDGE D. C., 2013. – Cultivation of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) within their invaded range to improve water quality in reservoirs. *Water Research*, **47** (13) : 4357-4369 doi : 10.1016/j.watres.2013.04.043.

MCPEEK M. A., 1990. – Behavioral Differences between *Enallagma* Species (Odonata) Influencing Differential Vulnerability to Predators. *Ecology*, **71** (5) : 1714-1726 doi : 10.2307/1937580.

MEERHOFF M. & JEPPESEN E., 2010. – *Shallow Lakes and Ponds*. Dans : Likens GE. *Lake ecosystem ecology: a global perspective: a derivative of Encyclopedia of inland waters*. Amsterdam ; Boston : Elsevier/Academic Press, p. 343-353.

MEERHOFF M., TEIXEIRA DE MELLO F., KRUK C., ALONSO C., GONZÁLEZ-BERGONZONI I., PACHECO J., LACEROT G., ARIM M., BEKLIOGLU M., BRUCET S., GOYENOLA G., IGLESIAS C., MAZZEO N., KOSTEN S., JEPPESEN E., MALDONADO, URUGUAY & BULVARI D., 2012. – Environmental Warming in Shallow Lakes: A Review of Potential Changes in Community Structure as Evidenced from Space-for-Time Substitution Approaches. *Advances in Ecological Research*, **46** doi : 10.1016/B978-0-12-396992-7.00004-6.

MEESTER L. D., DECLERCK S., STOKS R., LOUETTE G., MEUTTER F. V. D., BIE T. D., MICHELS E. & BRENDONCK L., 2005. – Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15** (6) : 715-725 doi : 10.1002/aqc.748.

MEIGH J., 1995. – The impact of small farm reservoirs on urban water supplies in Botswana. *Natural Resources Forum*, **19** (1) : 71-83 doi : 10.1111/j.1477-8947.1995.tb00594.x.

MEIJER M.-L., DE BOOIS I., SCHEFFER M., PORTIELJE R. & HOSPER H., 1999. – *Bio-manipulation in shallow lakes in The Netherlands: an evaluation of 18 case studies*. Dans : Walz N, Nixdorf B. *Shallow Lakes '98*. Dordrecht : Springer Netherlands, p. 13-30. doi : 10.1007/978-94-017-2986-4_2.

MELAND S., SUN Z., SOKOLOVA E., RAUCH S. & BRITAIN J. E., 2020. – A comparative study of macroinvertebrate biodiversity in highway stormwater ponds and natural ponds. *Science of The Total Environment*, **740** : 140029 doi : 10.1016/j.scitotenv.2020.140029.

MENDOZA G. DE. & CATALAN J., 2010. – Lake macroinvertebrates and the altitudinal environmental gradient in the Pyrenees. *Hydrobiologia*, **648** : 51-72 doi : 10.1007/s10750-010-0261-4.

MENDOZA G. DE., RICO E. & CATALAN J., 2012. – Predation by introduced fish constrains the thermal distribution of aquatic Coleoptera in mountain lakes. *Freshwater Biology*, **57** : 803-814 doi : 10.1111/j.1365-2427.2012.02746.x.

MENETREY N., OERTLI B. & LACHAVANNE J.-B., 2011. – The CIEPT: A macroinvertebrate-based multimetric index for assessing the ecological quality of Swiss lowland ponds. *Ecological Indicators*, **11** (2) : 590-600 doi : 10.1016/j.ecolind.2010.08.005.

MENÉTREY PERROTTET N., 2009. – *Elaboration d'une méthode d'évaluation de la qualité écologique des petits plans d'eau basée sur les communautés de macroinvertébrés*. Genève, 188 p.

MENOTTI F., 2004. – *Living on the Lake in Prehistoric Europe: 150 Years of Lake-Dwelling Research*. 1^{re} éd., Routledge doi : 10.4324/9780203583203.

MERETA S. T., BOETS P., AMBELU BAYIH A., MALU A., EPHREM Z., SISAY A., ENDALE H., YITBAREK M., JEMAL A., DE MEESTER L. & GOETHALS P. L. M., 2012. – Analysis of environmental factors determining the abundance and diversity of macroinvertebrate taxa in natural wetlands of Southwest Ethiopia. *Ecological Informatics*, **7** (1) : 52-61 doi : 10.1016/j.ecoinf.2011.11.005.

MERRITT R. W., CUMMINS K. W. & BERG M. B., 2017. – *Trophic Relationships of Macroinvertebrates*. Dans : *Methods in Stream Ecology, Volume 1*. Elsevier, p. 413-433. doi : 10.1016/B978-0-12-416558-8.00020-2.

METRO VANCOUVER., 2018. – *Ecological Health Framework*. Metro Vancouver, 48 p.

MEYBECK M. & HELMER R., 1989. – The quality of rivers: from pristine stage to global pollution. *Global and Planetary Change*, **1** (4) : 283-309.

MEYER M. D., DAVIS C. A. & DVORETT D., 2015. – Response of Wetland Invertebrate Communities to Local and Landscape Factors in North Central Oklahoma. *Wetlands*, **35** (3) : 533-546 doi : 10.1007/s13157-015-0642-6.

MICHELUTTI N., KEATLEY B. E., BRIMBLE S., BLAIS J. M., LIU H., DOUGLAS M. S. V., MALLORY M. L., MACDONALD R. W. & SMOL J. P., 2009. – Seabird-driven shifts in Arctic pond ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276** (1656) : 591-596 doi : 10.1098/rspb.2008.1103.

MIDDELBOE A. L. & MARKAGER S., 1997. – Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, **37** (3) : 553-568 doi : 10.1046/j.1365-2427.1997.00183.x.

MIGUEL-CHINCHILLA L., BOIX D., GASCÓN S. & COMÍN F. A., 2014a. – Macroinvertebrate biodiversity patterns during primary succession in manmade ponds in north-eastern Spain. *Journal of Limnology*, **73** (3) : 428-440 doi : 10.4081/jlimnol.2014.936.

MIGUEL-CHINCHILLA L., BOIX D., GASCÓN S. & COMÍN F. A., 2014b. – Taxonomic and functional successional patterns in macroinvertebrates related to flying dispersal abilities: a case study from isolated manmade ponds at reclaimed opencast coal mines. *Hydrobiologia*, **732** (1) : 111-122 doi : 10.1007/s10750-014-1851-3.

MILLER A. & AMBROSE R., 2000. – Sampling patchy distributions: comparison of sampling designs in rocky intertidal habitats. *Marine Ecology Progress Series*, **196** : 1-14 doi : 10.3354/meps196001.

MINEAR J. T. & KONDOLF G. M., 2009. – Estimating reservoir sedimentation rates at large spatial and temporal scales: A case study of California. *Water Resources Research*, **45** (12) doi : 10.1029/2007WR006703.

MINISTÈRE DE L'ÉCOLOGIE ET DU DÉVELOPPEMENT DURABLE., 2005. – Circulaire DCE 2005/11 relative à la typologie nationale des eaux de surface (cours d'eau, plans d'eau, eau de transition et eaux côtières) en application de la directive 2000/60/DCE du 23 octobre 2000 du Parlement et du Conseil établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau. : 18.

- MIRÓ A., 2015. – *Fish as local stressors of Pyrenean high mountain lakes: Arrival process and impact on amphibians and other organisms*. Barcelona : Universitat de Barcelona, 272 p.
- MIRÓ A. & VENTURA M., 2020. – Introduced fish in Pyrenean high mountain lakes: impact on amphibians and other organisms, and conservation implications. *Limnetica*, **39** (1) : 283-297 doi : 10.23818/limn.39.19.
- MITSCH W. J., BERNAL B., NAHLIK A. M., MANDER Ü., ZHANG L., ANDERSON C. J., JØRGENSEN S. E. & BRIX H., 2013. – Wetlands, carbon, and climate change. *Landscape Ecology*, **28** (4) : 583-597 doi : 10.1007/s10980-012-9758-8.
- MOKANY A., WOOD J. T. & CUNNINGHAM S. A., 2008. – Effect of shade and shading history on species abundances and ecosystem processes in temporary ponds. *Freshwater Biology*, **53** (10) : 1917-1928 doi : 10.1111/j.1365-2427.2008.02076.x.
- MØLLER A. & JENNIONS M. D., 2002. – How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia*, **132** (4) : 492-500 doi : 10.1007/s00442-002-0952-2.
- MØLLER T. R., RØRDAM C. P., MOLLER T. R. & RORDAM C. P., 1985. – Species Numbers of Vascular Plants in Relation to Area, Isolation and Age of Ponds in Denmark. *Oikos*, **45** (1) : 8 doi : 10.2307/3565216.
- MONDY C. P., 2012. – *De la communauté à l'individu : apport des traits des invertébrés benthiques dans la bio-évaluation des cours d'eau*. Lorraine, 392 p.
- MONDY C. P. & USSEGLIO-POLATERA P., 2013. – Using conditional tree forests and life history traits to assess specific risks of stream degradation under multiple pressure scenario. *Science of The Total Environment*, **461-462** : 750-760 doi : 10.1016/j.scitotenv.2013.05.072.
- MONDY C. P., VILLENEUVE B., ARCHAIMBAULT V. & USSEGLIO-POLATERA P., 2012. – A new macroinvertebrate-based multimetric index (I2M2) to evaluate ecological quality of French wadeable streams fulfilling the WFD demands: A taxonomical and trait approach. *Ecological Indicators*, **18** : 452-467 doi : 10.1016/j.ecolind.2011.12.013.
- MORMUL R., AHLGREN J. & BRÖNMARK C., 2018. – Snails have stronger indirect positive effects on submerged macrophyte growth attributes than zooplankton. *Hydrobiologia*, **807** : 165-173 doi : 10.1007/s10750-017-3391-0.
- MOSS B., 2007. – Shallow lakes, the water framework directive and life. What should it all be about? *Hydrobiologia*, **584** (1) : 381-394 doi : 10.1007/s10750-007-0601-1.
- , 2011. – Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters*, **1** (2) : 101-105 doi : 10.5268/IW-1.2.359.
- , 2017. – *Ponds and small lakes*. Exeter, UK : Pelagic Publishing, 226 p.
- MOSS B., MADGWICK J. & PHILLIPS G., 1997. – *A guide to the restoration of nutrient-enriched shallow lakes*. Repr., Norwich, Norfolk : Broads Authority [u.a.], 180 p.
- MOUQUET N. & LOREAU M., 2003. – Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. *The American naturalist*, **162** : 544-57 doi : 10.1086/378857.

MULDERIJ G., VAN NES E. H. & VAN DONK E., 2007. – Macrophyte–phytoplankton interactions: The relative importance of allelopathy versus other factors. *Ecological Modelling*, **204** (1-2) : 85-92 doi : 10.1016/j.ecolmodel.2006.12.020.

MUNIZ I. P., 1990. – Freshwater acidification: its effects on species and communities of freshwater microbes, plants and animals. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences*, **97** : 227-254 doi : 10.1017/S0269727000005364.

MURKIN H. R. & WRUBLESKI D. A., 1988. – *Aquatic invertebrates of freshwater wetlands: function and ecology*. Dans : *The Ecology and Management of Wetlands: Volume 1: Ecology of Wetlands*. Springer, p. 239-249.

MURPHY K. J., 2002. – Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. *Aquatic Botany*, **73** (4) : 287-324 doi : 10.1016/S0304-3770(02)00028-1.

MURRAY-HUDSON M., LANE C. R., NORTH S. & BROWN M. T., 2012. – Macrophyte Species Distribution, Indices of Biotic Integrity, and Sampling Intensity in Isolated Florida Marshes. *Wetlands*, **32** (3) : 449-460 doi : 10.1007/s13157-012-0278-8.

-N-

NAMAYANDEH A. & QUINLAN R., 2011. – Benthic Macroinvertebrate Communities in Arctic Lakes and Ponds of Central Nunavut, Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **43** (3) : 417-428 doi : 10.1657/1938-4246-43.3.417.

NATHAN R., LOWE L. & MERZ S. K., 2012. – The hydrologic impacts of farm dams. *Australian Journal of Water Resources*, **16** (1) : 10.

NENTWIG W., BACHER S., KUMSCHICK S., PYŠEK P. & VILÀ M., 2018. – More than “100 worst” alien species in Europe. *Biological Invasions*, **20** (6) : 1611-1621 doi : 10.1007/s10530-017-1651-6.

NICOLET P., BIGGS J., FOX G., HODSON M. J., REYNOLDS C., WHITFIELD M. & WILLIAMS P., 2004. – The wetland plant and macroinvertebrate assemblages of temporary ponds in England and Wales. *Biological Conservation*, **120** (2) : 261-278 doi : 10.1016/j.biocon.2004.03.010.

NILSSON A. N., 2005. – *Aquatic insects of north Europe - a taxonomic handbook*. Stenstrup, Denmark : Apollo Books, 274 p.

NILSSON A. & SÖDERBERG H., 1996. – Abundance and species richness patterns of diving beetles (Coleoptera, Dytiscidae) from exposed and protected sites in 98 northern Swedish lakes. *Hydrobiologia*, **321** : 83-88 doi : 10.1007/BF00018680.

NILSSON A. & SVENSSON B., 1995. – Assemblages of dytiscid predators of culicid prey in relation to environmental factors in natural clear-cut boreal swamp forest pools. *Hydrobiologia*, **308** : 183-196 doi : 10.1007/BF00006870.

NISBET M. & VERNEAUX J., 1970. – Composantes chimiques des eaux courantes. Discussion et proposition de classes en tant que bases d'interprétation des analyses chimiques. *Annales de Limnologie*, **6** (2) : 161-190 doi : 10.1051/limn/1970015.

NIXDORF B. & DENEKE R., 1997. – *Why 'very shallow' lakes are more successful opposing reduced nutrient loads.* Dans : Kufel L, Prejs A, Rybak JI. *Shallow Lakes '95.* Dordrecht : Springer Netherlands, p. 269-284. doi : 10.1007/978-94-011-5648-6_28.

NÖGES P., NOGES T., TUVIKENE L., HALINA S., LIGEZA S., KORNIJÓW R., PEĆZUŁA W., BECARES E., GARCÍA-CRIADO F., ALVAREZ-CARRERA C., FERNÁNDEZ-ALÁEZ C., FERRIOL C., MIRACLE M., VICENTE E., ROMO S. ET AL., 2003. – Factors controlling hydrochemical and trophic state variables in 86 shallow lakes in Europe. *Hydrobiologia*, **506-509** : 51-58 doi : 10.1023/B:HYDR.0000008541.36537.51.

NOSEK J., VÁSÁRHELYI T., BAKONYI G. & OERTEL N., 2007. – Spatial pattern of water bugs (Nepomorpha, Gerromorpha) at different scales in the Szigetköz (Hungary). *Biologia*, **62** : 345-350 doi : 10.2478/s11756-007-0057-9.

NÚÑEZ G., FERNÁNDEZ-ALÁEZ C., FERNÁNDEZ-ALÁEZ M. & TRIGAL C., 2015. – Proposal of a typology of Spanish mountain lakes and ponds using the composition of functional groups of macrophytes. *Limnetica*, (34) : 507-526 doi : 10.23818/limn.34.38.

NYSTRÖM P., BRÖNMARK C. & GRANELI W., 1999. – Influence of an Exotic and a Native Crayfish Species on a Littoral Benthic Community. *Oikos*, **85** (3) : 545 doi : 10.2307/3546704.

-O-

O'CONNOR T. G., 2001. – Effect of small catchment dams on downstream vegetation of a seasonal river in semi-arid African savanna. *Journal of Applied Ecology*, **38** (6) : 1314-1325 doi : 10.1046/j.0021-8901.2001.00680.x.

OERTLI B., 2018. – Editorial: Freshwater biodiversity conservation: The role of artificial ponds in the 21st century. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **28** (2) : 264-269 doi : 10.1002/aqc.2902.

OERTLI B., AUDERSET JOYE D., CASTELLA E., JUGE R. & LACHAVANNE J.-B., 2000. – *Diversité biologique et typologie écologique des étangs et petits lacs de Suisse.*, 348 p.

OERTLI B., AUDERSET JOYE D., CASTELLA E., JUGE R., LEHMANN A. & LACHAVANNE J.-B., 2005a. – PLOCH: a standardized method for sampling and assessing the biodiversity in ponds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15** (6) : 665-679 doi : 10.1002/aqc.744.

OERTLI B., BIGGS J., CÉRÉGHINO R., GRILLAS P., JOLY P. & LACHAVANNE J.-B., 2005b. – Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **15** (6) : 535-540 doi : 10.1002/aqc.752.

OERTLI B. & FROSSARD P.-A., 2013. – *Mares et étangs: écologie, gestion, aménagement et valorisation.* Lausanne (Suisse) : Presses polytechniques et universitaires romandes, 480 p.

OERTLI B., INDERMUEHLE N., ANGÉLIBERT S., HINDEN H. & STOLL A., 2008. – Macroinvertebrate assemblages in 25 high alpine ponds of the Swiss National Park (Cirque of Macun) and relation to environmental variables. *Hydrobiologia*, **597** (1) : 29-41 doi : 10.1007/s10750-007-9218-7.

OERTLI B., JOYE D. A., CASTELLA E., JUGE R., CAMBIN D. & LACHAVANNE J.-B., 2002. – Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation*, **104** (1) : 59-70 doi : 10.1016/S0006-3207(01)00154-9.

OKAMURA B., HARTIKAINEN H. & TREW J., 2019. – Waterbird-Mediated Dispersal and Freshwater Biodiversity: General Insights From Bryozoans. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **7** doi : 10.3389/fevo.2019.00029.

ØKLAND J., 1992. – Effects of acidic water on freshwater snails: results from a study of 1000 lakes throughout Norway. *Environmental Pollution*, **78** (1-3) : 127-130 doi : 10.1016/0269-7491(92)90020-B.

OKSANEN J., BLANCHET G., FRIENDLY M., KINDT R., LEGENDRE P., MCGLINN D., MINCHIN P. R., O'HARA R. B., SIMPSON G. L., SOLYMOS P., STEVENS M. H., SZOEC S. & WAGNER H., 2019. – « *Package vegan* » - *Community Ecology Package.*, 296 p.

OLLEY J. & WALLBRINK P., 2004. – *Recent trends in turbidity and suspended sediment loads in the Murrumbidgee River, NSW, Australia.* Dans : *Sediment Transfer through the Fluvial System.* Moscow, p. 125-129.

ØSENBERG C. & MITTELBACH G., 1989. – Effects of Body Size on the Predator-Prey Interaction Between Pumpkinseed Sunfish and Gastropods. *Ecological Monographs*, **59** : 405-432 doi : 10.2307/1943074.

O'SULLIVAN P. E. & REYNOLDS C. S., 2005. – *The Lakes Handbook Volume 2 - Lake restoration and rehabilitation.* Blackwell Science, 570 p.

-P-

PADISÁK J. & REYNOLDS C. S., 2003. – Shallow lakes: the absolute, the relative, the functional and the pragmatic. *Hydrobiologia*, **506-509** (1-3) : 1-11 doi : 10.1023/B:HYDR.0000008630.49527.29.

PAERL H. W. & HUISMAN J., 2008. – Blooms Like It Hot. *Science*, **320** (5872) : 57-58 doi : 10.1126/science.1155398.

PAISLEY M. F., TRIGG D. J. & WALLEY W. J., 2014. – Revision of the Biological Monitoring Working Party (BMWP) score system: derivation of present-only and abundance-related scores from field data. *River Research and Applications*, **30** : 887-904 doi : 10.1002/rra.2686.

PAJUNEN V. I. & JANSSON A., 1969. – Dispersal of the rock pool corixids *Arctocorisa carinata* (Sahlb.) and *Callicorixa producta* (Reut.) (Heteroptera, Corixidae). *Annales Zoologici Fennici*, **6** (4) : 391-427.

PAJUNEN V. & PAJUNEN I., 2003. – Habitat selection in rock pool corixids: The effect of local density on dispersal. *Hydrobiologia*, **495** : 73-78 doi : 10.1023/A:1025459905211.

PALIK B., BATZER D. P., BUECH R., NICHOLS D., CEASE K., EGELAND L. & STREBLOW D. E., 2001. – Seasonal pond characteristics across a chronosequence of adjacent forest ages in northern Minnesota, USA. *Wetlands*, **21** (4) : 532-542 doi : 10.1672/0277-5212(2001)021[0532:SPCAAC]2.0.CO;2.

PALMER M., 1992. – *A botanical classification of standing waters in Great Britain and a method for the use of macrophyte flora in assessing changes in water quality. incorporating a reworking data, 1992.* Nature Conservancy Council, 40 p.

PAN B.-Z., WANG H.-Z., PUSCH M. T. & WANG H.-J., 2015. – Macroinvertebrate responses to regime shifts caused by eutrophication in subtropical shallow lakes. *Freshwater Science*, **34** (3) : 942-952 doi : 10.1086/682077.

PANTE E. & DUSTAN P., 2012. – Getting to the Point: Accuracy of Point Count in Monitoring Ecosystem Change. *Journal of Marine Biology*, **2012** : 7 doi : <https://doi.org/10.1155/2012/802875>.

PARENDES L. & JONES J., 2000. – Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H. *Andrews experimental forest, Oregon. Conservation Biology*, **14** .

PARKOS J. J. I., SANTUCCI V. J. & WAHL D. H., 2003. – Effects of adult common carp (*Cyprinus carpio*) on multiple trophic levels in shallow mesocosms. **60** : 11.

PASSY P., GARNIER J., BILLEN G., FESNEAU C. & TOURNEBIZE J., 2012. – Restoration of ponds in rural landscapes: Modelling the effect on nitrate contamination of surface water (the Seine River Basin, France). *Science of the Total Environment*, **430** : 280-290 doi : 10.1016/j.scitotenv.2012.04.035.

PAUKERT C. P. & WILLIS D. W., 2003. – Aquatic Invertebrate Assemblages in Shallow Prairie Lakes: Fish and Environmental Influences. *Journal of Freshwater Ecology*, **18** (4) : 523-536 doi : 10.1080/02705060.2003.9663993.

PEBESMA E., 2018. – Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal*, **10** (1) : 439 doi : 10.32614/RJ-2018-009.

PECK S. B., 1975. – Amphipod dispersal in the fur of aquatic mammals. *Canadian Field Naturalist*, **89** : 181-182.

PEDROSA F., BERCÉ W., LEVI T., PIRES M. & GALETTI M., 2019. – Seed dispersal effectiveness by a large-bodied invasive species in defaunated landscapes. *Biotropica*, **51** (6) : 862-873 doi : 10.1111/btp.12706.

PELLETIER M. C., EBERSOLE J., MULVANEY K., RASHLEIGH B., GUTIERREZ M. N., CHINTALA M., KUHN A., MOLINA M., BAGLEY M. & LANE C., 2020. – Resilience of aquatic systems: Review and management implications. *Aquatic sciences*, **82** (2) : 1-44 doi : 10.1007/s00027-020-00717-z.

PEREIRA S. A., TRINDADE C. R. T., ALBERTONI E. F. & PALMA-SILVA C., 2012. – Aquatic macrophytes as indicators of water quality in subtropical shallow lakes, Southern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **24** (1) : 52-63 doi : 10.1590/S2179-975X2012005000026.

PÉREZ LLORÉNS J. L., 2008. – *Impacts of Climate Change on Wetland Ecosystems*. Saragosse, p. 14.

PÉREZ-BILBAO A., CALAPEZ A. R. & FEIO M. J., 2014. – Aquatic Coleoptera distribution patterns and their environmental drivers in central Portugal, Iberian Peninsula. *Limnologica*, **46** : 45-57 doi : 10.1016/j.limno.2013.12.006.

PÉRILLON C. & HILT S., 2016. – Groundwater influence differentially affects periphyton and macrophyte production in lakes. *Hydrobiologia*, **778** (1) : 91-103 doi : 10.1007/s10750-015-2485-9.

PÉRILLON C., VAN DE WEYER K., PÄZOLT J., KASPRZAK P. & HILT S., 2018. – Changes in submerged macrophyte colonization in shallow areas of an oligo-mesotrophic lake and the potential role of groundwater. *Limnologica*, **68** : 168-176 doi : 10.1016/j.limno.2017.03.002.

PETERS J. A. & LODGE D. M., 2010. – *Littoral zone*. Dans : Likens GE. *Lake ecosystem ecology: a global perspective: a derivative of Encyclopedia of inland waters*. Amsterdam ; Boston : Elsevier/Academic Press, p. 18-25.

PETTS G. E. & AMOROS C., 1996. – *The Fluvial Hydrosystems*. Dordrecht : Springer Netherlands, 322 p.

PETTS G. E., MÖLLER H. & ROUX A. L., 1989. – *Historical change of large alluvial rivers: western Europe*. Chichester ; New York : Wiley, 355 p.

PICARD L., 2016. – *Evaluation biologique des mares de Bretagne - Application de l'IcoCAM - Année 1*. GRECIA, 114 p.

PICCIONI F., CASENAVE C., LEMAIRE B. J., LE MOIGNE P., DUBOIS P. & VINÇON-LEITE B., 2020. – *The response of small and shallow lakes to climate change: new insights from hindcast modelling*. Dynamics of the Earth system: models doi : 10.5194/esd-2020-51.

PICKETT S. T. & WHITE P. S., 1985. – *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando, Fla : Academic Press, 472 p.

PIP E. & ROBINSON G. G. C., 1984. – A comparison of algal periphyton composition on eleven species of submerged macrophytes. *Hydrobiological Bulletin*, **18** (2) : 109-118 doi : 10.1007/BF02257050.

PISCART C., MORETEAU J.-C. & BEISEL J.-N., 2005. – Biodiversity and Structure of Macroinvertebrate Communities Along a Small Permanent Salinity Gradient (Meurthe River, France). *Hydrobiologia*, **551** : 227-236 doi : 10.1007/s10750-005-4463-0.

PÍPALOVÁ I., 2002. – Initial impact of low stocking density of grass carp on aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, **73** (1) : 9-18 doi : 10.1016/S0304-3770(01)00222-4.

POKORNÝ J. & BJÖRK S., 2010. – *Development of Aquatic Macrophytes in Shallow Lakes and Ponds*. Dans : Eiseltová M. *Restoration of Lakes, Streams, Floodplains, and Bogs in Europe*. Dordrecht : Springer Netherlands, p. 37-43. doi : 10.1007/978-90-481-9265-6_3.

POREJ D. & HETHERINGTON T. E., 2005. – Designing Wetlands for Amphibians: The Importance of Predatory Fish and Shallow Littoral Zones in Structuring of Amphibian Communities. *Wetlands Ecology and Management*, **13** (4) : 445-455 doi : 10.1007/s11273-004-0522-y.

POST D. M., TAYLOR J. P., KITCHELL J. F., OLSON M. H., SCHINDLER D. E. & HERWIG B. R., 1998. – The Role of Migratory Waterfowl as Nutrient Vectors in a Managed Wetland. *Conservation Biology*, **12** (4) : 910-920.

POTTHOFF A. J., HERWIG B. R., HANSON M. A., ZIMMER K. D., BUTLER M. G., REED J. R., PARSONS B. G. & WARD M. C., 2008. – Cascading food-web effects of piscivore introductions in shallow lakes. *Journal of Applied Ecology*, **45** (4) : 1170-1179 doi : 10.1111/j.1365-2664.2008.01493.x.

POURRIOT R. & MEYBECK M., 1995. – *Limnologie générale*. Paris; Milan; Barcelone : Masson, 956 p.

POWER M. E., DIETRICH W. E. & FINLAY J. C., 1996. – Dams and downstream aquatic biodiversity: Potential food web consequences of hydrologic and geomorphic change. *Environmental Management*, **20** (6) : 887-895 doi : 10.1007/BF01205969.

PULZATTO M. M., CUNHA E. R., DAINEZ-FILHO M. S. & THOMAZ S. M., 2019. – Association Between the Success of an Invasive Macrophyte, Environmental Variables and Abundance of a Competing Native Macrophyte. *Frontiers in Plant Science*, **10** : 514 doi : 10.3389/fpls.2019.00514.

-Q-

QGIS DEVELOPMENT TEAM., 2021. – QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org/fr/site/> Consulté le 6/3/2021.

QUINN G. P. & KEOUGH M. J., 2002. – *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge, UK; New York : Cambridge University Press, 537 p.

-R-

R CORE TEAM., 2020. – R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

RADOMSKI P. & GOEMAN T., 2001. – Consequences of Human Lakeshore Development on Emergent and Floating-Leaf Vegetation Abundance. *North American Journal of Fisheries Management - NORTH AM J FISH MANAGE*, **21** : 46-61 doi : 10.1577/1548-8675(2001)021<0046:COHLDO>2.0.CO;2.

RAHBEK C., 1995. – The Elevational Gradient of Species Richness: A Uniform Pattern? *Ecography*, **18** (2) : 200-205.

REASER J. K., BURGIEL S. W., KIRKEY J., BRANTLEY K. A., VEATCH S. D. & BURGOS-RODRÍGUEZ J., 2020. – The early detection of and rapid response (EDRR) to invasive species: a conceptual framework and federal capacities assessment. *Biological Invasions*, **22** (1) : 1-19 doi : 10.1007/s10530-019-02156-w.

REES S. E., 1997. – The historical and cultural importance of ponds and small lakes in Wales, UK. **7** : 7.

REHMAN F., PERVEZ A., KHATTAK B. N. & AHMAD R., 2017. – Constructed Wetlands: Perspectives of the Oxygen Released in the Rhizosphere of Macrophytes: Water. *CLEAN - Soil, Air, Water*, **45** (1) doi : 10.1002/clen.201600054.

REISS K. C. & BROWN M. T., 2005. – *Developing Biological Indicators for Isolated Depressional Forested Wetlands*. Gainesville, Florida : University of Florida, 182 p.

REISS K. C., BROWN M. T. & LANE C. R., 2010. – Characteristic community structure of Florida's subtropical wetlands: the Florida wetland condition index for depressional marshes, depressional forested, and flowing water forested wetlands. *Wetlands Ecology and Management*, **18** (5) : 543-556 doi : 10.1007/s11273-009-9132-z.

RENAULT D., MANFRINI E., LEROY B., DIAGNE C., BALLESTEROS-MEJIA L., ANGULO E. & COURCHAMP F., 2021. – Biological invasions in France: Alarming costs and even more alarming knowledge gaps. *NeoBiota*, **67** : 191-224 doi : 10.3897/neobiota.67.59134.

RENNIE M. D. & JACKSON L. J., 2005. – The influence of habitat complexity on littoral invertebrate distributions: patterns differ in shallow prairie lakes with and without fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62** (9) : 2088-2099 doi : 10.1139/f05-123.

RESH V. H. & MCELRAVY E. P., 1993. – *Contemporary quantitative approaches to biomonitoring*. Dans : *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. New York : Chapman and Hall, p. 159-194.

RIATO L. & LEIRA M., 2020. – Heterogeneity of epiphytic diatoms in shallow lakes: Implications for lake monitoring. *Ecological Indicators*, **111** : 105988 doi : 10.1016/j.ecolind.2019.105988.

RIBEIRO R., CARRETERO M. A., SILLERO N., ALARCOS G., ORTIZ-SANTALIESTRA M., LIZANA M. & LLORENTE G. A., 2011. – The pond network: can structural connectivity reflect on (amphibian) biodiversity patterns? *Landscape Ecology*, **26** (5) : 673-682 doi : 10.1007/s10980-011-9592-4.

RICKLEFS R. E. & MILLER G. L., 2000. – *Ecology*. 4th ed., New York : W.H. Freeman & Co, 822 p.

ROBERTSON J. D., 1941. – The function and metabolism of calcium in the invertebrata. *Biological Reviews*, **16** (2) : 106-133 doi : 10.1111/j.1469-185X.1941.tb01097.x.

RODRÍGUEZ C. F., BECARES E., FERNÁNDEZ-ALÁEZ M., FERNÁNDEZ-ALÁEZ C., CAPDEVILA-ARGÜELLES L. & ZILLETI B., 2005. – Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions*, **7** : 75-85 doi : 10.1007/1-4020-3870-4_7.

RODRÍGUEZ-PÉREZ H., HILAIRE S. & MESLÉARD F., 2016. – Temporary pond ecosystem functioning shifts mediated by the exotic red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*): a mesocosm study. *Hydrobiologia*, **767** (1) : 333-345 doi : 10.1007/s10750-015-2523-7.

RONDEL C., DANIS P.-A. & DAUFRESNE M., 2012. – *Typologie thermo-mictique Application à une classification des lacs français Rapport final*.

RØRSLETT B., 1991. – Principal determinants of aquatic macrophyte richness in northern European lakes. *Aquatic Botany*, **39** (1-2) : 173-193 doi : 10.1016/0304-3770(91)90031-Y.

ROSSET V., ANGÉLIBERT S., ARTHAUD F., BORNETTE G., ROBIN J., WEZEL A., VALLOD D. & OERTLI B., 2014. – Is eutrophication really a major impairment for small waterbody biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, **51** (2) : 415-425 doi : 10.1111/1365-2664.12201.

ROSSET V., LEHMANN A. & OERTLI B., 2010. – Warmer and richer? Predicting the impact of climate warming on species richness in small temperate waterbodies: POND SPECIES RICHNESS UNDER CLIMATE WARMING. *Global Change Biology*, **16** (8) : 2376-2387 doi : 10.1111/j.1365-2486.2010.02206.x.

ROSSET V., SIMAIKA J. P., ARTHAUD F., BORNETTE G., VALLOD D., SAMWAYS M. J. & OERTLI B., 2013. – Comparative assessment of scoring methods to evaluate the conservation value of pond and small lake biodiversity: ASSESSMENT OF CONSERVATION VALUE OF POND AND SMALL LAKE BIODIVERSITY. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **23** (1) : 23-36 doi : 10.1002/aqc.2287.

ROTH N., ZODER S., ZAMAN A. A., THORN S. & SCHMIDL J., 2020. – Long-term monitoring reveals decreasing water beetle diversity, loss of specialists and community shifts over the past 28 years. *Insect Conservation and Diversity*, **13** (2) : 140-150 doi : 10.1111/icad.12411.

ROTHLISBERGER J., CHADDERTON W., McNULTY J. & LODGE D., 2010. – Aquatic Invasive Species Transport via Trailered Boats: What Is Being Moved, Who Is Moving It, and What Can Be Done. *Fisheries*, **35** : 121-132 doi : 10.1577/1548-8446-35.3.121.

ROUISSI M., BOIX D., MULLER S. D., GASCÓN S., RUHÍ A., SALA J., BOUATTOUR A., BEN HAJ JILANI I., GHRABI-GAMMAR Z., BEN SAAD-LIMAM S. & DAOUD-BOUATTOUR A., 2014. – Spatio-temporal variability of faunal and floral assemblages in Mediterranean temporary wetlands. *Comptes Rendus Biologies*, **337** (12) : 695-708 doi : 10.1016/j.crv.2014.09.006.

RUSHTON S. P., HILL D. & CARTER S. P., 1994. – The Abundance of River Corridor Birds in Relation to Their Habitats: A Modelling Approach. *The Journal of Applied Ecology*, **31** (2) : 313 doi : 10.2307/2404546.

-S-

SAGER L. & LACHAVANNE J.-B., 2009. – The M-NIP: a macrophyte-based Nutrient Index for Ponds. *Hydrobiologia*, **634** (1) : 43-63 doi : 10.1007/s10750-009-9899-1.

SAJALOLI B., LIMOGES O., DUTILLEUL C. & THULIÉ A., 2000. – Contribution des mares à la qualité biologique et sociale des territoires. Exemples pris dans le Bassin parisien. Dans : *L'eau, de la cellule au paysage*. Paris : Elsevier, p. 235-250.

SALVARINA I., GRAVIER D. & ROTHHAUPT K., 2018. – Seasonal bat activity related to insect emergence at three temperate lakes. *Ecology and Evolution*, **8** (7) : 3738-3750 doi : 10.1002/ece3.3943.

SANDERSON R. A., EYRE M. D. & RUSHTON S. P., 2005. – Distribution of selected macroinvertebrates in a mosaic of temporary and permanent freshwater ponds as explained by autologistic models. *Ecography*, **28** (3) : 355-362 doi : 10.1111/j.0906-7590.2005.04093.x.

SAND-JENSEN K., ANDERSEN M. R., MARTINSEN K. T., BORUM J., KRISTENSEN E. & KRAGH T., 2019. – Shallow plant-dominated lakes – extreme environmental variability, carbon cycling and ecological species challenges. *Annals of Botany*, **124** (3) : 355-366 doi : 10.1093/aob/mcz084.

SANTAMARÍA L., 2002. – Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica*, **23** (3) : 137-154 doi : 10.1016/S1146-609X(02)01146-3.

