COLLEGE ECOLOGIE
DOCTORAL GEOSCIENCES
BRETAGNE AGRONOMIE ALIMENTATION

L'INSTITUT agro Rennes Angers

THESE DE DOCTORAT DE

L'INSTITUT AGRO RENNES ANGERS

ECOLE DOCTORALE N° 600
Ecologie, Géosciences, Agronomie, Alimentation
Spécialité : Statistiques/Modélisation en écologie, géosciences, agronomie et alimentation

Par
Purco Ralaiarison RALIEN

Modélisation des relations trophiques dans les systèmes de polyculture : démarche d'éco-design pour la pisciculture d'eau douce

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 19 Mars 2026
Unité de recherche : UMR Sol Agro et hydrosystème Spatialisation (UMR SAS - 1069)
Thèse N° : 2026AGRORA02

Rapporteurs :

Pascal Fontaine Professeur, Université de Lorraine
François Le Loc'h Directeur de recherche, IRD

Composition du Jury :

Présidente : Sandrine Skiba-Cassy Directrice de recherche, UMR NuMéA, INRAE
Examinateur : Hervé Le Bris Professeur, Institut Agro Rennes-Angers
Examinatrice : Laure Carassou Chargée de recherche, UR EABX, INRAE

Directeur de thèse : Joël Aubin Ingénieur de recherche, UMR SAS, INRAE
Co-encadrant de thèse : Michael Corson Chargé de recherche, UMR SAS, INRAE
Co-encadrant de thèse : Kazi Ahmed Kabir Cadre de recherche, ISEM, CIRAD

"L'homme ne doit jamais cesser de croire que l'incompréhensible peut se comprendre, sans cela il renoncerait aux recherches".
– Johann Wolfgang von Goethe

À ma grande sœur Olidia, dont le soutien et la mémoire m’accompagnent chaque jour de cette thèse.

Remerciements

Je tiens à adresser mes vifs remerciements à toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce travail de thèse.

Mes premiers remerciements, et sans doute les plus vifs, vont à mes encadrants : Joël Aubin, Michael Corson et Kazi Kabir. Ces trois personnes n'ont pas seulement été mes encadrants sur le plan académique, mais ont également été des soutiens précieux sur le plan humain. Je les remercie sincèrement de m'avoir fait confiance, de m'avoir offert l'opportunité de réaliser cette thèse, d'avoir cru en moi, de m'avoir conseillé, encouragé et poussé à aller toujours plus loin dans mes réflexions.

Merci à Joël de m'avoir toujours accordé la priorité dans les longues files d'attente devant son bureau ; de m'avoir fait sortir du bureau pour découvrir de magnifiques endroits comme le Mont Saint-Michel et la Pointe du Grouin. Merci également de m'avoir accompagné lors de mes expérimentations au Vietnam. Je n'oublierai pas tes conseils lorsque je restais bloqué sur une même tâche : « le mieux est l'ennemi du bien ».

Merci à Michael pour ta disponibilité, ta patience, tes relectures approfondies et ton souci du détail. Grâce à toi, j'ai appris une méthode de travail plus concise, précise et uniformisée. Merci également d'avoir toujours été présent sur le terrain pour mes expérimentations au Rheu.

Thanks to Kabir for giving me the opportunity to go to Vietnam. Thank you for your feedback, which helped me take a step back — not just focusing on the numbers, but also putting my results into context and considering the needs of fish farmers. Thank you also for your encouragement to stay the course toward completing my PhD.

Je tiens également à exprimer mes remerciements aux membres du jury qui ont accepté d'évaluer mon travail, ainsi que pour les échanges lors de la soutenance : François Le Loc'h, Pascal Fontaine, Laure Carassou, Hervé Le Bris et Sandrine Skiba-Cassy.

Je remercie sincèrement aussi tous les membres de mon comité de suivi de thèse : Marielle Thomas, Bastien Sadoul et Jean-Michel Mortillaro (Merci pour ton aide sur la proposition des espèces pour mon expérience au Vietnam). Merci de vous être rendus disponibles et pour vos précieux conseils, qui ont fait évoluer ma réflexion à chacune des réunions de suivi.

Je souhaite également remercier Sarah Nahon pour m'avoir formé aux analyses des isotopes stables, pour ta disponibilité, même le week-end, pour tes précieux commentaires ayant contribué à l'amélioration de mes articles, pour tes encouragements, pour ton aide et ton souci du détail lors de la préparation de la soutenance, ainsi que pour ta relecture attentive de ce manuscrit.

Un grand merci à Killian Chary pour l'intérêt que tu as porté à mon sujet de thèse. Tes conseils et tes remarques ont été d'une grande aide pour l'aboutissement de ce travail. Merci pour ta disponibilité lors des différentes réunions, en présentiel comme en visio, pour le partage des bibliographies, pour ton avis externe et d'avoir accepté de suivre mon travail.

Merci à Marc Roucaute de m'avoir formé à l'identification des macroinvertébrés benthiques, d'avoir toujours été présent lors de mes terrains et d'avoir identifié mes échantillons. Merci pour ta disponibilité, pour les idées partagées et pour le temps que tu m'as consacré lorsque je t'embêtais pour m'expliquer et résoudre les questions liées au calcul de la biomasse et de

la production des macroinvertébrés. Merci également de m'avoir laissé partir au Vietnam avec tes tamis et tes filets de zooplancton.

Merci tout particulièrement à Alexandrine Pannard et Stephanie Llopis pour leur disponibilité, pour m'avoir formé à l'identification des zooplanctons et pour avoir analysé mes échantillons, ainsi qu'à Julie Coudreuse pour son aide avec les macrophytes. Merci également pour le matériel que vous m'avez prêté : les pompes à vide pour le filtrage du phytoplancton et les râteaux pour le relevé des macrophytes.

Merci à Angela, qui m'a beaucoup aidé pour l'analyse des données de pisciculture, et à Clément, le stagiaire que j'ai eu la chance d'encadrer, pour son travail exceptionnel.

Je remercie également les différentes équipes qui m'ont fourni des données de pisciculture et avec lesquelles j'ai eu la chance d'échanger : ISARA (particulièrement Joël Robin et Léo Girard), L2A, Université de Lorraine (Thomas Lecocq, Simon Lévy) et ITAVI (Aurélien Tocqueville, Jésabel Laithier).

I would also like to thank the team at Can Tho University, College of Aquaculture, for warmly welcoming me to their laboratory. I am especially grateful to Dr. Tu, Yen, and Dang, as well as all the staff and students who helped me. Thank you for introducing me to the Vietnamese atmosphere (especially karaoke), the local cuisine, and the rich culture of the country.

Merci spécial à Christophe Menneti pour son accueil dans son laboratoire lors de mon passage à Perpignan pour l'analyse des isotopes stables de mes échantillons. Merci également à Agnès, qui a sacrifié ses vacances à Can Tho (Vietnam) pour venir m'aider à la pêche. Also, thanks to Sarah Weisberg, who never hesitates to help with the *Rpath* script.

Bien évidemment, un grand merci à toute l'équipe de l'unité expérimentale INRAE-U3E (en particulier Antoine Gallard, Bernard Joseph, Yoann Bennevault, Romain Leblanc et Maira Coke) pour le suivi et la collecte des données des étangs, ainsi qu'à l'équipe DECOD, en particulier Anne-Laure Besnard et Flavie Amilien, de m'avoir donné accès à leur laboratoire pour le broyage et l'encapsulation de mes échantillons.

Un grand merci également à toute l'équipe de SAS, en particulier Céline (pour l'analyse des échantillons d'eau et de sédiment), Jan-Mickael, Florian, Laurence, Loris et Pauline pour leur coup de main lors de la pêche. J'apprécie aussi les discussions avec Souhil (sur l'indice de cycle de Finn et ses différents conseils), Tristan (merci pour tes suggestions concernant le choix des tests statistiques), Christophe J. (pour les données des étangs du Rheu et les différents matériels de terrain), Yannick, Samuel, Aurélie, Julie, Ophélie, Rémy, Delphine, Virginie (merci pour le bouquin *Le guide nature au bord de l'eau*), Patrick et Nouraya (pour les formations). Mes remerciements vont également à Karine, Maryvonne, Séverine, Monique, Olivier et Laurie pour leur réactivité et leur aide précieuse face à mes soucis administratifs, ainsi qu'à Christophe G. et Cédric pour leur assistance concernant mes problèmes informatiques. Mes remerciements particuliers à Sophie, qui m'a aidé au formatage de mes références sur EndNote.

Merci à tous mes collègues, et en particulier aux non-titulaires ainsi qu'au nouveau titulaire de SAS, qui ont rendu ces trois années vraiment agréables, que ce soit pour les jeux de cartes ou les soirées à Rennes : François (merci, le créateur d'ambiance), Nelly, Karil, Antonin, Paula, Sébastien, Aymeric, Xavier, Emily (thanks for the brunch), Adriana (thanks a lot for your help, and for the photo in the field), Emma G., Emma S., Lucas, Amélie, Lucille, Anne-Flore, Ouarda, Naomi, Romane, Seb (merci de m'avoir initié au football gaélique et de m'avoir fait entrer dans l'équipe de Liffré), Lorenzo, Michele (thanks for giving me your bike), Tanguy et Léopold (merci pour votre aide pour mes manip), Ophélie, Gaëlle, Gaël, Hugues, Julien, Jean-François et

Marine L. (merci pour le coup de main sur le terrain). Mention spéciale à Daphné pour son aide dans l'organisation de mes expériences et le peaufinage de ma présentation. Mention spéciale également à ceux qui qui ont partagé le même bureau (69) que moi : Fatou, Fanny, Paul et Lucie (bon courage pour ta thèse). Et une mention particulière à Arnaud ainsi qu'à mes boss Andrés et Mubaraq, qui ont commencé leur thèse en même année que moi.

Merci à mes tantes Alisoa, Sandy, Richelette et Zita, ainsi qu'à mes cousines Mamisoa, Maeva et Joanna, et à mes nièces Roshni et Shaila. Votre présence ici, en France, a été un véritable soutien moral et m'a permis de ne pas me sentir seul. Merci aussi à ma tante Arline et à mes oncles à Madagascar — Guillaume, Santacky et François — qui m'ont toujours encouragé dans mes études à chaque fois que nous avons eu l'occasion d'échanger. Un grand merci à Dorice pour tout ce que tu as fait pour moi, et pour tout ce que tu continueras de faire.