SANTONJA M., LE ROUZIC B. & THIÉBAUT G., 2018. – Seasonal dependence and functional implications of macrophyte-phytoplankton allelopathic interactions. *Freshwater Biology*, **63** (9) : 1161-1172 doi : 10.1111/fwb.13124.

SANTOS T. R. DOS., FERRAGUT C., SANTOS T. R. DOS. & FERRAGUT C., 2018. – Changes in the taxonomic structure of periphytic algae on a free-floating macrophyte (*Utricularia foliosa* L.) in relation to macrophyte richness over seasons. *Acta Botanica Brasílica*, **32** (4) : 595-601 doi : 10.1590/0102-33062018abb0031.

SANTUCCI V. J., GEPHARD S. R. & PESCIPELLI S. M., 2005. – Effects of Multiple Low-Head Dams on Fish, Macroinvertebrates, Habitat, and Water Quality in the Fox River, Illinois. *North American Journal of Fisheries Management*, **25** (3) : 975-992 doi : 10.1577/M03-216.1.

SAULINO H. H., LEITE-ROSSI L. A. & TRIVINHO-STRIXINO S., 2017. – The effect of small reservoirs on chironomid diversity and trait composition in Savanna streams: evidence for Serial Discontinuity Concept. *Hydrobiologia*, **793** (1) : 109-119 doi : 10.1007/s10750-016-3013-2.

SAULNIER-TALBOT É. & LAVOIE I., 2018. – Uncharted waters: the rise of human-made aquatic environments in the age of the “Anthropocene”. *Anthropocene*, **23** : 29-42 doi : 10.1016/j.ancene.2018.07.003.

SAVAGE A., 1994. – The distribution of Corixidae in relation to the water quality of British lakes: A monitoring model. *Freshwater Forum*, **4** (1) : 32-61.

SAVAGE A. A., 1982. – Use of water boatmen (Corixidae) in the classification of lakes. *Biological Conservation*, **23** (1) : 55-70 doi : 10.1016/0006-3207(82)90053-2.

SCHABETSBERGER R., LUGER M. S., DROZDOWSKI G. & JAGSCH A., 2009. – Only the small survive: monitoring long-term changes in the zooplankton community of an Alpine lake after fish introduction. *Biological Invasions*, **11** (6) : 1335-1345 doi : 10.1007/s10530-008-9341-z.

SCHARTAU A., MOE J., SANDIN L., MCFARLAND B. & RADDUM G., 2008. – Macroinvertebrate indicators of lake acidification: Analysis of monitoring data from UK, Norway and Sweden. *Aquatic Ecology*, **42** : 293-305 doi : 10.1007/s10452-008-9186-7.

SCHEFFER M., 2001. – Alternative Attractors of Shallow Lakes. *The Scientific World JOURNAL*, **1** : 254-263 doi : 10.1100/tsw.2001.62.

—., 2004. – *Ecology of shallow lakes*. Reprinted with corr., Dordrecht : Kluwer, 357 p.

SCHEFFER M. & CARPENTER S. R., 2003. – Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, **18** (12) : 648-656 doi : 10.1016/j.tree.2003.09.002.

SCHEFFER M., VAN GEEST G. J., ZIMMER K., JEPPESEN E., SØNDERGAARD M., BUTLER M. G., HANSON M. A., DECLERCK S. & DE MEESTER L., 2006. – Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos*, **112** (1) : 227-231 doi : 10.1111/j.0030-1299.2006.14145.x.

SCHEFFER M., HOSPER S. H., MEIJER M.-L., MOSS B. & JEPPESEN E., 1993. – Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*, **8** (8) : 275-279 doi : 10.1016/0169-5347(93)90254-M.

SCHEFFER M. & NES E. H., 2007. – Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*, **584** (1) : 455-466 doi : 10.1007/s10750-007-0616-7.

SCHEFFER M. & VAN NES E. H., 2007. – Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*, **584** (1) : 455-466 doi : 10.1007/s10750-007-0616-7.

SCHEIFHACKEN N., FIEK C. & ROTHHAUPT K.-O., 2007. – Complex spatial and temporal patterns of littoral benthic communities interacting with water level fluctuations and wind exposure in the littoral zone of a large lake. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, **169** (2) : 115-129 doi : 10.1127/1863-9135/2007/0169-0115.

SCHER O., 2005. – *Les bassins d'eau pluviale autoroutiers en région Méditerranéenne: Fonctionnement et Biodiversité - Evaluation de l'impact de la pollution routière sur les communautés animales aquatiques*. Marseille : Université de Provence - Aix-Marseille 1, 298 p.

—., 2008. – *The French pondscape, state of the art*. Valancia, Spain.

SCHILLING E., LOFTIN C. & HURYN A., 2008. – Macroinvertebrates as indicator of fish absence in naturally fishless lakes. *Freshwater Biology*, **54** : 181-202 doi : 10.1111/j.1365-2427.2008.02096.x.

—., 2009. – Effects of introduced fish on macroinvertebrate communities in historically fishless headwater and kettle lakes. *Biological Conservation*, **142** : 3030-3038 doi : 10.1016/j.biocon.2009.08.003.

SCHINDLER D. W., 2006. – Recent advances in the understanding and management of eutrophication. *Limnology and Oceanography*, **51** (1part2) : 356-363 doi : 10.4319/lo.2006.51.1_part_2.0356.

SCHMADEL N. M., HARVEY J. W., ALEXANDER R. B., SCHWARZ G. E., MOORE R. B., ENG K., GOMEZ-VELEZ J. D., BOYER E. W. & SCOTT D., 2018. – Thresholds of lake and reservoir connectivity in river networks control nitrogen removal. *Nature Communications*, **9** (1) : 1-10 doi : 10.1038/s41467-018-05156-x.

SCHMIDL J., 2003. – Bioindikation stehender Gewässer anhand adephager Wasserkäfer: Grundlagen, Synökologie und Bewertungskriterien für die landschaftsökologische Anwendung. *Dissertation Universität Erlangen-Nürnberg 2003 (reprint 2010)*, : 237.

SCHOUTEN M. A., VERWEIJ P. A., BARENDREGT A., KLEUKERS R. M. J. C., KALKMAN V. J. & DE RUITER P. C., 2009. – Determinants of species richness patterns in the Netherlands across multiple taxonomic groups. *Biodiversity and Conservation*, **18** (1) : 203-217 doi : 10.1007/s10531-008-9467-4.

SCHRIEVER T. & WILLIAMS D., 2013. – Influence of pond hydroperiod, size, and community richness on food-chain length. *Freshwater Science*, **32** : 964-975 doi : 10.1899/13-008.1.

SCHUM J. E. & MALY E. J., 2000. – Complex interactions among aquatic insect larvae and *Daphnia* in a small pond ecosystem. *SIL Proceedings, 1922-2010*, **27** (4) : 1784-1787 doi : 10.1080/03680770.1998.11901548.

SCIANDRELLO S., PRIVITERA M., PUGLISI M. & MINISSALE P., 2016. – Diversity and spatial patterns of plant communities in volcanic temporary ponds of Sicily (Italy). *Biologia*, **71** (7) doi : 10.1515/biolog-2016-0096.

SCUDDER G. G. E., 1983. – A review of factors governing the distribution of two closely related corixids in the saline lakes of British Columbia. *Hydrobiologia*, **105** (1) doi : 10.1007/bf00025184.

SEALE D. B., 1980. – Influence of Amphibian Larvae on Primary Production, Nutrient Flux, and Competition in a Pond Ecosystem. *Ecology*, **61** (6) : 1531-1550 doi : 10.2307/1939059.

SEEBENS H., BLACKBURN T. M., DYER E. E., GENOVESI P., HULME P. E., JESCHKE J. M., PAGAD S., PYŠEK P., WINTER M., ARIANOUTSOU M., BACHER S., BLASIUS B., BRUNDU G., CAPINHA C., CELESTI-GRAPOW L. ET AL., 2017. – No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, **8** (1) : 14435 doi : 10.1038/ncomms14435.

SENDER J., 2016. – The effect of riparian forest shade on the structural characteristics of macrophytes in a mid-forest lake. *Applied Ecology and Environmental Research*, **14** (3) : 249-261 doi : 10.15666/aeer/1403_249261.

SEYMOUR M., RÄSÄNEN K., HOLDEREGGER R. & KRISTJÁNSSON B. K., 2013. – Connectivity in a pond system influences migration and genetic structure in threespine stickleback. *Ecology and Evolution*, **3** (3) : 492-502 doi : 10.1002/ece3.476.

SHANNON C. E., 1948. – A Mathematical Theory of Communication. *The Bell System Technical Journal*, **27** : 379-343.

SHARMA H., 2020. – *Main challenges and drivers of biodiversity loss in France: a literature review*. Future earth, 37 p.

SHELLEY H., 2009. – *A guide to monitoring the ecological quality of ponds and canals using PSYM.*, 15 p.

SHETH B. P. & THAKER V. S., 2017. – DNA barcoding and traditional taxonomy: an integrated approach for biodiversity conservation. *Genome*, **60** (7) : 618-628 doi : 10.1139/gen-2015-0167.

SHMIDA A. & WILSON M. V., 1985. – Biological Determinants of Species Diversity. *Journal of Biogeography*, **12** (1) : 1 doi : 10.2307/2845026.

SHORT F. T., KOSTEN S., MORGAN P. A., MALONE S. & MOORE G. E., 2016. – Impacts of climate change on submerged and emergent wetland plants. *Aquatic Botany*, **135** : 3-17 doi : 10.1016/j.aquabot.2016.06.006.

SIMBERLOFF D. & HOLLE B. V., 1999. – Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, **1** : 21-32.

SIMPSON J. T., 1991. – *Volunteer Lake Monitoring: A Methods Manual*. U.S. Environmental Protection Agency, 130 p.

SMITH L. M. & KADLEC J. A., 1983. – Seed Banks and Their Role During Drawdown of a North American Marsh. *The Journal of Applied Ecology*, **20** (2) : 673 doi : 10.2307/2403534.

SMITH S. D. A. & RULE M. J., 2002. – Artificial substrata in a shallow sublittoral habitat: do they adequately represent natural habitats or the local species pool? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **277** (1) : 25-41 doi : 10.1016/S0022-0981(02)00242-3.

SOLIMINI A. G., BAZZANTI M., RUGGIERO A. & CARCHINI G., 2007. – Developing a multimetric index of ecological integrity based on macroinvertebrates of mountain ponds in central Italy. *Hydrobiologia*, **597** (1) : 109-123 doi : 10.1007/s10750-007-9226-7.

SØNDERGAARD M., JEPPESEN E. & JENSEN J. P., 2005. – Pond or lake: does it make any difference? *Archiv für Hydrobiologie*, **162** (2) : 143-165 doi : 10.1127/0003-9136/2005/0162-0143.

SØNDERGAARD M., PHILLIPS G., HELLSTEN S., KOLADA A., ECKE F., MÄEMETS H., MJELDE M., AZZELLA M. M. & OGGIONI A., 2013. – Maximum growing depth of submerged macrophytes in European lakes. *Hydrobiologia*, **704** (1) : 165-177 doi : 10.1007/s10750-012-1389-1.

SONG Y., LIEW J. H., SIM D. Z. H., MOWE M. A. D., MITROVIC S. M., TAN H. T. W. & YEO D. C. J., 2019. – Effects of macrophytes on lake-water quality across latitudes: a meta-analysis. *Oikos*, **128** (4) : 468-481 doi : 10.1111/oik.05809.

SOOMERS H., KARSSENBERG D., SOONS M., VERWEIJ P. A., VERHOEVEN J. & WASSEN M., 2013. – Wind and Water Dispersal of Wetland Plants Across Fragmented Landscapes. *Ecosystems*, **16** : 434-451 doi : 10.1007/s10021-012-9619-y.

SOONS M., GROOT A., RAMIREZ C., FRAAIJE R., VERHOEVEN J. & DE JAGER M., 2016. – Directed dispersal by an abiotic vector: Wetland plants disperse their seeds selectively to suitable sites along the hydrological gradient via water. *Functional Ecology*, **31** doi : 10.1111/1365-2435.12771.

SOUCHON Y., 2002. – *L'Habitat des cours d'eau dans tous ses états - Mémoire pour HDR*. Claude Bernard Lyon.

SOUTY-GROSSET C., ANASTÁCIO P. M., AQUILONI L., BANHA F., CHOQUER J., CHUCHOLL C. & TRICARICO E., 2016. – The red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in Europe: Impacts on aquatic ecosystems and human well-being. *Limnologia*, **58** : 78-93 doi : 10.1016/j.limno.2016.03.003.

DE SOUZA CARDOSO L. & DA MOTTA MARQUES D., 2009. – Hydrodynamics-driven plankton community in a shallow lake. *Aquatic Ecology*, **43** (1) : 73-84 doi : 10.1007/s10452-007-9151-x.

ŠPOLJAR M., LAJTNER J., DRAŽINA T., MALEKZADEH-VIAYEH R., RADANOVIĆ I., ZRINŠČAK I., FRESSL J., DVOKUT-ECRO, LTD, TRNJANSKA 37, HR-10000 ZAGREB, CROATIA & MATIJAŠEC D., 2017. – Disentangling food webs interactions in the littoral of temperate shallow lakes. *Natura Croatica*, **26** (2) : 145-166 doi : 10.20302/NC.2017.26.14.

SPYRA A., 2017. – Acidic, neutral and alkaline forest ponds as a landscape element affecting the biodiversity of freshwater snails. *The Science of Nature*, **104** (9) : 73 doi : 10.1007/s00114-017-1495-z.

SRIVASTAVA D. S., STAICER C. A. & FREEDMAN B., 1995. – Aquatic vegetation of Nova Scotian lakes differing in acidity and trophic status. *Aquatic Botany*, **51** (3-4) : 181-196 doi : 10.1016/0304-3770(95)00457-B.

STAGE SØ J., SAND-JENSEN K. & BAASTRUP-SPOHR L., 2020. – Temporal development of biodiversity of macrophytes in newly established lakes. *Freshwater Biology*, **65** (3) : 379-389 doi : 10.1111/fwb.13431.

STENERT C. & MALTCHIK L., 2007. – Influence of area, altitude and hydroperiod on macroinvertebrate communities in southern Brazil wetlands. *Marine and Freshwater Research*, **58** (11) : 993 doi : 10.1071/MF07073.

STEPANIAN P. M., ENTREKIN S. A., WAINWRIGHT C. E., MIRKOVIC D., TANK J. L. & KELLY J. F., 2020. – Declines in an abundant aquatic insect, the burrowing mayfly, across major North American waterways. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,

117 (6) : 2987-2992 doi : 10.1073/pnas.1913598117.

STEVENS L. E., POLHEMUS J. T., DURFEE R. S. & OLSON C. A., 2007. – Large mixed-species dispersal flights of predatory and scavenging aquatic Heteroptera and Coleoptera, Northern Arizona, USA. *Western North American Naturalist*, **67** (4) : 587-592.

STIERS I., CROHAIN N., JOSENS G. & TRIEST L., 2011. – Impact of three aquatic invasive species on native plants and macroinvertebrates in temperate ponds. *Biological Invasions*, **13** (12) : 2715-2726 doi : 10.1007/s10530-011-9942-9.

STOLER A. B. & RELYEA R. A., 2011. – Living in the litter: the influence of tree leaf litter on wetland communities. *Oikos*, **120** (6) : 862-872 doi : 10.1111/j.1600-0706.2010.18625.x.

STØSTAD H. N., ALDWINKLE P., ALLAN A. & ARNOLD K. E., 2017. – Foraging on human-derived foods by urban bird species. *Bird Study*, **64** (2) : 178-186 doi : 10.1080/00063657.2017.1311836.

SUREN A. & LAMBERT P., 2010. – Temporal variation of invertebrate communities in perennial wetlands. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **44** (4) : 229-246 doi : 10.1080/00288330.2010.509906.

SUREN A. M., LAMBERT P., IMAGE K. & SORRELL B. K., 2008. – Variation in wetland invertebrate communities in lowland acidic fens and swamps. *Freshwater Biology*, **53** (4) : 727-744 doi : 10.1111/j.1365-2427.2007.01931.x.

SWANSON G. A., 1984. – Dissemination of Amphipods by Waterfowl. *The Journal of Wildlife Management*, **48** (3) : 988 doi : 10.2307/3801453.

SYCHRA J., ADÁMEK Z. & PETŘIVALSKÁ K., 2010. – Distribution and diversity of littoral macroinvertebrates within extensive reed beds of a lowland pond. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, **46** (4) : 281-289 doi : 10.1051/limn/2010026.

SYTSMA M. D. & PENNINGTON T., 2015. – 3. *Vectors for Spread of Invasive Freshwater Vascular Plants with a North American Analysis*. Dans : Canning-Clode J. *Biological Invasions in Changing Ecosystems*. Berlin : De Gruyter Open Poland, p. 55-74. doi : 10.1515/9783110438666-007.

-T-

TACHET H., RICHOUX P., BOURNAUD M. & USSEGLIO-POLATERA P., 2012. – *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie*. Paris : CNRS Editions, 607 p.

TANSLEY A., 1923. – *Introduction to Plant Ecology - A Guide for Beginners in the Study of Plant Communities*. London : George Allen & Unwin LTD, 238 p.

TÁTRAI I., MÁTYÁS K., KORPONAI J., POMOGYI P., GYORGY A. I., MÁTÉ H. & KUCSERKA T., 2009. – Changes in water clarity during fish manipulation and post-manipulation periods in a shallow eutrophic lake. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, **174** : 135-145 doi : 10.1127/1863-9135/2009/0174-0135.

TAUBATY M., ROLAN-MEYNARD M., ARGILLIER C., RAYMOND J. C., MARCHAND C. & WESTRELIN S., 2019. – *Guide et protocoles pour le suivi d'actions de restauration hydromorphologique du littoral en plans d'eau. Rapport intermédiaire*. IRSTEA-AFB, 101 p.

TAYLOR B., MILNER N. & CONNELLER C., 2019. – *Excavations at Star Carr: past and present*. Dans : *Working at the sharp end. From bone and antler to Early Mesolithic life in Northern Europe*. Neumünster : Wachholtz Verlag, p. 14.

TEMMINK R. J. M., DORENBOSCH M., LAMERS L. P. M., SMOLDERS A. J. P., RIP W., LENGKEEK W., DIDDEREN K., FIVASH G. S., BOUMA T. J. & VAN DER HEIDE T., 2021. – Growth forms and life-history strategies predict the occurrence of aquatic macrophytes in relation to environmental factors in a shallow peat lake complex. *Hydrobiologia*, **848** (17) : 3987-3999 doi : 10.1007/s10750-021-04618-6.

TESSIER A. J. & WOODRUFF P., 2002. – Cryptic trophic cascade along a gradient of lake size. *Ecology*, **83** (5) : 8.

THEROND O., TICHIT M., TIBI A., ACCATINO F., BIJU-DUVAL L., BOCKSTALLER C., BOHAN D., BONAUDO T., BOVAL M., CAHUZAC E., CASELLAS E., CHAUVEL B., CHOLER P., CONSTANTIN J., COUSIN I. ET AL., 2017. – *Volet « écosystèmes agricoles » de l'Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques*. INRA, 970 p. doi : 10.15454/prmv-wc85.

THOMAS J. R., MASEFIELD S., HUNT R., WOOD M. J., HART A. G., HALLAM J., GRIFFITHS S. W. & CABLE J., 2019. – Terrestrial emigration behaviour of two invasive crayfish species. *Behavioural Processes*, **167** : 103917 doi : 10.1016/j.beproc.2019.103917.

THOMAZ S. M. & CUNHA E. R. DA., 2010. – The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **22** (2) : 218-236 doi : 10.4322/actalb.02202011.

THOMPSON J. C., 2012. – *Impact and Management of Small Farm Dams in Hawke's Bay, New Zealand*. Victoria University of Wellington, 227 p.

THOMPSON W., 2013. – *Sampling Rare or Elusive Species Concepts, Designs, and Techniques for Estimating Population Parameters*. Island, Washington : William L. Thompson, 429 p.

THORNHILL I., BATTY L., DEATH R. G., FRIBERG N. R. & LEDGER M. E., 2017. – Local and landscape scale determinants of macroinvertebrate assemblages and their conservation value in ponds across an urban land-use gradient. *Biodiversity and Conservation*, **26** (5) : 1065-1086 doi : 10.1007/s10531-016-1286-4.

TIBERTI R., 2017. – Can satellite ponds buffer the impact of introduced fish on newts in a mountain pond network? *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*, **28** doi : 10.1002/aqc.2858.

TIMM H. & MÖLS T., 2012. – Littoral macroinvertebrates in Estonian lowland lakes: the effects of habitat, season, eutrophication and land use on some metrics of biological quality. *Fundamental and Applied Limnology*, **180** (2) : 145-156 doi : 10.1127/1863-9135/2012/0203.

TJØRVE E., MATTHEWS T. J. & WHITTAKER R. J., 2021. – *The History of the Species–Area Relationship*. Dans : Matthews TJ, Triantis KA, Whittaker RJ. *The Species–Area Relationship*. Cambridge University Press, p. 20-48. doi : 10.1017/9781108569422.005.

TOIVANEN M., HJORT J., HEINO J., TUKIAINEN H., AROVIITA J. & ALAHUHTA J., 2019. – Is catchment geodiversity a useful surrogate of aquatic plant species richness? *Journal of Biogeography*, **46** (8) : 1711-1722 doi : 10.1111/jbi.13648.

TOIVONEN H. & HUTTUNEN P., 1995. – Aquatic macrophytes and ecological gradients in 57 small lakes in southern Finland. *Aquatic Botany*, **51** (3-4) : 197-221 doi : 10.1016/0304-3770(95)00458-C.

TOLONEN K. T. & HÄMÄLÄINEN H., 2010. – Comparison of sampling methods and habitat types for detecting impacts on lake littoral macroinvertebrate assemblages along a gradient of human disturbance. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, **176** (1) : 43-59 doi : 10.1127/1863-9135/2010/0176-0043.

TONKIN J. D., ALTERMATT F., FINN D. S., HEINO J., OLDEN J. D., PAULS S. U. & LYTLE DAVID. A., 2018. – The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. *Freshwater Biology*, **63** (1) : 141-163 doi : 10.1111/fwb.13037.

TORNERO I., SALA J., GASCÓN S., ÁVILA N., QUINTANA X. D. & BOIX D., 2016. – Pond size effect on macrofauna community structure in a highly connected pond network. *Limnetica*, (35) : 337-354 doi : 10.23818/limn.35.27.

TOUAYLIA S., GARRIDO J. & BEJAOU M., 2011. – Altitudinal Distribution of Aquatic Beetles (Coleoptera) in Northern Tunisia: Relationship between Species Richness and Altitude. *The Coleopterists Bulletin*, **65** : 53-62 doi : 10.1649/0010-065X-65.1.53.

TOUCHART L., BARTOUT P. & AZAROUAL A., 2012. – The influence of ponds on dissolved oxygen in small rivers of Berry (France). *Aerul și Apa: Componente ale Mediului*, **2012** (1) : 17-24.

TRAXLER A., 1997. – *Handbuch des vegetationsökologischen Monitorings. Methoden, Praxis, angewandte Projekte. Teil A: Methoden*. Wien : Umweltbundesamt, 397 p.

TRIGAL C., GARCÍA-CRIADO F. & FERNÁNDEZ-ALÁEZ C., 2008. – Towards a multimetric index for ecological assessment of Mediterranean flatland ponds: the use of macroinvertebrates as bioindicators. *Hydrobiologia*, **618** (1) : 109-123 doi : 10.1007/s10750-008-9569-8.

TRINTIGNAC P. & KERLEO V., 2004. – *Impact des étangs à gestion piscicole sur l'environnement - étude de synthèse bibliographique*. Nantes : SMIDAP, 68 p.

TURETSKY M. R., 2003. – The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. *The Bryologist*, **106** (3) : 395-409.

TURNER A. M. & TREXLER J. C., 1997. – Sampling Aquatic Invertebrates from Marshes: Evaluating the Options. *Journal of the North American Benthological Society*, **16** (3) : 694-709 doi : 10.2307/1468154.

TURNER A. & RUHL N., 2007. – Phosphorus Loadings Associated with a Park Tourist Attraction: Limnological Consequences of Feeding the Fish. *Environmental management*, **39** : 526-33 doi : 10.1007/s00267-005-0155-9.

TYLER C., 1984. – Calcareous fens in south Sweden. Previous use, effects of management and management recommendations. *Biological Conservation*, **30** (1) : 69-89 doi : 10.1016/0006-3207(84)90020-X.

-U-

U.S. EPA., 2002a. – *Methods for evaluating wetland condition #1 Introduction to Wetland Biological Assessment*. Washington, D.C. : Office of Water, 42 p.

—., 2002b. – *Methods for evaluating wetland condition #9 Developing an Invertebrate Index of Biological Integrity for Wetlands*. Office of Water, U.S. Environmental Protection Agency, 57 p.

—., 2003. – *Methods for evaluating wetland condition #14 Wetland Biological Assessment Case Studies*. Washington, D.C. : Office of Water, U.S. Environmental Protection Agency, 104 p.

USSEGLIO-POLATERA P., RICHOUX P., BOURNAUD M. & TACHET H., 2001. – A functional classification of benthic macroinvertebrates based on biological and ecological traits: Application to river condition assessment and stream management. *Archiv für Hydrobiologie*, **Suppl. 139** (1) : 53-83.

-V-

VADEBONCOEUR Y., VANDER ZANDEN M. J. & LODGE D. M., 2002. – Putting the Lake Back Together: Reintegrating Benthic Pathways into Lake Food Web Models. *BioScience*, **52** (1) : 44 doi : 10.1641/0006-3568(2002)052[0044:PTLBTR]2.0.CO;2.

VALLENDUUK H. J. & CUPPEN J. G. M., 2004. – The aquatic living caterpillars (Lepidoptera: Pyraloidea: Crambidae) of Central Europe. A key to the larvae and autecology. *Lauterbornia*, **49** : 1-17.

VALLOD D. & WEZEL A., 2011. – *Caractérisation écologique des étangs de la Dombes - Mise au point d'une méthode d'évaluation applicable aux étangs.*, 66 p.

VAN DE MEUTTER F., 2005. – *Local and regional processes in macroinvertebrate communities in shallow lakes*. Katholieke Universiteit Leuven.

VAN DE MEUTTER F., DE MEESTER L. & STOKS R., 2007. – Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. *Ecology*, **88** (7) : 1687-1695 doi : 10.1890/06-0333.1.

VAN DE MEUTTER F., STOKS R. & MEESTER L. D., 2005. – The effect of turbidity state and microhabitat on macroinvertebrate assemblages: a pilot study of six shallow lakes. *Hydrobiologia*, **542** (1) : 379-390 doi : 10.1007/s10750-005-4941-4.

VAN DEN BERG M. S., SCHEFFER M., VAN NES E. & COOPS H., 1999. – *Dynamics and stability of Chara sp. and Potamogeton pectinatus in a shallow lake changing in eutrophication level*. Dans : Walz N, Nixdorf B. *Shallow Lakes '98*. Dordrecht : Springer Netherlands, p. 335-342. doi : 10.1007/978-94-017-2986-4_37.

VAN DEN BROECK M., RHAZI L., WATERKEYN A., EL MADIHI M., GRILLAS P., KNEITEL J. M. & BRENDONCK L., 2019. – Livestock disturbances in Mediterranean temporary ponds: A mesocosm experiment with sheep manure and simulated trampling. *Freshwater Biology*, **64** (5) : 856-869 doi : 10.1111/fwb.13268.

- VAN LOOY K., TORMOS T. & SOUCHON Y., 2014. – Disentangling dam impacts in river networks. *Ecological Indicators*, **37** : 10-20 doi : 10.1016/j.ecolind.2013.10.006.
- VAN SICKLE J., LARSEN D. P. & HAWKINS C. P., 2007. – Exclusion of rare taxa affects performance of the O/E index in bioassessments. *Journal of the North American Benthological Society*, **26** (2) : 319-331 doi : 10.1899/0887-3593(2007)26[319:EORTAP]2.0.CO;2.
- VANAUSDALL R. A. & DINSMORE S. J., 2019. – Habitat Associations of Migratory Waterbirds Using Restored Shallow Lakes in Iowa. *Waterbirds*, **42** (2) : 135-153 doi : 10.1675/063.042.0201.
- VANSCHOENWINKEL B., WATERKEYN A., VANDECAETSBEK T., PINEAU O., GRILLAS P. & BRENDONCK L., 2008. – Dispersal of freshwater invertebrates by large terrestrial mammals: a case study with wild boar (*Sus scrofa*) in Mediterranean wetlands. *Freshwater Biology*, : ???-??? doi : 10.1111/j.1365-2427.2008.02071.x.
- VELASCO J. & MILLÁN A., 1998. – Insect dispersal in a drying desert stream: Effects of temperature and water loss. *Southwestern Naturalist*, **43** : 80-87.
- VELASCO J., MILLÁN A., HERNÁNDEZ J., GUTIÉRREZ C., ABELLÁN P., SÁNCHEZ D. & RUIZ M., 2006. – Response of biotic communities to salinity changes in a Mediterranean hypersaline stream. *Saline Systems*, **2** (1) : 12 doi : 10.1186/1746-1448-2-12.
- VELLEND M., 2016. – *The theory of ecological communities*. Princeton : Princeton University Press, 229 p.
- VENOHR M., LANGHANS S. D., PETERS O., HÖLKER F., ARLINGHAUS R., MITCHELL L. & WOLTER C., 2018. – The underestimated dynamics and impacts of water-based recreational activities on freshwater ecosystems. *Environmental Reviews*, **26** (2) : 199-213 doi : 10.1139/er-2017-0024.
- VENTURA M., TIBERTI R., BUCHACA T., BUÑAY D., SABÁS I. & MIRÓ A., 2017. – *Why Should We Preserve Fishless High Mountain Lakes?* Dans : Catalan J, Ninot JM, Aniz MM. *High Mountain Conservation in a Changing World*. Cham : Springer International Publishing, p. 181-205. doi : 10.1007/978-3-319-55982-7_8.
- VENTURELLI P. A. & TONN W. M., 2005. – Invertivory by northern pike (*Esox lucius*) structures communities of littoral macroinvertebrates in small boreal lakes. *Journal of the North American Benthological Society*, **24** (4) : 904-918 doi : 10.1899/04-128.1.
- VERNEAUX J., VERNEAUX V. & GUYARD A., 2009. – Classification biologique des lacs jurassiens à l'aide d'une nouvelle méthode d'analyse des peuplements benthiques I. Variété et densité de la faune. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, **29** (1) : 59-77 doi : 10.1051/limn/1993008.
- VESTERGAARD O. & SAND-JENSEN K., 2000a. – Aquatic macrophyte richness in Danish lakes in relation to alkalinity, transparency, and lake area. **57** : 10.
- , 2000b. – Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes. *Aquatic Botany*, **67** (2) : 85-107 doi : 10.1016/S0304-3770(00)00086-3.

VIANA D. S., SANTAMARÍA L., SCHWENK K., MANCA M., HOBBAEK A., MJELDE M., PRESTON C. D., GORNALL R. J., CROFT J. M., KING R. A., GREEN A. J. & FIGUEROLA J., 2014. – Environment and biogeography drive aquatic plant and cladoceran species richness across Europe. *Freshwater Biology*, **59** (10) : 2096-2106 doi : 10.1111/fwb.12410.

VIDAL J.-P., MARTIN E., FRANCHISTÉGUY L., BAILLON M. & SOUBEYROUX J.-M., 2010. – A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology*, **30** (11) : 1627-1644 doi : 10.1002/joc.2003.

VILLÉGER S., BROSSE S., MOUCHET M., MOUILLOT D. & VANNI M. J., 2017. – Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, **79** (4) : 783-801 doi : 10.1007/s00027-017-0546-z.

VILLENEUVE B., SOUCHON Y., USSEGLIO-POLATERA P., FERRÉOL M. & VALETTE L., 2015. – Can we predict biological condition of stream ecosystems? A multi-stressors approach linking three biological indices to physico-chemistry, hydromorphology and land use. *Ecological Indicators*, **48** : 88-98 doi : 10.1016/j.ecolind.2014.07.016.

VIOLLE C., NAVAS M.-L., VILE D., KAZAKOU E., FORTUNEL C., HUMMEL I. & GARNIER E., 2007. – Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116** (5) : 882-892 doi : 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.

VIOLLE C., REICH P. B., PACALA S. W., ENQUIST B. J. & KATTGE J., 2014. – The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111** (38) : 13690-13696 doi : 10.1073/pnas.1415442111.

DE VISSER S., THÉBAULT E. & DE RUITER P. C., 2013. – *Ecosystem Engineers, Keystone Species*. Dans : Leemans R. *Ecological Systems*. New York, NY : Springer New York, p. 59-68. doi : 10.1007/978-1-4614-5755-8_4.

VOGT K., RASRAN L. & JENSEN K., 2006. – Seed deposition in drift lines during an extreme flooding event — Evidence for hydrochorous dispersal? *Basic and Applied Ecology*, **7** (5) : 422-432 doi : 10.1016/j.baae.2006.05.007.

VÖRÖSMARTY C. J., MEYBECK M., FEKETE B., SHARMA K., GREEN P. & SYVITSKI J. P. M., 2003. – Anthropogenic sediment retention: major global impact from registered river impoundments. *Global and Planetary Change*, **39** (1-2) : 169-190 doi : 10.1016/S0921-8181(03)00023-7.

-W-

WALKER B., KINZIG A. & LANGRIDGE J., 1999. – Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems*, **2** (2) : 95-113 doi : 10.1007/s100219900062.

WALKER P. D., WIJNHOFEN S. & VAN DER VELDE G., 2013. – Macrophyte presence and growth form influence macroinvertebrate community structure. *Aquatic Botany*, **104** : 80-87 doi : 10.1016/j.aquabot.2012.09.003.

WANG P., ZHANG Q., XU Y.-S. & YU F.-H., 2016. – Effects of water level fluctuation on the growth of submerged macrophyte communities. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **223** doi : 10.1016/j.flora.2016.05.005.

WANG S., YAN Z., HÄNFLING B., ZHENG X., WANG P., FAN J. & LI J., 2021. – Methodology of fish eDNA and its applications in ecology and environment. *Science of The Total Environment*, **755** : 142622 doi : 10.1016/j.scitotenv.2020.142622.

WARD J. H., 1963. – Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, **58** (301) : 236-244.

WARD M. C., WILLIS D. W., HERWIG B. R., CHIPPS S. R., PARSONS B. G., REED J. R. & HANSON M. A., 2008. – Consumption estimates of walleye stocked as fry to suppress fathead minnow populations in west-central Minnesota wetlands. *Ecology of Freshwater Fish*, **17** (1) : 59-70 doi : 10.1111/j.1600-0633.2007.00257.x.

WARE C., BERGSTROM D., MÜLLER E. & ALSOS I., 2012. – Humans introduce viable seeds to the Arctic on footwear. *Biological Invasions*, **14** : 567-577 doi : 10.1007/s10530-011-0098-4.

WARFE D., PETTIT N., MAGIEROWSKI R., PUSEY B., DAVIES P., DOUGLAS M. & BUNN S., 2012. – Hydrological connectivity structures concordant plant and animal assemblages according to niche rather than dispersal processes. *Freshwater Biology*, **28** : 292-305 doi : 10.1111/fwb.12058.

WASSON J., CHANDESRI A., PELLA H. & SOUCHON Y., 2001. – *Définition des hydroécorégions françaises - Méthodologie des conditions de référence au sens de la Directive cadre pour la gestion des eaux - Rapport de phase 1.*, 69 p.

WELLBORN G. A., SKELLY D. K. & WERNER E. E., 1996. – Mechanisms Creating Community Structure Across a Freshwater Habitat Gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27** (1) : 337-363 doi : 10.1146/annurev.ecolsys.27.1.337.

WELLS K. D., 2007. – *The ecology & behavior of amphibians*. Chicago : The University of Chicago Press, 1148 p.

WETZEL R. G., 1979. – Role of the littoral zone and detritus in lake metabolism. *Archiv für Hydrobiologie*, **13** .

WETZEL R. G., 2001. – *Limnology: lake and river ecosystems*. 3rd ed., San Diego : Academic Press, 1006 p.

WETZEL R. G. & SØNDERGAARD M., 1998. – *Role of Submerged Macrophytes for the Microbial Community and Dynamics of Dissolved Organic Carbon in Aquatic Ecosystems*. Dans : Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. New York, NY : Springer New York, p. 133-148. doi : 10.1007/978-1-4612-0695-8_7.

WHITE P., HARROD J., WALKER J. & JENTSCH A., 2000. – Disturbance, Scale, and Boundary in Wilderness Management. .

WHITE P. S. & JENTSCH A., 2001. – *The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics*. Dans : Esser K, Lüttge U, Kadereit JW, Beyschlag W. *Progress in Botany*. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg, p. 399-450. doi : 10.1007/978-3-642-56849-7_17.

WHITE PHILIP. J. & BROADLEY M. R., 2003. – Calcium in Plants. *Annals of Botany*, **92** (4) : 487-511 doi : 10.1093/aob/mcg164.

- WHITESON K. K., 2009. – *A comparison of aquatic insect communities between man-made and natural ponds*. San Jose, CA, USA : San Jose State University doi : 10.31979/etd.9xjw-n8pt.
- WICKHAM H., AVERICK M., BRYAN J., CHANG W., MCGOWAN L., FRANÇOIS R., GROLEMUND G., HAYES A., HENRY L., HESTER J., KUHN M., PEDERSEN T., MILLER E., BACHE S., MÜLLER K. ET AL., 2019. – Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, **4** (43) : 1686 doi : 10.21105/joss.01686.
- WIEDERKEHR J., GRAC C., FONTAN B., LABAT F., LE BER F. & TRÉMOLIÈRES M., 2016. – Experimental study of the uncertainty of the intrasubstrate variability on two French index metrics based on macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, **779** (1) : 59-73 doi : 10.1007/s10750-016-2799-2.
- WIEGLEB G., 1991. – Die Lebens- und Wuchsformen der makrophytischen Wasserpflanzen und deren Beziehungen zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung der Arten. *Tuexenia*, **11** : 135-147.
- WILLBY N. J., ABERNETHY V. J. & DEMARS B. O. L., 2000. – Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshwater Biology*, **43** (1) : 43-74 doi : 10.1046/j.1365-2427.2000.00523.x.
- WILLIAMS A. E., MOSS B. & EATON J., 2002. – Fish induced macrophyte loss in shallow lakes: top-down and bottom-up processes in mesocosm experiments. *Freshwater Biology*, **47** (11) : 2216-2232 doi : 10.1046/j.1365-2427.2002.00963.x.
- WILLIAMS B. K. & BROWN E. D., 2019. – Sampling and analysis frameworks for inference in ecology. *Methods in Ecology and Evolution*, **10** (11) : 1832-1842 doi : 10.1111/2041-210X.13279.
- WILLIAMS P., BIGGS J., DODDS L., WHITFIELD M., CORFIELD A. & FOX G., 1996. – *Biological techniques of still water quality assessment: Phase 1 Scoping Study*. Bristol : Environment Agency, 180 p.
- WILLIAMS P., WHITFIELD M., BIGGS J., BRAY S., FOX G., NICOLET P. & SEAR D., 2004. – Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation*, **115** (2) : 329-341 doi : 10.1016/S0006-3207(03)00153-8.
- WILLIAMSON C. E., DODDS W., KRATZ T. K. & PALMER M. A., 2008. – Lakes and streams as sentinels of environmental change in terrestrial and atmospheric processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6** (5) : 247-254 doi : 10.1890/070140.
- WILSON J. B., 1999. – *Assembly rules in plant communities*. Dans : Weiher E, Keddy P. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge : Cambridge Univ. Press, p. 130-164.
- WISSINGER S., OERTLI B. & ROSSET V., 2016. – *Invertebrate communities in alpine ponds*. Dans : *Invertebrates in Freshwater Wetlands: An international Perspective on Their Ecology*. Cham : Springer International Publishing : Imprint: Springer, p. 55-103.
- WOLTERS J., REITSEMA R. E., VERDONSCHOT R. C. M., SCHOELYNCK J., VERDONSCHOT P. F. M. & MEIRE P., 2019. – Macrophyte-specific effects on epiphyton quality and quantity and resulting effects on grazing macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **64** (6) : 1131-1142 doi : 10.1111/fwb.13290.
- WOOD P. J., GREENWOOD M. T. & AGNEW M. D., 2003. – Pond biodiversity and habitat loss in the UK. *Area*, **35** (2) : 206-216 doi : 10.1111/1475-4762.00249.

WOOD S. N., 2017. – *Generalized additive models: an introduction with R*. Second edition., Boca Raton : CRC Press/Taylor & Francis Group, 476 p.

-Y-

YAN N. D., KELLER W., MACISAAC H. J. & MCEACHERN L. J., 1991. – Regulation of Zooplankton Community Structure of an Acidified Lake by Chaoborus. *Ecological Applications*, **1** (1) : 52-65 doi : 10.2307/1941847.

YANG S. L., MILLIMAN J. D., LI P. & XU K., 2011. – 50,000 dams later: Erosion of the Yangtze River and its delta. *Global and Planetary Change*, **75** (1-2) : 14-20 doi : 10.1016/j.gloplacha.2010.09.006.

YEE D., TAYLOR S. & VAMOSI S., 2009. – Beetle and plant density as cues initiating dispersal in two species of adult predaceous diving beetles. *Oecologia*, **160** : 25-36 doi : 10.1007/s00442-008-1239-z.

-Z-

ZAMORA-MARÍN J. M., ILG C., DEMIERRE E., BONNET N., WEZEL A., ROBIN J., VALLOD D., CALVO J. F., OLIVA-PATERNA F. J. & OERTLI B., 2021. – Contribution of artificial waterbodies to biodiversity: A glass half empty or half full? *Science of The Total Environment*, **753** : 141987 doi : 10.1016/j.scitotenv.2020.141987.

ZEDLER J. B., 2003. – Wetlands at your service: reducing impacts of agriculture at the watershed scale. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **1** (2) : 65-72.

ZELNIK I., POTISEK M. & GABERŠČIK A., 2012. – Environmental Conditions and Macrophytes of Karst Ponds. *Polish Journal of Environmental Studies*, **21** (6) : 1911-1920.

ZHANG C., HUANG Y., ŠPOLJAR M., ZHANG W. & KUCZYŃSKA-KIPPEN N., 2018. – Epiphyton dependency of macrophyte biomass in shallow reservoirs and implications for water transparency. *Aquatic Botany*, **150** : 46-52 doi : 10.1016/j.aquabot.2018.07.001.

ZHANG P., GRUTTERS B. M. C., VAN LEEUWEN C. H. A., XU J., PETRUZZELLA A., VAN DEN BERG R. F. & BAKKER E. S., 2019. – Effects of Rising Temperature on the Growth, Stoichiometry, and Palatability of Aquatic Plants. *Frontiers in Plant Science*, **9** : 1947 doi : 10.3389/fpls.2018.01947.

ZHANG W., SHEN H., ZHANG J., YU J., XIE P. & CHEN J., 2020. – Physiological differences between free-floating and periphytic filamentous algae, and specific submerged macrophytes induce proliferation of filamentous algae: A novel implication for lake restoration. *Chemosphere*, **239** : 124702 doi : 10.1016/j.chemosphere.2019.124702.

Annexes

Table 1.1-S1- Statut National (liste rouge ou exotique), fréquence, recouvrements moyens, et déviation standard de chaque espèce de macrophytes observés avec la méthode d'inventaire cartographiée sur les 26 SSL. Les espèces sans statut ne sont pas incluses. DD = Donnée déficiente, LC = préoccupation mineure, NT = quasi menacée, VU = vulnérable.

Species	National status	inventories - % of sites	stratified - % of sites	mean coverage	coverage deviation
<i>Agrostis stolonifera</i>	LC	0,69	0,19	3,25	7,89
<i>Alisma lanceolatum</i>	LC	0,15	0,04	0	0
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	LC	0,46	0,23	0,01	0,01
<i>Angelica sylvestris</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Baldellia ranunculoides</i>	LC	0,35	0,27	6,77	10,72
<i>Berula erecta</i>	LC	0,04	0,04	1,48	0
<i>Bidens frondosa</i>	exotic	0,46	0,27	0,02	0,04
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	LC	0,04	0	0,01	0
<i>Callitriche obtusangula</i>	LC	0,04	0,04	0,59	0
<i>Callitriche stagnalis</i>	LC	0,08	0,04	0,04	0,06
<i>Cardamine flexuosa</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Cardamine pratensis</i>	LC	0,04	0	0,02	0
<i>Carex acutiformis</i>	LC	0,15	0,12	9,78	10,77
<i>Carex canescens</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Carex distans</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Carex echinata</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Carex elata</i>	LC	0,08	0,04	0,03	0,04
<i>Carex elongata</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Carex nigra</i>	LC	0,04	0,04	0	0
<i>Carex otrubae</i>	LC	0,15	0	0,01	0,01
<i>Carex pendula</i>	LC	0,04	0,04	12,91	0
<i>Carex pseudocyperus</i>	LC	0,12	0	0	0
<i>Carex remota</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Carex riparia</i>	LC	0,23	0,12	1,24	2,91
<i>Carex rostrata</i>	LC	0,12	0,12	14,31	14,53
<i>Caropsis verticillato-inundata</i>	LC - endemic	0,19	0,04	3,15	7,02
<i>Ceratophyllum demersum</i>	LC	0,04	0,04	0,28	0
<i>Cladium mariscus</i>	LC	0,23	0,12	0,39	0,63
<i>Comarum palustre</i>	LC	0,08	0,08	1,17	1,43
<i>Cyperus eragrostis</i>	exotic	0,08	0,08	0	0
<i>Cyperus flavescens</i>	LC	0,08	0,04	0	0
<i>Drosera intermedia</i>	LC	0,08	0,08	0,16	0,07
<i>Egeria densa</i>	exotic	0,04	0	0	0
<i>Elatine hexandra</i>	LC	0,08	0,04	0	0
<i>Eleocharis multicaulis</i>	LC	0,46	0,42	12,48	24,08
<i>Eleocharis palustris</i>	LC	0,42	0,27	1,89	4,13
<i>Epilobium hirsutum</i>	LC	0,04	0	0,03	0
<i>Epilobium obscurum</i>	LC	0,04	0	0,01	0

<i>Equisetum fluviatile</i>	LC	0,04	0,04	6,34	0
<i>Eriophorum angustifolium</i>	LC	0,08	0	0,01	0,01
<i>Galium palustre</i>	LC	0,5	0,35	0,01	0,01
<i>Glyceria fluitans</i>	LC	0,23	0,12	1,61	3,58
<i>Helosciadium nodiflorum</i>	LC	0,08	0,08	0,12	0,14
<i>Hippuris vulgaris</i>	NT	0,04	0	0,01	0
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	LC	0,58	0,54	0,08	0,12
<i>Hypericum elodes</i>	LC	0,54	0,54	0,33	0,46
<i>Illecebrum verticillatum</i>	LC	0,08	0,04	0	0
<i>Iris pseudacorus</i>	LC	0,5	0,38	4,93	11,94
<i>Isolepis cernua</i>	LC	0,04	0	0,01	0
<i>Isolepis fluitans</i>	LC	0,46	0,38	3,13	5,67
<i>Juncus acutiflorus</i>	LC	0,77	0,62	0,67	1,57
<i>Juncus anceps</i>	DD	0,04	0	0	0
<i>Juncus bufonius</i>	LC	0,04	0,04	0	0
<i>Juncus bulbosus</i>	LC	0,46	0,35	14,62	15,26
<i>Juncus conglomeratus</i>	LC	0,15	0,08	0,01	0,02
<i>Juncus effusus</i>	LC	0,62	0,54	0,61	0,92
<i>Juncus inflexus</i>	LC	0,19	0,23	3,39	4,92
<i>Juncus subnodulosus</i>	LC	0,23	0,19	4,76	10,53
<i>Juncus tenageia</i>	LC	0,19	0,12	0,01	0,01
<i>Lagarosiphon major</i>	exotic	0,08	0,04	0,02	0,03
<i>Leersia oryzoides</i>	LC	0,08	0,04	0,03	0,04
<i>Lemna minor</i>	LC	0,23	0,08	4,49	10,91
<i>Littorella uniflora</i>	LC	0,19	0,04	0,53	0,66
<i>Ludwigia grandiflora</i>	exotic	0,04	0,04	2,16	0
<i>Ludwigia palustris</i>	LC	0,12	0,08	0,16	0,19
<i>Ludwigia peploides</i>	exotic	0,19	0,15	3,6	7,67
<i>Luronium natans</i>	LC	0,19	0,04	0,33	0,71
<i>Lycopus europaeus</i>	LC	0,69	0,58	0,01	0,01
<i>Lysimachia nummularia</i>	LC	0,08	0	0,01	0
<i>Lysimachia vulgaris</i>	LC	0,58	0,54	0,06	0,16
<i>Lythrum salicaria</i>	LC	0,65	0,38	0	0,01
<i>Mentha aquatica</i>	LC	0,65	0,54	3,69	9,95
<i>Menyanthes trifoliata</i>	LC	0,04	0,04	0,03	0
<i>Myosotis scorpioides</i>	LC	0,19	0,04	0,01	0,01
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	LC	0,08	0	0,04	0,06
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	exotic	0,04	0,04	0,22	0
<i>Myriophyllum spicatum</i>	LC	0,04	0,04	3,53	0
<i>Nasturtium officinale</i>	LC	0,08	0,04	0,01	0,01
<i>Nuphar lutea</i>	LC	0,04	0,04	7,39	0
<i>Nymphaea alba</i>	LC	0,19	0,12	5,55	5,98
<i>Osmunda regalis</i>	LC	0,08	0	0,01	0
<i>Paspalum dilatatum</i>	exotic	0,04	0	0,25	0
<i>Persicaria amphibia</i>	LC	0,08	0,04	0	0,01
<i>Persicaria hydropiper</i>	LC	0,19	0,04	0,01	0
<i>Phalaris arundinacea</i>	LC	0,27	0,12	0,03	0,04
<i>Phragmites australis</i>	LC	0,38	0,31	5,33	7,57

<i>Potamogeton acutifolius</i>	NT	0,04	0,04	5,19	0
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	LC	0,08	0	0,02	0
<i>Potamogeton lucens</i>	LC	0,04	0,04	28,49	0
<i>Potamogeton natans</i>	LC	0,12	0,12	13,73	23,76
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	LC	0,62	0,5	2,89	5,47
<i>Radiola linoides</i>	LC	0,08	0,04	0	0
<i>Ranunculus aquatilis</i>	LC	0,04	0	0,45	0
<i>Ranunculus flammula</i>	LC	0,46	0,42	0,05	0,13
<i>Ranunculus ololeucos</i>	LC	0,19	0,12	0,36	0,77
<i>Ranunculus peltatus</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Ranunculus repens</i>	LC	0,38	0,19	0,01	0,02
<i>Ranunculus sceleratus</i>	LC	0,15	0,08	0,1	0,16
<i>Ranunculus trichophyllus</i>	LC	0,04	0,04	9,08	0
<i>Ranunculus tripartitus</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Rhynchospora fusca</i>	LC	0,04	0,04	0,42	0
<i>Rorippa palustris</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Rumex conglomeratus</i>	LC	0,04	0,04	0	0
<i>Rumex hydrolapathum</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Rumex sanguineus</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Samolus valerandi</i>	LC	0,08	0,08	0	0
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	LC	0,12	0,08	0,02	0,04
<i>Schoenoplectus pungens</i>	LC	0,04	0,04	0	0
<i>Scirpoides holoschoenus</i>	LC	0,04	0,04	0,01	0
<i>Scrophularia auriculata</i>	LC	0,08	0	0	0
<i>Scutellaria galericulata</i>	LC	0,08	0,08	0	0
<i>Scutellaria minor</i>	LC	0,08	0,08	0	0
<i>Solanum dulcamara</i>	LC	0,31	0,15	0,01	0,01
<i>Sparganium emersum</i>	LC	0,12	0,04	2,12	3,53
<i>Sparganium erectum</i>	LC	0,31	0,12	0,04	0,05
<i>Stachys palustris</i>	LC	0,04	0	0	0
<i>Thelypteris palustris</i>	LC	0,12	0	0	0,01
<i>Trocdaris verticillatum</i>	LC	0,15	0,08	16,76	20,37
<i>Typha latifolia</i>	LC	0,15	0,12	1,18	2,24
<i>Utricularia australis</i>	LC	0,38	0,31	3,8	7,81
<i>Utricularia intermedia</i>	VU	0,04	0	0	0
<i>Utricularia minor</i>	NT	0,08	0	0,02	0,03
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	LC	0,15	0	0,03	0,04
<i>Veronica beccabunga</i>	LC	0,04	0,04	0	0
<i>Veronica catenata</i>	LC	0,04	0,04	0,01	0
<i>Veronica scutellata</i>	LC	0,12	0,04	0,01	0,01

Table 1.1-S2 - Statut National (liste rouge ou exotique), fréquence, recouvrements moyens, et déviation standard de chaque espèce de macrophytes observés avec la méthode S_3m sur les 262 SSL. Le recouvrement total moyen et la déviation standard correspondante sont également indiqués. Les espèces sans statut ne sont pas incluses. DD = Donnée déficiente, LC = préoccupation mineure, NT = quasi menacée, VU = vulnérable.

Espèce	National status	mean coverage (% status)	sd (status)	frequency (%)	mean coverage (% species)	sd (species)
<i>Achillea ptarmica</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Agrostis stolonifera</i>	LC	0,06	0,15	0,43	4,53	12,3
<i>Alisma lanceolatum</i>	LC	0,06	0,15	0,05	0,32	0,75
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	LC	0,06	0,15	0,17	0,68	3,01
<i>Alopecurus aequalis</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Alopecurus geniculatus</i>	LC	0,06	0,15	0,02	0,01	0
<i>Azolla filiculoides</i>	exotic	0,05	0,13	0,01	10,01	14,14
<i>Baldellia ranunculoides</i>	LC	0,06	0,15	0,12	2,96	6,59
<i>Berula erecta</i>	LC	0,06	0,15	0,01	1,01	1,41
<i>Bidens cernua</i>	LC	0,06	0,15	0,03	0,52	0,91
<i>Bidens connata</i>	exotic	0,05	0,13	0,01	0,04	0,05
<i>Bidens frondosa</i>	exotic	0,05	0,13	0,13	0,13	0,48
<i>Bolboschoenus glaucus</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Bolboschoenus laticarpus</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	LC	0,06	0,15	0,03	14,87	21,83
<i>Butomus umbellatus</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Callitriche brutia</i>	LC	0,06	0,15	0,02	0,03	0,05
<i>Callitriche hamulata</i>	LC	0,06	0,15	0,01	6,7	11,52
<i>Callitriche obtusangula</i>	LC	0,06	0,15	0,05	0,5	0,86
<i>Callitriche palustris</i>	LC	0,06	0,15	0,03	0,86	1,06
<i>Callitriche platycarpa</i>	LC	0,06	0,15	0,04	2,41	5,9
<i>Callitriche stagnalis</i>	LC	0,06	0,15	0,05	0,74	0,98
<i>Caltha palustris</i>	LC	0,06	0,15	0,07	0,01	0,02
<i>Carex acuta</i>	LC	0,06	0,15	0,02	0,58	0,95
<i>Carex acutiformis</i>	LC	0,06	0,15	0,04	6,61	9,28
<i>Carex appropinquata</i>	LC	0,06	0,15	0,02	0,53	0,98
<i>Carex canescens</i>	LC	0,06	0,15	0,03	2,92	6,47
<i>Carex distans</i>	LC	0,06	0,15	0,01	0,7	1,12
<i>Carex disticha</i>	LC	0,06	0,15	0,02	1,01	1,15
<i>Carex divisa</i>	LC	0,06	0,15	0,01	10,01	14,14
<i>Carex elata</i>	LC	0,06	0,15	0,1	8,25	16,8
<i>Carex elongata</i>	LC	0,06	0,15	0,01	0,01	0
<i>Carex hirta</i>	LC	0,06	0,15	0,04	0,21	0,6
<i>Carex lasiocarpa</i>	LC	0,06	0,15	0,03	25,26	22,99
<i>Carex nigra</i>	LC	0,06	0,15	0,13	2,63	10,34
<i>Carex paniculata</i>	LC	0,06	0,15	0,04	8,37	18,04
<i>Carex pseudocyperus</i>	LC	0,06	0,15	0,06	0,04	0,04
<i>Carex riparia</i>	LC	0,06	0,15	0,06	2,62	6,57
<i>Carex rostrata</i>	LC	0,06	0,15	0,16	26,58	25,16
<i>Carex vesicaria</i>	LC	0,06	0,15	0,02	3,67	8,04
<i>Caropsis verticillato-inundata</i>	LC	0,06	0,15	0,03	2,87	7,56
<i>Ceratophyllum demersum</i>	LC	0,06	0,15	0,07	21,24	25,99

<i>Cicuta virosa</i>	VU	0,03	0,07	0,02	3,67	8,04
<i>Cladium mariscus</i>	LC	0,06	0,15	0,07	6,67	14,84
<i>Comarum palustre</i>	LC	0,06	0,15	0,09	4,36	12,5
<i>Cyperus fuscus</i>	LC	0,06	0,15	0,01	1,34	1,15
<i>Egeria densa</i>	exotic	0,05	0,13	0	0,01	
<i>Elatine hexandra</i>	LC	0,06	0,15	0,02	0,06	0,05
<i>Eleocharis acicularis</i>	LC	0,06	0,15	0,03	0,35	0,73
<i>Eleocharis multicaulis</i>	LC	0,06	0,15	0,26	20,37	25,62
<i>Eleocharis ovata</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Eleocharis palustris</i>	LC	0,06	0,15	0,29	8,17	16,74
<i>Elodea canadensis</i>	exotic	0,05	0,13	0,01	21,33	33,49
<i>Elodea nuttallii</i>	exotic	0,05	0,13	0,01	13,34	11,54
<i>Equisetum fluviatile</i>	LC	0,06	0,15	0,12	18,46	23,77
<i>Equisetum palustre</i>	LC	0,06	0,15	0,03	0,33	0,74
<i>Galium palustre</i>	LC	0,06	0,15	0,35	0,13	0,45
<i>Glyceria fluitans</i>	LC	0,06	0,15	0,28	6,91	16,75
<i>Glyceria maxima</i>	LC	0,06	0,15	0	0,1	
<i>Groenlandia densa</i>	LC	0,06	0,15	0,02	4,02	7,89
<i>Helosciadium inundatum</i>	LC	0,06	0,15	0,02	1,01	1,15
<i>Helosciadium nodiflorum</i>	LC	0,06	0,15	0,03	0,29	0,69
<i>Hippuris vulgaris</i>	NT	0,1	0,2	0,01	10,01	14,14
<i>Hottonia palustris</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	LC	0,06	0,15	0,01	46,67	23,09
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	LC	0,06	0,15	0,34	0,92	3,02
<i>Hypericum elodes</i>	LC	0,06	0,15	0,24	1,84	4,88
<i>Iris pseudacorus</i>	LC	0,06	0,15	0,21	3,48	12,1
<i>Isoetes lacustris</i>	NT	0,1	0,2	0,01	11	12,73
<i>Isolepis fluitans</i>	LC	0,06	0,15	0,18	8,83	15,64
<i>Juncus acutiflorus</i>	LC	0,06	0,15	0,34	1,64	4,55
<i>Juncus articulatus</i>	LC	0,06	0,15	0,16	0,46	0,8
<i>Juncus bulbosus</i>	LC	0,06	0,15	0,29	11,26	20,28
<i>Juncus compressus</i>	LC	0,06	0,15	0,02	1,03	1,12
<i>Juncus effusus</i>	LC	0,06	0,15	0,45	3,91	10,8
<i>Juncus filiformis</i>	LC	0,06	0,15	0,05	7,1	16,75
<i>Juncus gerardi</i>	LC	0,06	0,15	0,01	0,06	0,06
<i>Juncus heterophyllus</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Juncus inflexus</i>	LC	0,06	0,15	0,11	1,83	5,09
<i>Juncus maritimus</i>	LC	0,06	0,15	0,01	0,1	0
<i>Juncus subnodulosus</i>	LC	0,06	0,15	0,03	3,74	7,23
<i>Lagarosiphon major</i>	exotic	0,05	0,13	0,01	0,07	0,05
<i>Lemna gibba</i>	LC	0,06	0,15	0	20	
<i>Lemna minor</i>	LC	0,06	0,15	0,2	11,49	22,62
<i>Lemna minuta</i>	exotic	0,05	0,13	0,02	20,03	28,26
<i>Lemna trisulca</i>	LC	0,06	0,15	0,02	20,53	27,8
<i>Littorella uniflora</i>	LC	0,06	0,15	0,05	9,03	16,8
<i>Ludwigia grandiflora</i>	exotic	0,05	0,13	0,04	0,82	1,02
<i>Ludwigia palustris</i>	LC	0,06	0,15	0,06	0,52	0,88
<i>Ludwigia peploides</i>	exotic	0,05	0,13	0,08	7,1	14,01

<i>Luronium natans</i>	LC	0,06	0,15	0,05	1,86	5,74
<i>Lycopus europaeus</i>	LC	0,06	0,15	0,4	0,12	0,42
<i>Lysimachia nummularia</i>	LC	0,06	0,15	0,06	0,29	0,69
<i>Lysimachia vulgaris</i>	LC	0,06	0,15	0,26	0,18	0,52
<i>Lythrum salicaria</i>	LC	0,06	0,15	0,34	0,04	0,21
<i>Mentha aquatica</i>	LC	0,06	0,15	0,35	1,61	4,96
<i>Menyanthes trifoliata</i>	LC	0,06	0,15	0,09	8,54	14,07
<i>Molinia caerulea</i>	LC	0,06	0,15	0,36	7,87	15,61
<i>Myosotis laxa</i>	LC	0,06	0,15	0,03	2,88	7,55
<i>Myosotis laxa subsp. cespitosa</i>	LC	0,06	0,15	0,03	0,02	0,03
<i>Myosotis scorpioides</i>	LC	0,06	0,15	0,13	0,19	0,56
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	LC	0,06	0,15	0,06	13,63	20,74
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	exotic	0,05	0,13	0,02	12,44	26,6
<i>Myriophyllum spicatum</i>	LC	0,06	0,15	0,07	16,7	21,94
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Najas marina</i>	LC	0,06	0,15	0,02	3,73	8,01
<i>Najas minor</i>	LC	0,06	0,15	0,01	0,7	1,12
<i>Nasturtium officinale</i>	LC	0,06	0,15	0,03	0,45	0,88
<i>Nuphar lutea</i>	LC	0,06	0,15	0,05	17,51	21,62
<i>Nymphaea alba</i>	LC	0,06	0,15	0,13	15,21	20,52
<i>Oenanthe aquatica</i>	LC	0,06	0,15	0,04	0,24	0,62
<i>Osmunda regalis</i>	LC	0,06	0,15	0,06	0,02	0,02
<i>Persicaria amphibia</i>	LC	0,06	0,15	0,08	2,04	5,99
<i>Persicaria hydropiper</i>	LC	0,06	0,15	0,05	1,44	5,34
<i>Persicaria maculosa</i>	LC	0,06	0,15	0,02	0,03	0,04
<i>Phalaris arundinacea</i>	LC	0,06	0,15	0,16	0,76	3,15
<i>Phragmites australis</i>	LC	0,06	0,15	0,19	15,2	20,13
<i>Pilularia globulifera</i>	LC	0,06	0,15	0,01	0,01	0
<i>Potamogeton acutifolius</i>	NT	0,1	0,2	0,04	14,61	24,67
<i>Potamogeton alpinus</i>	NT	0,1	0,2	0,01	2	0
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	LC	0,06	0,15	0,02	5,53	9,69
<i>Potamogeton crispus</i>	LC	0,06	0,15	0,03	2,54	7,05
<i>Potamogeton lucens</i>	LC	0,06	0,15	0,02	30,35	32,49
<i>Potamogeton natans</i>	LC	0,06	0,15	0,18	18,27	23,38
<i>Potamogeton nodosus</i>	LC	0,06	0,15	0,02	8,82	10,24
<i>Potamogeton obtusifolius</i>	LC	0,06	0,15	0	20	
<i>Potamogeton pectinatus</i>	LC	0,06	0,15	0,01	0,73	1,1
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	LC	0,06	0,15	0,33	13,51	21,24
<i>Potamogeton pusillus</i>	LC	0,06	0,15	0	20	
<i>Potamogeton trichoides</i>	LC	0,06	0,15	0,02	4,44	8,74
<i>Ranunculus aquatilis</i>	LC	0,06	0,15	0,01	0,7	1,12
<i>Ranunculus flammula</i>	LC	0,06	0,15	0,29	0,64	3,25
<i>Ranunculus lingua</i>	VU	0,03	0,07	0	2	
<i>Ranunculus ololeucos</i>	LC	0,06	0,15	0,06	0,49	0,86
<i>Ranunculus omiophyllus</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>	LC	0,06	0,15	0	0,01	
<i>Ranunculus peltatus</i>	LC	0,06	0,15	0,04	2,62	6,18

<i>Ranunculus peltatus</i> subsp. <i>baudotii</i>	LC	0,06	0,15	0,02	12,04	26,81
<i>Ranunculus repens</i>	LC	0,06	0,15	0,22	0,13	0,44
<i>Ranunculus sceleratus</i>	LC	0,06	0,15	0,06	0,31	0,69
<i>Ranunculus trichophyllus</i>	LC	0,06	0,15	0,07	10,36	19,52
<i>Ranunculus tripartitus</i>	LC	0,06	0,15	0,04	6,21	17,86
<i>Rorippa amphibia</i>	LC	0,06	0,15	0,03	0,52	0,91
<i>Rumex crispus</i>	LC	0,06	0,15	0,03	0,52	0,91
<i>Rumex hydrolapathum</i>	LC	0,06	0,15	0,01	1,01	1,41
<i>Sagittaria latifolia</i>	exotic	0,05	0,13	0,01	1,01	1,41
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	LC	0,06	0,15	0,01	0,06	0,06
<i>Samolus valerandi</i>	LC	0,06	0,15	0,03	0,46	0,87
<i>Scheuchzeria palustris</i>	NT	0,1	0,2	0,01	0,01	0
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	LC	0,06	0,15	0,09	6,81	17,27
<i>Schoenoplectus pungens</i>	LC	0,06	0,15	0,05	0,21	0,56
<i>Scirpoides holoschoenus</i>	LC	0,06	0,15	0,03	0,32	0,74
<i>Scirpus sylvaticus</i>	LC	0,06	0,15	0,02	0,03	0,05
<i>Scutellaria galericulata</i>	LC	0,06	0,15	0,12	0,15	0,49
<i>Sisymbrella aspera</i>	LC	0,06	0,15	0	60	
<i>Sium latifolium</i>	NT	0,1	0,2	0	2	
<i>Sparganium angustifolium</i>	LC	0,06	0,15	0,06	40,14	27,1
<i>Sparganium emersum</i>	LC	0,06	0,15	0,05	8,03	17,25
<i>Sparganium erectum</i>	LC	0,06	0,15	0,14	4,15	13,93
<i>Sparganium natans</i>	NT	0,1	0,2	0,01	1,34	1,15
<i>Spirodela polyrhiza</i>	LC	0,06	0,15	0,02	4,41	8,76
<i>Stachys palustris</i>	LC	0,06	0,15	0,06	0,02	0,02
<i>Trocdaris verticillatum</i>	LC	0,06	0,15	0,08	8,58	21,51
<i>Typha angustifolia</i>	LC	0,06	0,15	0,03	12,51	21,21
<i>Typha latifolia</i>	LC	0,06	0,15	0,18	9,98	19,01
<i>Utricularia australis</i>	LC	0,06	0,15	0,21	7,37	14,82
<i>Utricularia intermedia</i>	VU	0,03	0,07	0	0,1	
<i>Utricularia minor</i>	NT	0,1	0,2	0,06	10,72	23,52
<i>Utricularia ochroleuca</i>	NT	0,1	0,2	0	0,1	
<i>Utricularia vulgaris</i>	DD	0,2	NA	0	20	
<i>Vallisneria spiralis</i>	exotic	0,05	0,13	0	0,1	
<i>Vallisneria spiralis</i>	LC	0,06	0,15	0	0,1	
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	LC	0,06	0,15	0,05	1,87	5,5
<i>Veronica beccabunga</i>	LC	0,06	0,15	0,05	0,18	0,55
<i>Veronica catenata</i>	LC	0,06	0,15	0,01	0,01	0
<i>Veronica scutellata</i>	LC	0,06	0,15	0,08	1,22	4,46
<i>Zannichellia palustris</i>	LC	0,06	0,15	0,02	0,03	0,05

Table 1.2-S1 -Résultats des tests de Dunn pour 33 facteurs environnementaux entre les quatre groupes des SSL en situation de référence obtenus par classification hiérarchique d'après la matrice de composition floristique exprimée en classe d'abondance. S = Soft-water, SW = Soft-water marginal, M = Mixed, C = Calcareous.

	C - M	C - S	C - SM	M - S	M - SM	S - SM
Air temperature amplitude (°C)	0	0	0,132	0,797	0	0,002
Air temperature mean (°C)	0,012	0,061	0,34	0,441	0	0
Alkalinity (°F)	0,358	0	0	0	0	0,374
Altitude (m NGF)	0	0,007	0,926	0,047	0	0,001
Ammonium (mg/L)	0,024	0,031	0,027	0,976	0,971	0,835
Average depth (m)	0,903	0,969	0,137	0,781	0,028	0,025
Banks verticality index	0,131	0,33	0,221	0,39	0,551	0,592
C/N	0,89	0,946	0,951	0,775	0,77	0,796
Calcium (mg/L)	0,291	0	0	0	0	0,137
Conductivity (µS/cm)	0,646	0,001	0,001	0	0	0,753
Distance from source (km)	0,002	0,552	0,015	0	0,426	0
Floristic richness	0	0,479	0	0	0,63	0
Loss on ignition (%)	0,953	0,003	0,007	0	0	0,769
Max depth (m)	0,618	0,686	0,23	0,876	0,019	0,011
Mean precipitation (mm)	0,002	0	0,957	0,14	0	0
N Kjeldhal (mg/L)	0	0	0,249	0,145	0,001	0
N Kjeldhal sediment (g/kg)	0,65	0,032	0,02	0	0	0,754
Nitrites (mg/L)	0,217	0,629	0,268	0,223	0,732	0,176
Perimeter (m)	1	1	0,113	0,99	0,048	0,038
Orthophosphates (mg/L)	0,069	0,256	0,34	0,275	0,282	0,677
Perimeter (m)	0,006	0,454	0	0,008	0,09	0
pH	0,061	0	0,002	0	0,056	0,002
Phosphates sediment (mg/kg)	0,38	0	0,013	0	0,019	0,054
Phosphorus sediment (mg/kg)	0,408	0,411	0,79	0,938	0,222	0,314
Pielou index	0,028	0,246	0,016	0,11	0,971	0,091
Shannon index	0	0,487	0	0	0,606	0
Shoreline index	0,234	0,383	0,24	0,729	0,653	0,54
Simpson index	0	0,544	0	0	0,605	0
Surface area (m ²)	0,008	0,523	0	0,007	0,112	0
Hydroperiod	0,063	0,194	0,785	0,421	0,049	0,227
Total organic carbon sediment (mg/kg)	0,68	0,004	0,04	0	0,001	0,314
Total Phosphorus (mg/L)	0,003	0,044	0,207	0,185	0,03	0,296
Water colour (mg/L pt)	0,18	0,023	0,376	0,145	0,366	0,032

Table 1.2-S2 – Résultats complets des espèces indicatrices identifiées par l'analyse Indval calculée sur les quatre groupes obtenus par classification hiérarchique des communautés de macrophytes en situation de référence.