Je pense également à ma grande sœur Olidia, partie trop tôt, sans avoir pu voir l'aboutissement de cette thèse. Tu étais celle qui m'appelait tous les jours pour m'encourager à aller toujours plus loin dans mes études. Ton absence pèse encore sur notre famille, mais j'espère que tu veilles sur nous de là-haut.

Je suis profondément reconnaissant envers mon neveu Helisko, mes nièces Creta et Ciannie, ainsi qu'envers mon frère Candgia — qui a lui aussi traversé des moments difficiles — et ma sœur Olga. Vous avez été pour moi une source de force et de réconfort. Un immense merci à Caroline, ma compagne, qui m'a soutenu et accompagné avec patience et bienveillance tout au long de ce parcours.

Enfin, j'adresse toute ma reconnaissance et ma gratitude à mes parents. Malgré la distance et les difficultés avec la technologie, vous avez fait l'effort d'apprendre à faire des appels vidéo pour rester proches de moi. Merci pour votre soutien constant, vos encouragements et vos prières quotidiennes.

Merci aussi à tous ceux que j'ai sûrement oubliés de citer, mais qui ont compté à leur manière dans cette aventure !

Mankasitraka andre jiaby ! (Merci beaucoup !) ~ Purco

Résumé

L'augmentation de la production piscicole doit impérativement respecter l'environnement afin d'assurer sa durabilité. La polyculture peut constituer un système de production aquacole répondant à cet objectif et apparaît comme une alternative prometteuse à la monoculture intensive. Elle présente des atouts en termes de valorisation des ressources endogènes et de recyclage, grâce aux relations trophiques établies entre les différents groupes composant l'écosystème aquacole. Toutefois, les systèmes de polyculture ont jusqu'à présent été développés de manière empirique. L'objectif de cette thèse a donc été de développer une méthode de conception de polycultures de poissons permettant d'augmenter à la fois le rendement piscicole et le recyclage des nutriments, en s'appuyant sur la modélisation des relations trophiques.

Quatre questions de recherche ont guidé cette thèse : (i) peut-on identifier des combinaisons de poissons performantes, issues des pratiques des pisciculteurs, à l'aide de la modélisation des relations trophiques ? Si oui, (ii) de quelle manière peut-on concevoir des combinaisons de poissons performantes à l'aide de la modélisation des relations trophiques ? (iii) Comment peut-on améliorer la prise en compte des diètes des poissons dans l'analyse du réseau trophique ? et (iv) dans quelle mesure peut-on évaluer la pertinence des combinaisons de poissons conçues à l'aide de la modélisation des relations trophiques ?

Pour répondre à ces questions, des objectifs spécifiques ont été définis : analyser les performances des combinaisons d'espèces existantes, développer un cadre logique pour concevoir des combinaisons d'espèces optimales, évaluer la matrice de diète via les analyses des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$), et évaluer expérimentalement la performance des combinaisons proposées par le cadre logique.

Pour ce faire, huit polycultures de poissons issues des pratiques de pisciculteurs en France (dans les régions de la Dombes et de la Lorraine) ont été analysées. Un cadre logique a ensuite été élaboré afin de concevoir des combinaisons optimales d'espèces de poisson adaptées aux objectifs de production, en s'appuyant sur la modélisation des relations trophiques. Les analyses de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ ont été utilisées pour affiner la matrice des diètes des espèces de poisson d'une polyculture en étang en France. La performance d'une polyculture issue de ce cadre logique a ensuite été évaluée au Vietnam en la comparant à celle d'une monoculture.

La modélisation des réseaux trophiques a été réalisée à l'aide du modèle Ecopath, appliqué à des pisciculture d'étang, pour estimer les efficiences écotrophiques des ressources endogènes et exogènes ainsi que le recyclage. Cette approche a été complétée par une analyse de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$, permettant de construire la matrice des diètes des différents groupes trophiques de l'étang et d'évaluer le recouvrement trophique entre les poissons. Les analyses conduites à deux périodes distinctes ont montré que les diètes varient en fonction des différences de disponibilité des ressources endogènes au cours de l'élevage. Le cadre logique développé a permis d'identifier les espèces à associer et de définir leurs proportions initiales optimales à l'aide des modèles de relations trophiques. Cependant, certaines limites du modèle Ecopath ont été relevées, notamment liées à sa nature statique, pouvant influencer la précision de ses prédictions.

L'analyse des polycultures pratiquées en France a mis en évidence plusieurs combinaisons d'espèces performantes, modulées par le nombre d'espèces, les classes de taille et le choix des espèces. Les combinaisons intégrant la carpe herbivore (*Ctenopharyngodon idella*), la carpe commune et des poissons carnivores se sont révélées particulièrement efficaces, grâce

à une meilleure couverture des niches trophiques et à une valorisation plus complète des ressources disponibles.

L'application du cadre logique a permis de concevoir une polyculture de panga (*Pangasius hypophthalmus*), associant la carpe commune (*Cyprinus carpio*), le clarias (*Clarias macrocephalus*) et la carpe argentée (*Hypophthalmichthys molitrix*), dans le contexte du Vietnam. Sa validation expérimentale a confirmé son potentiel, montrant des performances supérieures à la monoculture en termes de rendement piscicole, de rentabilité économique et d'efficience écotrophique de l'aliment exogène. Toutefois, une mortalité élevée et des écarts de croissance du panga et du clarias ont été observés par rapport aux valeurs attendues. Les espèces associées au panga ont présenté un faible recouvrement des niches trophiques, indiquant une concurrence alimentaire limitée, favorisant ainsi leur combinaison au sein de la polyculture.

Dans les polycultures étudiées en France et au Vietnam, le phytoplancton et les détritus ont été peu valorisés, tandis que les macroinvertébrés benthiques et le zooplancton se sont révélés souvent limitants. Malgré les apports en aliments formulés, les ressources naturelles sont demeurées des composantes essentielles des diètes des poissons.

Cette thèse ouvre la voie à la conception de polycultures de poissons en étang plus durables qui sont mieux adaptées aux milieux et aux ressources endogènes disponibles.

Mots clés : modélisation, relation trophique, polyculture de poissons, étang, Ecopath, *Rpath, enaR*, isotope stable

Abstract

The increase in fish farming production must respect the environment to ensure its sustainability. Polyculture can constitute an aquaculture production system that meets this objective and appears as a promising alternative to intensive monoculture. It provides advantages in terms of the efficiency of endogenous-resource use and recycling, through the trophic relationships among the groups in the aquaculture ecosystem. However, to date, polyculture systems have been developed empirically. The aim of this thesis was thus to develop a method for designing fish polycultures that increases both fish yield and nutrient recycling, based on modelling trophic relationships.

Four research questions guided this work: (i) can high-performing fish combinations, derived from fish farming practices, be identified by modelling trophic relationships? If so, (ii) how can high-performing fish combinations be designed by modelling trophic relationships?, (iii) how can the consideration of fish diets in trophic network analysis be improved?, and (iv) to what extent can the relevance of fish combinations designed by modelling trophic relationships be evaluated?

To address these questions, specific objectives were defined: analyse the performance of existing species combinations, develop a logical framework for designing optimal combinations, assess the diet matrix using stable isotope analyses of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$), and experimentally assess the performance of combinations identified by the logical framework.

To this end, eight fish polycultures based on fish farming practices in France (in the Dombes and Lorraine regions) were analysed. A logical framework was then developed to design optimal fish species combinations suited to production objectives, based on modelling trophic relationships. Analyses of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ were used to refine the diet matrix of the species in a French pond polyculture. The performance of a polyculture designed using this framework was subsequently assessed in Vietnam by comparing to that of a monoculture.

Trophic networks were modelled using the Ecopath model, applied to pond fish farms, to estimate the ecotrophic efficiencies of endogenous and exogenous resources, as well as recycling processes. This approach was complemented by analyses of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$, which made it possible to construct the diet matrix of the trophic groups in the pond and to assess trophic overlap among fish species. Analyses conducted at two distinct periods showed that diets varied as a function of the availability of endogenous resources during rearing. The logical framework developed identified species to combine and their optimal initial proportions using trophic-relationship models. However, certain limitations of the Ecopath model were noted, particularly its static nature, which may influence the accuracy of its predictions.

Analysis of polycultures in France revealed several effective species combinations, influenced by the number of species, number of size classes, and the species selected. Combinations that included herbivorous grass carp (*Ctenopharyngodon idella*), common carp, and carnivorous fish were particularly effective because they better covered trophic niches and used more of the available resources.

Applying the logical framework made it possible to design a polyculture of striped catfish (*Pangasius hypophthalmus*) in Vietnam that included common carp (*Cyprinus carpio*), bighead catfish (*Clarias macrocephalus*), and silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*). Experimental validation confirmed its potential, showing superior performance compared to a monoculture of striped catfish in terms of fish yield, economic profitability, and ecotrophic efficiency of exogenous feed. However, for striped catfish and bighead catfish, mortality was higher and growth was lower than those expected. The species combined with striped catfish showed little trophic niche overlap, indicating limited trophic competition, favouring their combination in the polyculture.

In the polycultures studied in France and Vietnam, phytoplankton and detritus were underused, whereas benthic macroinvertebrates and zooplankton were often limiting. Despite the addition of formulated feeds, natural resources remained essential components of fish diets.

This thesis paves the way for the design of more sustainable pond fish polycultures that are better adapted to local environments and available endogenous resources.

Keywords : modelling, trophic relationships, finfish polyculture, pond, Ecopath, *Rpath, enaR*, stable isotope

Avant-propos

Cette thèse est le fruit de la collaboration entre deux institutions de recherche, **INRAE** et **CIRAD**, et a bénéficié d'un soutien financier dans le cadre de deux projets de recherche : **SEPURE** et **3R4CSA**. Elle s'inscrit dans la continuité de la mise en œuvre du projet **SEPURE (2020-2023)** intitulé *« Nouvelles stratégies de construction et de conduite de systèmes de production en étang pour une pisciculture durable »*, financé par le **Fonds Européen pour les Affaires Maritimes et la Pêche** (**FEAMP**). Elle a également bénéficié du financement du projet *"3Rs for Climate-Smart Aquaculture in Vietnam's Lower Mekong Delta" (3R4CSA)*, soutenu par le programme **FSPI** du **Ministère de l'Europe et des Affaires Étrangères de la France** à travers l'Ambassade de France au Vietnam. Par ailleurs, une mobilité dans le cadre de cette recherche a été financée par une bourse **ERASMUS+** (appel 2017–2027, KA171).