Groupe	Espèce indicatrice	specificity	fidelity	indval	p.value
calcareous	<i>Juncus articulatus</i> L., 1753	0,69	0,82	0,75	1,00E-04
	<i>Ranunculus trichophyllus</i> Chaix, 1785	0,73	0,45	0,58	8,00E-04
	<i>Chara contraria</i> A.Braun ex Kütz., 1845	0,79	0,36	0,54	0,001
	<i>Chara vulgaris</i> L., 1753	1,00	0,27	0,52	0,0018
	<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst., 1903	0,79	0,27	0,46	0,0075
	<i>Groenlandia densa</i> (L.) Fourr., 1869	0,77	0,27	0,46	0,0046
	<i>Typha latifolia</i> L., 1753	0,57	0,36	0,46	0,0321
	<i>Typha angustifolia</i> L., 1753	0,73	0,18	0,36	0,0313
mixed	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud., 1840	0,96	0,57	0,74	1,00E-04
	<i>Iris pseudacorus</i> L., 1753	0,84	0,50	0,65	6,00E-04
	<i>Mentha aquatica</i> L., 1753	0,57	0,73	0,64	0,001
	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L., 1753	0,71	0,53	0,62	8,00E-04
	<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H.Raven, 1964	1,00	0,37	0,61	3,00E-04
	<i>Lythrum salicaria</i> L., 1753	0,55	0,67	0,60	0,0013
	<i>Juncus inflexus</i> L., 1753	0,83	0,43	0,60	6,00E-04
	<i>Lycopus europaeus</i> L., 1753	0,48	0,70	0,58	0,0056
	<i>Juncus acutiflorus</i> Ehrh. ex Hoffm., 1791	0,48	0,67	0,56	0,0104
	<i>Carex riparia</i> Curtis, 1783	1,00	0,27	0,52	0,0032
	<i>Solanum dulcamara</i> L., 1753	0,64	0,40	0,51	0,0157
	<i>Lysimachia vulgaris</i> L., 1753	0,54	0,47	0,50	0,0262
	<i>Bidens frondosa</i> L., 1753	0,62	0,37	0,48	0,0165
	<i>Carex pseudocyperus</i> L., 1753	0,88	0,23	0,45	0,0082
	<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet, 1987	1,00	0,20	0,45	0,0137
	<i>Ranunculus sceleratus</i> L., 1753	1,00	0,20	0,45	0,0138
	<i>Schoenoplectus pungens</i> (Vahl) Palla, 1888	1,00	0,20	0,45	0,0111
	<i>Baldellia ranunculoides</i> (L.) Parl., 1854	0,66	0,30	0,45	0,0291
	<i>Ceratophyllum demersum</i> L., 1753	0,64	0,27	0,41	0,0387
	<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst., 1906	0,83	0,20	0,41	0,0414
<i>Leucobryum glaucum</i> (Hedw.) Ångstr., 1845	0,83	0,20	0,41	0,0414	
<i>Potamogeton lucens</i> L., 1753	1,00	0,17	0,41	0,0182	
<i>Thelypteris palustris</i> Schott, 1834	1,00	0,13	0,37	0,0359	
soft-water	<i>Eleocharis multicaulis</i> (Sm.) Desv., 1818	0,81	0,78	0,80	1,00E-04
	<i>Juncus bulbosus</i> L., 1753	0,71	0,65	0,68	1,00E-04
	<i>Potamogeton polygonifolius</i> Pourr., 1788	0,61	0,74	0,67	5,00E-04
	<i>Isolepis fluitans</i> (L.) R.Br., 1810	0,70	0,57	0,63	4,00E-04
	<i>Hypericum elodes</i> L., 1759	0,57	0,52	0,55	0,0078
	<i>Sphagnum auriculatum</i> Schimp., 1857	0,66	0,39	0,51	0,0095
	<i>Carex elata</i> All., 1785	0,66	0,26	0,42	0,0481
	<i>Sphagnum inundatum</i> Russow, 1894	0,77	0,22	0,41	0,0363
soft-water marginal (part 1)	<i>Carex rostrata</i> Stokes, 1787	0,99	0,72	0,84	1,00E-04
	<i>Equisetum fluviatile</i> L., 1753	0,84	0,52	0,66	1,00E-04
	<i>Juncus effusus</i> L., 1753	0,53	0,80	0,65	9,00E-04
	<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck., 1782	0,85	0,44	0,61	5,00E-04
	<i>Galium palustre</i> L., 1753	0,51	0,72	0,61	0,0028
soft-water marginal	<i>Menyanthes trifoliata</i> L., 1753	0,87	0,40	0,59	4,00E-04

(continued)	<i>Thysselinum palustre</i> (L.) Hoffm., 1814	0,94	0,36	0,58	8,00E-04
	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R.Br., 1810	0,55	0,60	0,57	0,0058
	<i>Comarum palustre</i> L., 1753	1,00	0,32	0,57	6,00E-04
	<i>Scutellaria galericulata</i> L., 1753	0,88	0,36	0,56	0,0015
	<i>Veronica scutellata</i> L., 1753	0,94	0,32	0,55	9,00E-04
	<i>Sphagnum fallax</i> (H.Klinggr.) H.Klinggr., 1880	0,83	0,36	0,55	0,0024
	<i>Ranunculus flammula</i> L., 1753	0,55	0,52	0,54	0,0106
	<i>Galium uliginosum</i> L., 1753	1,00	0,28	0,53	0,0019
	<i>Caltha palustris</i> L., 1753	0,80	0,32	0,51	0,0036
	<i>Drosera rotundifolia</i> L., 1753	0,68	0,36	0,49	0,0084
	<i>Ranunculus peltatus</i> Schrank, 1789	1,00	0,20	0,45	0,0103
	<i>Phalaris arundinacea</i> L., 1753	0,59	0,32	0,43	0,0494
	<i>Epilobium palustre</i> L., 1753	0,73	0,24	0,42	0,0253
	<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Gray, 1821	0,71	0,24	0,41	0,0406
	<i>Callitriche obtusangula</i> Le Gall, 1852	0,83	0,20	0,41	0,0286
	<i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. ex Brid.) Hedenäs, 1993	1,00	0,16	0,40	0,0135

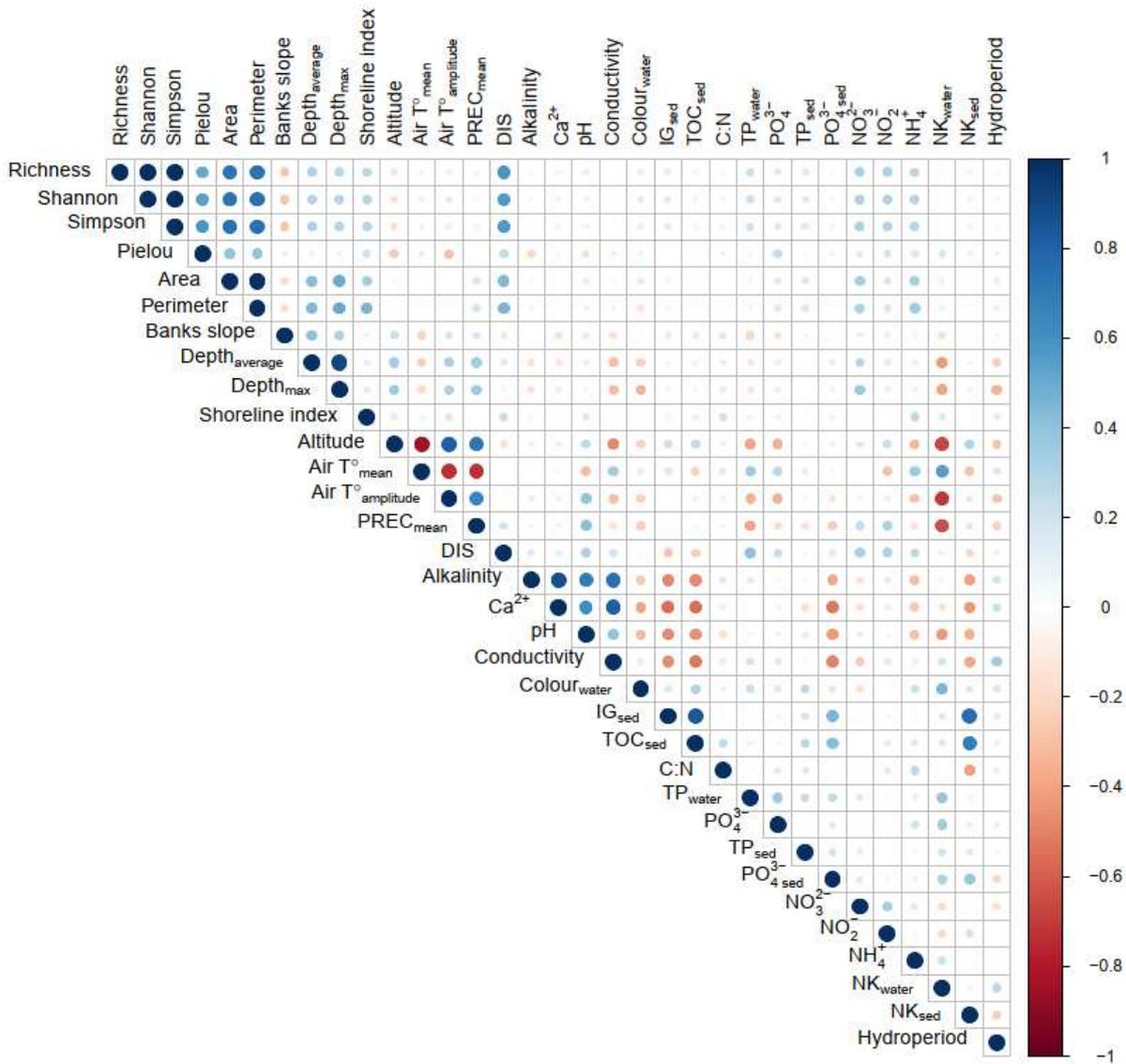


Figure 1.2-S3 - Résultats complets des tests de corrélation entre les facteurs environnementaux, la richesse floristique et les indices de diversité des communautés de macrophytes dans les SSL en situation de référence. Pour des raisons de lisibilité, ces résultats sont présentés dans ce manuscrit sous forme de corrélogramme. Le tableau des valeurs brutes est disponible à l'adresse <https://www.mdpi.com/2073-4441/13/5/609/s1>. L'échelle colorimétrique à droite correspond aux valeurs de r de Spearman, avec $r = 1$: bleu intense, $r = -1$: rouge intense, $r = 0$: incolore. Cette correspondance se retrouve dans le tableau, le diamètre des cercles est proportionnel à la valeur de corrélation : $r=1$ ou -1 : plus grand diamètre, $r = 0$: cercle invisible.

Table 2.2-S1 - Résultats complets des taxons indicateurs identifiés par l'analyse IndVal calculée sur les cinq groupes obtenus par classification hiérarchique des communautés d'invertébrés en situation de référence.

Groupe	Taxon	Spécificité	Fidélité	IndVal	p.value
Montagnes P2	<i>Ilybius</i>	0,68	0,64	0,66	0,0028
	<i>Agabus</i>	0,55	0,79	0,66	0,0013
	<i>Aeshna</i>	0,52	0,71	0,61	0,0062
	<i>Sialis</i>	0,50	0,71	0,60	0,0078
	<i>Corixinae</i>	0,36	0,86	0,56	0,0145
	<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	0,47	0,64	0,55	0,0283
	<i>Dytiscus</i>	0,51	0,57	0,54	0,0229
	<i>Cylindrotomidae</i>	1,00	0,29	0,53	0,0068
	<i>Tanypodinae</i>	0,27	1,00	0,52	0,0187
	<i>Donacia</i>	0,85	0,29	0,49	0,0217
	<i>Hydra</i>	0,61	0,36	0,47	0,0442
	<i>Nemurella pictetii</i>	1,00	0,21	0,46	0,0319
Montagnes P1	<i>Oecetis</i>	0,84	0,63	0,73	3,00E-04
	<i>Thraulius bellus</i>	1,00	0,50	0,71	2,00E-04
	<i>Phryganea</i>	1,00	0,50	0,71	2,00E-04
	<i>Cordulia</i>	0,63	0,75	0,69	8,00E-04
	<i>Cyrnus</i>	0,78	0,50	0,62	0,0013
	<i>Paraleptophlebia</i>	0,93	0,38	0,59	0,0022
	<i>Coenagrion</i>	0,51	0,63	0,56	0,0084
	<i>Pisidium (lato sensu)</i>	0,31	1,00	0,56	0,0255
	<i>Cyphon</i>	0,49	0,63	0,56	0,0102
	<i>Limoniidae</i>	0,59	0,50	0,54	0,0142
	<i>Anabolia</i>	1,00	0,25	0,50	0,021
	<i>Bithynia</i>	1,00	0,25	0,50	0,0203
	<i>Dendrocoelum</i>	0,97	0,25	0,49	0,0088
	<i>Valvata</i>	0,94	0,25	0,49	0,0135
	<i>Platycnemis</i>	0,92	0,25	0,48	0,0317
	<i>Holocentropus</i>	0,59	0,38	0,47	0,0421
Plaines, PO	<i>Ceragrion tenellum</i>	0,68	0,63	0,65	0,0012
	<i>Lestes</i>	0,61	0,63	0,62	0,003
	<i>Sympetrum</i>	0,48	0,74	0,59	0,0082
	<i>Anax</i>	0,45	0,74	0,58	0,0118
	<i>Berosus</i>	0,51	0,59	0,55	0,019
	<i>Plea minutissima</i>	0,37	0,81	0,55	0,0232
	<i>Cybister</i>	0,62	0,48	0,55	0,0179
	<i>Chaoboridae</i>	0,38	0,78	0,54	0,0315
<i>Leucorrhinia</i>	1,00	0,22	0,47	0,0282	
Plaines, P1	<i>Hygrotus</i>	0,80	0,63	0,71	1,00E-04
	<i>Ochthebius</i>	0,95	0,53	0,71	4,00E-04
	<i>Haliplus</i>	0,49	1,00	0,70	1,00E-04
	<i>Sciomyzidae</i>	0,71	0,58	0,64	0,0017
	<i>Hydrobius</i>	0,51	0,74	0,61	0,0045
	<i>Hyphydrus</i>	0,59	0,58	0,59	0,0062
	<i>Helophorus</i>	0,40	0,84	0,58	0,0122
<i>Limnebius</i>	0,86	0,37	0,56	0,004	

Plaines, P1 (suite)	<i>Notonecta</i>	0,32	0,95	0,55	0,0331
	<i>Dryops</i>	0,37	0,79	0,54	0,0315
	<i>Gyraulus</i>	0,38	0,68	0,51	0,0461
	<i>Hydrochara</i>	0,69	0,37	0,50	0,0173
	<i>Sphaerium</i>	0,67	0,37	0,50	0,0278
	<i>Musculium (Sphaerium)</i>	0,61	0,37	0,48	0,0379
	<i>Hydrophilus</i>	0,81	0,26	0,46	0,04
	<i>Porhydrus</i>	1,00	0,21	0,46	0,0111
	<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	1,00	0,21	0,46	0,021
	<i>Tanyssphyrus</i>	1,00	0,21	0,46	0,0192
Plaines, P2	<i>Menetus dilatatus</i>	0,75	0,75	0,75	1,00E-04
	<i>Naucoris maculatus</i>	0,59	0,88	0,72	3,00E-04
	<i>Erythromma</i>	0,62	0,75	0,68	0,0013
	<i>Physella</i>	0,55	0,75	0,64	0,0018
	<i>Caenis</i>	0,52	0,75	0,63	0,0044
	<i>Haementeria costata</i>	0,97	0,38	0,60	0,0029
	<i>Hydrochus</i>	0,41	0,88	0,60	0,016
	<i>Crocothemis</i>	0,67	0,50	0,58	0,0076
	<i>Peltodytes</i>	0,66	0,50	0,57	0,0113
	<i>Oligochaeta</i>	0,32	1,00	0,57	4,00E-04
	<i>Prostoma</i>	0,81	0,38	0,55	0,0079
	<i>Ceratopogonidae</i>	0,29	1,00	0,54	0,0021
	<i>Chironomidae excl. Tanypodinae</i>	0,29	1,00	0,53	0,0014
	<i>Hydroglyphus geminus</i>	0,51	0,50	0,51	0,031
	<i>Dugesia</i>	0,61	0,38	0,48	0,0354
	<i>Leptocerus</i>	0,88	0,25	0,47	0,0338

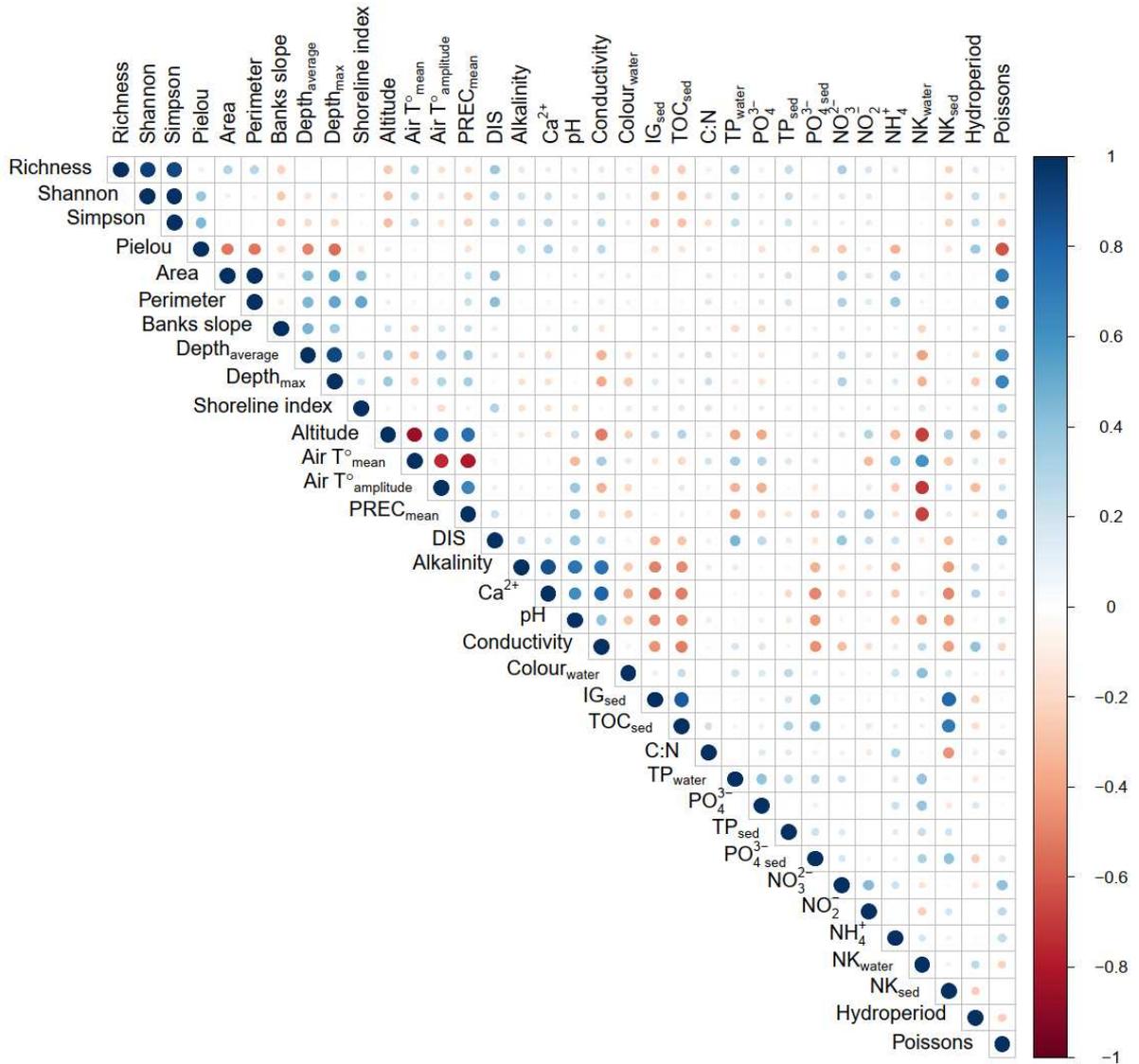


Figure 2.2-S2 - Résultats complets des tests de corrélation entre les facteurs environnementaux, la richesse en invertébrés et les indices de diversité des communautés d'invertébrés dans les SSL en situation de référence. Pour des raisons de lisibilité, ces résultats sont présentés dans ce manuscrit sous forme de corrélogramme. L'échelle colorimétrique à droite correspond aux valeurs de r de Spearman, avec $r = 1$: bleu intense, $r = -1$: rouge intense, $r = 0$: incolore. Cette correspondance se retrouve dans le tableau, le diamètre des cercles est proportionnel à la valeur de corrélation : $r=1$ ou -1 : plus grand diamètre, $r = 0$: cercle invisible.



ÉCHANTILLONNAGE ET TRAITEMENT AU LABORATOIRE DE MACROINVERTÉBRÉS ET DE MACROPHYTES EN PETIT PLAN D'EAU PEU PROFOND

SAMPLING AND LABORATORY METHODS FOR INVERTEBRATES AND MACROPHYTES OF SMALL SHALLOW LAKES

Et collecte des données permettant de calculer l'indice
multi-métrique BECOME Bio-évaluation des Écosystèmes
Mares et Etangs

V 1.2.1

Novembre 2021 – version bilingue



BIOINDICATION
DES ECOSYSTEMES
MARES ET ETANGS
BECOME
par Aquabio



lescop
SOCIÉTÉS COOPÉRATIVES
ET PARTICIPATIVES

Cette étude fait l'objet d'une compensation carbone

6 agences couvrant l'ensemble du territoire et
plus de **20 ans d'expérience** d'étude des milieux aquatiques.

Agence Sud-Ouest - Siège social

ZA du Grand Bois Est, route de Créon
33750 SAINT-GERMAIN-DU-PUCH
Tel. 05 57 24 57 21
contact@aquabio-conseil.com

Agence Centre

ZAC les Acilloux, 10 rue Hector Guimard
63800 COURNON D'Auvergne
Tel. 04 73 24 77 40
centre@aquabio-conseil.com

Agence Nord-Est

Ferme du Marot - D14
25870 CHÂTILLON-LE-DUC
Tel. 03 81 52 97 46
nord-est@aquabio-conseil.com

Agence Ouest

ZAC Beauséjour, rue de la gare du tram
35520 LA MÉZIÈRE
Tel. 02 99 69 73 77
ouest@aquabio-conseil.com

Agence Sud-Est

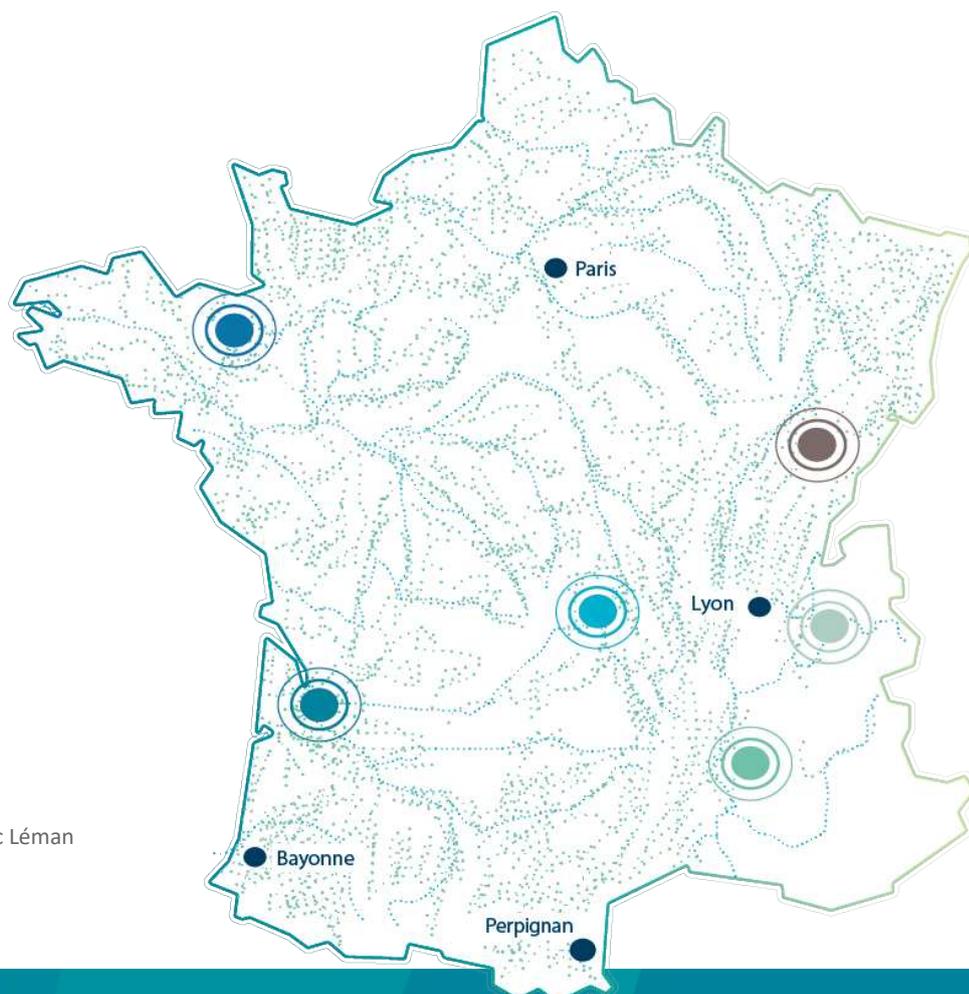
11 rue de la Charette Bleue
26110 NYONS
Tel. 04 75 26 03 32
sud-est@aquabio-conseil.com

Agence de Chambéry

Bâtiment Andromède, 108 avenue du Lac Léman
BP70363
73372 Le Bourget du Lac Cédex
Tel. 04 79 33 64 55
chambéry@aquabio-conseil.com

Nos relais et partenaires locaux

Paris, Bayonne, Lyon, Perpignan



RÉDACTEUR

Nom : Frédéric Labat

Date : 25 novembre 2021

Table des matières

I. Avant-propos - <i>Foreword</i>	5
II. Domaine d'application.....	6
III. Termes et définitions.....	6
IV. Principes de la méthode.....	9
V. Matériel.....	9
V.1. Documents préparatoires.....	9
V.2. Appareils d'observation et de prélèvement en plans d'eau.....	9
V.3. Matériel de conditionnement et de conservation des échantillons.....	10
V.3.1. Matériel de conditionnement.....	10
V.3.2. Étiquetage des échantillons.....	10
V.3.3. Liquide de conservation.....	10
V.4. Matériel de préparation et d'observation des échantillons au laboratoire.....	11
VI. L'échantillonnage.....	11
VI.1. Étapes préalables aux prélèvements.....	11
VI.1.1. Conditions des prélèvements.....	11
VI.1.2. Délimitation de la station de mesure.....	11
VI.1.3. Cas de grandes zones tourbeuses ou de marais.....	12
VI.1.4. Optimisation de la prospection de la zone navigable.....	12
VI.2. Relevé des macrophytes.....	12
VI.2.1. Positionnement des parcours et des points contacts.....	13
VI.2.2. Opérations de prospection.....	13
VI.2.3. Cas des secteurs non ou difficilement prospectables à pied ou en bateau.....	13
VI.2.4. Récolte d'échantillons de macrophytes et recommandations pour leur pré-traitement.....	14
VI.2.5. Constitution de la liste floristique.....	14
VI.2.6. Vérifications taxonomiques.....	14
VI.3. Échantillonnage des invertébrés.....	15
VI.3.1. Préparation du plan d'échantillonnage des invertébrés.....	15
VI.3.2. Échantillonnage.....	17
VI.3.3. Traitement de l'échantillon sur le terrain.....	18
VI.3.4. Constitution de la liste faunistique.....	19
VI.4. Informations à relever sur le terrain et informations à présenter sur le rapport d'essai.....	21
VI.4.1. Description du point de prélèvement et de l'opération de prélèvement.....	21
VI.4.2. Grille d'échantillonnage invertébrés.....	22
VI.4.3. Liste floristique.....	22
VI.4.4. Liste faunistique.....	22
VII. Calcul d'indices relatifs à la méthode d'échantillonnage.....	23
ENGLISH VERSION	24
I. Scope of application.....	24
II. Terms and definitions.....	24
III. Principles of the method.....	26
IV. EQUIPMENT.....	26
IV.1. Preparatory documents.....	26
IV.2. Observation and sampling equipment in water bodies.....	26
IV.3. Packaging and preservation equipment for the sample.....	27
IV.3.1. Packaging equipment.....	27
IV.3.2. Labelling of samples.....	27
IV.3.3. Preservative liquid.....	27
IV.4. Equipment for preparing and observing samples in the laboratory.....	28
V. Sampling.....	28
V.1. Steps prior to sampling.....	28

V.1.1. Conditions for sampling.....	28
V.1.2. Delimitation of the measurement station.....	28
V.1.3. Case of large peat areas or marshes.....	28
V.1.4. Optimization of the navigable area prospection.....	29
V.2. Macrophyte survey.....	29
V.2.1. Positioning of routes and contact points.....	29
V.2.2. Prospecting operations.....	30
V.2.3. Cases of sectors impossible or difficult to explore on foot or by boat.....	30
V.2.4. Collection of macrophyte samples and recommendations for their pre-treatment.....	30
V.2.5. Constitution of the floristic list.....	31
V.2.6. Taxonomic checks.....	31
V.3. Sampling of invertebrates.....	31
V.3.1. Preparation of the invertebrate sampling plan.....	31
V.3.2. Sampling.....	34
V.3.3. Processing of the sample in the field.....	35
V.3.4. Constitution of the faunistic list.....	37
ANNEXE A – SCHÉMA D’UN HAVENEAU – SWEEP-NET SAMPLER.....	39
ANNEXE B - AIDE VISUELLE À L’ESTIMATION DES SURFACES DE RECOUVREMENT	40
ANNEXE C - NIVEAU D’IDENTIFICATION ET MODE DE COMPTAGE REQUIS POUR LE TRAITEMENT DES INVERTÉBRÉS EN PLAN D’EAU PEU PROFOND – TAXONOMIC RESOLUTION AND COUNTING FOR INVERTEBRATES OF SMALL SHALLOW LAKES.....	41
ANNEXE D - LISTE DES OUVRAGES DE DÉTERMINATION.....	46
ANNEXE E – EXEMPLES DE STRATÉGIES D’ÉCHANTILLONNAGE – SAMPLING STRATEGIES EXAMPLES.....	50
ANNEXE F – CHOIX DE LA MÉTHODE DE SUIVI D’UN PLAN D’EAU PEU PROFOND.....	52
ANNEXE G – DCE-COMPATIBILITÉ DE L’INDICE BECOME.....	53
ANNEXE H - EXEMPLE DE RENDU FOURNI PAR AQUABIO.....	54

I. AVANT-PROPOS - FOREWORD

Le but du présent document est d'échantillonner et traiter au laboratoire les invertébrés et les macrophytes en plans d'eau peu profonds de moins de 50ha. La méthode d'échantillonnage de macro-invertébrés et de macrophytes a pour objectif d'obtenir une image représentative des communautés d'invertébrés et de végétaux à l'échelle du plan d'eau à la date de l'échantillonnage. Elle n'est pas conçue pour obtenir une image exhaustive de ces peuplements.

Les indices disponibles sont détaillés en annexes G et H.

Pour l'échantillonnage de canaux, de plans d'eau de superficie supérieure à 50ha, des adaptations méthodologiques sont possibles, veuillez dans ce cas contacter Aquabio.

Les méthodes et indicateurs dont il est question dans ce document sont issues du projet de recherche BIOME (BIOindication des Mares et Étangs), financé par Aquabio, une initiative PME biodiversité pilotée par l'ADEME, ainsi que la FDAAPPMA33 pour un volet zone de frayère à brochet potentielle.

En tant que société coopérative, nous avons fait le choix de laisser la possibilité à tous ceux qui le souhaitent d'appliquer la méthode et de calculer l'indice multimétrique BECOME. Nous perpéтуons ainsi notre engagement envers la communauté, un des 7 principes coopératifs.

The purpose of this document is to sample, and process in a lab, invertebrates and macrophytes from small shallow lakes of less than 50 ha. The objective of the macroinvertebrate and macrophyte sampling method is to obtain a representative picture of invertebrate and plant communities at the water body scale at the time of sampling. It is not designed to provide an exhaustive picture of these communities.

The available indices are detailed in Appendices G and H.

For the sampling of canals and water bodies larger than 50 ha, methodological adaptations are possible. In this case, please contact Aquabio.

The methods and indicators discussed in this document come from the BIOME (BIOindication des Mares et Étangs) research project, financed by Aquabio, a biodiversity SME initiative led by the ADEME, as well as the FDAAPPMA33 for a potential pike spawning area component.

As a cooperative company, we have chosen to allow all those who wish to do so to apply the method and to calculate the BECOME multimetric index. This way, we perpetuate our commitment to the community, one of the 7 cooperative principles.

English version is at the end of this document.

Modifications principales apportées à la version 1.2.1 : version bilingue, harmonisation avec des articles à paraître dans des revues internationales et précision pour la technique troubleau.

II. DOMAINE D'APPLICATION

Le présent document concerne le prélèvement des macro-invertébrés et macrophytes dans les plans d'eau peu profonds de superficie inférieure à 50ha.

Il s'applique à toute surface en eau libre « stagnante » (vitesse d'écoulement inférieure à 5cm/s), délimitable, de superficie inférieure à 50ha, polymictique (dont la profondeur et le fetch provoquent des brassages complets et irréguliers de la masse d'eau) et dont la profondeur permet en théorie la colonisation de la majorité du fond par les macrophytes. Cela concerne donc pour l'essentiel des plans d'eau de profondeur moyenne inférieure à 7 m, mais parfois plus si les conditions hydromorphologiques ou la transparence incluent le plan d'eau dans cette définition. Cette masse d'eau peut être permanente ou temporaire, à condition que l'eau soit fréquemment présente plusieurs mois en période de croissance de la végétation, pour permettre l'installation de végétaux aquatiques.

Ce document n'est pas utilisable pour les canaux, les zones humides dépourvues de cuvette, les plans d'eau de superficie supérieure à 50ha, les plans d'eau profonds inférieurs à 50ha et les plans d'eau dits « marnants » (au sens de la Directive Cadre sur l'Eau).

Des adaptations pour ces milieux sont néanmoins possibles, dans ce cadre vous pouvez contacter Aquabio à l'adresse plan.deau@aquabio-conseil.com

Cette méthode a été développée pour un usage en France métropolitaine, son application est possible sur d'autres territoires présentant les mêmes types de masse d'eau, de faune macro-invertébrés et de flore macrophytes. Néanmoins, l'usage des indices relatifs à la méthode, exprimés en EQR (Ecological Quality Ratio) nécessite un travail préalable de régionalisation permettant d'attribuer ces masses d'eau au grand type fonctionnel correspondant.

La DCE-compatibilité de la méthode et de l'indice multi-métrique BECOME est précisée en annexe G.

III. TERMES ET DÉFINITIONS

Pour les besoins du présent document, les termes et définitions suivantes s'appliquent.

- > appareil de prélèvement haveneau (voir Annexe A) – *Sweep-net* (Annex A)

Cadre carré de 20 cm de hauteur pour 30 cm de large, équipé d'un manche rigide d'1m de long et d'un filet de 0,5 mm de vide de maille (environ).

- > échantillon

Ensemble des 12 échantillons élémentaires invertébrés réalisés sur un point de prélèvement à une date donnée ou du relevé de toutes les espèces de macrophytes.

- > échantillon élémentaire

Éléments récoltés (substrat et macro-invertébrés) résultant d'un prélèvement élémentaire (voir ci-après)

- > élutriation

Séparation de la fraction organique (remise en suspension dans la masse d'eau et récupérée dans un tamis ou filet de maille d'environ 0,5 mm) et la fraction minérale (lourde et restant au fond du récipient utilisé) selon leur densité par agitation dans l'eau (au moins trois fois conseillé). Deux phases sont donc séparées : la fraction surnageante et le refus d'élutriation.

- > gouille

Trou d'eau pouvant dépasser 10m², parfois intégré dans une tourbière associée à un plan d'eau plus important, et formant une entité distincte à ce plan d'eau.

- > habitat

Substrat ou espace de vie potentiel des invertébrés. Le paragraphe 5.2 liste les 12 types et les sous-types d'habitat (bryophytes, pleine eau, etc.)

- > héliophyte

Plante vivant généralement le pied dans l'eau, et possédant sa plus grande partie dressée hors de l'eau (ex. : Roseau)

- > hydrophyte

Plante vivant dans ou à la surface de l'eau (exemple : Potamogeton)

- > interface eau-terre à macrophyte

Zone submergée occupée par des macrophytes et dont la hauteur d'eau est inférieure à 20 cm (hauteur du cadre du haveneau). Tous les habitats à macrophytes ne faisant pas partie de l'interface sont donc situés à une profondeur supérieure à 20 cm.

- > limite des plus hautes eaux

Niveau visible des hautes eaux d'un plan d'eau représenté généralement par une ligne ou empreinte physique sur la rive. Elle peut être indiquée par des modifications des caractéristiques physiques (traces d'érosion, etc.) et/ou biologiques (zone de substitution de la végétation aquatique ou nettement hygrophile par la végétation terrestre) distinctives de la rive. Dans le cas des grandes tourbières, elle peut donc inclure l'intégralité de la zone où les macrophytes sont sous influence de la nappe.

- > macro-invertébrés aquatiques

Les macro-invertébrés aquatiques regroupent les insectes (larves, nymphes ou adultes), les crustacés, les mollusques, les vers et autres invertébrés, fixés sur un substrat ou non, dont une partie au moins du cycle de vie est aquatique et généralement supérieur à 2 mois. Ils doivent être retenus dans un filet d'environ 0,5 mm de vide de maille. Cela inclut les hydracariens mais exclut les gros microcrustacés.