Les travaux réalisés dans cette thèse ont fait l'objet de valorisations scientifiques, à travers des communications orales et écrites, tant au niveau national qu'international :

Communication orale dans un congrès international

Ralien P. R., Corson M. S., Aubin J., 2023. Modelling trophic relationships in polyculture systems for freshwater finfish farming. Aquaculture Europe 2023. European Aquaculture Society. 18-21 September 2023. Vienna, Austria

Ralien P. R., Corson M. S., Aubin J., 2024. Designing freshwater finfish polyculture scenarios that optimise resource use and nutrient recycling: a trophic modelling approach. AQUA 2024 (World Aquaculture Society – European Aquaculture Society), 26–30 August 2024, Copenhagen, Denmark.

Communication orale dans un colloque national

Ralien P. R., Nahon S., Corson M. S., Aubin J., 2024. Utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote pour ajuster les assemblages de poissons en polyculture. 8èmes JRFP (Journées de la Recherche Filière Piscicole), 2–3 juillet 2024. Rennes, France

Communication écrite sous forme de poster

Ralien P. R., Larivain A., Corson M. S., Aubin J., 2024. Effects of fish assemblage and practices in freshwater fishpond polyculture among fish farmers: a trophic web modelling approach. Scientific days, ED EGAAL, Institut Agro Rennes-Angers. 21–22 May 2024. Rennes, France.

Publications dans des journaux scientifiques internationaux évalués par des pairs

Ralien P.R., Larivain A., Roucaute M., Corson M.S., Pannard A., Robin J., Girard L., Guérin M., Rouifed S., Thomas M., Lecocq T., Coudreuse J., Nahon S., Kabir K.A., Aubin J., Effects of farming practices on the performance of fish pond polyculture assessed by trophic modelling. Journal of the World Aquaculture Society. (Under revision)

Ralien P.R., Corson M.S., Roucaute M., Menniti C., Kabir K.A., Aubin J., Nahon S., 2026. Influence of divided ponds on fish diets in polyculture: Insights from carbon and nitrogen stable isotopes in trophic webs. Aquaculture, Fish and Fisheries. 6, e70161. https://doi.org/10.1002/aff2.70161

Ralien P.R., Aubin J, Corson M.S., Nahon S., Menniti C., Nguyen Y.D.H., Tu T.L.C., Kabir K.A., Improving semi-intensive farming of striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*) in Vietnam using polyculture: a comparative study of trophic networks. Aquaculture reports. (Under revision)

Ce travail a conduit à la préparation de trois articles scientifiques, qui constituent les chapitres II, IV et V de ce manuscrit de thèse. De plus, un stage de Master 2 que j'ai co-encadré a été réalisé au cours de cette thèse. Il s'agit du stage de Clément Guilcher, portant sur l'analyse comparative des performances en rendement piscicole, ainsi que sur la valorisation des ressources et le recyclage en polyculture, avec et sans carpe herbivore, à l'aide d'un outil de modélisation des relations trophiques : Ecopath.

Table des matières

Remerciements iii
Résumé vi
Abstract vii
Avant-propos ix
Table des matières xi
Liste des tableaux xvi
Liste des figures xx
Chapitre I. Introduction générale 1
I.1. Pisciculture en eau douce : production et défis environnementaux 2
I.2. Polyculture 4
I.2.1. Définition et historique 4
I.2.2. Différentes pratiques de la polyculture selon le milieu d'élevage 6
I.2.3. Approche empirique de la conception de la polyculture en étang 9
I.3. Performance de la polyculture par rapport à la monoculture intensive en étangs 10
I.4. Composantes de l'étang piscicole 11
I.4.1. Les sédiments 12
I.4.2. Producteurs primaires 13
I.4.3. Le zooplancton 14
I.4.4. Les macroinvertébrés benthiques 15
I.4.5. Les poissons et autres espèces en étangs 15
I.5. Méthode d'évaluation des relations trophiques 17
I.5.1. Analyse de la composition de la diète 17
I.5.2. Focus sur l'analyse des isotopes stables 18
I.5.3. Modélisation des relations trophiques par Ecopath 20
I.6. Questions de recherche et objectifs de la thèse 24
I.7. Structure de la thèse 26
Chapitre II. Identification des combinaisons de poissons performantes, issues des pratiques des pisciculteurs, à l'aide de la modélisation des relations trophiques 29
II.1. Introduction du chapitre 30
II.1. Introduction 33
II.2. Materials and methods 35
II.2.1. Scenarios and ponds 35
II.2.2. Monitoring of fish stocked, associated biodiversity and environmental parameters 37
II.2.3. Trophic modelling using Ecopath 38
II.2.4. Performance indicators 40

II.2.5. Statistical analysis 41
II.3. Results 41
II.3.1. Net fish yield 41
II.3.2. Ecotrophic efficiency 43
II.3.3. Finn cycling index 44
II.3.4. Correlations between net fish yield, Finn cycling index and ecotrophic efficiency 45
II.3.5. Characteristics of network flows and food web 45
II.4. Discussion 46
II.4.1. Influence of practices on net fish yield 46
II.4.2. Influence of practices on ecotrophic efficiency 49
II.4.3. Influence of practices on the Finn cycling index 50
II.4.4. Study limitations 52
II.4.5. Recommended practices 53
II.5. Conclusion and perspectives 53
II.6. Conclusion du chapitre 55
Chapitre III. Conception des combinaisons de poissons performantes à l'aide de la modélisation des relations trophiques : développement d'un cadre logique 57
III.1. Introduction du chapitre 58
III.2. Introduction 59
III.3. Cadre logique 62
Etape 1 : Définition des objectifs de l'élevage 63
Etape 2 : Sélection des espèces à combiner 63
Etape 3 : Estimation de la performance zootechnique des espèces sélectionnées 65
Etape 4 : Définition de la biomasse totale d'empoissonnement et la durée d'élevage 66
Etape 5 : Estimation des ressources endogènes et exogènes 67
Etape 6 : Elaboration de la matrice des diètes 68
Etape 7 : Modélisation des scénarios de combinaison d'espèces 68
Etape 7.1 : Répartitions possibles de la biomasse entre les espèces 68
Etape 7.2 : Modélisation des combinaisons possibles d'espèces 69
Etape 8 : Sélection des indicateurs de performance et évaluation des scénarios de combinaison d'espèces 72
Etape 9 : Sélection d'un scénario de combinaison d'espèces performant et expérimentation en étang 72
III.4. Application à la conception d'une polyculture basée sur le panga au Vietnam 73
III.4.1. Objectif et sélection d'espèces 73
III.4.2. Paramètres zootechniques et de productivité dans l'étang 74
III.4.3. Paramétrage de *Rpath* pour les scénarios de combinaison d'espèces 75

III.4.4. Indicateurs de performances utilisés 77
III.4.5. Sélection des scénarios 77
III.5. Analyse de sensibilité 81
III.6. Discussion sur l'applicabilité du cadre logique 84
III.7. Conclusion et perspectives 88
III.8. Conclusion du chapitre 90
Chapitre IV. Amélioration de la prise en compte de la diète des poissons dans l'analyse du réseau trophique 92
IV.1. Introduction du chapitre 93
IV.2. Introduction 96
IV.3. Materials and methods 98
IV.3.1. Experimental design and management 98
IV.3.2. Biomass of benthic macroinvertebrates, zooplankton and phytoplankton 99
IV.3.3. Mortality and growth performance of fish stocked 100
IV.3.4. Sampling of fish and their potential food resources for carbon and nitrogen stable isotope analysis 100
IV.3.5. Carbon and nitrogen stable isotope analysis 101
IV.3.6. Mixing models, standard ellipse area and trophic level 101
IV.3.7. Statistical analysis 102
IV.4. Results 103
IV.3.1. Effects of treatment and period on benthic macroinvertebrates, zooplankton and phytoplankton 103
IV.3.2. Effect of treatment and period on fish productivity 103
IV.3.3. Effects of the treatment and period on $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of fish and their potential food resources 104
IV.3.4. Standard ellipse area of fish 107
IV.3.5. Fish diet composition estimated by stable-isotope mixing models 109
IV.5. Discussion 110
IV.5.1. Effects of period on fish diet composition, food-resource biomasses and stable isotopes 110
IV.5.2. Effects of divided ponds on fish productivity, competition, food-resource biomasses and isotope values before opening the fence 111
IV.5.3. Effects of divided ponds on fish productivity, competition, food-resource biomasses and isotope values at harvest 113
IV.5.4. Limitations of the study 114
IV.6. Conclusion and perspectives 114
IV.7. Conclusion du chapitre 116
Chapitre V. Évaluation de la performance de la polyculture issue du cadre logique 118
V.1. Introduction du chapitre 119