- > macrophytes

Végétaux aquatiques, amphibies ou fortement hygrophile (coefficient d'Ellenberg >6) visibles à l'œil nu, comprenant des phanérogames, des ptéridophytes, des bryophytes, des lichens, des Characées. Les colonies d'algues filamenteuses et par extension, certaines cyanobactéries et organismes hétérotrophes ne sont pas pris en compte dans cette méthode en raison de problèmes de représentativité, mais ils peuvent être relevés.

- > parcours

Lorsque le fond n'est pas visible, l'opérateur réalise des parcours en zigzag sur lesquels sont réalisés des points-contacts. Un parcours correspond à la distance parcourue entre une rive et sa rive opposée ou une rive et la zone aphotique. La distance entre chaque parcours et leurs positions sont laissées au jugement de l'opérateur, en fonction de la présence ou non de macrophytes contactés ou observés. La position de chaque parcours doit intégrer la diversité morphologique du plan d'eau et être répartie de manière la plus homogène possible sur toute sa superficie.

- > patch de végétation

La majorité des macrophytes et plus particulièrement les hydrophytes a tendance à se regrouper en patch : ils occupent des petites ou grandes zones homogènes, différentes des zones qui les entourent.

- > placette de prélèvement

Surface à échantillonner correspondant à une surface contiguë, ou fragmentée équivalente. Cette surface est fixée selon le type d'habitat (en général 1m² ou 1/20m²).

- > pleustophyte

Plante flottant à la surface de l'eau, et dont les racines sont libres dans l'eau. Cela concerne la plupart des espèces de lentilles d'eau, la petite fougère Azolla...

- > rive

Bordure permanente d'un plan d'eau située hors de l'eau mais pouvant être partiellement submergée durant la période de hautes eaux. Constituée par la zone riveraine, le talus et la plage, et prospectable à pied.

- > station de mesure

Zone d'application de la méthode pour un plan d'eau ou une cuvette, sur lequel sont effectués des mesures ou des prélèvements en vue d'analyses biologiques.

- > taxon

unité systématique de détermination

- > zone d'afférence

zone directement influencée par un cours d'eau alimentant le plan d'eau

> zone euphotique

zone aquatique, comprise entre la surface et la profondeur maximale d'un plan d'eau, exposée à une lumière suffisante pour que la photosynthèse se produise (généralement la profondeur à laquelle l'intensité lumineuse résiduelle correspond à 1 % de celle en surface). Elle est fixée théoriquement à 2,5 fois la valeur de la mesure de la transparence des eaux mesurée au disque de Secchi

> zone littorale navigable

Bordure permanente d'un plan d'eau, submergée, prospectable en bateau, dont le fond est compris dans la zone euphotique, où est généralement concentrée la majorité des hydrophytes.

> Zone littorale prospectable à pied

Bordure permanente d'un plan d'eau, submergée, de profondeur inférieure à 1,5m, prospectable à pied, où est généralement concentrée la majorité des héliophytes.

IV. PRINCIPES DE LA MÉTHODE

Les étapes consistent à :

- 1) l'observation *in situ* des communautés macrophytiques des plans d'eau peu profonds, avec identification des taxons, estimation de leur abondance et prélèvements éventuels d'échantillons pour vérification, en veillant à ne pas perturber les habitats invertébrés à échantillonner. Ces observations sont réalisées à l'échelle de la station de mesure
- 2) identifier sur le terrain les habitats invertébrés présents
- 3) estimer les surfaces des habitats invertébrés et établir un plan d'échantillonnage
- 4) réaliser jusqu'à 12 prélèvements élémentaires d'invertébrés.
- 5) remplir la fiche de prélèvement.
- 6) traiter les échantillons au laboratoire
- 7) calculer les indicateurs

V. MATÉRIEL

V.1. Documents préparatoires

Il s'agit de documents cartographiques et photographiques nécessaires pour effectuer le travail préalable aux interventions sur le terrain et lors de la réalisation des campagnes :

- cartes type IGN au 1/25 000, cartes de végétation, cartes bathymétriques, sous format papier ou numérique,
- documents photographiques, tels que des photos aériennes, des photos satellites, des orthophotos.

Ces documents doivent être suffisamment récents et de nature à permettre d'optimiser le temps d'échantillonnage et l'identification des types supposés de végétation dans les grandes tourbières.

V.2. Appareils d'observation et de prélèvement en plans d'eau

- > Râteau à manche télescopique :

il est utilisé pour prélever les plantes en profondeur par point contact, sa longueur conseillée est de 4 m. Le fer du râteau doit être d'une largeur minimale de 30 cm, à dents droites espacées d'environ 2 à 3 cm. Le manche doit être gradué de manière à estimer la profondeur avec une précision de l'ordre de 10 cm.

- > Échantillonneur haveneau
- > Grappin :

pour les profondeurs supérieures à 4 m, les prélèvements se font à l'aide d'un grappin fixé à l'extrémité d'une corde, manipulé depuis une embarcation. Cet outil peut être composé d'un double râteau ou être à crochets multiples. La corde doit être graduée de manière à permettre l'estimation de la profondeur avec une précision de l'ordre de 50 cm.

- > Boite à fond vitré ou bathyscope :

un bathyscope peut être employé à la place du râteau quand les conditions (transparence, profondeur, éclairage) permettent une observation efficace de la végétation présente, particulièrement dans la zone littorale. Cette méthode d'observation est également privilégiée quand la probabilité de rencontrer des espèces protégées ou à fort caractère patrimonial dans ces zones de faible profondeur est élevée (méthode d'observation non destructive).

- > Lunettes polarisantes (optionnel) :

ces lunettes permettent de limiter les reflets de surface et peuvent ainsi améliorer la qualité des observations.

- > Loupe de terrain (optionnel) :

le grossissement peut être de l'ordre de 10 à 20. Son utilisation lors des prélèvements peut faciliter la détermination de certains taxons.

- > Embarcation (à moteur ou rames) :

elle doit être adaptée aux conditions d'observation (nombre d'opérateurs, distance à parcourir, conformation des rives...) et à la réglementation en vigueur sur les plans d'eau échantillonnés.

- > Récepteur GPS portable :

il doit permettre d'obtenir une précision de mesure de l'ordre de 5 à 10 m. En cas d'impossibilité d'utilisation, les coordonnées doivent être définies à l'aide d'un moyen permettant d'obtenir une précision et une justesse équivalente pour localiser le plan d'eau

- > Disque d'évaluation de la transparence (disque de Secchi) :

cet appareil et son utilisation doivent être conformes à la norme ISO 7027.

- > Appareil photographique (optionnel) :

il doit être adapté à la prise de vues des espèces végétales sur le terrain et être éventuellement muni d'un filtre polarisant.

- > Récipients hermétiques pour les échantillons.
- > Théodolite ou tout appareillage permettant d'évaluer avec une bonne précision la superficie de la station de mesure (optionnel)

Ce matériel n'est nécessaire que lorsqu'une évaluation de la superficie à partir de photographies satellites n'est pas possible (trop petite superficie, mares ombragées).

V.3. Matériel de conditionnement et de conservation des échantillons

V.3.1. Matériel de conditionnement

Des sacs ou flacons à col large, en matière plastique, à fermeture étanche doivent être utilisés pour les invertébrés. Divers contenant à fermeture étanche, adaptée à la taille des macrophytes, doivent être utilisés. Les bryophytes séchés peuvent être conservés dans des enveloppes.

V.3.2. Étiquetage des échantillons

Le matériel utilisé pour l'étiquetage doit garantir une identification précise de chaque échantillon prélevé (date, identifiant du plan d'eau, taxon (macrophytes) ou n° d'échantillon élémentaire (invertébrés). Il se compose classiquement d'étiquettes résistantes à l'eau et de marqueurs à encre indélébile.

V.3.3. Liquide de conservation

AVERTISSEMENT concernant la sécurité :

- > la manipulation des produits chimiques doit respecter les consignes des fiches de sécurité (notamment port de gants et de lunettes sur le terrain, étiquetage des flacons) ;
- > les conditions de prélèvements en plan d'eau doivent respecter les législations d'hygiène et sécurité en vigueur.

Il est rappelé que, dans la mesure où le formol présente des risques graves pour la santé, il est conseillé d'utiliser la conservation à l'alcool. La congélation est déconseillée en raison des problèmes de conservation inhérents à la forte quantité de matières organiques de certains échantillons élémentaires.

- > Éthanol (invertébrés):

Concentration finale dans l'échantillon de 70 % à 80 % environ à 95°. Attention : compte tenu de la teneur en eau des échantillons, même égouttés sur tamis, cette teneur finale est souvent obtenue par ajout d'éthanol à 90 % environ aux échantillons. Il convient d'éliminer le maximum d'eau afin d'assurer la meilleure conservation possible des échantillons. Il est également possible d'ajouter du formol (<2%) afin d'améliorer la conservation des échantillons.

- > Éthanol (macrophytes):

Concentration finale de l'échantillon de 30 à 40 % environ à 95°, associée à de l'acétate de cuivre.

V.4. Matériel de préparation et d'observation des échantillons au laboratoire

- > Petit matériel courant de laboratoire (pinces, scalpel, lames, lamelles, coupelles, bacs de tri...).
- > Loupe binoculaire (gamme $\times 20$ à $\times 60$ au minimum).
- > Microscope optique (grossissement nécessaire : $\times 100$ à $\times 400$ au minimum).

VI. L'ÉCHANTILLONNAGE

VI.1. Étapes préalables aux prélèvements

VI.1.1. Conditions des prélèvements

Les relevés sont à réaliser en une seule fois, en période de développement de la végétation (entre début juin et fin septembre). Si une interruption des relevés est inévitable (par exemple en raison de mauvaises conditions météorologiques), elle ne doit pas dépasser une semaine.

Il est conseillé d'éviter les périodes de fortes précipitations susceptibles de diminuer significativement la transparence ou d'augmenter le niveau des eaux, ou les périodes de forts vents, susceptibles de déranger la faune ou de mettre en danger les opérateurs.

VI.1.2. Délimitation de la station de mesure

La station de mesure est délimitée par la limite des plus hautes eaux.

Il est vivement conseillé de délimiter la station de mesure à l'aide de photographies aériennes, afin d'estimer au mieux la superficie de la station de mesure. Des corrections sur le terrain peuvent être apportées à cette délimitation directement sur photo satellite. Ce travail préalable permet d'estimer au mieux la superficie de la station de mesure et des habitats invertébrés. Des applications comme géoportail ou google earth permettent de réaliser ces estimations, avant la phase terrain ou sur le terrain si les conditions de connexion GSM le permettent. Des applications SIG qui peuvent fonctionner sur le terrain hors connexion peuvent également être utilisées. Cette estimation ne nécessite aucune métrologie. Lorsque cette estimation n'est pas possible à l'aide de photographie (par exemple mare ombragée à plus de 60 %), du matériel permettant de mesurer cette superficie est nécessaire (théodolite...). L'utilisation de GPS traditionnels ou téléphones est proscrite sur les stations de mesure ombragées, leur petite superficie et les conditions de couverture végétale ne permettant pas une estimation des superficies suffisamment précise. Cette estimation ne nécessite néanmoins pas de métrologie.

Les îlots peuvent ne pas faire partie de la station de mesure lorsqu'ils sont en dehors de la limite de plus hautes eaux. Ils sont alors exclus de la superficie de la station.

Les zones d'afférence, les plans d'eau annexes sont exclus de la station de mesure quand ceux-ci ne sont pas représentatifs du plan d'eau. Les zones lotiques (par exemple, « plan d'eau » traversé par un cours d'eau) sont également exclues. Les radeaux flottants, les milieux tourbeux représentatifs inclus dans la cuvette historique sont à prendre en compte, à l'exception des gouilles non représentatives qui peuvent y être associées.

VI.1.3.Cas de grandes zones tourbeuses ou de marais

Certains grands milieux possèdent de grandes zones humides associées dans leur cuvette (radeaux flottants, zone tourbeuse occupée par une végétation nettement hydrophile à hygrophile clairement délimitable car issue par exemple de la cuvette d'origine glaciaire), zone de marais. Un relevé macrophyte sur l'intégralité de cette zone étant trop chronophage, un plan d'échantillonnage doit être préparé en amont, à partir de photographies satellites suffisamment récente. Dans ces milieux, la végétation s'organise en patchs homogènes de groupements végétaux, qui forment des couleurs distinctes sur les photos aériennes. Un « chemin » de prospection est donc préparé. Ce chemin doit croiser tous les groupements végétaux supposés, tout en assurant une prospection maximisée le long de la marge externe de la tourbière ou zone de marais.

VI.1.4.Optimisation de la prospection de la zone navigable

Sur les plans d'eau de plusieurs hectares à la bathymétrie inconnue, il est conseillé d'utiliser des photographies satellites, afin de repérer les zones de haut fond et d'éventuels patchs de végétation (cela ne fonctionne pas sur des plans d'eau turbides, qui dans ce cas sont généralement dépourvus d'hydrophytes).

VI.2. Relevé des macrophytes

Il est rappelé que les étapes ci-dessous ont pour objectif de faire un relevé représentatif de la végétation et d'identifier les habitats invertébrés à prélever avec une estimation des pourcentages de recouvrement. Cette estimation ne nécessite aucune métrologie (voir les difficultés listées dans le paragraphe 5.1.4).

Le relevé macrophyte permet de réaliser une reconnaissance de la station de mesure et estimer les recouvrements des différents habitats invertébrés présents. Ce relevé doit être réalisé en prenant bien soin de ne pas altérer les habitats invertébrés à échantillonner, ni déranger la faune, susceptible, si elle est dérangée, de changer d'habitat.

Plus le plan d'eau est peu profond et de petite superficie, plus la végétation s'organise en patchs aléatoires. L'utilisation de transects est donc proscrite, car elle ne permet pas d'obtenir une image représentative de la végétation.

Les abondances sont relevées selon les modalités indiquées tableau 1

Tableau 1 — Évaluation de l'indice d'abondance des macrophytes

Indice d'abondance	Description
1	Quelques pieds
2	Quelques petits herbiers
3	Petits herbiers assez fréquents
4	Grands herbiers discontinus
5	Herbiers continus

VI.2.1. Positionnement des parcours et des points contacts

Le nombre de points contacts et de parcours à réaliser doit être adapté à la situation observée. Plus le milieu est riche et hétérogène en macrophytes, plus le nombre de parcours et de points contacts doit être important.

Les points contacts sont à réaliser lorsque le fond n'est pas visible. Ces points contacts sont réalisés au râteau, ou au grappin si la profondeur est trop importante.

Ces points contacts sont positionnés uniquement dans la zone où le fond est compris dans la zone euphotique. Si la bathymétrie, donc les limites horizontales approximatives de la zone aphotique, n'est pas connue, des points contacts complémentaires sont réalisés afin de définir et prospecter approximativement cette zone.

- > Quand le fond et aucun macrophyte n'est visible, la présence de macrophytes est exceptionnelle. Les points contacts servent donc à s'assurer que les macrophytes sont bien absents. Dans ce cas, pas plus de 10 points contacts consécutifs sans macrophyte sont nécessaires sur l'intégralité du plan d'eau. Ces points contacts doivent être répartis au mieux sur tout le plan d'eau, en excluant les surfaces où le fond est compris dans la zone aphotique.
- > Si des macrophytes sont observables ou contactés, le nombre de points contacts est à adapter à l'hétérogénéité observée sur site.

VI.2.2. Opérations de prospection

L'observation doit avoir lieu sur l'intégralité de la station de mesure, en réalisant des zigzags si nécessaire. Il convient généralement :

- > Dans un premier temps, de réaliser l'observation depuis la rive, avec d'éventuelles incursions dans l'eau, afin de repérer les patches de végétation éventuels et l'organisation générale du site.
- > L'observation est ensuite complétée lors de la prospection en bateau (quand elle est nécessaire) et lors de l'échantillonnage des invertébrés, ce qui permet de ne pas altérer l'échantillonnage des invertébrés.
- > Il est déconseillé de réaliser une prospection sur chaque m² qui provoquerait un piétinement intensif du plan d'eau, susceptible d'altérer le plan d'eau, la faune et la flore.
- > La végétation est, quand les conditions de transparence le permettent, identifiée principalement à distance. Chaque type de patch (espèces présentes visiblement identiques) fait l'objet d'excursions attentives, manuellement ou au râteau /grappin selon la profondeur.
- > Si les conditions de transparence ne le permettent pas, des points contacts à la main sont réalisés. Dans ce cas, de 2 à 5 points contacts consécutifs sans macrophyte sont nécessaires par parcours. Si des macrophytes sont contactés, le nombre de points contact (minimum 5 par parcours avec macrophytes) est à adapter à l'hétérogénéité observée sur site.
- > Si la végétation est trop haute ou trop dense pour avoir une bonne visibilité et assurer une prospection rapide et efficace (Roselière à *Phragmites*, herbiers à *Equisetum fluviatile*...), la prospection est réalisée à minima par le biais de 3 incursions perpendiculaires à la rive pour chaque patch.

VI.2.3. Cas des secteurs non ou difficilement prospectables à pied ou en bateau

Un plan d'eau peut ne pas être intégralement prospectable en raison de (liste non exhaustive) :

- > secteurs très peu profonds voire sans eau de surface, et fortement envasés, ne permettant ni prospection à pied, ni prospection bateau.
- > ronciers, broussailles infranchissables
- > secteurs de radeau flottant instables et densément végétalisés

Il convient de réaliser une à trois excursions sur ces zones depuis une embarcation si ces zones sont accessibles depuis une embarcation, ou à défaut depuis la rive si un ou plusieurs accès ponctuels sont présents, sans mise en danger de l'opérateur. Dans le cas contraire, les recouvrements des éventuels macrophytes sont estimés à distance.

VI.2.4. Récolte d'échantillons de macrophytes et recommandations pour leur pré-traitement

Prélever tous les taxons dont la détermination *in situ* n'est potentiellement pas assez fiable et qui nécessitent donc une détermination au laboratoire. Il s'agit en particulier des Characées, de la plupart des bryophytes et de certains genres de phanérogames susceptibles de présenter des difficultés de détermination *in situ* (*Ranunculus*, *Potamogeton*, *Callitriche*, *Utricularia*, etc.). Ces échantillons seront mis dans des contenants référencés. La récolte sera également indiquée sur la fiche de relevé. Il est souhaitable que ces échantillons soient ensuite transportés en glacière pour éviter leur détérioration.

On veillera à récolter les échantillons les plus complets possibles (avec fleurs et fruits, si possible), et morphologiquement les plus variés.

La règle de prélèvement est la suivante : on prélève dès qu'un taxon semble différent des autres taxons observés.

On prélève au maximum trois fois des échantillons supposés correspondre à des taxons identiques.

En cas d'impossibilité de conservation au froid avant examen, un pré-traitement des échantillons est indispensable.

Les bryophytes peuvent être séchés à l'air ou conservés dans de l'éthanol associé à de l'acétate de cuivre.

Les plantes supérieures peuvent être conservées dans de l'éthanol associé à de l'acétate de cuivre ou mises sous presse pour séchage et constitution d'herbier.

Il est à noter que les algues filamenteuses ne sont pas échantillonnées, en raison d'une trop grande variabilité temporelle des communautés sur ces milieux.

VI.2.5. Constitution de la liste floristique

La détermination des taxons inventoriés pourra être réalisée sur site ou au laboratoire. Certains groupes nécessitant une observation à fort grossissement devront être échantillonnés (voir VI.2.4), conditionnés de façon adaptée et rapportés au laboratoire.

La détermination de ces échantillons est délicate. Le recours à des experts peut s'avérer utile. Outre la conservation souhaitable des échantillons, la réalisation de photographies (macrophotographies si nécessaire) peut être un complément utile.

Dans tous les cas, la liste floristique définitive ne sera dressée qu'après vérification taxonomique (voir VI.2.6).

Les renoncules du sous-genre *Batrachium* non identifiables à l'espèce doivent être identifiées dans la liste comme *Batrachium*, afin de les distinguer des autres renoncules, qui ne correspondent pas aux mêmes formes de vie.

VI.2.6. Vérifications taxonomiques

> Généralités

La phase de vérification taxonomique est indispensable. On se référera aux ouvrages indiqués en Annexe E.

Il est préconisé que ce soient les opérateurs de terrain qui effectuent eux-mêmes leurs déterminations (ou au moins des pré-déterminations sur le terrain).

> Recommandations pour les bryophytes

Les bryophytes pourront, pour la plupart, être examinés sur échantillons séchés à l'air. Pour les hépatiques à feuilles, il est recommandé d'effectuer une observation en frais. Selon les taxons, la détermination des échantillons se fait au microscope ou à la loupe binoculaire. Si des sphaignes sont présentes, des connaissances en identification des Sphaignes sur le terrain sont indispensables.

> Recommandations pour les plantes vasculaires

Les végétaux vasculaires devront être examinés de préférence à l'état frais, ou après conservation par un moyen adapté. Suivant les caractères à observer, on utilisera une loupe de terrain, une binoculaire ou un microscope.

VI.3. Échantillonnage des invertébrés

VI.3.1. Préparation du plan d'échantillonnage des invertébrés

Il peut être réalisé conjointement ou à la fin du relevé des macrophytes.

Il est rappelé que les étapes ci-dessous ont pour objectif de faire un choix des habitats à prélever avec une estimation des pourcentages de recouvrement. Cette estimation ne nécessite aucune métrologie.

Estimation de la superficie : la superficie mouillée du site pouvant être assez variable en fonction de la date d'échantillonnage, la superficie à relever correspond à celle de la station de mesure.

Identification des habitats : celle-ci se fait au cours du relevé macrophytes, qui permet d'obtenir une vision plus représentative du site, et de repérer plus efficacement les habitats.

Estimation visuelle de leur superficie relative. Pour avoir une meilleure vision de ces superficies il est conseillé de calculer la superficie qui correspond à 1 % de la superficie totale de la station de mesure.

L'estimation des recouvrements des habitats situés en zone profonde est réalisée lors de la prospection par point contact des macrophytes. En cas de doute sur la nature des habitats de la zone aphotique, des points contacts complémentaires peuvent être réalisés dans la zone aphotique.

Les différents habitats sont identifiés. Sur la grille d'échantillonnage (tableau 2), il est noté la superficie des substrats estimée visuellement (voir l'aide visuelle en Annexe B), et notée en pourcentage de la surface totale de la station de mesure. La somme des superficies relatives peut être supérieure à 100 %. L'habitat superficiel et les habitats sous-jacents sont comptabilisés (les couches recouvertes mais échantillonnables sont prises en compte : par exemple des pierres ou des vases sous des végétaux, sauf si ces pierres ou vases sont incluses dans une matrice de racines et de végétaux morts ne permettant pas de les considérer comme un habitat pierreux ou vaseux).

Un colmatage fin (par exemple de limons) ne sera pas considéré comme l'habitat principal.

Les pourcentages dans la colonne «Superficie relative» devront être donnés à l'unité près : par exemple 12 % et non 11,6 %. Les pourcentages de moins de 1 % peuvent être notés jusqu'à 2 décimales (cela permet de garantir la représentativité du fonctionnement du plan d'eau tout en échantillonnant des habitats peu représentés mais avec une richesse faunistique intéressante).

Les estimations réalisées lors de la prospection depuis la rive sont souvent remises en cause lors des prospections de la zone littorale ou lors des essais d'échantillonnage invertébrés (mauvaise identification des substrats, etc.).

Dans tous les cas, il est conseillé, dans la mesure du possible, de faire un plan provisoire qui pourra être ajusté au fur et à mesure de la prospection du point de prélèvement lors de la réalisation des prélèvements élémentaires.

Il est donc inutile de faire des estimations fines pour le premier plan prévisionnel. Par contre, il est indispensable de revoir, de corriger et d'affiner si besoin les estimations de pourcentage de recouvrement en fin de prélèvement.

Si le fond n'est pas visible, la méthode est appliquée après estimation des recouvrements par sondage (à la main, au pied, au haveneau ou au râteau).

Les difficultés rencontrées pour établir le plan d'échantillonnage et estimer les pourcentages de recouvrement devront être indiquées sur la feuille d'échantillonnage.

Tableau 2 – Grille d'échantillonnage des habitats d'invertébrés

	Habitats invertébrés		Présence (croix)	N° échantillon	Surface échantillonnée par échantillon (m ²)	Surface (%)	
	Habitat principal	Sous-habitat				Globale	Sous-surface
H12	Interface eau-terre à macrophytes (P<20cm) Si 12 habitats prélevables, échantillonner le sous-habitat le + représenté Si <12 habitats, réaliser des répétitions sur les sous-habitats, par ordre de représentativité.	Hélophytes à feuilles filiformes traçantes (isolepis, agrostis stol., jonc bulbeux...)					
		Hélophytes à feuilles non filiformes mais à tiges fines (millepertuis, myosotis...)					
		Hydrophytes à grandes feuilles ou à petites feuilles peu ou pas découpées (potamot, renouée, najas, elodée...)					
		Hélophytes à feuilles filiformes non traçantes (carex, joncs...)					
		Hydrophytes à feuilles filiformes ou lasciniées et characées (myriophylle, renoncles aquatiques, utriculaire, ceratophylle...)					
		Hydrophytes à feuilles flottantes, Hélophytes à tiges épaisses (nénuphar, typha, phragmites...)					
		Bryophytes					
H11	Racines (certains touradons peuvent être assimilés à des racines)						
H10	Hélophytes à feuilles filiformes traçantes Hélophytes à feuilles non filiformes mais à tiges fines						
H9	Hydrophytes à grandes feuilles ou à petites feuilles peu ou pas découpées						
H8	Hélophytes à feuilles filiformes non traçantes						
H7	Hydrophytes à feuilles filiformes ou lasciniées et characées						
H6	Pierres, Blocs, Dalle						
H5	Hydrophytes à feuilles flottantes, Hélophytes à tiges épaisses / Lentilles d'eau						
H4	Algues filamenteuses (seulement si mésohabitat distinct ou > 5 % de recouvrement)						
H3	Bryophytes						
H2	Litières, vases Si ombrage >80 % : Réaliser un échantillonnage distinct des 2						
H1	Substrat minéral fin et grossier, talus terreux (sable, gravier, terre, boulettes d'argile...)						
H0a	Dalle						
H0b	Pleine eau : si pas d'habitat macrophytique + mares ombragées + mares recouvertes d'algues ou de lentilles						

VI.3.2.Échantillonnage

L'échantillonnage est réalisé en respectant le plan d'échantillonnage prévisionnel, en l'adaptant au fur et à mesure que l'agent préleveur affine sa connaissance du point de prélèvement (voir VI.3.1).

Les habitats non échantillonnables au haveneau ne sont pas échantillonnés.

Les prélèvements élémentaires peuvent être réalisés dans un ordre quelconque.

Les prélèvements élémentaires doivent si possible être réalisés rapidement et organisés pour éviter :

- 1) la gêne occasionnée par le trouble éventuel de l'eau,
- 2) d'endommager des habitats non prélevés,
- 3) de faire fuir la faune des habitats non prélevés. Sur ce point l'opérateur doit veiller à éviter de projeter son ombre sur ces habitats.

La méthode consiste (voir Tableau 2) :

- 1) la technique haveneau consiste à ramener dans le filet, à la main ou par traction, le substrat présent sur la placette ou à réaliser un échantillonnage de type « troubleau » dans les limites indiquées dans le Tableau 2
- 2) la technique troubleau consiste en l'échantillonnage de 1m² par défaut de l'habitat, en réalisant des aller-retours énergiques et de forte amplitude (environ 60cm). Il est conseillé de ne pas réaliser l'intégralité de l'échantillonnage sur 1m² contigu, afin de maximiser si nécessaire la représentativité de l'échantillonnage. La durée d'un échantillonnage de 1m² ne doit pas dépasser 10 secondes (hors temps de déplacement de l'opérateur).
- 3) si nécessaire traiter l'échantillon sur le terrain pour diminuer son volume, ou éviter la détérioration des taxons par frottement avec des pierres ou des gros graviers.

Le filet doit être vidé et rincé dans un récipient entre chaque prélèvement élémentaire. Le filet doit être vidé et rincé dans des conditions limitant les pertes (projection hors du récipient de récupération), en plaçant par exemple un tamis de 0,5 mm de vide de maille sous le récipient.

Le nombre maximal d'échantillon élémentaire est de 12. L'opérateur réalise au moins 1 échantillon dans chaque habitat primaire présent selon les modalités présentées tableau 2).

Le détail des habitats à échantillonner est fourni Annexe C.

Quelques règles complémentaires sont à respecter :

- > Règle de l'interface eau-terre à macrophytes :

Cet habitat se décline en 7 habitats secondaires. Si 12 habitats primaires sont échantillonnables, l'opérateur échantillonne l'habitat secondaire dominant. Si moins de 12 habitats primaires sont échantillonnables, l'opérateur échantillonne les habitats secondaires par ordre de représentativité jusqu'à si possible atteindre 12 échantillons élémentaires. Il est donc possible de ne pas avoir 12 échantillons élémentaires.

- > Règle des hydrophytes à feuilles flottantes :

La superficie à échantillonner est par défaut 1m², sauf pour les pleustophytes (lentilles d'eau, Azolla...), où 1/20 m² sont échantillonnés.

- > Règle des vases et litières :

Lorsque le plan d'eau présente un ombrage direct inférieur à 80 % de sa superficie totale, vases et litières sont considérées comme un habitat unique. L'opérateur échantillonne alors l'habitat le plus représentatif.

- > Règle de la pleine eau

La pleine eau n'est échantillonnée que si :

- l'ombrage direct est supérieur à 80 % ou si le plan d'eau est dépourvu d'hydrophyte et d'hélophyte,
- il est recouvert de pleustophytes. Dans ce dernier cas, l'opérateur engage délicatement le haveneau sous la couche de pleustophytes afin d'échantillonner la zone sous cette couche.

2m² non contigus sont alors échantillonnés.

- > Règle des habitats majoritairement présents en zone profonde :

L'habitat est échantillonné au haveneau, au plus profond possible. Il est possible d'utiliser une rallonge.

VI.3.3. Traitement de l'échantillon sur le terrain

> Lavage de l'échantillon

Le volume prélevé étant susceptible d'atteindre jusqu'à 4 L environ par placette et le volume minimal ramené au laboratoire devant être compris entre 0,5 et 1 L (voir Tableau 2), il peut être réduit soit par lavage énergétique dans le filet (limon, vase sans éléments grossiers), soit par les méthodes suivantes (gravier, sable, litière, etc.) :

- 1) dans le cas où des éléments volumineux (par la taille : pierres, branches ...) sont présents dans le filet, ils peuvent être nettoyés à la main ou à la brosse, soit dans le filet, soit sur un tamis de 0,5 mm environ. Ces éléments volumineux doivent être soigneusement examinés avant d'être rejetés. Les autres éléments (= non volumineux) doivent être conservés après le lavage du substrat. Si un tamis est utilisé, seuls les éléments grossiers doivent y être nettoyés. Le reste de l'échantillon doit rester dans le filet lors de cette opération, afin d'éviter l'envol d'individus.
- 2) si la quantité de macrophyte est trop importante dans le filet, une partie peut être secouée énergiquement sous l'eau dans le filet (uniquement si la hauteur d'eau dans le plan d'eau est suffisante), avant d'être rejetés après s'être assuré visuellement qu'il n'y a plus d'organisme accroché jusqu'à atteindre un volume compris entre 0,5 et 1L ;
- 3) les graviers peuvent aussi être éliminés sur le terrain après un lavage, par exemple sur une colonne de tamis 5 mm et 0,5 mm environ, et s'être assuré visuellement qu'il n'y a plus d'organismes sur le tamis de 5 mm ;
- 4) une élutriation peut être réalisée sur les substrats minéraux fins et grossiers (sables, graviers) soit sur le volume excédentaire, soit sur la totalité du volume présent dans le filet. Dans le deuxième cas, une partie du refus d'élutriation (0,5 à 1 L : voir Tableau 2) sera récupérée dans le récipient afin de conserver les taxons résistants à l'élutriation, le reste pourra être éliminé sur le terrain.

Ces opérations de lavage ne doivent pas perturber les habitats restants à échantillonner. L'opérateur doit donc organiser ces opérations en conséquence (par exemple en cours d'échantillonnage sur les grands plans d'eau, en fin d'échantillonnage sur les plus petits).

> Cas des taxons protégés identifiables sur le terrain

Les individus d'espèces protégées dont l'identification a été possible sur le terrain seront comptés et remis dans le milieu naturel (par exemple écrevisses indigènes, moules d'eau douce, larves d'odonates, etc.).

> Traitement des échantillons élémentaires

Les échantillons élémentaires ne doivent pas être regroupés, les abondances des invertébrés étant pondérées par le recouvrement relatif de chaque habitat échantillonné lors du calcul des indices.

> Conservation des échantillons

Le mode de conservation des échantillons reste au choix du laboratoire.

Les échantillons peuvent être conservés selon les méthodes suivantes :

- fixation par l'alcool. L'alcool doit être homogénéisé rapidement dans l'échantillon ;
- fixation par le formol. Le formol doit être homogénéisé rapidement dans l'échantillon ;
- toute autre technique permettant d'obtenir des résultats équivalents.
- l'association de plusieurs de ces méthodes est envisageable.

L'usage d'une fixation demande le respect des conditions suivantes :

- 1) dès que les échantillons sont prélevés, si la fixation ne peut être faite immédiatement, ils doivent être conservés dans une glacière réfrigérée ou un système équivalent ;
- 2) au plus tard dans les 12 h, les prélèvements doivent être fixés.

Il n'est pas nécessaire de procéder à un contrôle des températures de conservation.

En cas de constat de dégradation des individus, l'essai devra être déclaré non-conforme au présent document.

La congélation est déconseillée, car elle entraîne la destruction ou une trop forte dégradation de taxons pris

en compte dans les métriques de l'indice multi-métrique BECOME.

VI.3.4. Constitution de la liste faunistique

L'analyse des échantillons d'invertébrés est réalisée, à l'exception des niveaux taxonomiques requis et du comptage de certains taxons, selon la norme « Traitement au laboratoire d'échantillon contenant des macro-invertébrés de cours d'eau » (norme NFT90-388). Les niveaux requis et le mode de comptage pour les plans d'eau peu profonds sont indiqués annexe D .

La détermination de certains taxons est délicate (certains Coléoptères, certains Odonates). Le recours à des experts peut s'avérer utile. Pour les Coléoptères et les Odonates, l'usage de l'ouvrage de référence de la norme NFT90-388 (Tachet et al.) est à éviter. Des conseils d'ouvrages d'identification sont indiqués en annexe E.

Tableau 3 – mode de prélèvement des habitats primaires

Définition de l'habitat primaire	Technique haveneau :		Technique troubleau : -1m ² par défaut ^{d)} - volume final maximal compris entre 0,5L et 1L environ ^{c)}
	- 3 placettes de 1/20 m ² ^{a)} - sur 5cm environ - volume final compris entre 0,5 L et 1 L environ pour les substrats organiques ^{b) c)}	- 1 placettes de 1/20 m ² par tranche de 50 % de recouvrement	
Interface eau-terre à macrophytes (tout sous-substrat)			X
Racines			X
Hélophytes à feuilles filiformes traçantes & hélophytes à feuilles non filiformes mais à tiges fines			X
Hydrophytes à grandes feuilles immergées ou à petites feuilles peu ou pas découpées			X
Hélophytes à feuilles filiformes non traçantes			X
Hydrophytes à feuilles filiformes ou laciniées et characées			X
Pierres, blocs	X ramenés dans le filet puis nettoyés		
Hydrophytes à feuilles flottantes, hélophytes à tige épaisse		X pleustophytes uniquement	X autres cas
Algues filamenteuses		X	
Bryophytes			X
Litières, vases	X regroupés si ombrage <80%		
Substrat minéral fin et grossier, talus terreux	X		
Dalle	X		
Pleine eau			X si ombrage >80 % ou couverture intégrale d'algues ou de pleustophytes 2m ² non contigus

a) à répartir sur tout le plan d'eau, en privilégiant la représentativité et en faisant varier quand elle existe l'exposition aux vents. S'il y a moins de 3*1/20m², possibilité de réduire le nombre de placettes.

b) Si la profondeur ou le volume présents sur la placette de prélèvement sont inférieurs à ceux indiqués, ils seront pris en totalité (par exemple : que 2 cm de sable recouvrant de l'argile).

c) Le volume final est celui récupéré après les traitements de terrain (voir VI.3.3). Dans le cas des substrats non retenus par la maille du filet (certaines vases, limons, etc.), le volume pourra être inférieur.

d) Contigu ou non. S'il n'y a pas 1m², possibilité d'échantillonner une superficie plus petite. La valeur correspondante doit alors être indiquée dans le tableau d'échantillonnage. Ces superficies ne nécessitent pas de métrologie. 2m² pour la pleine eau

VI.4. Informations à relever sur le terrain et informations à présenter sur le rapport d'essai

NOTE : L'utilisation des définitions et valeurs du SANDRE est fortement recommandée pour toutes les informations codées par cet organisme.