V.2. Introduction 122
V.3. Materials and methods 124
V.3.1. Experimental design and fish assemblage 124
V.3.2. Physico-chemical parameters of water and sediment 125
V.3.3. Estimation of benthic macroinvertebrates and zooplankton biomass 126
V.3.4. Assessment of fish productivity and economic performance 126
V.3.5. Analysis of stable isotopes of carbon and nitrogen 127
V.3.6. Trophic network modelling 129
V.3.7. Trophic network modelling 130
V.4. Results 131
V.4.1. Physico-chemical parameters of water and sediment, along with the mean biomass of benthic macroinvertebrates, zooplankton, and phytoplankton 131
V.4.2. Fish productivity and economic performance 131
V.4.3. $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values, width of isotopic niches, and diet compositions 133
V.4.4. Ecotrophic efficiency of food resources and the Finn cycling index 137
V.5. Discussion 138
V.5.1. Productivity, profitability and ecological performance of polyculture compared to monoculture 138
V.5.2. Performances of the species combined with striped catfish 142
V.5.3. Limits of the methods used 143
V.6. Conclusion 143
V.7. Conclusion chapitre 145
Chapitre VI. Synthèse et discussion générale 144
VI.1. Synthèse 145
VI.1.1. Rappel de l'objectif, des questions de recherche, des modèles et des avancées de la thèse 145
VI.1.2. Modèles mobilisés et développés 145
VI.1.3. Avancées de la thèse 146
VI.2. Discussion générale 149
VI.2.1. L'évaluation de la polyculture à l'aide de la modélisation des relations trophiques 149
VI.2.2. Les indicateurs de performance écologique de la polyculture 156
VI.2.3. Les éléments à mobiliser pour concevoir une polyculture à l'aide de la modélisation des relations trophiques 159
VI.2.4. Les caractéristiques des polycultures performantes 166
VI.2.5. La modélisation des relations trophiques comme un outil de compréhension et de décision 167
Chapitre VII. Conclusion et perspectives 173
VII.1. Conclusion générale 174

VII.2. Perspectives 175
VII.2.1. Améliorer la modélisation des relations trophiques et le cadre logique 176
VII.2.2. Améliorer la gestion de la polyculture en étang 177
Références bibliographiques 179
Annexes 206
Annexe I. Matériel supplémentaire du chapitre II 207
Annexe II. Matériel supplémentaire du chapitre IV 220
Annexe III. Matériel supplémentaire du chapitre V 225

Liste des tableaux

Chapitre I. Introduction générale

Tableau I.1. Comparaison du rendement net des différentes espèces de poisson élevées en monoculture et en polyculture en étangs 11
Tableau I.2. Description des indicateurs écologiques intégrés à Ecopath with Ecosim. Source : (Christensen & Walters, 2024) 21

Chapitre II. Identification des combinaisons de poissons performantes, issues des pratiques des pisciculteurs, à l'aide de la modélisation des relations trophique .....

Table II.1. Characteristics of the 8 polyculture ponds in Dombes (D) and Lorraine (L) and their main management characteristics 36
Table II.2. Number of fish species × size classes (SSC) stocked, the percentage of total biomass at stocking for each species by trophic position, and net fish yield of the 8 polyculture ponds in Dombes (D) and Lorraine (L). White fish is a mixture of roach and rudd. Certain species (footnoted below the table) were found at harvest that remained from the previous production cycle or that had been introduced involuntarily into the pond. 37
Table II.3. Indicators of network flows and the food web of the 8 polyculture ponds in Dombes (D) and Lorraine (L). TST: total system throughput, %TSTtoDet: percentage of TST that flowed to detritus, CI: connectance index, SOI: system omnivory index, FCI: Finn cycling index, %TSTfromDetFd: percentage of TST that flowed from detritus/feed, %TSTfromPP: percentage of TST that flowed from primary producers 45

Chapitre III. Conception des combinaisons de poissons performantes à l'aide de la modélisation des relations trophique : développement d'un cadre logique

Tableau III.1. Équations utilisées pour calculer la biomasse moyenne (B), le poids moyen individuel (W), l'effectif moyen (N), le taux de mortalité naturelle (Z), le ratio de la production par la biomasse (P:B) et la biomasse accumulée (BA) des poissons.....70
Tableau III.2. Poids moyen individuel initial (fourni par les fournisseurs d'alevins locaux), taux de croissance spécifique et taux de mortalité des poissons (fixés à partir de la littérature) utilisés pour la conception des scenarios de la polyculture de panga 75
Tableau III.3. La matrice des diètes (proportions des ressources endogènes et exogènes (en lignes) dans la diète des groupes trophiques (en colonnes)) utilisée pour modéliser les scénarios de combinaison d'espèces de poisson 75
Tableau III.4. La biomasse, le ratio de la production par la biomasse (P:B) et de la consommation par la biomasse (Q:B) pour les ressources endogènes et exogènes utilisés pour modéliser les scénarios de combinaison d'espèces de poisson 76
Tableau III.5. Ratio de la consommation par la biomasse (Q:B) pour espèces de poisson utilisés pour modéliser les scénarios de combinaison d'espèces de poisson.....77

Chapitre IV. Amélioration de la prise en compte de la diète des poissons dans l'analyse du réseau trophique

Table IV.1. Individual weight (± 1 standard deviation), total length, number of fish per pond, biomass (kg ha-1), percentage of total biomass (%) and trophic category in both treatments in February (fish stocking) 99
Table IV.2. Mean biomass (g $m^{-}2$) of benthic macroinvertebrates (BMI), zooplankton (Zoo.) and phytoplankton (Phyto.), as well as the carbon (C) and nitrogen (N) concentrations (conc.) and C:N ratio of sediment organic matter (SOM) by treatment (Trt.) (open or divided pond)

and period (February (fish stocking), July (fence removed in divided ponds) or October (fish harvest)) 104
Table IV.3. Individual weight (g), specific growth rate (SGR, % day^{-1}), net yield (kg ha-1) and mortality rate (%) of each fish species and the fry (roach and tench) by treatment (open or divided pond) and period (July, October or overall) 105
Table IV.4. Differences in mean isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) of fish between treatments, between periods and among treatment × period interactions. denDF: denominator degrees of freedom, R^2m: marginal R^2, R^2c: conditional R^2 106
Table IV.5. Mean isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) and mean Bayesian standard ellipse areas (SEA_b), with 50% credible intervals around the mean, for pikeperch, common carp, roach and tench by treatment (Trt.) (open or divided pond) and period (July or October) 108
Table IV.6. Mean trophic level of pikeperch, common carp, roach and tench by treatment (open or divided pond) and period (July or October) 108

Chapitre V. Évaluation de la performance de la polyculture issue du cadre logique

Table V.1. Characteristics of each fish species in striped catfish monoculture or polyculture at stocking 125
Table V.2. Mean mortality rate, specific growth rate, relative feed conversion ratio, net yield of fish (± 1 standard deviation), and profitability (± 1 standard deviation) in monoculture or polyculture ponds 133
Table V.3. Mean carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) stable isotope values (± 1 standard deviation) of food resources and stocked fish, along with mean Bayesian standard ellipse areas (SEA_b), with 50% credible intervals around the mean, for stocked fish in monoculture or polyculture ponds 134

Chapitre VI. Synthèse et discussion générale

Tableau VI.1. Indice de cycle de Finn (FCI) (%) des polycultures piscicoles en étang calculé par Ecopath with Ecosim 151
Tableau VI.2. Exemples de subdivisions possibles des groupes trophiques des ressources endogènes 163
Tableau VI.3. Indicateurs de performance attendus par le modèle *Rpath/enaR* lors de la conception de la polyculture de panga (*a priori*) et observés après l'expérimentation (*a posteriori*), avec la différence relative *a posteriori* par rapport à *a priori* 172

Annexe I. Matériel supplémentaire du chapitre II

Table SII.1. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) (cycle^{-1}), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} cycle^{-1}); Q:B ratio of food consumption to the biomass (cycle^{-1}); Feed import (g m^{-2} cycle^{-1}) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond D01 in Dombes 207
Table SII.2. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) (cycle^{-1}), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} cycle^{-1}); Q:B ratio of food consumption to the biomass (cycle^{-1}); Feed import (g m^{-2} cycle^{-1}) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond D02 in Dombes 207
Table SII.3. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) (cycle^{-1}), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} cycle^{-1}); Q:B ratio of food consumption to the biomass (cycle^{-1}); Feed import (g m^{-2} cycle^{-1}) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond D03 in Dombes 208
Table SII.4. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) (cycle^{-1}), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} cycle^{-1});

Q:B ratio of food consumption to the biomass (cycle^{-1}); Feed import (g m^{-2} cycle^{-1}) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond D04 in Dombes.....208
Table SII.5. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) (cycle^{-1}), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} cycle^{-1}); Q:B ratio of food consumption to the biomass (cycle^{-1}); Feed import (g m^{-2} cycle^{-1}) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond D05 in Dombes.....209
Table SII.6. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) (cycle^{-1}), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} cycle^{-1}); Q:B ratio of food consumption to the biomass (cycle^{-1}); Feed import (g m^{-2} cycle^{-1}) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond L01 in Lorraine.....209
Table SII.7. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) (cycle^{-1}), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} cycle^{-1}); Q:B ratio of food consumption to the biomass (cycle^{-1}); Feed import (g m^{-2} cycle^{-1}) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond L03 in Lorraine.....210
Table SII.8. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) (cycle^{-1}), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} cycle^{-1}); Q:B ratio of food consumption to the biomass (cycle^{-1}); Feed import (g m^{-2} cycle^{-1}) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond L04 in Lorraine.....210
Table SII.9. Dry weight content used in Ecopath for the fish species modelled.....210
Table SII.10. Mean photosynthetically active radiation (PAR) (kcal m^{-2}) and mean chlorophyll a concentration (µg L^{-1}) during production cycle for each polyculture pond.....211
Table SII.11. Diet composition of black bass in the functional group for all ponds 214
Table SII.12. Diet composition of black bass (juv) in the functional group for all ponds.....215
Table SII.13. Diet composition of pike perch in the functional group for all ponds.....215
Table SII.14. Diet composition of pike perch (juv) in the functional group for all ponds.....215
Table SII.15. Diet composition of wels catfish in the functional group for all ponds.....215
Table SII.16. Diet composition of sturgeon in the functional group for all ponds 216
Table SII.17. Diet composition of pike in the functional group for all ponds.....216
Table SII.18. Diet composition of sunfish in the functional group for all ponds.....216
Table SII.19. Diet composition of common carp in the functional group for all ponds.....217
Table SII.20. Diet composition of common carp juvenile (juv) in the functional group for all ponds 217
Table SII.21. Diet composition of white fish in the functional group for all ponds 217
Table SII.22. Diet composition of white fish juvenile (juv) in the functional group for all ponds 218
Table SII.23. Diet composition of tench in the functional group for all ponds 218
Table SII.24. Diet composition of tench juvenile (juv) in the functional group for all ponds..218
Table SII.25. Diet composition of crucian carp in the functional group for all ponds.....218
Table SII.26. Diet composition of grass carp in the functional group for all ponds.....219
Table SII.27. Diet composition of macroinvertebrates in the functional group for all ponds.219
Table SII.28. Diet composition of zooplankton in the functional group for all ponds.....219
Table SII.29. Macrophyte coverage rates for each polyculture pond.....219