VI.4.1. Description du point de prélèvement et de l'opération de prélèvement

Tableau 4 — Description du point de prélèvement et de l'opération de prélèvement

	À relever sur la fiche de terrain ou lors de l'étape préalable	À présenter dans le rapport d'essai
1 – point de prélèvement et localisation géographique précise du point de prélèvement		
Indications sur l'emplacement du point de prélèvement de façon suffisamment explicite et précise permettant de retrouver la localisation exacte du point avec certitude.	X	X
Coordonnées géographiques du centre (approximatif) du plan d'eau	X	X
2 – Opération de prélèvement		
Date du prélèvement	X	X
Nom de l'organisme préleveur		X
Commentaire de l'opération de prélèvement pouvant inclure : 1) conditions de prélèvement y compris écart au protocole ; 2) difficulté à réaliser le plan d'échantillonnage (turbidité, profondeur, etc.) ; 3) observations sur le site et son environnement.	X	X
3 — Description du point de prélèvement et de son environnement		
Superficie du plan d'eau	X	X
Profondeur moyenne	X	X
Profondeur maximale	X	X
Verticalité des berges	X	X
Ombrage direct	X	X
Altitude		X
pH	X	
Conductivité	X	
Distance à la source	X	X

- > La profondeur moyenne et la profondeur maximale sont estimées à l'aide du râteau ou du grappin. Ces estimations ne nécessitent aucune métrologie et sont réalisées à partir de la hauteur d'eau le jour du prélèvement.
- > La verticalité des berges est exprimée en indice, défini d'après le tableau 5. La pente est évaluée du sommet de berge jusqu'au pied de berge inondé (attention, des niveaux d'eau élevés peuvent donner l'illusion d'une berge non verticale). Cette verticalité est estimée visuellement et ne nécessite aucune métrologie.

Tableau 5 — évaluation de l'indice de verticalité des berges

Indice de verticalité	% de rives à pente > 50 % ou instable
1	0-5
2	6-25
3	26-50
4	51-75
5	76-100

- > L'ombrage direct est estimé visuellement. Il correspond au pourcentage de superficie dépourvue d'éclairage incident direct (lorsque le soleil est au plus haut). Cette estimation ne nécessite aucune métrologie.
- > L'altitude est issue de l'examen de cartes au 1/25 000 ou de logiciels/interfaces permettant d'obtenir l'altitude. Celle-ci correspond au centre du plan d'eau (voir tableau 3)
- > pH et conductivité sont mesurés selon les normes en vigueur.
- > La distance à la source correspond à la distance en km
 - comprise entre l'exutoire du plan d'eau et son côté opposé (plan d'eau avec exutoire mais sans alimentation visible)
 - comprise entre l'exutoire du plan d'eau et sa source principale (plans d'eau directement connectés à un cours d'eau)
 - comprise entre la source et au droit de la zone humide alluviale (plans d'eau situés dans le lit majeur d'un cours d'eau)
 - comprise entre la source la plus lointaine et le plan d'eau (plans d'eau situés dans la GRECO alluvions récentes)
 - =0 (aucun des cas cités plus haut)

VI.4.2. Grille d'échantillonnage invertébrés

Un exemple est donné en annexe.

Cette grille doit indiquer clairement tous les habitats présents et leurs pourcentages de recouvrements estimés visuellement.

Les numéros des prélèvements élémentaires (1 à 12) et la superficie échantillonnée (généralement 0,05 ou 1 m²) seront notés au cours de l'échantillonnage dans les cases correspondant à l'habitat échantillonné.

VI.4.3. Liste floristique

Cette liste doit indiquer clairement tous les taxons identifiés ainsi que leur classe de recouvrement.

VI.4.4. Liste faunistique

Cette liste doit indiquer clairement tous les taxons identifiés ainsi que leur abondance au m².

VII. CALCUL D'INDICES RELATIFS À LA MÉTHODE D'ÉCHANTILLONNAGE

L'indice multi-métrique BECOME peut être calculé en utilisant l'interface libre d'accès ci-dessous :

<http://become.aquabio-conseil.com/>

D'autres indicateurs expérimentaux peuvent être fournis par Aquabio, pour répondre à des problématiques spécifiques, comme l'évaluation du potentiel frayère pour les brochets. Ils ne sont pas libres d'accès en raison de leur caractère expérimental, qui nécessite une connaissance approfondie du jeu de données ayant servi à leur élaboration, ainsi qu'une forte expertise sur ces écosystèmes.

Des exemples d'indicateurs complémentaires sont fournis en annexe H.

Si les outils existants ne permettent pas ou peu de répondre à une problématique spécifique, n'hésitez pas à nous contacter. Notre service recherche et développement sera certainement en mesure de développer des outils complémentaires permettant de mieux répondre à vos attentes.

I. SCOPE OF APPLICATION

This document concerns the sampling of macroinvertebrates and macrophytes in small shallow lakes with an area of less than 50 ha.

It applies to any "stagnant" open water surface (flow rate of less than 5cm/s), delimitable, with an area of less than 50 ha, polymictic (whose depth and fetch cause complete and irregular mixing of the water body) and whose depth theoretically allows the colonization of most of the bottom by macrophytes. Therefore, this mainly concerns water bodies with an average depth of less than 7 m, but sometimes more if the hydromorphological conditions or the transparency include the water body in this definition. This water body can be permanent or temporary, provided that the water is frequently present for several months during the period of vegetation growth, to allow the establishment of aquatic plants.

This document cannot be used for canals, wetlands not depressional, water bodies with an area greater than 50 ha, deep water bodies of less than 50 ha and dam lakes with more than 2m of water level fluctuations.

Nevertheless, adaptations for these environments are possible. In this context, you can contact Aquabio at plan.deau@aquabio-conseil.com.

This method was developed to be used in metropolitan France. Its application is possible in other territories with the same types of water body, macroinvertebrate fauna and macrophyte flora. However, the use of the indices relating to the method, expressed in EQR (Ecological Quality Ratio) requires prior regionalization work to assign these water bodies to the corresponding major functional type.

II. TERMS AND DEFINITIONS

For the purposes of this document, the following terms and definitions apply:

- > Sweep-net sampling device (see Appendix A)

Square frame of 20 cm high by 30 cm wide, equipped with a rigid handle and a net with a 0.5 mm mesh (approximately).

- > Sample

Set of 12 incremental samples of invertebrates taken at a sampling point on a given date or during the survey of macrophyte species.

- > Incremental sample

Elements collected (substrate and macroinvertebrates) resulting from an incremental sampling (see below)

- > Elutriation

Separation of the organic fraction (resuspended in the water body and recovered in a sieve or mesh net of about 0.5 mm) and the mineral fraction (heavy and remaining at the bottom of the container used) according to their density by stirring in water (at least three times recommended). Two phases are therefore separated: the supernatant fraction and the refusal of elutriation.

- > Gouille

Water hole that can exceed 10 m², sometimes integrated into a peat bog associated with a larger water body and forming a separate entity to this water body.

- > mesohabitat

Substrate or potential living space of invertebrates. Section 5.2 lists the 12 mesohabitat types and subtypes (bryophytes, open water, etc.).

- > Helophyte

Plant usually living with its stem in the water and having most of the plant erected out of the water (for example: Reed).

- > Hydrophyte

Plant living in or on the surface of water (for example: Pondweed).

- > Land-water interface with macrophytes

Submerged area occupied by macrophytes where water height is less than 20 cm (height of the frame of the sweep-net). All macrophyte habitats that are not part of the interface are therefore located at a depth greater than 20 cm.

- > Highest water limit

Visible level of high water in a water body, usually represented by a line or physical footprint on the shore. It can be indicated by changes in the physical (traces of erosion, etc.) and/or biological (area of substitution of aquatic or clearly hygrophilous vegetation by terrestrial vegetation) characteristics distinctive of the shore. In the case of large peatlands, it can therefore include the entire area where macrophytes are under the influence of the water table.

- > Aquatic macroinvertebrates

Aquatic macroinvertebrates include insects (larvae, pupae or adults), crustaceans, molluscs, worms and other invertebrates, fixed or not on a substrate, of which at least part of the life cycle is aquatic and generally greater than 2 months. They should be retained in a net of about 0.5 mm of mesh. This includes hydracarians but excludes large microcrustaceans.

- > Macrophytes

Aquatic, amphibious or highly hygrophilous plants (Ellenberg coefficient > 6) visible to the naked eye, including phanerogams, pteridophytes, bryophytes, lichens, Characeae. Colonies of filamentous algae and by extension, some cyanobacteria and heterotrophic organisms are not considered in this method due to representativeness problems, but they can be noted.

- > Route

When the bottom is not visible, the operator performs zigzag paths on which contact points are made. A route corresponds to the distance travelled between a bank and its opposite bank or a bank and the aphotic zone. The distance between each route and their positions is left to the judgment of the operator, depending on the presence or not of macrophytes reached or observed. The position of each route must integrate the morphological diversity of the water body and be distributed as evenly as possible over its entire surface.

- > Vegetation patch

The majority of macrophytes and more particularly hydrophytes tend to group in patches: they occupy small or large homogeneous areas, different from the areas that surround them.

- > Sampling plot

Surface to be sampled corresponding to a contiguous surface, or an equivalent fragmented surface. This surface is set according to the type of mesohabitat (usually 1 m² or 1/20 m²).

- > Pleustophyte

Plant floating on the surface of the water, and whose roots are free in the water. This concerns most species of duckweed, the small Azolla fern...

- > Bank

Permanent edge of a water body located out of the water, but which may be partially submerged during the period of high water. Constituted by the riparian zone, the embankment and the beach, and reachable on foot.

- > Measurement station

Area of application of the method for a water body or a basin, on which measurements or samples are taken for biological analyzes.

- > Taxon

Systematic unit of determination

- > Afferent zone

Area directly influenced by a watercourse feeding the water body.

- > Euphotic zone

Aquatic zone, between the surface and the maximum depth of a water body, exposed to sufficient light for photosynthesis to occur (usually the depth at which the residual light intensity corresponds to 1% of that at

the surface). It is theoretically set at 2.5 times the value of the water transparency measurement measured with a Secchi disk.

- > Navigable coastal zone

Permanent edge of a water body, submerged, which can be prospected by boat. The bottom is included in the euphotic zone, where the majority of hydrophytes are generally concentrated.

- > Coastal area that can be prospected on foot

Permanent edge of a water body, submerged, less than 1.5 m deep, that can be prospected on foot, where the majority of helophytes are generally concentrated.

III. PRINCIPLES OF THE METHOD

The steps are:

- 1) observing *in situ* the macrophytic communities of shallow water bodies, with identification of taxa, estimation of their abundance and possible sampling for verification, taking care not to disturb the invertebrate mesohabitats to be sampled. These observations are made at the scale of the measurement station;
- 2) identifying on the field the invertebrate mesohabitats present;
- 3) estimating the areas of invertebrate mesohabitats and establishing a sampling plan;
- 4) doing up to 12 incremental invertebrate samples;
- 5) completing the sampling form;
- 6) processing samples in the laboratory;
- 7) computing the indicators if necessary.

IV. EQUIPMENT

IV.1. Preparatory documents

These are cartographic and photographic documents necessary to carry out the work prior to the interventions in the field and during the carrying out of the campaigns:

- > IGN type maps at 1: 25 000, vegetation maps, bathymetric maps, printed or digital,
- > photographic documents, such as aerial photos, satellite photos, orthophotos.

These documents must be recent enough and capable of optimizing the sampling time and the identification of the supposed types of vegetation in large peatlands.

IV.2. Observation and sampling equipment in water bodies

- > Rake with a telescopic handle

It is used to collect plants that are deep by contact point. Its recommended length is 4 m. The rake tip should be at least 30 cm wide, with straight teeth spaced about 2 to 3 cm apart. The handle must be graduated to estimate the depth with an accuracy of about 10 cm.

- > Sweep-net sampler
- > Grapple

For depths over 4 m, samples are taken using a grapple attached to the end of a rope, handled from a boat. This tool can be a double rake or have multiple hooks. The rope must be graduated so as to allow the depth to be estimated with an accuracy of around 50 cm.

- > Glass bottom box or bathyscope

A bathyscope may be used instead of the rake when the conditions (transparency, depth, light) allow an

effective observation of the vegetation present, particularly in the coastal area. This method of observation is also preferred when the probability of encountering protected species or species of a strong heritage character in these shallow areas is high (non-destructive observation method).

- > Polarized glasses (optional)

These glasses make it possible to limit surface reflections and can thus improve the quality of observations.

- > Field magnifier (optional)

The magnification can be around 10 to 20. Its use during sampling can facilitate the determination of certain taxa.

- > Boat (with motor or paddle)

It must be adapted to the observation conditions (number of operators, surface to be covered, shape of the banks, etc.) and to the regulations in force on the sampled water bodies.

- > Portable GPS receiver

It must have a measurement accuracy of 5 to 10 m. If it is impossible to use, the coordinates must be defined using a means to obtain an equivalent precision and accuracy to locate the water body.

- > Transparency Assessment Disk (Secchi Disk)

This device and its use must comply with ISO 7027.

- > Camera (optional)

It must be suitable for the shooting of plant species in the field and possibly be equipped with a polarizing filter.

- > Airtight containers for samples.

- > Theodolite or any device for accurately assessing the area of the measurement station (optional):

This equipment is only necessary when an assessment of the area from satellite photographs is not possible (too small area, shaded ponds).

IV.3. Packaging and preservation equipment for the sample

IV.3.1. Packaging equipment

Wide-necked plastic bags or vials with a leak-proof closure must be used for invertebrates. A variety of sealed containers, adapted to the size of the macrophytes, must be used. Dried bryophytes can be stored in envelopes.

IV.3.2. Labelling of samples

The material used for labelling must ensure that each sample taken is accurately identified (date, water body identifier, taxon (macrophytes) or incremental sample number (invertebrates)). It typically consists of water-resistant labels and indelible ink markers.

IV.3.3. Preservative liquid

Safety WARNING:

The handling of chemicals must comply with the instructions of the safety data sheets (in particular wearing gloves and glasses in the field, labelling of vials).

The conditions for sampling in water bodies must comply with the health and safety legislation in force.

It is recalled that, since formalin poses serious health risks, it is advisable to use alcohol preservation. Freezing is not recommended due to the preservation problems inherent in the high amount of organic matter in some incremental samples.

- > Ethanol (invertebrates)

Final concentration in the sample from 70% to 80% approximately at 95°. Caution: given the water content of the samples, even when drained on a sieve, this final content is often obtained by adding about 90% ethanol to the samples. As much water as possible should be removed in order to ensure the best possible preservation of the samples. Formalin (< 2%) can also be added to improve sample preservation.

- > Ethanol (macrophytes)

Final concentration in the sample from 30 to 40% at 95°, associated with copper acetate.

IV.4. Equipment for preparing and observing samples in the laboratory

- > Small common laboratory equipment (pliers, scalpel, blades, slats, cups, sorting bins...).
- > Binocular magnifier (range × 20 to × 60 minimum).
- > Optical microscope (magnification required: × 100 to × 400 minimum).

V. SAMPLING

V.1. Steps prior to sampling

V.1.1. Conditions for sampling

The surveys are to be carried out in one go, during the period of vegetation development (between early June and late September). If an interruption of the surveys is unavoidable (for example due to bad weather conditions), it should not exceed one week.

It is advisable to avoid periods of heavy rainfall likely to significantly reduce transparency or increase water levels, or periods of high winds, likely to disturb wildlife or endanger operators.

V.1.2. Delimitation of the measurement station

The measurement station is bounded by the boundary of the highest water limit.

It is strongly recommended to delimit the measurement station by using aerial photographs, in order to estimate the area of the measurement station as well as possible. Corrections in the field can be made to this delimitation directly on a satellite photo. This preliminary work makes it possible to best estimate the area of the measurement station and the invertebrate mesohabitats. Applications such as Geoportail or Google Earth make it possible to make these estimates before the field phase or in the field if the GSM connection conditions allow it. GIS applications that can work offline in the field can also be used. This estimate does not require any metrology. When this estimate is not possible using photographs (for example a pond more than 60% shaded), equipment to measure this area is necessary (theodolite...). The use of traditional GPS or mobiles is prohibited on shaded measurement stations, their small area and vegetation cover conditions do not allow a sufficiently accurate estimate of areas. However, this estimate does not require metrology.

Islets may not be part of the measurement station when they are within the boundary of the highest water limit. They are then excluded from the surface of the station.

Afferent areas and adjacent water bodies are excluded from the measurement station when they are not representative of the water body. Lotic areas (for example a "water body" crossed by a watercourse) are also excluded. Floating rafts and representative peat environments included in the historic basin must be taken into account, with the exception of non-representative gouille which may be associated with them.

V.1.3. Case of large peat areas or marshes

Some large environments have large wetlands associated in their basin (floating rafts; peat area occupied by clearly hydrophilous to hygrophilous vegetation clearly demarcated because it comes, for example, from the basin of glacial origin; a marsh area). A macrophyte survey of this entire area being too time-consuming, an upstream sampling plan must be prepared, from recent enough satellite photographs. In these environments, vegetation is organized into homogeneous patches of plant groups, which form distinct colors in aerial photos. A prospecting "path" is therefore prepared. This path must cross all the supposed plant groups, while ensuring a maximized prospection along the external margin of the peat bog or marsh area.

V.1.4. Optimization of the navigable area prospection

On water bodies of several hectares with unknown bathymetry, it is advisable to use satellite photographs, to identify areas of shallow water and possible patches of vegetation (this does not work on turbid water bodies, which in this case are usually devoid of hydrophytes).

V.2. Macrophyte survey

It is recalled that the steps below are intended to make a representative survey of the vegetation and to identify the invertebrate mesohabitats to be sampled with an estimate of the percentages of vegetation cover. This estimate does not require any metrology (see the difficulties listed in Section 5.1.4).

The macrophyte survey makes it possible to recognize the measurement station and estimate the cover of the different invertebrate mesohabitats present. This survey must be carried out with great care not to alter the invertebrate mesohabitats to be sampled, nor to disturb the fauna, which may, if disturbed, can leave the mesohabitat.

The shallower and smaller the water body, the more the vegetation is organized into random patches. The use of transects is therefore prohibited, as it does not provide a representative image of vegetation.

Abundances are recorded according to the methods indicated in Table 1.

Table 1 — Abundance scale for macrophytes survey

Indice of abundance	Description
1	Few individuals
2	Isolated small patches
3	Numerous small patches
4	Large discontinuous patches
5	Large continuous patches

V.2.1. Positioning of routes and contact points

The number of contact points and routes to be carried out must be adapted to the observed situation. The richer and more heterogeneous the environment is in macrophytes, the greater the number of routes and contact points.

Contact points are to be made when the bottom is not visible. These contact points are made with a rake, or with a grapple if the depth is too great.

These contact points are positioned only in the area where the bottom is included in the euphotic zone. If the bathymetry (the approximate horizontal limits of the aphotic zone) is not known, additional contact points are made to define and approximately prospect this area.

- > When neither the bottom nor any macrophytes are visible, the presence of macrophytes is exceptional. The contact points are therefore used to ensure that the macrophytes are indeed absent. In this case, no more than 10 consecutive contact points without macrophytes are needed over the entire water body. These contact points must be distributed as well as possible throughout the water body, excluding surfaces where the bottom is included in the aphotic zone.
- > If macrophytes are observable or reachable, the number of contact points must be adapted to the heterogeneity observed on site.

V.2.2. Prospecting operations

The observation must take place over the entire measurement station, making zigzags if necessary. Usually:

- > As a first step, the observation is carried out from the banks, with possible incursions into the water, in order to identify any vegetation patches and the general organization of the site.
- > The observation is then completed during the boat survey (when necessary) and during the sampling of invertebrates, which makes it possible not to alter the sampling of invertebrates.
- > It is not recommended to carry out a survey on each m². It would cause an intensive trampling of the water body, likely to alter the body of water, the fauna and the flore.
- > Vegetation is, when transparency conditions allow it, identified mainly from a distance. Each type of patch (species present that are visibly identical) is carefully explored, manually or with a rake/grapple depending on the depth.
- > If the conditions of transparency do not allow it, contact points by hand are made. In this case, 2 to 5 consecutive contact points without macrophyte are required per route. If macrophytes are reached, the number of contact points (minimum 5 per route with macrophytes) should be adapted to the heterogeneity observed on site.
- > If the vegetation is too high or too dense to have good visibility and ensure rapid and effective prospecting (*Phragmites* reed bed, *Equisetum fluviatile* meadow...), prospection is carried out at least through 3 incursions perpendicular to the bank for each patch.

V.2.3. Cases of sectors impossible or difficult to explore on foot or by boat

A water body may not be fully prospectable due to (non-exhaustive list):

- > very shallow areas or even without surface water, and heavily silted, making exploration on foot or by boat impossible;
- > brambles, impassable brush;
- > unstable and densely vegetated floating rafts areas.

One to three excursions to these areas should be carried out from a boat if these areas are accessible from a boat, or failing that, from the bank if one or more occasional accesses are present, without endangering the operator. Otherwise, the covers of any macrophytes are estimated remotely.

V.2.4. Collection of macrophyte samples and recommendations for their pre-treatment

Collect all taxa whose *in situ* determination is potentially not reliable enough and which therefore require determination in the laboratory. These are in particular Characeae, most bryophytes and certain genera of phanerogams which may present difficulties of determination *in situ* (*Ranunculus*, *Potamogeton*, *Callitriche*, *Utricularia*, etc.). These samples will be placed in referenced containers. The collection will also be indicated on the survey sheet. It is best that these samples should then be transported in a cooler to avoid deterioration.

Collect with care the most complete samples possible (with flowers and fruits, if possible), and the most morphologically varied.

The rule for sampling is as follows: sample as soon as a taxon seems different from the other ones observed.

Collect a maximum of three samples if they are supposed to correspond to identical taxa.

If it is impossible to keep everything cold before examination, pre-treatment of the samples is essential.

Bryophytes can be air-dried or preserved in ethanol combined with copper acetate.

Higher plants can be stored in ethanol combined with copper acetate or put in a press for drying and making a herbarium.

It should be noted that filamentous algae are not sampled, due to too much temporal variability of the communities in these environments.

V.2.5. Constitution of the floristic list

The determination of the inventoried taxa can be carried out on site or in the laboratory. Some groups requiring observation at high magnification will have to be sampled (see VI.2.4), packaged appropriately and returned to the laboratory.

The determination of these samples is delicate. The use of experts can be useful. In addition to the desirable preservation of samples, taking photos (macro photos if necessary) can be a useful addition.

In all cases, the final floristic list will be drawn up only after taxonomic verification (see VI.2.6).

Ranunculus of the subgenus *Batrachium* not identifiable to the species must be identified in the list as *Batrachium*, in order to distinguish them from other Ranunculus, which do not correspond to the same life forms.

V.2.6. Taxonomic checks

> General

The taxonomic verification phase is essential. Reference is made to the works listed in Appendix E.

It is recommended that the operators in the field make their own determinations (or at least pre-determinations in the field).

> Recommendations for bryophytes

For the most part, bryophytes can be examined in air-dried samples. For leafy liverworts, it is recommended to carry out a fresh observation. Depending on the taxa, the determination of samples is done under a microscope or with a binocular magnifying glass. If sphagnum mosses are present, knowledge in identifying Sphagnum in the field is essential.

> Recommendations for vascular plants

Vascular plants should preferably be examined in a fresh state, or after proper storage. Depending on the characteristics to be observed, a field magnifying glass, a binocular or a microscope will be used.

V.3. Sampling of invertebrates

V.3.1. Preparation of the invertebrate sampling plan

It can be carried out jointly or at the end of the macrophyte survey.

The steps below aim to make a choice of mesohabitats to be sampled with an estimate of the cover percentages. This estimate does not require any metrology.

Estimation of the area: the wet area of the site can be quite variable depending on the date of sampling, the area to be surveyed corresponds to that of the measurement station.

Mesohabitat identification: this is done during the macrophyte survey, which makes it possible to obtain a more representative view of the site, and to identify mesohabitats more effectively.

Visual estimation of their relative area: to have a better vision of these areas, it is advisable to calculate the area which corresponds to 1% of the total area of the measurement station.

The estimate of the mesohabitat covers located in deep areas is carried out during the macrophyte prospecting by contact point. In case of doubt about the nature of the mesohabitats in the aphotic zone, additional contact points can be made in the aphotic zone.

The different mesohabitats are identified. On the sampling grid (Table 2), the surface area of the substrates is visually estimated (see Visual Aid in Appendix B) and noted as a percentage of the total area of the measurement station. The sum of the relative areas may be greater than 100%. Surface mesohabitat and underlying mesohabitats are estimated (covered but sampleable layers are taken into account: for example, stones or mud under plants, unless these stones or mud are included in a matrix of roots and dead plants that does not allow them to be considered as a stony or muddy mesohabitat).

Fine clogging (for example by silt) will not be considered the primary mesohabitat.

The percentages in the "relative area" column should be rounded to the nearest unit: for example, 12% and not 11.6%. Percentages of less than 1% can be given with up to 2 decimal places (this ensures the representativeness of the functioning of the water body while sampling mesohabitats that are poorly represented but have an interesting faunistic richness).

Estimates made during prospection from the bank are often questioned during prospection of the coastal zone or during invertebrate sampling tests (poor identification of substrates, etc.).

In all cases, it is advisable, as far as possible, to make a temporary plan which can be adjusted as and when the sampling point is prospected during the incremental sampling.

It is therefore unnecessary to make fine estimates for the first temporary plan. On the other hand, it is essential to review, correct and, if necessary, refine the estimates of the cover percentages at the end of the sampling.

If the bottom is not visible, the method is applied after estimating the covers by sampling (by hand, foot, sweep-net or rake).

The difficulties encountered in establishing the sampling plan and estimating the cover percentages should be indicated on the sampling sheet.

Table 2 – Sampling grid for the sampling of invertebrates mesohabitat

	Habitats invertébrés		Présence (cross)	Sample number	Area sampled	Relative coverage (%)	
	Primary mesohabitat	Secondary mesohabitat				Global	Detail
H12	Land-water interface with macrophytes (P<20cm) If 12 main mesohabitats can be sampled, more representative detailed mesohabitat must to be sampled. If <12 main mesohabitats,detailed mesohabitat must to be sampled once by representativity order.	Creeping helophytes with thread-like leaves (Isolepis fluitans, Juncus bulbosus, Agrostis stolonifera...)					
		Helophytes with no thread-like leaves (Hypericum elodes, Mentha aquatica, Myosotis...)					
		Hydrophytes with low dissected leaves (Potamogeton polygonifolius, Najas, Elodea)					
		Small erect herbaceous helophytes with thread-like leaves (Carex, Juncus...)					
		Hydrophytes with thread-like or dissected leaves (Myriophyllum, Utricularia, Batrachium, Zannichelia...) and Characeae					
		Hydrophytes with floating leaves or large straight helophytes (Nymphaea, Typha, Phragmites)					
		Bryophyta					
H11	Roots						
H10	Small creeping helophytes or with no thread-like leaves						
H9	Hydrophytes with low dissected leaves or no thread-like leaves						
H8	Small erect herbaceous helophytes with thread-like leaves						
H7	Hydrophytes with thread-like or dissected leaves and Characeae						
H6	Stones, blocks						
H5	Floating leaves hydrophytes or large straight helophytes						
H4	Filamentous algae (only if distinct mesohabitat or >5 % coverage)						
H3	Bryophyta						
H2	Litter & organic sediment If shading >80 % : distinct sample for litter and organic sediment						
H1	Loose mineral substrate						
H0a	Flagstone						
H0b	Open water : if no macrophytes, shaded ponds or ponds covered by algae or duckweeds						

V.3.2. Sampling

Sampling is carried out in accordance with the provisional sampling plan, adapting it as the sampling operator refines his knowledge of the shallow lake.

Mesohabitats that cannot be sampled with the net are not sampled.

The incremental samples can be collected in any order.

If possible, incremental sampling should be carried out quickly and organized to avoid:

- 1) having discomfort caused by the possible cloudiness of the water,
- 2) damaging not-yet-sampled mesohabitats,
- 3) scaring the fauna from not-yet-sampled mesohabitats. On this point, the operator must carefully avoid casting their shadow on these mesohabitats.

The method consists in (see Table 2):

- 1) the kick-net method is bringing back into the net, by hand or by traction, the substrate present on the plot within the limits indicated in Table 2
- 2) the sweep-net method is sampling 1 m² by default of the mesohabitat, making back and forth trips, with dynamic and large amplitude (60cm approx) movements. It is advisable not carry out the entire sampling on 1 m² contiguous, in order to maximize the representativeness of the sampling if necessary. The duration of a 1 m² sampling must not exceed 10 seconds (excluding the operator travel time).
- 3) if necessary, treat the sample in the field to reduce its volume, or to avoid deterioration of the taxa by friction with stones or coarse gravel.

The net must be emptied and rinsed in a container between each incremental sample. The net should be emptied and rinsed under conditions limiting losses (projection out of the collection container), for example by placing a sieve of a 0.5 mm mesh under the container.

The maximum number of incremental samples is 12. The operator should carry out at least 1 sample in each primary mesohabitat present according to the procedures presented in Table 2.

Details of the mesohabitats to be sampled are provided in Appendix C.

Some additional rules must be respected:

- > The rule of the land-water interface with macrophytes

This mesohabitat is divided into 7 secondary mesohabitats. If 12 primary mesohabitats are sampleable (extremely rare), the operator samples the dominant secondary mesohabitat. If fewer than 12 primary mesohabitats are sampleable (general situation), the operator samples the secondary mesohabitats in order of representativeness with up to 12 incremental samples if possible. It is therefore possible not to have 12 incremental samples.

- > The rule of floating leaves hydrophytes

The area to be sampled is by default 1m², except for pleustophytes (duckweed, Azolla ...), where 1/20 m² are sampled.

- > The rule of mud and litter

Where the water body has direct shade on less than 80% of its total area, mud and litter are considered a single mesohabitat. The operator samples the most representative mesohabitat.

- > The open water rule

Open water is sampled only if:

- the area with direct shade is greater than 80% or if the water body is devoid of hydrophytes and helophytes;
- it is covered with pleustophytes. In this case, the operator gently engages the net under the layer of pleustophytes in order to sample the area under it.

2 m² of non-contiguous area are then sampled.

- > The rule of mesohabitats mainly present in deep zones

The habitat is sampled with the net, as deep as possible. It is possible to use an extension handle.

V.3.3. Processing of the sample in the field

> Sample washing

Since the volume sampled can reach about 4 L per plot and the minimum volume brought back to the laboratory must be between 0.5 and 1 L (see Table 2), it can be reduced either by vigorous washing in the net (silt, mud without coarse elements) or by the following methods (gravel, sand, litter, etc.):

- 1) If bulky elements (by size: stones, branches...) are present in the net, they can be cleaned by hand or with a brush, either in the net, or on a sieve of about 0.5 mm. These bulky elements must be carefully considered before being rejected. Other elements (= not bulky) should be kept after washing the substrate. If a sieve is used, only coarse elements need to be cleaned on it. The rest of the sample should remain in the net during this operation, in order to avoid specimens flying off.
- 2) If the amount of macrophyte is too large in the net, part of it can be shaken vigorously under water in the net (only if the height of water in the water body is sufficient), before being rejected after visually ensuring that there is no more organism attached, until reaching a volume between 0.5 and 1 L.
- 3) Gravel can also be removed in the field after being washed, for example, on a sieve column of about 5 mm and 0.5 mm, and after the operator has visually ensured that there are no more organisms on the 5 mm sieve.
- 4) An elutriation can be carried out on fine and coarse mineral substrates (sand, gravel) either on the excess volume, or on the entire volume present in the net. In the second case, part of the elutriation refusal (0.5 to 1 L: see Table 2) will be recovered in the container in order to preserve the taxa resistant to elutriation. What is left can be discarded in the field.

These washing operations must not disturb the remaining mesohabitats to be sampled. The operator must therefore organize these operations accordingly (for example during sampling on large water bodies, at the end of sampling on smaller ones).

> Case of protected taxa identifiable in the field

Specimens of protected species whose identification has been possible in the field will be counted and returned to the natural environment (for example native crayfish, freshwater mussels, odonata larvae, etc.).

> Processing of incremental samples

Incremental samples should not be grouped together, as invertebrate abundances are weighted by the relative cover of each mesohabitat sampled when calculating indices.

> Preservation of samples

The method for preserving the samples remains at the choice of the laboratory.

Samples can be stored using the following methods:

- Alcohol fixation. The alcohol must be homogenized rapidly in the sample.
- Formalin fixation. The formalin must be homogenized rapidly in the sample.
- Any other technique allowing equivalent results.
- The combination of several of these methods is possible.

The use of a fixation requires compliance with the following conditions:

- 1) as soon as the samples are taken, if the fixation cannot be done immediately, they must be kept in a refrigerated cooler or equivalent system;
- 2) within a maximum of 12 hours, the samples must be fixed.

It is not necessary to check the storage temperatures.

In the event of the deterioration of specimens, the test shall be declared non-compliant with this document.

Freezing is not recommended because it leads to the destruction or excessive deterioration of taxa taken into account in the metrics of the BECOME multi-metric index.

V.3.4. Constitution of the faunistic list

The analysis of invertebrate samples is carried out, with the exception of the required taxonomic levels and the counting of certain taxa, according to the standard "Laboratory treatment of samples with macroinvertebrates from running water" (French norm NF T90-388). The required levels and the method of counting for shallow water bodies are shown in Appendix D.

The determination of some taxa is delicate (some Coleoptera, some Odonata). The use of experts can be useful. For Coleoptera and Odonata, the use of the reference work of the NF T90-388 (Tachet et al.) should be avoided. Guidance on identification works is given in Appendix E.

Tableau 3 – How to sample mesohabitats

Primary mesohabitats	Kick-net technique		Sweep-net technique : -1m ² default ^{d)} - final maximal volume between 0,5L and 1L approx. ^{c)}
	- 3 plots of 1/20 m ² ^{a)} - 5cm depth approx. - final volume between 0,5 L and 1 L approx for organic substrates ^{b) c)}	- 1 plot of 1/20 m ² per 50 % relative coverage - final volume between 0,5 L and 1 L	
Land-water interface with macrophytes			X
Roots			X
Small creeping helophytes or with no thread-like leaves			X
Hydrophytes with low dissected or no thread-like leaves			X
Small erect herbaceous helophytes with thread-like leaves			X
Hydrophytes with thread-like or dissected leaves, Characeae			X
Stones, blocks	X put on the net and washed		
Floating leaves hydrophytes or large straight helophytes		X pleustophytes	X other cases
Filamentous algae		X	
Bryophyta			X
Litter & organic sediment	X regrouped if shade <80%		
Loose mineral substrate	X		
Flagstone	X		
Open water			X if shade >80 % or SSL fully covered by filamentous algae or pleustophytes

a) It is recommended to realise sampling in non contiguous zones, favouring different wind exposures. If there is less than 3*1/20m², it is possible to reduce the plots number.

b) If depth or volume observed on the sampling plot is below than indicated, plots are fully sampled (for example : 2cm sands recovering clay).