Annexe II. Matériel supplémentaire du chapitre IV

Table SIV.1. Number of macrophyte and benthic macroinvertebrate (BMI) samples collected for isotopic analysis from open and divided ponds in July and October 220
Table SIV.2. Percentage of food resources in fish diets estimated using Bayesian stable-isotope mixing models in open and divided ponds in July. SOM: sediment organic matter, BMI: benthic macroinvertebrates 221
Table SIV.3. Percentage of food resources in fish diets estimated using Bayesian stable-isotope mixing models in open and divided ponds in October. SOM: sediment organic matter, BMI: benthic macroinvertebrates 221
Table SIV.4. Differences in mean isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) of potential food resources for fish between treatments, between periods and among treatment × period interactions. denDF: denominator degrees of freedom, R^2m: marginal R^2, R^2c: conditional R^2, SOM: sediment organic matter, BMI: benthic macroinvertebrates. 222
Table SIV.5. Percentage of trophic niche overlap from between fish species by treatment and period, calculated with the maxLikOverlap function (*SIBER* package) 223

Annexe III. Matériel supplémentaire du chapitre V

Table SV.1. Quantity of feed (g day^{-1}) distributed daily per pond, adjusted weekly, in monoculture and polyculture.....225
Table SV.2. Total quantity of feed distributed per pond and on average per treatment ((M)onoculture or (P)olyculture) over the 70-d rearing period. 225
Table SV.3. Diet composition of stocked fish, non-stocked fish, benthic macroinvertebrates (BMI), and zooplankton in monoculture (M) and polyculture (P) pond treatments (Treat.) ..225
Table SV.4. Dry matter (DM) content used in the Rpath model to model the fish species...225
Table SV.5. Rpath/enaR input/outputs of trophic level (TL), biomass (g dry weight m^{-2}), production-to-biomass ratio (P:B) (70 $days^{-1}$), consumption-to-biomass ratio (Q:B) (70 $days^{-1}$), ecotrophic efficiency (EE), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}), feed import (g m^{-2} d^{-1}), total system throughput (TST) and Finn cycling index (FCI) of the four monoculture (M) ponds.226
Table SV.6. Rpath/enaR input/outputs trophic level (TL), biomass (g dry weight m^{-2}), production-to-biomass ratio (P:B) (70 $days^{-1}$), consumption-to-biomass ratio (Q:B) (70 $days^{-1}$), ecotrophic efficiency (EE), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}), feed import (g m^{-2} d^{-1}), total system throughput (TST) and Finn cycling index (FCI) of the four polyculture (P) ponds....227
Table SV.7. Physico-chemical parameters of water per pond ((M)onoculture or (P)olyculture) and their mean (± 1 standard deviation) at stocking and harvest or the entire rearing period 229
Table SV.8. Chemical parameters of sediment per pond ((M)onoculture or (P)olyculture) and their mean (± 1 standard deviation) at stocking and harvest 229
Table SV.9. Net yield and profitability of fish per pond ((M)onoculture or (P)olyculture).....230
Table SV.10. Mortality rate, specific growth rate, and relative feed conversion ratio of fish per pond ((M)onoculture or (P)olyculture) 230
Table SV.11. Differences in mean isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) of food resources and striped catfish between treatments, with the treatment as a fixed effect. denDF: denominator degrees of freedom, R^2m: marginal R^2, R^2c: conditional R^2. BMI: benthic macroinvertebrates.....231
Table SV.12. Percentage of niche overlap of stocked fish in polyculture 231

Liste des figures

Chapitre I. Introduction générale

Figure I.1. Pourcentage de la production piscicole selon le milieu de production (eau douce, eau saumâtre et marin (FAO FishStat, 2024) 2
Figure I.2. Evolution de la production piscicole (en tonne de poids vif) en eau douce selon les régions (FAO FishStat, 2024) 2
Figure I.3. Impacts médians eutrophisation (à gauche) et acidification (à droite) par tonne de rendement des différentes espèces aquacoles en fonction de la production (c.à.d., rendement, kg ha^{-1}) ; S : crevette géante tigrée (espèce principale), P : crevette géante d'eau douce, R : riz, SIS : petit poissons indigènes, HS : familial (Henriksson et al., 2018)..... 3
Figure I.4. Polyculture des quatre principales carpes chinoises : la carpe herbivore, la carpe argentée, la carpe à grosse tête et la carpe noire. Les flèches représentent les relations trophiques (Adapté de Hao-Ren (1982) et Thomas et al. (2021)) 5
Figure I.5. Différentes composantes du réseau trophique d'un étang piscicole. En gras, les ressources endogènes. Les flèches noires épaisses en tirets continus représentent les relations trophiques ; les flèches blanches fines en tirets continus représentent les flux de rejets métaboliques ou de producteurs primaires morts ; les flèches noires fines en tirets continus représentent les interactions entre les producteurs primaires, le zooplancton et la carpe commune (par bioturbation) ; (+) indique un effet positif et (-) un effet négatif. (Adapté de : Oertli & Frossard (2013), Rahman (2015b) et Thomas et al. (2021)) 16
Figure I.6. Structure de cette thèse.....28

Chapitre II. Identification des combinaisons de poissons performantes, issues des pratiques des pisciculteurs, à l'aide de la modélisation des relations trophique

Figure II.1. Location of the 8 polyculture ponds studied in the Dombes (D) and Lorraine (L) regions of France 35
Figure II.2. Net fish yield (kg ha^{-1}) of the ponds (a) with or without additional feed, fertilisation and liming (5 vs. 3 ponds, respectively), (b) with or without grass carp (3 vs. 5 ponds, respectively), (c) with the percentage of common carp < 10% or > 50% of total biomass at stocking (kg ha^{-1}) (4 vs. 4 ponds, respectively) and (d) with < 5 or ≥ 5 number of fish species × size classes stocked (4 vs. 4 ponds, respectively). Whiskers represent 1.5 times the interquartile range, and points indicate means. The p values were calculated using the Student's t test.....42
Figure II.3. Net fish yield (kg ha^{-1}) of the ponds as a function of the (a) number of fish species × size classes stocked and (b) biomass-based stocking density of carnivorous fish (kg ha^{-1}). Dark grey lines represent linear regressions. The r and p values are for the Pearson correlation. 43
Figure II.4. Ecotrophic efficiency of the basal resources (i.e., detritus, phytoplankton, zooplankton, macroinvertebrates and feed) in the food webs of the 8 polyculture ponds in Dombes (D) and Lorraine (L); N/A: Not available.....43
Figure II.5. Finn cycling index (%) for polyculture ponds (a) with or without additional feed, fertilisation and liming (5 vs. 3 ponds, respectively), (b) with or without grass carp (3 vs. 5 ponds, respectively), (c) the percentage of common carp < 10% or > 50% of total biomass at stocking (kg ha^{-1}) (4 vs. 4 ponds, respectively) and (d) with < 5 or ≥ 5 number of fish species × size classes stocked (4 vs. 4 ponds, respectively). Whiskers represent 1.5 times the interquartile range, and points indicate means. The p values were calculated using the Student's t test.....44

Figure II.6. Finn cycling index (%) of ponds as a function of the (a) net fish yield (kg ha^{-1}) and (b) biomass-based stocking density of carnivorous fish (kg ha^{-1}). Dark grey lines represent linear regressions. The r and p values are for the Pearson correlation. 45
Figure II.7. Biplot of (a) the first two dimensions of principal component analysis and (b) dendrogram of hierarchical agglomerative clustering of network flow and food-web variables of the 8 polyculture ponds (in (D)ombes or (L)orraine), which indicate polycultures' cycling performance. %TSTtoDet: percentage of TST that flowed to detritus, CI: connectance index, SOI: system omnivory index, FCI: Finn cycling index, %TSTfromDetFd: percentage of TST that flowed from detritus/feed, %TSTfromPP: percentage of TST that flowed from primary producers. 46

Chapitre III. Conception des combinaisons de poissons performantes à l'aide de la modélisation des relations trophique : développement d'un cadre logique

Figure III.1: Cadre logique développé pour concevoir un nouveau scénario de polyculture performant.....62
Figure III.2. Boites à moustache des performances des 18 424 scénarios de combinaison d'espèces : rendement, rentabilité, indice de cycle de Finn et efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes (aliment, macroinvertébrés, zooplancton, phytoplancton et détritus). Les moustaches sont 1,5 fois la gamme interquartile.....78
Figure III.3. Performances des 2 085 scénarios de combinaison d'espèces avec les efficiences écotrophiques (EE) des ressources endogènes et exogènes (aliment, macroinvertébrés, zooplancton, phytoplancton, détritus) ≤ 1,1 en termes de rendement net, de rentabilité, de l'indice de cycle de Finn et de l'EE. Les points bleus sont les 12 scénarios avec l'EE d'aliment les plus élevées, et le point rouge est le scénario le plus performant sélectionné. Chaque point représente un scénario. Les figures sont rangées de gauche à droite et de haut en bas dans l'ordre dans lequel les indicateurs ont été utilisés pour sélectionner le scénario.....80
Figure III.4. Indice de sensibilité du rendement net, indice de cycle de Finn (FCI) et les efficiences écotrophiques (EE) de l'aliment, de détritus, des macroinvertébrés (MIB), du zooplancton (Zoo) et du phytoplancton (Phyto) à la variation de ± 20 % des variables d'entrée (sauf pour le taux de mortalité, avec une variation de 1 % à 50 %). Les variables sont classées en ordre décroissant de leur influence moyen sur chaque indicateur de performance. 82
Figure III.5. Indice de sensibilité du rendement net, indice de cycle de Finn (FCI), et les efficiences écotrophiques (EE) de l'aliment, de détritus, des macroinvertébrés (MIB), du zooplancton (Zoo) et du phytoplancton (Phyto) sur la variation de ± 20 % des variables d'entrée spécifiques aux espèces de poisson (carpe argentée (Carpe A.), Carpe commune (Carpe C), clarias et panga) (sauf pour le taux de mortalité, avec une variation de 1 % à 50 %). Les variables sont classées en ordre décroissant de leur influence moyen sur chaque indicateur de performance parmi les espèces. 83
Figure III.6. Variation de l'indice de cycle de Finn et de l'efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes (aliment, détritus, phytoplancton, zooplancton et macroinvertébrés) des scénarios de combinaison d'espèces 88

Chapitre IV. Amélioration de la prise en compte de la diète des poissons dans l'analyse du réseau trophique

Figure IV.1. Diagram of pond treatments at the sampling periods of February (fish stocking), July (fence removed in divided ponds) and October (fish harvest).....98
Figure IV.2. Mean isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) (± 1 standard deviation) of fish and their potential food resources by treatment (open or divided pond) and

period (July or October). SOM: sediment organic matter, BMI: benthic macroinvertebrates. 107
Figure IV.3. Isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) individual fish by species by treatment (open or divided pond) and period (July or October). Ellipses enclose the standard ellipse area for each species. 109
Figure IV.4. Estimated contributions of food resources to the diets of fish using Bayesian stable-isotope mixing models by treatment (open or divided pond) and period (July or October). BMI: benthic macroinvertebrates, SOM: sediment organic matter.....110

Chapitre V. Évaluation de la performance de la polyculture issue du cadre logique

Figure V.1. Mean carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) stable isotope values (± standard deviation) of stocked and non-stocked fish and their potential food resources by treatment (monoculture or polyculture). BMI: benthic macroinvertebrates. 135
Figure V.2. Isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) of individual stocked fish by species in polyculture ponds. Ellipses enclose the standard ellipse area for each species. 136
Figure V.3. Estimated contributions of food resources to the diets of stocked fish, non-stocked fish, benthic macroinvertebrates (BMI), and zooplankton in (M)onoculture and (P)olyculture ponds using Bayesian stable-isotope mixing models. Str. flying barb: striped flying barb.....137
Figure V.4. Mean ecotrophic efficiency of each food resource in (M)onoculture and (P)olyculture ponds. Error bars indicate ± 1 standard deviation. BMI: benthic macroinvertebrates. The p values were calculated using Student's t-test. 138
Figure V.5. Mean Finn cycling index (%) of (M)onoculture and (P)olyculture ponds. Error bars indicate ± 1 standard deviation. The p values were calculated using Student's t-test.....138

Chapitre VI. Synthèse et discussion générale

Figure VI.1. Exemple de schéma des flux trophiques modélisés avec Ecopath pour l'étang de polyculture D01 de la Dombes, France. Les groupes trophiques sont représentées par des cercles dont la surface est proportionnelle à leur biomasse. L'importance des liens trophiques est indiquée par l'épaisseur et la couleur des lignes entre les cercles. 152
Figure VI.2. Capacité relative moyenne de valorisation des ressources endogènes et exogènes et de recyclage des poissons introduits, des macroinvertébrés benthiques et du zooplancton en fonction de leur consommation et de leur production totales (g poids sec m^{-2} sur 70 jours) observées dans la polyculture de panga. 158
Figure VI.3. Composition de la diète des poissons (pourcentages minimales, moyennes et maximales) *a priori* utilisée pour le modèle Ecopath pour 8 étangs de polyculture (chapitre II) et *a posteriori* prédits par le modèle de mélange des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) lors de l'expérience du chapitre IV. 168
Figure VI.4. Composition de la diète des espèces utilisées pour concevoir la polyculture (*a priori*) et estimée par le modèle de mélange des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) *(a posteriori*).....170

Annexe I. Matériel supplémentaire du chapitre II

Figure SII.1. Correlation between net fish yield (Net.yield) (kg ha^{-1}); Finn cycling index (FCI); the quantity of additional feed (Feed) (kg ha^{-1}), fertilizer (Ferti) (kg N ha^{-1}) and liming (lim) (kg ha^{-1}); the number of fish species × size classes stocked (SSC) stocked; and the biomass (kg ha^{-1}) of fish species stocked (common carp (C.carp), grass carp (G.carp), omnivore (OmniV) and carnivore (CarniV). Each significance level is indicated with asterisks: p values 0.001 (***), 0.01 (**), 0.05 (*). 211

Figure SII.2. Correlation between ecotrophic efficiency of macroinvertebrates (EE_MIB), zooplankton (EE_Zoo), phytoplankton (EE_phyto) and detritus (EE_Detritus); the biomass (kg ha^{-1}) of fish species stocked (common carp (C.carp), grass carp (G.carp), omnivore (OmniV) and carnivore (CarniV); the Finn cycling index (FCI); and net fish yield (Net.yield) (kg ha^{-1}). Each significance level is indicated with asterisks: p values 0.001 (***), 0.01 (**), 0.05 (*). 212
Figure SII.3. Correlation between connectance index (CI), system omnivory index (SOI) and number of fish species × size classes stocked (SSC). Each significance level is indicated with asterisks: p values 0.001 (***), 0.01 (**), 0.05 (*). 213

Annexe II. Matériel supplémentaire du chapitre IV

Figure SIV.1. Probability that the Bayesian standard ellipse area (SEA_b) of each fish stocked in row (i) was smaller than that in column (j) in July 223
Figure SIV.2. Probability that the Bayesian standard ellipse area (SEA_b) of each fish stocked in row (i) was smaller than that in column (j) in October 224

Annexe III. Matériel supplémentaire du chapitre V

Figure SV.1. Probability that the Bayesian standard ellipse area (SEA_b) of each stocked fish in polyculture in row (i) was smaller than that in column (j) 231

Chapitre I. Introduction générale

I.1. Pisciculture en eau douce : production et défis environnementaux

La pisciculture, qui désigne l'élevage de poissons dans des milieux aquatiques, est un secteur d'activité en perpétuelle évolution (Bostock et al., 2010; Naylor et al., 2021; Tacon, 2020). En 2022, la production mondiale de poissons d'élevage a atteint 61,5 millions de tonnes, dont 86 % (soit 52,9 millions de tonnes) provenaient des eaux douces (Figure I.1) (FAO FishStat, 2024). Toutefois, cette production varie considérablement selon les continents, la majeure partie étant assurée par l'Asie (92,7 %), suivie de l'Afrique (3,8 %), de l'Amérique (2,4 %) et de l'Europe (1,1 %) (FAO FishStat, 2024). De même, elle est fortement hétérogène selon les pays. Par exemple, la production de pisciculture en eau douce en France a été de 37 134 tonnes en 2022 (FAO FishStat, 2024), après avoir stagné, voire diminué, depuis les deux dernières décennies (Figure I.2.). En revanche, le Vietnam a produit 3,2 millions de tonnes en 2022, et sa production continue de croître.

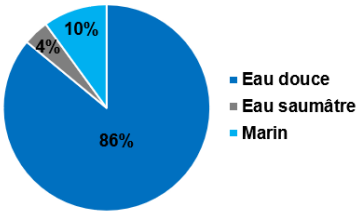


Figure I.1. Pourcentage de la production piscicole selon le milieu de production (eau douce, eau saumâtre et marin (FAO FishStat, 2024)

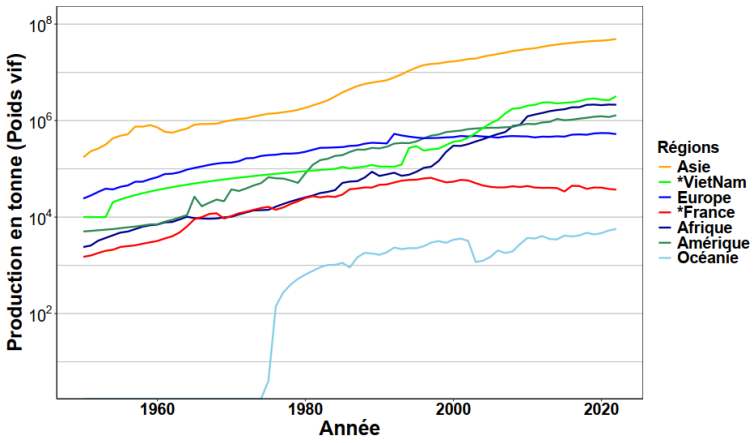


Figure I.2. Evolution de la production piscicole (en tonne de poids vif) en eau douce selon les régions (FAO FishStat, 2024)

Par ailleurs, la demande en produits d'origine aquatique a augmenté plus vite que la croissance démographique mondiale actuelle afin de satisfaire les besoins alimentaires humains. Cette demande, atteignant environ 158 millions de tonnes au niveau mondial en 2019, a augmenté en moyenne de 3 % par an entre 1961 à 2019, et la consommation est passée de 9,0 kg de poids vif de poisson par habitant en 1961 à 20,5 kg en 2019 (FAO, 2024). En plus de jouer un rôle crucial dans la sécurité alimentaire en fournissant des acides gras essentiels, une large gamme de micronutriments et des protéines de bonne qualité, la pisciculture aide à réduire la pression sur les stocks de poissons sauvages et permet de compenser la demande en produits halieutiques, dont la production stagne depuis 1990 (FAO, 2024). Il parait ainsi nécessaire d'augmenter la production pour répondre aux besoins futurs en poissons (Bostock et al., 2010).

Toutefois, l'augmentation de la production nécessite obligatoirement une prise en compte des impacts environnementaux générés par les systèmes de production, dans une perspective de durabilité de la pisciculture. Le système de pisciculture dont la croissance est la plus importante est la monoculture, c'est-à-dire l'élevage d'une seule espèce dans un même milieu, à forte densité, qui dépend fortement des intrants externes comprenant les ressources matérielles (par exemple, aliments formulés, engrais, pesticides, eau), énergétiques, humaines (par exemple, main-d'œuvre) et financières (Bostock et al., 2010; Troell et al., 2014). Les apports élevés en aliments formulés augmentent la charge en nutriments dans le milieu, entrainant un développement excessif des producteurs primaires (notamment les algues et le phytoplancton) au détriment des poissons et des autres organismes, notamment par la diminution de l'oxygène dissous, qui provoque l'eutrophisation du milieu (Dauda et al., 2019). Une partie majoritaire des nutriments contenus dans les aliments formulés n'est pas assimilée par les poissons. Par exemple, Hlaváč et al. (2014) ont rapporté qu'environ 70 % de l'azote et entre 68 % et 86 % du phosphore contenus dans les aliments ingérés par les carpes ne sont pas fixés par ces poissons. Une étude de l'impact environnemental, basée sur l'analyse du cycle de vie de différents systèmes de production et de degrés d'intensification différents (Henriksson et al., 2018), a révélé une augmentation des impacts acidification (R^2 = 0,49 ; en kg éq. SO_2^-) et eutrophisation (R^2 = 0,66 ; en kg éq. PO_4^-) en fonction du degré d'intensification (Figure I.3.).