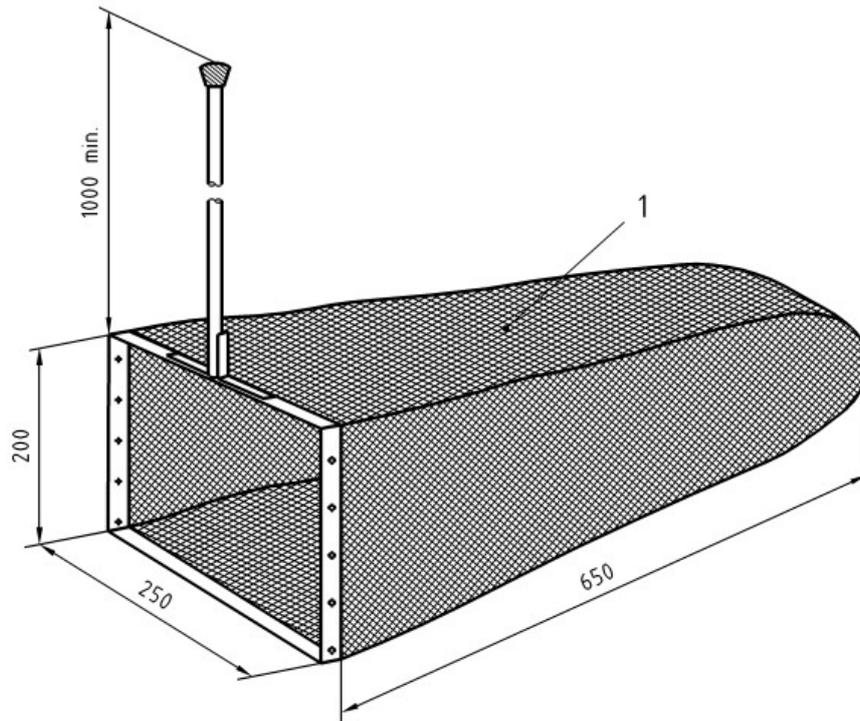
c) Final volume is those collected after field treatments (cf. VI.3.3). Final volume can be lower if substrate is finer than mesh (mud...).

d) Contiguous or not. If there is less than 1m², it is possible to sample a smaller area. Corresponding value must be noticed. Surface area are estimated. We preconised to use a 1m² quadrat for the first samples to acclimatize beginners. Open water = 2m².

ANNEXE A – SCHÉMA D'UN HAVENEAU – SWEEP-NET SAMPLER

(informative)

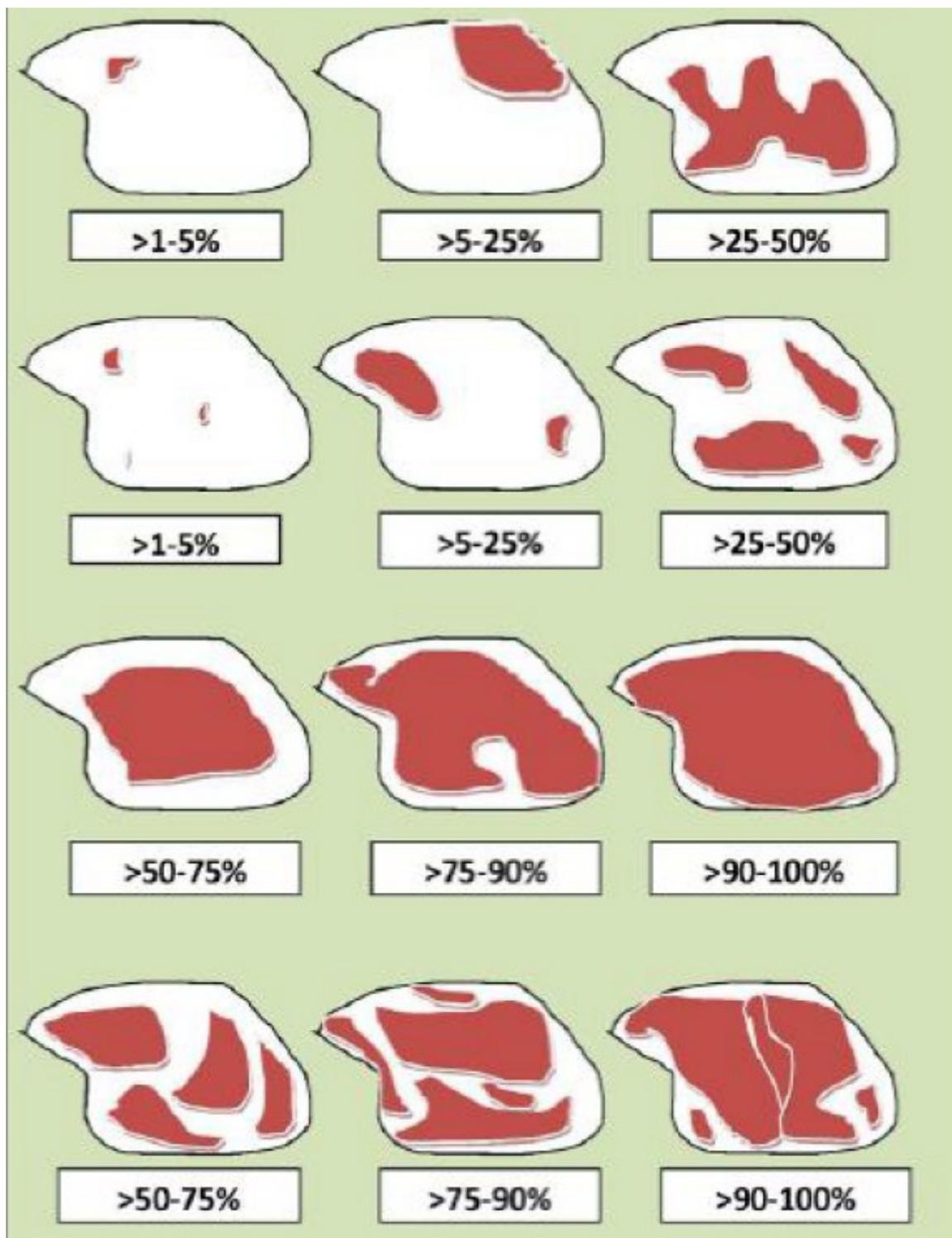
Dimensions en millimètres



Légende

- 1 Filet (vide de maille 0,5 mm environ)

(informative, d'après Lake Superior Research Institute, 2013)



ANNEXE C - NIVEAU D'IDENTIFICATION ET MODE DE COMPTAGE REQUIS POUR LE TRAITEMENT DES INVERTÉBRÉS EN PLAN D'EAU PEU PROFOND – TAXONOMIC RESOLUTION AND COUNTING FOR INVERTEBRATES OF SMALL SHALLOW LAKES

(Normative)

Groupes	Niveau de détermination A	Nombre d'individus à extraire (cf. norme NFT90-388, 5.3.2.1 cas2)	Niveau de détermination B
1 - PLECOPTERA	Capniidae	20	Capnia - Capnioneura - Capnopsis
	Chloroperlidae	20	Chloroperla - Isoptena - Siphonoperla - Xanthoperla
	Leuctridae	20	Leuctra - Pachyleuctra
	Nemouridae	40	Amphinemura - Nemoura - Nemurella - Protonemura
	Perlidae	40	Dinocras - Eoperla - Marthamea - Perla
	Perlodidae	40	Arcynopteryx - Besdolus - Dictyogenus - Diura - Isogenus - Isoperla - Perlodes
	Taeniopterygidae	20	Brachyptera - Rhabdiopteryx - Taeniopteryx
2 - TRICHOPTERA	Apataniidae	20	Apatania
	Beraeidae	40	Beraea - Beraeamyia - Beraeodes - Beraeodina - Ernodes
	Brachycentridae	20	Brachycentrus - Micrasema
	Calamoceratidae	(*)	Calamoceras
	Ecnomidae	20	Ecnomus - Pseudoneureclipsis
	Glossosomatidae	20	Agapetus - Catagapetus - Glossosoma - Synagapetus
	Goeridae	20	Goera - Lithax - Silo - Silonella
	Helicopsychidae	(*)	Helicopsyche
	Hydropsychidae	20	Cheumatopsyche – Diplectrona - Hydropsyche
	Hydroptilidae	40	Agraylea - Allotrichia - Hydroptila - Ithytrichia - Microptila - Orthotrichia - Oxyethira - Ptilocolepus - Stactobia - Stactobiella - Tricholeiochiton
	Lepidostomatidae	20	Crunoecia - Lepidostoma
	Leptoceridae	40	Adicella - Athripsodes - Ceraclea - Erotesis - Leptocerus - Mystacides - Oecetis - Setodes - Triaenodes
	Limnephilidae	40	Acrophylax - Allogamus - Alpopsyche - Anabolia – Anisogamus - Annitella - Chaetopterygopsis – Chaetopteryx - Colpautolius – Consorophylax - Drusus – Ecclisopteryx - Glyphotaelius - Grammotaulius - Halesus – Hydatophylax - Ironoquia – Limnephilus – Melampophylax – Mesophylax – Micropterna - Nemotaulius – Parachiona – Platyphylax – Potamophylax - Pseudopsilopteryx - Rhadicleptus – Stenophylax
	Molannidae	20	Molanna - Molannodes
Odontoceridae	(*)	Odontocerum	

Groupes	Niveau de détermination A	Nombre d'individus à extraire (cf. norme NFT90-388, 5.3.2.1 cas2)	Niveau de détermination B
2 - TRICHOPTERA	Philopotamidae	20	Chimara - Philopotamus - Wormaldia
	Phryganeidae	40	Agrypnia - Hagenella - Oligostomis - Oligotrichia - Phryganea - Trichostegia
	Polycentropodidae	40	Cyrnus - Holocentropus - Neureclipsis - Plectrocnemia - Polycentropus
	Psychomyiidae	40	Lype - Metalype - Paduniella - Psychomyia - Tinodes
	Rhyacophilidae	20	Rhyacophila
	Sericostomatidae	40	Notidobia - Oecismus - Schizopelex (1) - Sericostoma
	Uenoidae	(*)	Thremma
3 - EPHEMEROPTERA	Ameletidae	20	Ameletus - Metreletus
	Arthropleidae	(*)	Arthroplea
	Baetidae	40	Acentrella - Baetis - Centropilum - Cloeon - Procloeon - Raptobaetopus
	Caenidae	20	Brachycercus - Caenis
	Ephemerellidae	20	Ephemerella - Torleya
	Ephemeridae	(*)	Ephemera
	Heptageniidae	40	Ecdyonurus - Electrogena - Epeorus - Heptagenia - Rhithrogena
	Isonychiidae	(*)	Isonychia
	Leptophlebiidae	40	Choroterpes - Habroleptoides - Habrophlebia - Leptophlebia - Paraleptophlebia - Thraulius
	Neophemeridae	(*)	Neophemera
	Oligoneuriidae	(*)	Oligoneuriella
	Polymitarcyidae	(*)	Ephoron
	Potamanthidae	(*)	Potamanthus
	Prsopistomatidae	(*)	Prosopistoma
	Siphonuridae	(*)	Siphonurus
	4 - HETEROPTERA	Aphelocheiridae	(*)
Corixidae		20	Corixinae – Cymatia - Micronecta
Gerridae		(*)	Gerris
Hebridae (3)		(*)	Hebrus
Hydrometridae		(*)	Hydrometra
Mesovellidae		(*)	Mesovelia
Naucoridae		(*)	Naucoridae
Nepidae		(*)	Nepidae
Notonectidae		(*)	Notonectidae
Pleidae		(*)	Plea
Veliidae		20	Velia – Microvelia

Groupes	Niveau de détermination A	Nombre d'individus à extraire (cf. norme NFT90-388, 5.3.2.1 cas2)	Niveau de détermination B
5 – COLEOPTERA (3)	Chrysomelidae (1)	20	Donacia - Macrolepa - Plateumaris
	Curculionidae (2)	40	Amalorrhynchus – Bagous – Drupenatus - Eubrychius – Phytobius – Stenopelmus – Tanysphyrus
	Dryopidae	20	Dryops - Pomatinus
	Dytiscidae	40	Acilius – Agabus – Bidessus - Boreonectes - Colymbetes – Cybister – Deronectes - Dytiscus – Eretes - Graphoderus - Graptodytes - Hydaticus – Hydroporus- Hydrovatus – Hygrotus - Hyphydrus - Ilybius - Laccophilus – Laccornis - Liopterus - Meladema - Melanodytes - Nartus - Nebrioporus - Oreodytes - Platambus – Porhydrus - Rhantus – Scarodytes – Stictonectes – Stictotarsus – Suphrodytes – Yola
	Elmidae	40	Dupophilus - Elmis - Esolus - Limnius - Macronychus - Oulimnius - Potamophilus - Riolus - Stenelmis
	Georissidae	(*)	Georissus
	Gyrinidae	20	Aulonogyrus - Gyrinus - Orectochilus
	Halipilidae	20	Brychius - Halipilus - Peltodytes
	Scirtidae	40	Cyphon - Elodes - Hydrocyphon - Microcara - Odeles - Scirtes
	Helophoridae (A)	(*)	Helophorus
	Hydraenidae (A)	20	Hydraena - Limnebius - Ochthebius
	Hydrochidae (A)	(*)	Hydrochus
	Hydrophilidae	40	Anacaena – Berosus – Ceryon – Chaetharthria – Chasmogenus - Coelostoma – Crenitis - Cymbiodyta – Enochrus – Helochaeres – Hemisphaera - Hydrochara – Hydrophilus – Laccobius – Limnoxenus – Paracymus
	Hydroscaphidae	(*)	Hydroscapha
	Hygrobiidae	(*)	Hygrobia
	Noteridae	(*)	Noterus
	Psephenidae (L) (=Eubriidae)	(*)	Eubria
	Spercheidae	(*)	Spercheus
	6 – DIPTERA (4)	Anthomyidae	(*)
Athericidae		(*)	Athericidae
Blephariceridae		(*)	Blephariceridae
Ceratopogonidae		(*)	Ceratopogonidae
Chaoboridae		(*)	Chaoboridae
Chironomidae		20	Chironomidae excl. Tanypodinae - Tanypodinae
Culicidae		(*)	Culicidae
Cylindrotomidae		(*)	Cylindrotomidae
Dixidae		(*)	Dixidae
Dolichopodidae		(*)	Dolichopodidae
Empididae		(*)	Empididae
Ephydriidae		(*)	Ephydriidae
Limoniidae		(*)	Limoniidae
Pediciidae		(*)	Pediciidae
Psychodidae		(*)	Psychodidae
Ptychopteridae		(*)	Ptychopteridae
Rhagionidae		(*)	Rhagionidae
Scatophagiidae		(*)	Scatophagiidae
Sciomyzidae		(*)	Sciomyzidae
Simuliidae		(*)	Simuliidae
Stratiomyidae		(*)	Stratiomyidae
Syrphidae		(*)	Syrphidae
Tabanidae		(*)	Tabanidae
Thaumaleidae	(*)	Thaumaleidae	
Tipulidae	(*)	Tipulidae	

Groupes	Niveau de détermination A	Nombre d'individus à extraire (cf. norme NFT90-388, 5.3.2.1 cas2)	Niveau de détermination B
7 – ODONOTA (3)	Aeshnidae	40	Aeshna – Anax – Boyeria – Brachytron – Hemianax
	Calopterygidae	(*)	Calopteryx
	Coenagrionidae	40	Ceriagrion – Coenagrion – Enallagma – Erythromma – Ischnura – Nehalennia
	Cordulegasteridae	(*)	Cordulegaster
	Corduliidae	40	Cordulia – Epitheca – Oxygastra – Somatochlora
	Gomphidae	40	Gomphus – Onychogomphus – Ophiogomphus – Paragomphus
	Lestidae	20	Chalcolestes – Lestes – Sympecma
	Libellulidae	40	Brachythemis – Crocothemis – Diplacodes – Leucorrhinia – Libellula – Orthetrum – Sympetrum - Trithemis
	Macromiidae	(*)	Macromia
Platycnemididae	(*)	Platycnemis	
8 - MEGALOPTERA	Sialidae	(*)	Sialis
9 - PLANIPENNES	Neurorthidae	(*)	Neurorthus
	Osmylidae	(*)	Osmylus
	Sisyridae	(*)	Sisyra
10 - HYMENOPTERA	Agriotypidae	(*)	Agriotypus
11 – LEPIDOPTERA (4)	Crambidae	40	Acentria - Cataclysta – Elophila – Nymphula - Paraponyx
12 – CRUSTACEA	Asellidae	20	Asellus - Proasellus
	Astacidae	20	Astacus - Austropotamobius - Pacifastacus
	Atyidae	(*)	Atyaephyra
	Cambaridae	20	Orconectes - Procambarus
	Corophiidae	(*)	Chelicorophium
	Crangonyctidae	(*)	Crangonyx
	Gammaridae	20	Echinogammarus - Gammarus
	Pontogammaridae	20	Dikerogammarus - Obesogammarus - Potamogammarus
	Grapsidae	(*)	Eriocheir
	Janiridae	(*)	Jaera
	Mysidae	40	Hemimysis - Limnomysis - Mysis - Neomysis - Paramysis
	Niphargidae	(*)	Niphargus
	Panopeidae	(*)	Rhithropanopeus
	Parastacidae	(*)	Cherax
	Potamonidae	(*)	Potamon
	Talitridae	(*)	Orchestia
	Anostracés	40	Artemia – Branchipus - Chirocephalus - Linderiella - Siphonophanes - Tanyastyx -
	Conchostracés	40	Cyzicus – Eoleptheisteria- Imnadia - Limnadia
	Notostracés	20	Lepidurus - Triops
	Branchiura	(*)	Branchiura
13 - HYDRACARINA	HYDRACARINA	(*)	HYDRACARINA
14 - BIVALVIA	Cardiidae	(*)	Hypanis
	Corbiculidae	(*)	Corbicula
	Dreissenidae	20	Dreissena - Congeria
	Margaritiferidae	(*)	Margaritifera
	Mytilidae	(*)	Limnopema
	Sphaeriidae	20	Musculium - Sphaerium – Pisidium (lato-sensu)
Unionidae	40	Anodonta - Potomida - Pseudanodonta - Sinanodonta - Unio	

Groupes	Niveau de détermination A	Nombre d'individus à extraire (cf. norme NFT90-388, 5.3.2.1 cas2)	Niveau de détermination B
15 - GASTROPODA	Acroloxidae	(*)	Acroloxus
	Bithyniidae	(*)	Bithynia
	Emmericiidae	(*)	Emmericia
	Ferrissiidae	(*)	Ferrissia
	Hydrobiidae	40	Belgrandia — Bythinella — Bythiospeum — Lithoglyphus — Marstoniopsis — Potamopyrgus — Pseudoamnicola
	Lymnaeidae	40	Galba — Lymnaea — Myxas — Omphiscola — Radix (lato-se,su) — Stagnicola
	Neritidae	(*)	Theodoxus
	Physidae	20	Aplexa — Physa — Physella
	Planorbidae	40	Ancylus — Anisus — Armiger — Bathyomphalus — Gyraulus — Hippeutis — Menetus — Planorbarius — Planorbis -Segmentina
	Thiaridae	(*)	Melanoides
	Valvatidae	(*)	Valvata
Viviparidae	(*)	Viviparus	
16 - BRANCHIOBELLIDA	Branchiobdellidae	20	Branchiobdella — Cambarincola - Xironogiton
17 - HIRUDINEA	Erpobdellidae	20	Dina - Erpobdella – Trocheta
	Glossiphoniidae	40	Alboglossiphonia - Batracobdella - Glossiphonia – Helobdella - Hemicleipsis – Haemanteria (Placobdella) -
	Hirudidae	20	Haemopsis – Hirudo- Limnatis
	Piscicolidae	20	Caspiobdella - Cystobranchnus – Piscicola
18 - OLIGOCHAETA	OLIGOCHAETA (présence)	(*)	OLIGOCHAETA (présence)
19 - POLYCHAETA	Ampharetidae	(*)	Hypania
	Fabriciidae	(*)	Manayunkia
20 - TURBELLARIA	Dendrocoelidae	(*)	Dendrocoelidae
	Dugesidae	40 (5)	Dugesidae
	Planariidae		Planariidae
21 - NEMERTEA	Prostomatidae	(*)	Prostoma
22 - NEMATHELMINTHA	NEMATHELMINTHA (présence)	(*)	NEMATHELMINTHA (présence)
23 - HYDROZOA	HYDROZOA (présence)	(*)	HYDROZOA (présence)
24 - PORIFERA	Spongillidae (présence)	(*)	Spongillidae (présence)
25 - BRYOZOA	BRYOZOA (présence)	(*)	BRYOZOA (présence)

Légende :

Lignes en gras sur fond grisé : niveau de détermination identique pour A et B, soit parce que le niveau systématique demandé en B est le même qu'en A (Famille généralement), soit parce que le genre mentionné en B est un genre unique de la famille mentionnée en A.

(*) Le nombre d'individus à extraire est précisé dans les paragraphes 5.3.2.1 et 5.3.2.2. de la norme NFT90-388

(1) = Parmi les Chrysomelidae, certains genres ne sont aquatiques qu'à l'état larvaire. Ces larves étant généralement situés dans le collet racinaire de leur plante-hôte et donc difficilement échantillonnables, les imagos non aquatiques de ces genres (*Plateumaris*, *Donacia*) sont donc à compter quand ils sont capturés (ils vivent sur la même plante hôte).

(2) = Pour l'identification des imagos des Curculionidae aquatiques au genre. cf. Annexe E. Les larves doivent être laissées à Curculionidae

(3) = Pour l'identification des Coléoptères, en particulier Dytiscidae et Hydrophilidae, des Odonates, des Lépidoptères et des Hébridae, cf. Annexe E

(4) = les nymphes de diptère ne doivent être comptées qu'une seule fois par échantillon élémentaire, et uniquement en l'absence de larves

(5) = ces deux familles doivent faire l'objet d'une extraction commune

pour les coléoptères :

A = seul l'adulte est considéré comme aquatique ;

L = seule la larve est considérée comme aquatique.

(Informative)

Liste complémentaire à l'annexe C de la NFT90-388 et à l'Annexe A de la XPT90-328

1 – Clé pour les Spermaphytes	Fortement recommandé	Utile	Commentaire
Contribución al estudio taxonómico de Ranunculus u. subgen. Batrachium (DC.) A. Gray (Ranunculaceae) – JOSE PIZARRO - Lazaroa (15) : 21-113 - 1995	X		Très complet pour identifier convenablement les Renoncules du sous-genre Batrachium
Les Utricularia de Franche-Comté – MAX ANDRE & YORICK FERREZ – Les nouvelles archives de la flore jurassienne (3) : 29-39 - 2005	X		
Flora Gallica: flore de France – JEAN-MARC TISON et al. - BIOTOPE éditions - 2014	X		
Flore de la France de la Corse et des contrées limitrophes - Tome 1 à 3 – H. COSTE – Librairie des Sciences et des Arts - 1937	X		Ouvrage dépassé d'un point de vue taxonomique mais plus facile à utiliser que la flora gallica
2 – Clé pour les Bryophytes	Fortement recommandé	Utile	Commentaire
Mosses and liverworts of Britain and Ireland: a field guide – IAN ATHERTON et al. - British Biological Society - 2010	X		Ouvrage allant de pair avec le suivant (SMITH)
The moss flora of Britain and Ireland – A.J.E. SMITH – Cambridge University Press - 2004	X		Ouvrage relativement complet avec les critères microscopiques indispensables à une bonne identification des bryophytes
Moss flora of the Middle European Russia. Vol. 1 & 2 – IGNATOV & IGNATOVA – KMK Scientific Press - 2003	X		Combinée au Smith, permet de disposer des critères microscopiques de la quasi-totalité des espèces présentes en France
Handbook of European Sphagna – R.E. DANIELS & ALAN EDDY - Natural Environment Research Council - 1985	X		Ouvrage complet pour l'identification des Sphaignes
Sphagnum mosses: the stars of European mires – JUKKA LAINE et al. -2018	X		Ouvrage le plus récent pour l'identification des Sphaignes
Clé de terrain pour la détermination des bryophytes des marais et tourbières – Pôle relais tourbières - N. MULLER et al. 2002		X	Combinée aux clés d'identifications préconisées par la norme XPT90-328, permet d'identifier la majorité des bryophytes croisés en plan d'eau

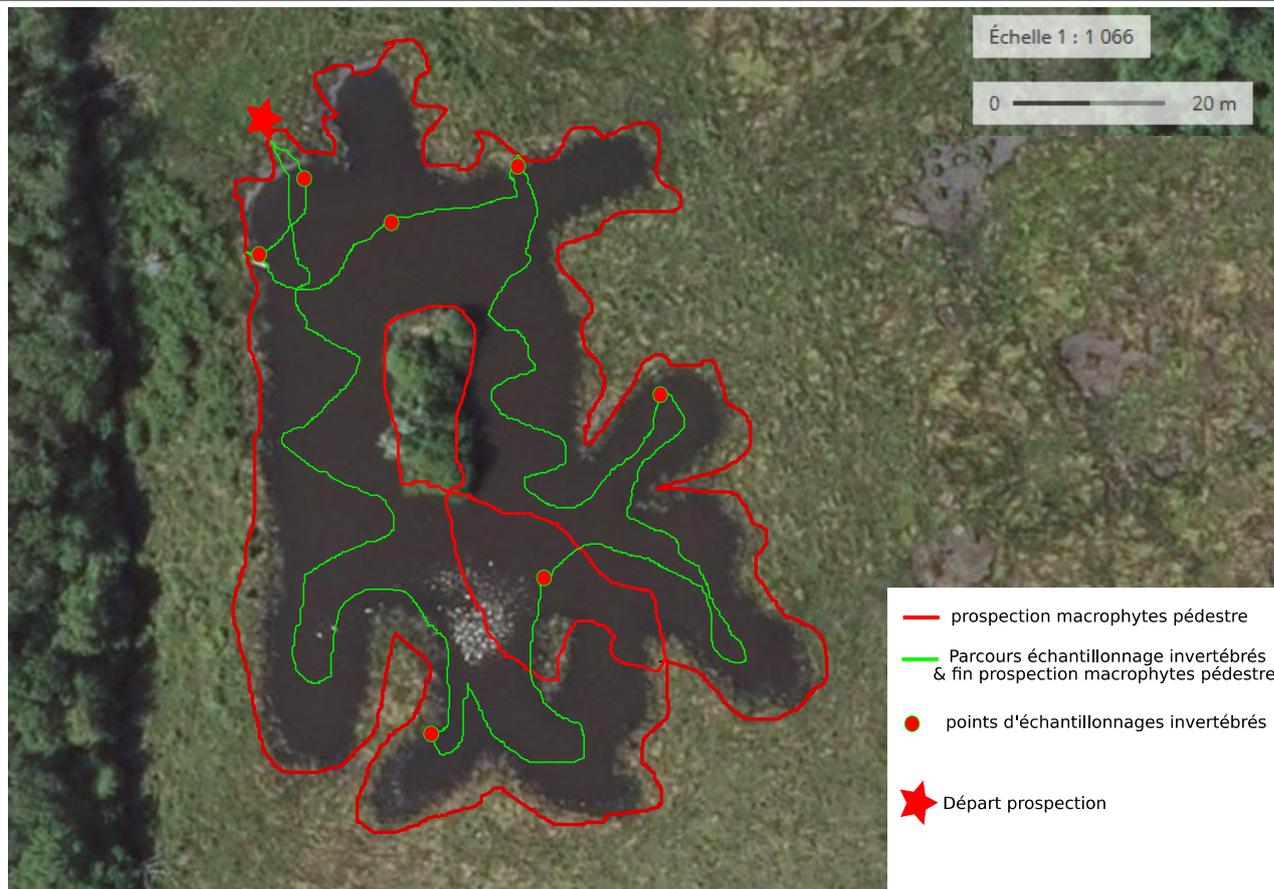
3 – Clé pour les Characées	Fortement recommandé	Utile	Commentaire
Guide des Characées de France méditerranéenne – JEAN-BAPTISTE MOURONVAL et al. - ONCFS - 2015	X		
Clave de identificación de las especies de carófitos de la Península Ibérica – MONTSERRAT COMELES – Asociación Española de Limnología - 1985		X	
Polish Charophytes: an illustrated guide to identification – JACEK URBANIAK et al. - Wydawnictwo Uniwersytetu Przyrodniczego - 2014		X	
4 – Clé générales invertébrés (multigroupes)	Fortement recommandé	Utile	Commentaire
Invertébrés d'eau douce — H. TACHET & al. — CNRS Edition — Paris 2012	X		Ouvrage de référence en France. Clé au genre pour la majorité des groupes. À éviter pour les Dytiscidae, Hydrophilidae, Odonates
Aquatic insects of North Europe Volume 1 et 2 — ANDERS NILSSON — Apollo Books — Stenstrup 1996	X		Ouvrage de référence pour les larves de Dytiscidae et les larves d'Odonates pour tous les stades (les critères de tous les autres ouvrages existants ne sont valables que pour les larves de dernier stade). Permet également de distinguer les Hebridae des Veliidae, et les Chrysomelidae (larves et imagos)
5 – Clé pour les Trichoptères	Fortement recommandé	Utile	Commentaire
Atlas of European Trichoptera - HANS MALICKY – Springer - 2004	X (nymphe de Trichoptères)		Il s'agit de l'ouvrage le plus complet pour identifier les imagos, mais les critères d'identification sont valables pour les nymphes (ocelles, épines, segments palpes, voire édéages sur les nymphes âgées, visibles après dissection)
Atlas der mitteleuropaischen Kocherfliegenlarven Atlas of Central European Trichoptera Larvae – JOHANN WARINGER & WOLFRAM GRAF - Erik Mauch Verlag - 2011	X		Ouvrage de référence pour l'identification des larves de Trichoptères. Nécessaire en particulier pour les larves de Limnephilidae

6 – Clé pour les Coléoptères	Fortement recommandé	Utile	Commentaire
Curculionidae: aquatic weevils of China (Coleoptera) – ROBERTO CALDARA & CHARLES W O'BRIEN – Memorie della societa entomologica italiana (76) – 1998. p. 131-147	X		Permet d'identifier tous les genres de Curculionidae aquatiques présents en France, et de les distinguer de la majorité des genres sub-aquatiques.
Handbooks for the identification of British insects. Vol. 4, Pt. 5b Part 2: Keys to adults of the water beetles of Britain and Ireland (Coleoptera: Polyphaga: Hydrophiloidea - both aquatic and terrestrial species) – GARTH N. FOSTER et al. - Field Studies Council - 2014	X		Ouvrage permettant d'identifier les imagos d'Hydrophiloidea. Manque quelques genres pour la France, mais critères fiables et aisés, accompagnés de photographies de qualité
Süßwasserfauna von Mitteleuropa. Insecta, Coleoptera, Hydrophiloidea: Georissidae, Spercheidae, Hydrochidae, Hydrophilidae (exkl. Helophorus) – Franz Hebauer & Bernard Klausnitzer	X		Ouvrage de référence pour les larves et imagos d'hydrophilidae
Handbooks for the identification of British insects Vol. 4, Pt. 5 Part 1 Vol. 4, Pt. 5 Part 1 Keys to the adults of the Water beetles of Britain and Ireland - (Coleoptera Hydradephaga Gyrinidae Haliplidae Paelobiidae Notendae and Dytiscidae) – GARTH FOSTER et al. - Field Studies Council -2011	X		Ouvrage permettant d'identifier les imagos d'Hydradephaga. Manque quelques genres pour la France, mais critères fiables et aisés, accompagnés de photographies de qualité
Diving beetles of the world: systematics and biology of the Dytiscidae – KELLY MILLER & JOHANNES BERGSTEN – Johns Hopkins University Press - 2016	X		Ouvrage le plus complet pour l'identification au genre des Dytiscidae. Permet d'identifier les genres Nartus et Melanodytes
7 – Clé pour les Diptères	Fortement recommandé	Utile	Commentaire
Aquatic Diptera larvae in Central, Northwest and North Europe. The forms and their identification, a survey – ERIK MAUCH – Lauterbornia (83) - 2017	X		Ouvrage de référence pour les larves de Diptères
8 – Clé pour les Lépidoptères	Fortement recommandé	Utile	Commentaire
Süßwasserfauna von Mitteleuropa - Insecta: Megaloptera, Neuroptera, Lepidoptera – HERBERT HÖLZEL et al. - Gustav Fisher - 2002	X		Permet de bien distinguer les différents genres de Crambidae, grâce à la position des soies sur le pronotum

9 – Clé pour les Crustacés	Fortement recommandé	Utile	Commentaire
CRUSTACÉS BRANCHIOPODES (Anostracés, Notostracés, Conchostracés) – MICHEL NOURISSON & ALAIN THIERY – Association Française de Limnologie - 1988	X		Pour tous les Branchiopodes
Crustacés amphipodes de surface (Gammares d'eau douce) – CHRISTOPHE PISCART & LOÏC BOLLACHE – Association Française de Limnologie - 2012		X	Très utile, en particulier pour les milieux connectés aux grands cours d'eau
10 – Autres groupes invertébrés	Fortement recommandé	Utile	Commentaire
Süßwasserfauna von Mitteleuropa 2. 2. Annelida, Clitellata : Branchiobdellida, Acanthobdellea, Hirudinea – EIKE NEUBERT & HASKO NESEMANN – Fischer - 1999		X	Pour la différenciation des différents genres d'Hirudinae et Branchiobdellidae
Freshwater leeches of Britain and Ireland: keys to the Hirudinea and a review of their ecology – J.M - ELLIOTT, & MICHAEL DOBSON – Freshwater Biological Association - 2015		X	Pour la différenciation des différents genres d'Hirudinae
First report of two North American branchiobdellidans (Annelida: Clitellata) or crayfish worms on signal crayfish in Europe with a discussion of similar introductions into Japan – STUART R. GELDER et al. International Journal of Limnology (48) 315-322- 2012		X	Critères d'identification pour le genre Cambarincola

(Informative)

Exemple 1 – intégralement prospectable à pied, fond visible - *fully prospectable on foot, bottom visible*



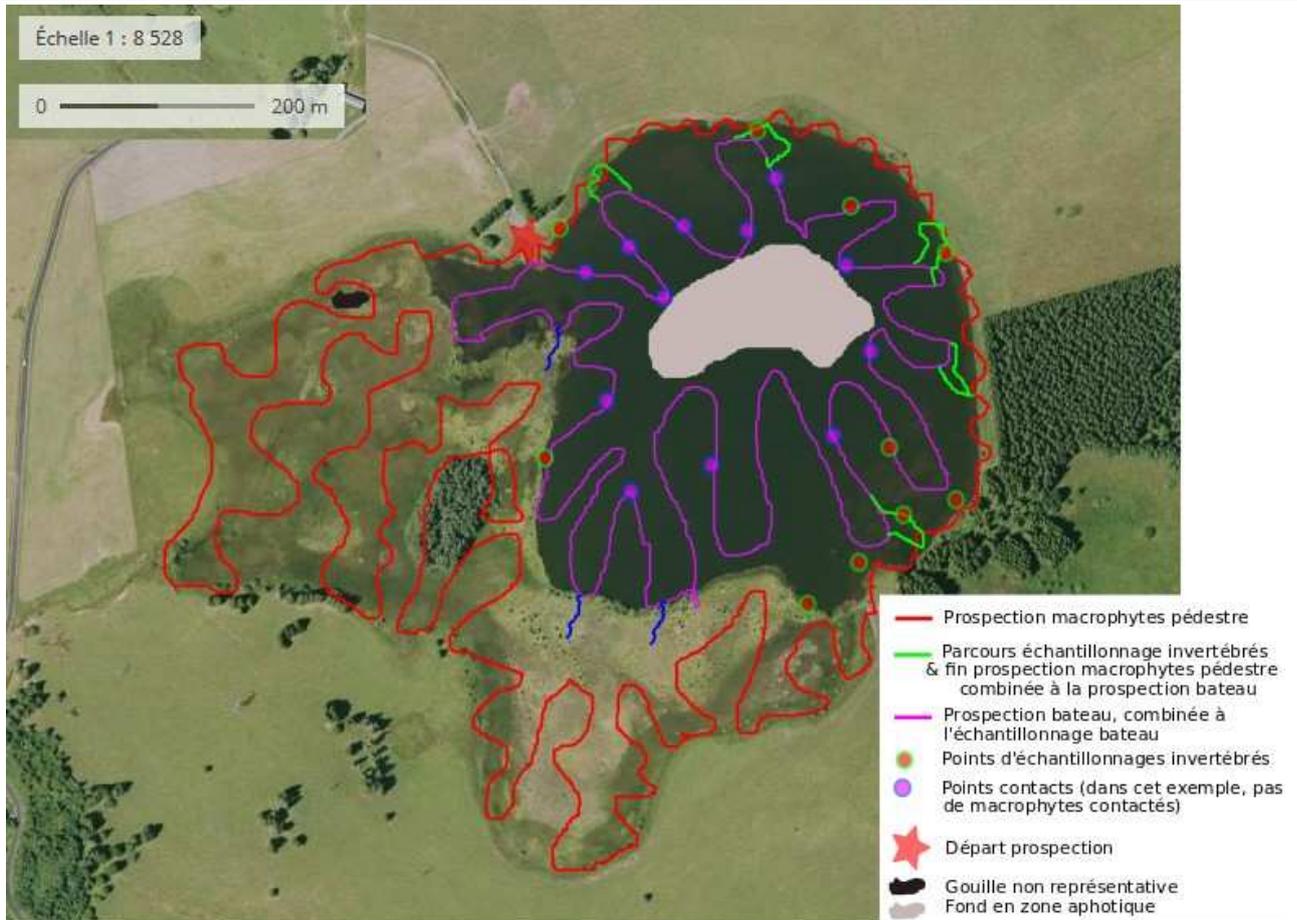
(1) L'opérateur réalise une 1ère prospection littorale (rouge), en limitant les incursions dans le plan d'eau aux points d'intérêt (ici pour faire le tour de l'îlot) afin d'éviter toute perturbation des habitats invertébrés. Cette phase permet de repérer la majorité des habitats invertébrés et les patches de végétation à prospecter lors du 2ème parcours (vert).