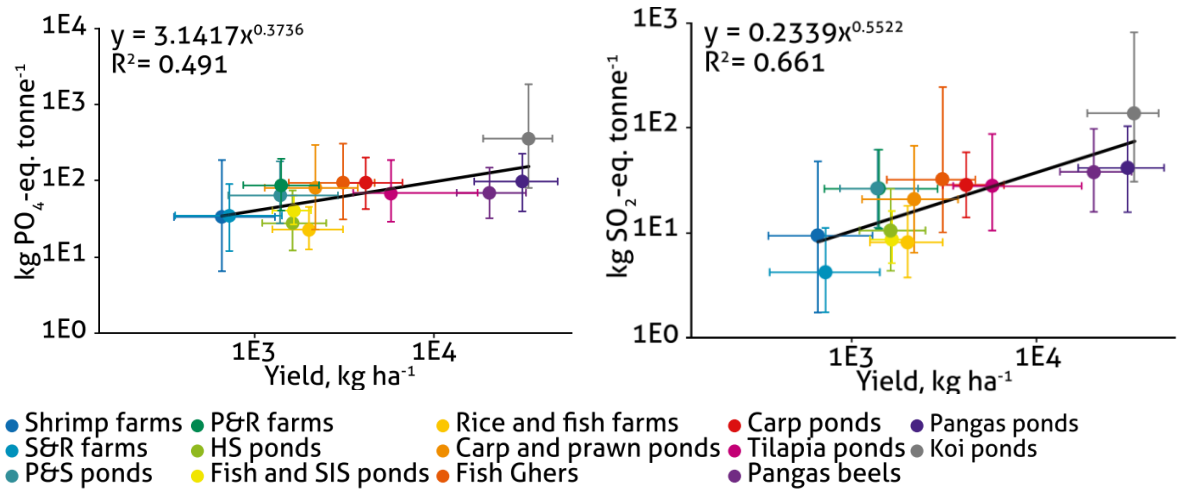


Figure I.3. Impacts médians eutrophisation (à gauche) et acidification (à droite) par tonne de rendement des différentes espèces aquacoles en fonction de la production (c.à.d., rendement, kg ha^{-1}) ; S : crevette géante tigrée (espèce principale), P : crevette géante d'eau douce, R : riz, SIS : petit poissons indigènes, HS : familial (Henriksson et al., 2018)

D'autre part, l'augmentation de la production aquacole globale nécessite de prendre en compte la rareté des ressources et la concurrence avec les autres filières alimentaires sur les intrants mobilisés, qui sont exacerbées par le changement climatique (Henriksson et al., 2018). L'augmentation de la production piscicole peut entrer en conflit avec d'autres secteurs

d'activité, tels que les productions animales terrestres (Barcellos et al., 2012) ou la production des cultures destinées à la consommation humaine directe (van Riel et al., 2023), qui partagent les mêmes espaces et utilisent les mêmes ressources. Pour concilier l'augmentation de la production piscicole avec le respect de l'environnement, il est crucial de revoir le mode de production. Il est nécessaire de sortir du système centré sur le modèle linéaire poisson–aliment formulé–produit et d'adopter des modèles plus complexes et circulaires (Chary et al., 2025a), intégrant les dimensions écosystémiques afin de réduire les rejets tout en maintenant un niveau de production élevé. La polyculture de poissons constitue un système de production existant qui répond à ces objectifs et apparaît comme une alternative prometteuse.

I.2. Polyculture

I.2.1. Définition et historique

Selon Thomas et al. (2021), la polyculture désigne l'élevage de deux ou plusieurs espèces dans un même système de production et au cours de la même période. Pour Stickney (2013), elle se caractérise par la combinaison d'espèces ayant une valeur économique. Milstein (1992) met l'accent sur les interactions entre espèces et leur environnement, soulignant l'importance de maximiser les relations synergiques et de minimiser les interactions antagonistes. Thomas et al. (2021) précisent également que les espèces doivent être « compatibles » (c.à.d., capables de coexister sans interactions néfastes telles que parasitisme, prédation ou compétition) et « complémentaires » (c.à.d., capables d'exploiter différentes ressources endogènes et exogènes ou d'établir des interactions commensales ou mutualistes). Le commensalisme désigne une relation dans laquelle une espèce bénéficie, tandis que l'autre n'en retire ni avantage ni inconvénient. Le mutualisme, quant à lui, désigne une interaction où les deux espèces retirent un bénéfice net et mesurable (Thomas et al., 2021). Dans le cadre de cette thèse, les « ressources endogènes » désignent les ressources naturelles issues du milieu d'élevage (par ex., le phytoplancton, le zooplancton et les détritus), tandis que les « ressources exogènes » désignent celles qui proviennent de l'extérieur (par ex., les apports d'aliments formulés).

La polyculture est une pratique traditionnelle d'élevage de poissons développée en Chine durant la dynastie Tang, il y a environ un millénaire (Hao-Ren, 1982). À cette époque, la pratique consistait à élever ensemble quatre espèces de carpes chinoises : la carpe herbivore (*Ctenopharyngodon idella*), consommatrice de macrophytes ; la carpe argentée (*Hypophthalmichthys molitrix*), consommatrice de phytoplancton ; la carpe à grosse tête (*Aristichthys nobilis*), consommatrice de zooplancton ; et la carpe noire (*Mylopharyngodon piceus*), consommatrice de mollusques (Figure I.4). Cette combinaison d'espèces s'est

révélée très productive et écologiquement équilibrée grâce à l'optimisation de la valorisation des ressources endogènes dans le milieu d'élevage.

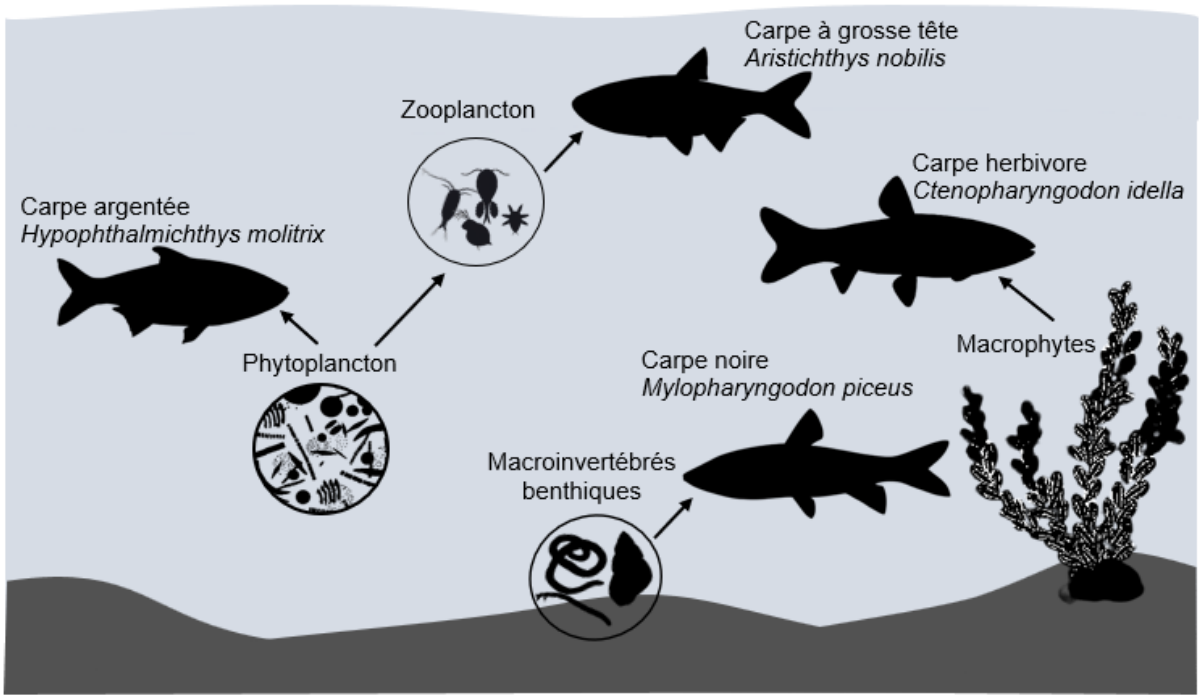


Figure I.4. Polyculture des quatre principales carpes chinoises : la carpe herbivore, la carpe argentée, la carpe à grosse tête et la carpe noire. Les flèches représentent les relations trophiques (Adapté de Hao-Ren (1982) et Thomas et al. (2021))

Cette technique s'est ensuite étendue sur l'ensemble de l'Asie, où elle a été adaptée en fonction des espèces et des conditions climatiques locales par l'utilisation des autres espèces omnivores, telles que la carpe commune (*Cyprinus carpio*), la brème à long corps (*Parabramis pekinensis*) et la carpe de vase (*Cirrhinus molitorella*), ainsi que des espèces carnivores comme le « *snakehead* » (*Channa striata*) et la perche chinoise (*Siniperca chuatsi*). En Inde, cette pratique repose sur l'élevage des carpes indiennes majeures : le catla (*Catla catla*), qui se nourrit principalement en pleine eau de phytoplancton et de zooplancton ; le rohu (*Labeo rohita*), omnivore à tendance herbivore évoluant dans la colonne d'eau ; et le mrigal (*Cirrhinus mrigala*), espèce benthophage (Kestemont, 1995; Sahu et al., 2007). En Thaïlande, la polyculture associe fréquemment le « *milkfish* » (*Chanos chanos*), herbivore, et les tilapias (*Oreochromis mossambicus*, *Oreochromis niloticus*), qui sont omnivores à tendance planctonophage (Ju et al., 2014). Au Vietnam, les espèces couramment utilisées en polyculture comprennent le barbeau argenté (*Puntius gonionotus*), omnivore à tendance herbivore, le tilapia et la carpe commune, ou encore des combinaisons incluant le tilapia, la perche grimpeuse (*Anabas testudineus*), carnivore, le gourami (*Trichopodus pectoralis*), omnivore à tendance insectivore, et la carpe argentée (Berg et al., 2017; Ni et al., 2010; Rothuis et al., 1998; Vromant et al., 2001).