(2) L'opérateur commence l'échantillonnage des invertébrés et circule sur tout le plan d'eau pour terminer le relevé macrophytes et repérer et échantillonner les éventuels habitats invertébrés non repérés lors de la 1ère prospection

(1) The operator carries out a first coastal survey (red), limiting incursions into the water body at points of interest (here to go around the islet) in order to avoid any disturbance of invertebrate mesohabitats. This phase makes it possible to locate the majority of invertebrate mesohabitats and the vegetation patches to be prospected during the 2nd course (green).

(2) The operator begins sampling invertebrates and circulates throughout the water body to complete the macrophyte survey and identify and sample any invertebrate mesohabitats not spotted during the 1st survey

Exemple 2 – fond globalement non visible hors zone littorale, avec un grand ensemble de radeau flottant



(1) L'opérateur réalise une 1^{ère} prospection littorale en réalisant des incursions modérées mais fréquentes dans l'eau afin d'éviter de perturber les habitats invertébrés. Dans la partie tourbeuse, l'opérateur privilégie la limite extérieure et circule en légers zigzags sur toutes les unités végétales. La gouille est exclue du relevé.

(2) Le relevé se poursuit à l'aide d'une embarcation. L'opérateur profite de cette prospection pour réaliser les échantillons invertébrés et réaliser des incursions pédestres dans les secteurs du radeau flottant difficilement accessibles depuis la rive. La zone littorale prospectable à pied peut également faire l'objet de prospections complémentaires.

(1) The operator carries out a first coastal survey by carrying out moderate but frequent forays into the water in order to avoid disturbing invertebrate habitats. In the peaty part, the operator favors the outer limit and circulates in slight zigzags over all the plant units. The gouille is excluded from the reading.

(2) The survey continues using a boat. The operator takes advantage of this prospecting to carry out invertebrate samples and make pedestrian forays into the areas of the floating raft that are difficult to access from the shore. The coastal zone that can be prospected on foot may also be the subject of additional surveys.

(Informative)

La méthode d'échantillonnage du présent document a été élaborée par une analyse comparée d'une dizaine de méthodes d'échantillonnages existantes ou créées lors des travaux de recherche du projet BIOME. Dix à quarante plans d'eau ont été ainsi échantillonnés avec chaque méthode (selon les limites d'application de chaque méthode), et analysés, afin de sélectionner la méthode la plus représentative, en prenant en compte la rapidité et la reproductibilité de l'échantillonnage. Aucune autre méthode de suivi de plans d'eau en France n'a fait l'objet de tels tests de représentativité, question pourtant essentielle pour le suivi de milieux aussi hétérogènes et méconnus que les plans d'eau.

Toutefois, les indices développés dans le cadre de ce projet ont été élaborés avec une philosophie bien spécifique, distincte d'autres outils présents en France. Ils n'ont donc pas pour vocation de les remplacer.

Pour diagnostiquer un plan d'eau peu profond en métropole, trois méthodes de diagnostic peuvent être utilisées :

- > Les méthodes de la Directive Cadre sur l'Eau. Ces méthodes ont pour objet principal la sauvegarde de la ressource en eau sur des plans d'eau de superficie conséquente. Les indices sont élaborés (ou en cours d'élaboration) pour identifier et gérer toute pression susceptible d'altérer les communautés d'être vivants aquatiques donc la ressource en eau. Ces indices sont (ou seront) donc très sensibles aux pressions (sous réserve de disposer de plans d'eau de référence), et permettent notamment d'anticiper des dysfonctionnements en proposant des politiques de gestion de bassins versants. La représentativité des méthodes d'échantillonnage sur des milieux <50ha, souvent plus hétérogènes, n'a pas été testée.
- > La méthode conduisant à l'indice multi-métrique BECOME. Cet indice est conçu pour évaluer le fonctionnement, l'état de conservation et l'impact de pressions sur le plan d'eau par rapport à un optimum écologique, basé sur une identification des macrophytes (identifiés à l'espèce) et des invertébrés (identifiés généralement au genre). C'est un outil de gestion pragmatique qui permet (1) de répondre à la réglementation des études d'impacts en zones humides (impact sur les fonctions et la biodiversité), (2) cherche à concilier usages et pérennité de l'écosystème (donc de la biodiversité, de la ressource... et des usages), et (3) qui permet de valoriser les actions de gestion, restauration ou de création de plan d'eau peu profonds.
- > La méthode IcoCam, développée par le GRETIA. Cette méthode permet d'évaluer le niveau de conservation de petits plans d'eau à partir de l'étude des coléoptères aquatiques identifiés à l'espèce.

Ces 3 familles de méthode sont donc complémentaires. Réaliser les trois sur un même plan d'eau étant coûteux, il est important de sélectionner la méthode en fonction des objectifs visés et des limites d'application de chaque méthode.

Des passerelles pourraient être envisagées entre indices, à partir des méthodes d'échantillonnage les plus représentatives.

(Informative)

L'indice multi-métrique BECOME a été construit à partir de l'analyse de plus de 250 plans d'eau. Il a été conçu en suivant les recommandations de (HERING *et al.*, 2006) qui ont fait la synthèse des méthodes permettant de concevoir des indices multimétriques pour évaluer des états biologiques, et plus généralement les préconisations de la Directive Cadre sur l'eau et l'US-EPA, tant sur la conception des méthodes d'échantillonnage (rapides, reproductibles, représentatives), de la prise en compte des facteurs biogéographiques (régionalisation) que du développement d'indice multi-métrique (écart à une référence ou un optimum écologique). Le tableau ci-dessous reprend les différents critères de la DCE, gages de qualité du suivi environnemental mené à partir de l'indice multi-métrique BECOME.

Critère	oui	non	Commentaires
Typologie des masses d'eau	X		Combinaison des Systèmes A & B de la directive cadre. Prend en compte des facteurs physiques comme la superficie du plan d'eau, combinés à sa position géographique dans les sylvo-écorégions. Ne respecte pas la circulaire DCE 2005/11, qui propose une typologie ne permettant pas de développer des indicateurs fiables pour les plans d'eau de petite superficie
Établissement des conditions de référence	X		Pas de distinction entre plans d'eau d'origine naturelle ou artificielle (de nombreux plans d'eau d'origine artificielle sont « naturalisés » et présentent des caractéristiques optimales)
Identification des pressions	X		
Suivi des déviations observées par rapport à des conditions de référence	X		
Intègre les variations naturelles et artificielles physiques de l'habitat	X		Les morphologies « naturellement » peu favorables sont évaluées comme dégradées
L'époque à laquelle les contrôles sont effectués est déterminée de manière à réduire au minimum l'effet des variations saisonnières sur les résultats, et donc à assurer que les résultats reflètent les modifications subies par la masse d'eau du fait des variations des pressions anthropogéniques.	X		Cet aspect a été pris en compte. Notamment certains groupes floristiques (algues filamenteuses) ou faunistiques (Oligochètes, Nématodes) ont été exclus ou sont exprimés en présence car leurs abondances variaient fortement sur des pas de temps très courts et altéraient les métriques.
Détection d'un large spectre d'impacts potentiels pour permettre une classification robuste de l'état écologique	X		Sensible aux perturbations chimiques, organiques, biologiques et morphologiques
Éléments de qualité pour la classification de l'état écologique (Composition, abondance, présence de taxons sensibles*, diversité*) <small>* critères optionnels du CIS Guidance document n°7</small>	X		
Inter-étalonnage européen		X	Pas à l'ordre du jour

(Informative)

Dans cet exemple, il est possible de retrouver :

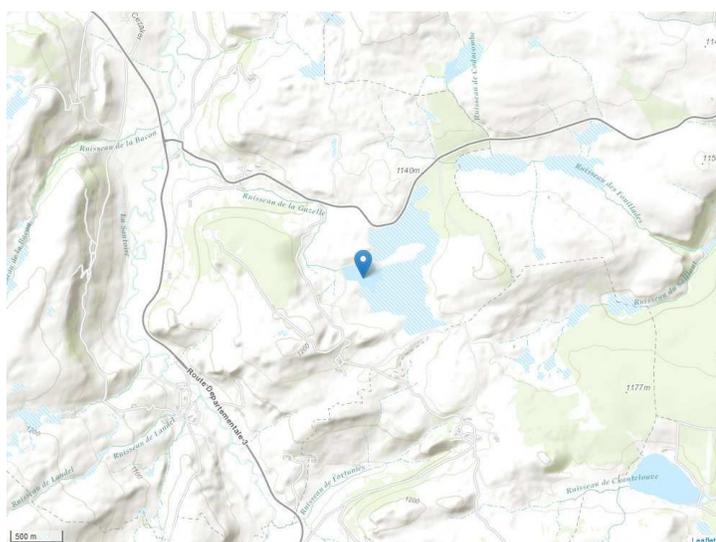
- > page 1 : description et localisation générale du plan d'eau, avec divers paramètres environnementaux relevés ou calculés en routine
- > page 2 : des observations relatives à l'essai et le plan d'échantillonnage des invertébrés
- > page 3 : l'indice multi-métrique BECOME, des diagrammes d'aide à l'interprétation, la typologie du plan d'eau, ainsi que son niveau trophique
- > pages 4 et 5 : listes floristiques et faunistiques (taxons contributifs uniquement)
- > page 6 : des indicateurs expérimentaux : l'indice proportion de nageur, qui permet d'évaluer l'impact de l'empoisonnement sur les métriques invertébrés, des indices de biocontamination, qui permet de prendre au compte les espèces invasives ou potentiellement envahissantes
- > pages 7 et 8 : une analyse des groupements phyto-sociologiques
- > pages 9 : le statut des espèces identifiées (à partir de la base de données statut de l'INPN).

Tourbière du Jolan (PNRVA07 – 31/07/2014)

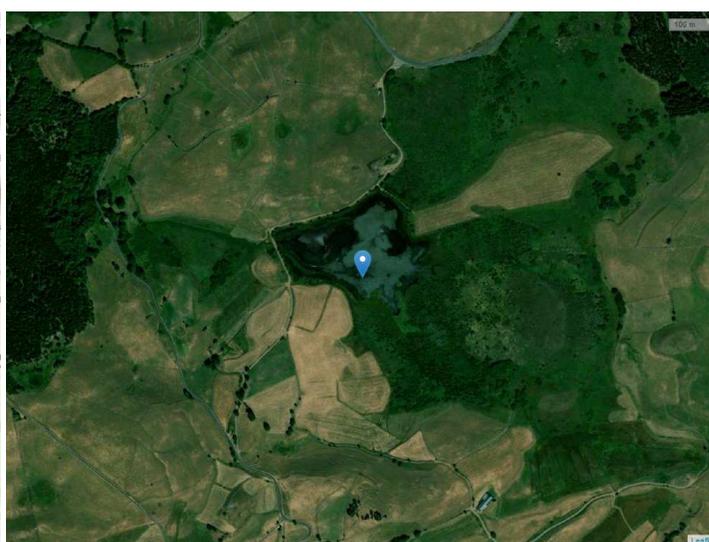
Caractéristiques générales de la station

Sylvo-écoregion	Massif central volcanique	Surface estimée (dont zone tourbeuse, m²)	260000	Indice de complexité morphologique (/1)	0.34
X (RGF 93, en m)	687976	Surface estimée (hors zone tourbeuse, m²)	55699	% de rives à pentes > 50 %	50-75
Y (RGF 93, en m)	6455788	Ombrage (%)	0%	Environnement forestier sur 50m (%)	0%
Altitude (m)	1133	Profondeur moyenne (m)	1.3	Pression de pâturage (betail & ragondins)	Diffuse
Distance à la source (km)	1.11	Profondeur maximale (m)	1.6	Colmatage	Nul ou faible

Localisation générale du site



Vue détaillée du site



Photographie du site



Tourbière du Jolan (PNRVA07 – 31/07/2014)

Données relatives à l'essai

Date d'échantillonnage	31/07/2014	Accessibilité du site facilités de prélèvement	Facile	Opérateur laboratoire invertébrés	Frédéric LABAT (CF)
Heure de début	10:00	Nécessité d'une embarcation	motorisée électrique	Date d'analyse invertébrés	29/03/2017
Heure de fin	16:35	Type de mise à l'eau	Non stabilisée	Opérateur laboratoire macrophytes	Frédéric LABAT (SG) Nicolas TAROZZI (SG)
Opérateurs terrain	Frédéric LABAT (SG) Nicolas TAROZZI (SG)	Coordonnées RGF93 mise à l'eau (X, Y, en mètres)	-	Date d'identification laboratoire macrophytes	été 2014

SG = Agence Sud-Ouest, CF = Agence Centre, FE = Agence Ouest, NY = Agence Sud-Est, BE = Agence Nord-Est

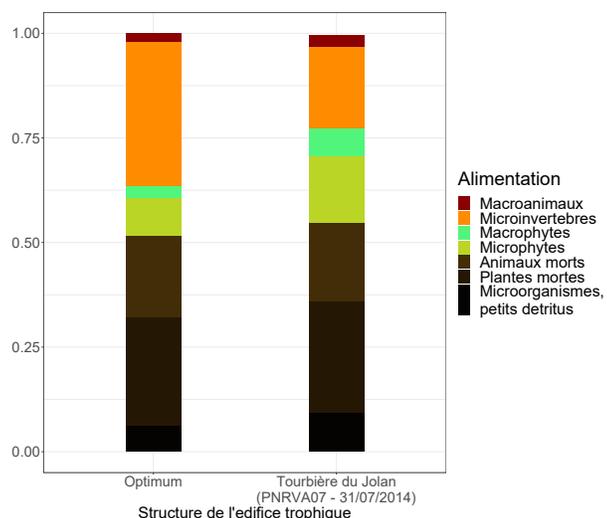
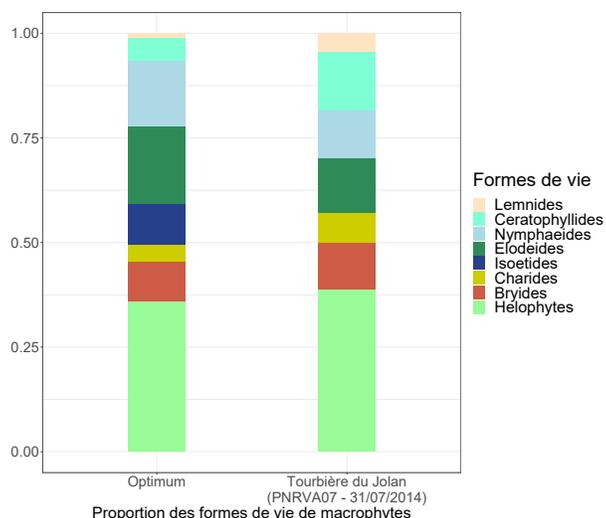
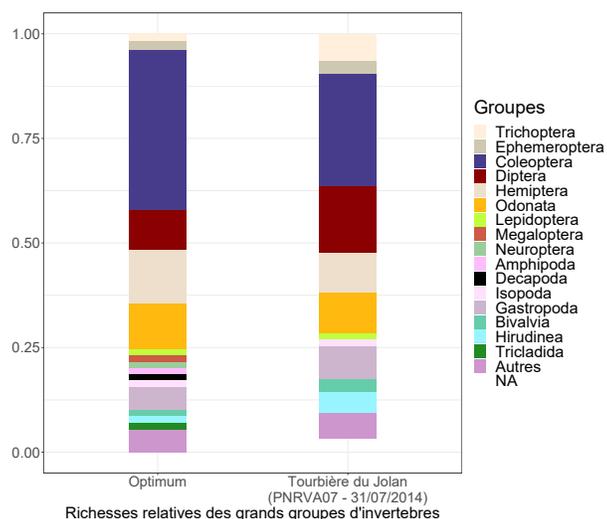
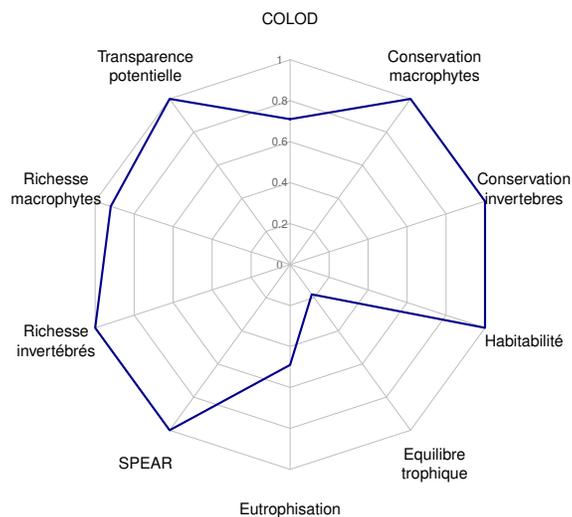
Observations diverses

Dérogation	-	Poissons observés	Cyprinidés	Odonates observés	-
Non conformité	-	Ecrevisses observées	-	Amphibiens observés	-

Tableau d'échantillonnage invertébrés

Habitat	Recouvrement de l'habitat (%)	Superficie échantillonnée (m ²)
Hydrophytes à feuilles filiformes ou lasciniées et characées	85	1.00
Vases ou litières	80	0.05
Hydrophytes à feuilles flottantes, hélrophytes à tiges épaisses	25	1.00
Interface eau-terre : macrophytes	15	4.00
Hélrophytes à feuilles filiformes non traçantes	5	1.00

Tourbière du Jolan (PNRVA07 – 31/07/2014)



Métriques et indice multimétrique BECOME

BECOME	Richesse macrophytes	Richesse invertébrés	Conservation macrophytes	Conservation invertébrés	COLOD	Equilibre trophique	Habitabilité	Transparence potentielle	SPEAR	Eutrophisation
0.95	0.92	1	1	1	0.71	0.18	1	1	1	0.49

Typologie dynamique et richesses brutes

typologie	niveau trophique attendu	niveau trophique (macrophytes)	richesse faunistique (brute)	richesse floristique (brute)
siliceux_2	Oligotrophe	Eutrophe	63	65

Interprétations

La tourbière du Jolan est en très bon état par rapport à l'optimum écologique attendu. Notons toutefois une altération importante de l'équilibre trophique, indiquant (1) une saturation de l'édifice trophique, caractéristique des plans d'eau de retenue fortement envasés, ainsi que (2) des problèmes d'eutrophisation. La légère altération de la métrique COLOD (richesse en COLéoptères et ODonates), indique une probable pression pisciaire, dont l'impact sur ces groupes semble limité par l'excellente habitabilité du plan d'eau.

Tourbière duolan (PNRVA07 – 31/07/2014)

Liste floristique standardisée

Embranchement	Ordre	Famille	Taxon	Recouvrements*		
Charophyta	Charales	Characeae	<i>Nitella flexilis</i>	2		
	Marchantiales	Marchantiaceae	<i>Marchantia polymorpha</i>	1		
	Hypnales	Calliergonaceae	<i>Calliergonella cuspidata</i>	3		
	Polytrichales	Polytrichaceae	<i>Polytrichum commune</i>	3		
	Rhizogoniales	Aulacomniaceae	<i>Aulacomnium palustre</i>	3		
	Sphagnales	Sphagnaceae	<i>Sphagnum capillifolium</i>	1		
			<i>Sphagnum fallax</i>	4		
			<i>Sphagnum magellanicum</i>	5		
			<i>Sphagnum palustre</i>	3		
			<i>Equisetales</i>	Equisetaceae	<i>Equisetum fluviatile</i>	5
			Alismatales	Alismataceae	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	1
				Araceae	<i>Lemna minor</i>	1
				Potamogetonaceae	<i>Potamogeton natans</i>	5
					<i>Potamogeton polygonifolius</i>	1
					<i>Apiales</i>	Apiaceae
			<i>Cicuta virosa</i>	4		
			<i>Peucedanum palustre</i>	4		
			<i>Asterales</i>	Asteraceae	<i>Inula britannica</i>	2
			Menyanthaceae	<i>Menyanthes trifoliata</i>	4	
	Boraginales	Boraginaceae	<i>Myosotis scorpioides</i>	1		
	Brassicales	Brassicaceae	<i>Cardamine pratensis</i>	1		
	Caryophyllales	Polygonaceae	<i>Bistorta officinalis</i>	3		
			<i>Persicaria hydropiper</i>	1		
	Ceratophyllales	Ceratophyllaceae	<i>Ceratophyllum demersum</i>	2		
	Ericales	Ericaceae	<i>Andromeda polifolia</i>	1		
			<i>Vaccinium microcarpum</i>	3		
	Fabales	Fabaceae	<i>Lotus pedunculatus</i>	1		
	Gentianales	Rubiaceae	<i>Galium palustre</i>	1		
			<i>Galium uliginosum</i>	1		
	Lamiales	Lamiaceae	<i>Lycopus europaeus</i>	1		
			<i>Mentha aquatica</i>	1		
			<i>Mentha pulegium</i>	1		
			<i>Scutellaria galericulata</i>	2		
			<i>Stachys palustris</i>	1		
				Lentibulariaceae	<i>Utricularia australis</i>	2
					Plantaginaceae	<i>Callitriche obtusangula</i>
			Malpighiales	Salicaceae	<i>Salix bicolor</i>	2
				Violaceae	<i>Viola palustris</i>	3
			Myrtales	Onagraceae	<i>Epilobium obscurum</i>	2
	<i>Epilobium palustre</i>	1				
	Poales	Cyperaceae	<i>Carex canescens</i>	4		
			<i>Carex cespitosa</i>	2		
			<i>Carex echinata</i>	1		
			<i>Carex lasiocarpa</i>	4		
			<i>Carex nigra</i>	2		
			<i>Carex ovalis</i>	1		
			<i>Carex rostrata</i>	5		
			<i>Eleocharis palustris</i>	2		
			<i>Eriophorum angustifolium</i>	4		
			<i>Eriophorum vaginatum</i>	3		
			Juncaceae	<i>Juncus acutiflorus</i>	3	
				<i>Juncus articulatus</i>	1	
			Poaceae	<i>Agrostis stolonifera</i>	1	
				<i>Glyceria fluitans</i>	2	
				<i>Molinia caerulea</i>	5	
	<i>Phalaris arundinacea</i>	1				
	<i>Phragmites australis</i>	4				
	Typhaceae	<i>Sparganium emersum</i>	1			
		<i>Sparganium erectum</i>	2			
		<i>Typha latifolia</i>	3			
Ranunculales	Ranunculaceae	<i>Caltha palustris</i>	1			
		<i>Ranunculus peltatus</i>	1			
		<i>Ranunculus repens</i>	1			
		<i>Rosales</i>	Rosaceae	<i>Comarum palustre</i>	5	
		<i>Filipendula ulmaria</i>	2			

* 1 = quelques pieds, 2 = quelques petits herbiers, 3 = petits herbiers assez fréquents, 4 = grands herbiers discontinus, 5 = herbiers continus

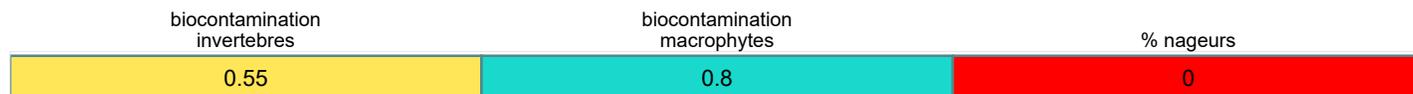
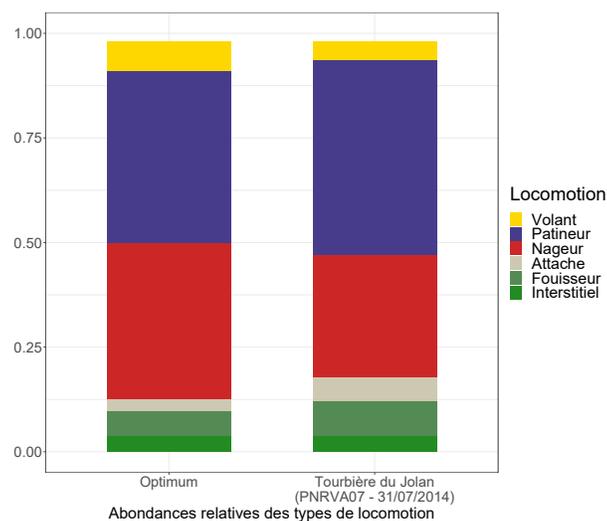
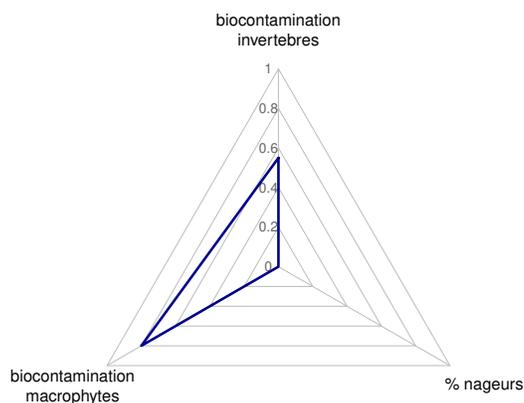
Tourbière du Jolan (PNRVA07 – 31/07/2014)

Liste faunistique

Embranchement	Ordre	Famille	Taxon	abondances (N/m ²)			
Arthropoda	Trichoptera	Leptoceridae	<i>Oecetis</i>	2.5500			
			<i>Trienodes</i>	3.6500			
			<i>Limnephilus</i>	0.0375			
	Ephemeroptera	Phryganeidae	<i>Trichostegia</i>	0.0375			
			<i>Cloeon</i>	267.0500			
			<i>Caenis</i>	35.9125			
		Coleoptera	Dytiscidae	<i>Agabus</i>	0.1875		
				<i>Graphoderus</i>	0.0375		
				<i>Hydaticus</i>	0.3000		
				<i>Hydroporus</i>	2.2500		
				<i>Hygrotus</i>	0.1500		
				<i>Ilybius</i>	0.0750		
					<i>Rhantus</i>	0.0750	
					<i>Halipilus</i>	1.0000	
					<i>Helophorus</i>	0.1125	
						<i>Limnebius</i>	0.0375
						<i>Hydrochus</i>	0.1875
						<i>Anacaena</i>	0.0375
						<i>Coelostoma</i>	0.0375
						<i>Enochrus</i>	1.5750
						<i>Helochares</i>	1.8000
						<i>Paracymus</i>	0.0375
						<i>Cyphon</i>	7.3875
						<i>Ceratopogonidae</i>	16.7500
			Diptera		Chaoboridae	<i>Chaoboridae</i>	32.0750
						<i>Chironomidae excl. Tanypodinae</i>	181.9625
						<i>Cylindrotomidae</i>	0.1125
					Dixidae	<i>Dixidae</i>	3.6125
						<i>Limoniidae</i>	0.2625
						<i>Sciomyzidae</i>	0.0375
					Stratiomyidae	<i>Stratiomyidae</i>	0.0750
						<i>Syrphidae</i>	0.0375
						<i>Tabanidae</i>	0.1500
	Heteroptera				Corixidae	<i>Corixinae</i>	32.9250
						<i>Gerris</i>	3.3500
						<i>Hydrometra</i>	0.4625
			<i>Naucoris</i>		0.4625		
			<i>Ranatra</i>		1.1500		
			<i>Velidae</i>		1.0125		
Odonata	Coenagrionidae		<i>Coenagrion</i>	0.0375			
			<i>Enallagma cyathigerum</i>	0.4875			
			<i>Erythromma</i>	39.7000			
			<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	0.1500			
			<i>Lestes</i>	0.0875			
			<i>Libellula</i>	0.3750			
		Lepidoptera	Crambidae	<i>Elophila</i>	2.8500		
				<i>Proasellus</i>	6.4875		
		Isopoda	Asellidae	<i>Hydracarina</i>	P		
				<i>Ferrissia</i>	0.2500		
		Mollusca	Hydrophila	<i>Radix</i>	2.2000		
				<i>Stagnicola</i>	3.4125		
<i>Armiger</i>				16.0500			
			Planorbidae	<i>Bathyomphalus</i>	1.2000		
				<i>Gyraulus</i>	18.8500		
	<i>Pisidium</i>			4.0125			
Annelida	Pharyngobdelliformes	<i>Sphaerium</i>	10.2000				
		<i>Erpobdella</i>	0.6375				
		<i>Glossiphonia</i>	0.1500				
	Rhynchobdelliformes	<i>Helobdella</i>	16.0375				
		<i>Hemiclepsis</i>	5.9500				
		<i>Oligochaeta</i>	P				
Cnidaria	Anthoathecata	Hydridae	<i>Hydra</i>	P			
Nemathelmintha			<i>Nematoda</i>	P			

Tourbière du Jolan (PNRVA07 – 31/07/2014)

Indicateurs complémentaires



Interprétations complémentaires

La métrique complémentaire % de nageurs, à 0, confirme l'impact des poissons sur la communauté d'invertébrés. Malgré une transformation du peuplement, celui-ci comprend encore de nombreux taxons, et une valeur conservatoire élevée, notamment grâce à la présence de *Cylindrotomidae* (*Phalacrocerca replicata*), caractéristiques de tourbières en bon état de conservation, et de nombreuses espèces végétales remarquables.

Tourbière du Jolan (PNRVA07 – 31/07/2014)

Indicateurs expérimentaux – analyse phytosociologique



Tourbière du Jolan (PNRVA07 – 31/07/2014)

Espèces à statut

Espèce	Déterminantes ZNIEFF	Directive habitats	Liste rouge européenne	Liste rouge nationale	Liste rouge régionale	Protection nationale (arr. 20/01/1982)	Protection régionale
<i>Agrostis stolonifera</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Andromeda polifolia</i>	X	-	-	LC	NT	NV1	-
<i>Angelica sylvestris</i>	-	-	-	LC	LC	-	-
<i>Aulacomnium palustre</i>	X	-	LC	-	LC	-	-
<i>Bathyomphalus</i>	-	-	LC	-	-	-	-
<i>Bistorta officinalis</i>	-	-	-	LC	-	-	-
<i>Calliergonella cuspidata</i>	-	-	LC	-	LC	-	-
<i>Callitriche obtusangula</i>	X	-	LC	LC	EN	-	-
<i>Caltha palustris</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Cardamine pratensis</i>	-	-	-	LC	LC	-	-
<i>Carex canescens</i>	X	-	LC	LC	-	-	-
<i>Carex cespitosa</i>	X	-	-	LC	NT	-	OUI
<i>Carex echinata</i>	-	-	-	LC	LC	-	-
<i>Carex lasiocarpa</i>	X	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Carex nigra</i>	-	-	-	LC	LC	-	-
<i>Carex ovalis</i>	-	-	-	LC	-	-	-
<i>Carex rostrata</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Ceratophyllum demersum</i>	X	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Cicuta virosa</i>	X	-	LC	VU	VU	-	OUI
<i>Comarum palustre</i>	X	-	-	LC	-	-	-
<i>Eleocharis palustris</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Enallagma cyathigerum</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Epilobium obscurum</i>	-	-	-	LC	LC	-	-
<i>Epilobium palustre</i>	-	-	-	LC	LC	-	-
<i>Equisetum fluviatile</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Eriophorum angustifolium</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Eriophorum vaginatum</i>	X	-	-	LC	LC	-	-
<i>Filipendula ulmaria</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Galium palustre</i>	-	-	-	LC	LC	-	-
<i>Galium uliginosum</i>	-	-	-	LC	LC	-	-
<i>Glyceria fluitans</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Inula britannica</i>	X	-	-	NT	CR	-	-
<i>Juncus acutiflorus</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Juncus articulatus</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Lemna minor</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Lotus pedunculatus</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Lycopus europaeus</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Marchantia polymorpha</i>	-	-	LC	-	-	-	-
<i>Mentha aquatica</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Mentha pulegium</i>	X	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Menyanthes trifoliata</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Molinia caerulea</i>	-	-	-	LC	LC	-	-
<i>Myosotis scorpioides</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Persicaria hydropiper</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Peucedanum palustre</i>	X	-	-	LC	NT	-	-
<i>Phalaris arundinacea</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Phragmites australis</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Polytrichum commune</i>	-	-	LC	-	LC	-	-
<i>Potamogeton natans</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	X	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Ranunculus pellatus</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Ranunculus repens</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Salix bicolor</i>	-	-	-	LC	LC	-	OUI
<i>Scutellaria galericulata</i>	-	-	-	LC	LC	-	-
<i>Sparganium emersum</i>	X	-	LC	LC	NT	-	-
<i>Sparganium erectum</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Sphaerium</i>	-	-	LC	-	-	-	-
<i>Sphagnum capillifolium</i>	-	CDH5	LC	-	NT	-	-
<i>Sphagnum fallax</i>	-	CDH5	LC	-	NT	-	-
<i>Sphagnum magellanicum</i>	-	-	-	-	NT	-	-
<i>Sphagnum palustre</i>	X	CDH5	LC	-	NT	-	-
<i>Stachys palustris</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Typha latifolia</i>	-	-	LC	LC	LC	-	-
<i>Utricularia australis</i>	X	-	LC	LC	NT	-	-
<i>Vaccinium microcarpum</i>	X	-	-	LC	NT	-	OUI
<i>Viola palustris</i>	X	-	-	LC	LC	-	-

EX = éteinte au niveau mondial, RE = disparue au niveau national, CR = en danger critique, EN = en danger, VU = vulnérable, NT = quasi menacée, LC = préoccupation mineure, DD : données insuffisantes, NA = non applicable (introduite ou occasionnelle), NE = non évaluée

Titre : Facteurs environnementaux des communautés d'invertébrés et de macrophytes des petits plans d'eau peu profonds de France continentale :

Mots clés : mares, étangs, conservation, macrophytes, macroinvertébrés, richesse

Résumé : Les petits plans d'eau peu profonds de France continentale, les facteurs patrimoniaux et peuvent fournir de nombreux services écosystémiques. Pourtant, contrairement aux grands plans d'eau français, il n'existe pas de protocole permettant d'évaluer leur intégrité biologique ou leur intérêt conservatoire. Leur fonctionnement et les communautés qu'ils abritent restent donc largement méconnus. Deux nouveaux protocoles d'échantillonnage sont proposés, l'un sur les macrophytes, l'autre sur les invertébrés. Ces deux groupes biologiques sont essentiels pour le fonctionnement des SSL. Les macrophytes sont au centre de nombreuses boucles de rétroaction assurant le maintien d'un état clair et une biodiversité élevée, les invertébrés participent au maintien de l'état clair et dominant les échanges de matières et d'énergie.

À partir de l'échantillonnage de près de 300 SSL de France continentale, les facteurs environnementaux qui déterminent les communautés de macrophytes et d'invertébrés ont été identifiés. Ces deux compartiments biologiques sont principalement déterminés, mais différemment, par le climat et l'altitude, la minéralisation de l'eau et le pH, la distance à la source et la superficie. Chez les invertébrés, les poissons sont également déterminants. L'importance des facteurs diffère entre les macrophytes et les invertébrés. Ces différences s'expliqueraient notamment par des capacités de dispersion différentes. Ces résultats peuvent avoir des applications dans les politiques régionales et locales de conservation de la biodiversité des SSL.

Title : Determinant environmental factors of invertebrate and macrophyte communities of small shallow lakes in continental France

Keywords : ponds, shallow lakes, conservation, macrophytes, macroinvertebrates, richness

Abstract : Small shallow lakes (SSL) are ecosystems potentially with high conservation value, and providing many ecosystem services. However, unlike the large lakes, they do not have rigorous protocols to assess their biological integrity or their conservation value. Indeed, their functioning and the communities they shelter remain largely unknown. Two new sampling protocols are proposed, one on macrophytes, the other on invertebrates. These two biological groups are essential for the functioning of SSLs. Macrophytes are at the core of many feedback loops ensuring a clear state and high biodiversity, whereas invertebrates help maintain the clear state and dominate the exchanges of matter and energy. From the sampling of nearly 300 SSLs from metropolitan France, the environmental factors that determine the communities of macrophytes and invertebrates have been identified. These two biological groups are primarily determined by climate with elevation, water mineralization and pH, distance from source, and area. For invertebrates, fish are also determinant. The differences in sensitivities to these factors between invertebrates and macrophytes seem to be governed in particular by their different dispersal capacities. These results can be useful for regional and local policies for the conservation of the biodiversity of SSLs.