En Afrique, la polyculture repose généralement sur la production de tilapia comme espèce principale, associée à des espèces carnivores telles que le poisson-chat africain (*Clarias gariepinus*) ou le « snakehead africain » (*Parachanna obscura*). La présence de ces carnivores permet de contrôler la surpopulation des alevins de tilapia, réduisant la compétition alimentaire, tout en optimisant la croissance des poissons élevés (Dadzie, 1992; Wang & Lu, 2016).

En Amérique, des systèmes de polyculture ont été développés associant le tilapia avec le tambaquí (*Colossoma macropomum*), espèces omnivores se nourrissant de zooplancton, et le poisson-chat américain (*Ictalurus punctatus*), une espèce carnivore. Ces espèces sont très prisées sur le marché, ce qui rend ce système particulièrement rentable pour l'aquaculture commerciale (Pereira et al., 2018; Teichert-Coddington, 1996).

En Europe, la polyculture s'est développée au Moyen Âge dans les étangs des monastères, principalement avec des cyprinidés, notamment la carpe commune. L'élevage de la carpe est souvent associé à d'autres espèces omnivores, comme le gardon (*Rutilus rutilus*), la tanche (*Tinca tinca*), le carassin (*Carassius carassius*), le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) ; ainsi qu'à une ou plusieurs espèces de poisson carnivores, comme le sandre (*Sander lucioperca*), le black-bass (*Micropterus salmoides*), la perche commune (*Perca fluviatilis*), le brochet (*Esox lucius*), le silure glane (*Silurus glanis*) (Aubin et al., 2017; Billard & Berni, 2004; Wezel et al., 2013).

En résumé, la polyculture est une pratique traditionnelle qui s'est développée et adaptée dans différents pays, en s'appuyant sur l'utilisation des espèces disponibles localement. La combinaison des espèces dominantes est différente selon les continents. Elle se caractérise par l'association de poissons aux régimes alimentaires complémentaires, ce qui permet d'optimiser la valorisation des ressources endogènes, comme c'est le cas dans la majorité des systèmes en Asie. Dans d'autres régions, telles que l'Afrique, l'Amérique et même l'Europe, la polyculture combine souvent des espèces omnivores et carnivores afin d'améliorer la rentabilité économique de l'élevage ; les espèces carnivores étant généralement plus réputées et plus chères.

I.2.2. Différentes pratiques de la polyculture selon le milieu d'élevage

La polyculture est une approche qui imite et tire profit des interactions synergiques entre les espèces, comme dans les écosystèmes naturels. Elle peut être pratiquée dans une grande variété de milieux d'élevage, à condition que ceux-ci soient compatibles avec les différentes

espèces de poisson, et en fonction des ressources endogènes et exogènes disponibles ainsi que du niveau de technicité appliqué.

Les **étangs** représentent le système le plus traditionnel, le plus répandu et le plus utilisé (Lazard & Dabbadie, 2009; Mohan Dey et al., 2005; Wang & Lu, 2016). Ils sont souvent exploités de manière extensive, sans apport d'intrants volontaires, en se basant uniquement sur les ressources endogènes, comme dans le modèle traditionnel de la carpe chinoise (Hao-Ren, 1982), ou de manière semi-intensive, avec apport d'intrants, soit pour améliorer la productivité des ressources endogènes grâce à l'apport de fertilisants (Kumar et al., 2005a), soit pour nourrir directement les poissons, avec des ressources alimentaires exogènes (aliment formulés, grains, sous-produits agricoles). Par exemple, dans la polyculture de carpe herbivore nourrie avec des aliments exogènes, cette espèce peut être associée à la carpe argentée, capable de consommer des particules alimentaires fines (jusqu'à 8 µm), afin de valoriser les rejets organiques et les aliments exogènes non consommés (Xia et al., 2013). La polyculture en étang utilise fréquemment des intrants à faible coût pour augmenter la productivité endogène du milieu, tels que des engrais organiques provenant de différents animaux (porc, vache et volailles) (Kumar et al., 2005a; Moav et al., 1977), des coproduits (son de riz, le son de blé) (Sultana et al., 2020), des déchets ménagers (épluchures de fruits et légumes, déchets céréaliers) (Mo et al., 2014), ou d'autres ressources (plantes aquatiques flottantes des genres *Lemna, Spirodela, Wolffia* et *Wolffiella)* (Kabir et al., 2010).

La polyculture peut également être pratiquée dans des **cages flottantes** ou des **hapas** en lac ou en rivière, afin d'optimiser l'utilisation des plans d'eau et de valoriser la productivité naturelle des ressources endogènes (Kestemont, 1995). Par exemple : au lac Phewa au Népal, des poissons planctonophages, comme la carpe argentée et la carpe à grosse tête, sont élevés ensemble en cages flottantes (Husen et al., 2012). En Indonésie, des pratiques similaires associent le « lemeduk » (*Barbonymus schwanenfeldii*), omnivore, et le tilapia, cette dernière étant l'espèce la plus fréquemment utilisée en aquaculture en cage (Nurfadillah et al., 2022).

Au cours des dernières décennies, plusieurs méthodes et technologies d'élevage ont été révisées et développées pour maximiser les rendements de la polyculture tout en réduisant les externalités négatives. Par exemple, la polyculture peut être pratiquée **hors sol** dans des **systèmes d'aquaculture en recirculation** (RAS), où l'eau est filtrée et réutilisée en continu (Zhang et al., 2011). Ce système réduit la consommation d'eau, diminue l'impact environnemental des effluents et valorise les ressources exogènes (Amoussou et al., 2022b). Par exemple, l'association du sandre avec le sterlet (*Acipenser ruthenus*) et la tanche dans un RAS, a montré un gain de poids moyen supérieur de 15 g et une biomasse supérieure de 25 % par rapport à sa monoculture (Pěnka et al., 2024).

L'**aquaculture multitrophique intégrée (AMTI)** consiste à élever ensemble des espèces de différents niveaux trophiques, afin de recycler les déchets et sous-produits d'une espèce en ressources pour les autres, en tirant parti des relations trophiques (Boyd et al., 2020; Chopin, 2013). Les espèces partagent la même masse d'eau, parfois à distances mais reliées par les courants. Un exemple classique en milieu marin est la polyculture avec le saumon atlantique (*Salmo salar*), élevé en cages flottantes. Les déchets organiques produits, comme les excréments et les aliments non consommés, sont exploités par des organismes extracteurs de particules, notamment les moules (*Mytilus edulis*). Parallèlement, des algues brunes (*Saccharina latissima*) ou vertes (*Ulva* spp.) sont cultivées pour absorber les excès de nutriments minéraux dissous, tels que l'azote et le phosphore, contribuant ainsi à améliorer la qualité de l'eau et à réduire le risque d'eutrophisation.

La polyculture peut aussi être intégrée à d'autres systèmes de production alimentaire, nommée **intégration agriculture-aquaculture (IAA)**, qui combine l'élevage de poissons avec des cultures agricoles ou l'élevage d'autres animaux (Boyd et al., 2020). Les sous-produits d'un sous-système, comme les déjections de poissons, deviennent des intrants pour un autre, comme l'irrigation ou la fertilisation des cultures, créant un cycle de flux de nutriments (Ahmed et al., 2014; Aubin et al., 2017). La rizipisciculture constitue un exemple classique de ce système, largement pratiqué en Asie (Halwart, 1998).

Il y a également l'**aquaponie***,* qui est un système intégré dans lequel les nutriments provenant des déjections des organismes aquatiques nourrissent les plantes, tandis que l'absorption des nutriments par ces plantes purifie l'eau pour l'aquaculture (Goddek et al., 2015; Thomas et al., 2021; Yep & Zheng, 2019). Cette pratique a permis des améliorations significatives de la croissance du panga (*Pangasius hypophthalmus*) et du tilapia (Roy et al., 2013), dans un système bouclé (où l'eau retourne sur l'élevage des poissons), ce qui montre des interactions positives qui vont au-delà de l'amélioration de la qualité de l'eau. Une autre variante, développée au Bangladesh, est l'**aquageoponie** (Haque et al., 2015). Ce système de production intégrée permet de cultiver des plantes en utilisant l'eau d'étang (*aqua*) et la boue ou le sol d'étang (*geo*) comme substrat, tout en profitant des nutriments issus des déchets des poissons. Contrairement à l'aquaponie classique, généralement considérée comme un système où le substrat sert uniquement de support physique, l'aquageoponie utilise le substrat comme source supplémentaire de nutriments pour les plantes.

Qu'elle soit pratiquée en étangs traditionnels, en cages flottantes, dans des systèmes hors sol ou intégrée à l'agriculture, la polyculture repose sur la valorisation des ressources endogènes et exogènes, tout en optimisant la productivité et en réduisant les rejets. La polyculture en étang constitue la forme la plus simple, ne nécessitant ni coûts d'investissement élevés ni

apports énergétiques importants, contrairement à d'autres systèmes comme le RAS ou l'aquaponie (Edwards, 2015). Cependant, étant un système où les espèces cohabitent dans le même milieu, la polyculture en étang requiert une bonne connaissance des relations trophiques entre les espèces de poisson et de la disponibilité des ressources endogènes.

I.2.3. Approche empirique de la conception de la polyculture en étang

Les combinaisons de poissons les plus répandues en étang utilisent les carpes chinoises (carpe herbivore et carpe argentée), les carpes indiennes majeures (rohu, catla, mrigal), et la carpe commune et le tilapia. La densité d'empoissonnement varie généralement entre 500 et 3 000 kg·ha^{-1} en Asie (Milstein, 2005) et en Afrique (Wang & Lu, 2016), alors qu'en Europe, notamment en France, elle est plus faible (146 – 300 kg·ha^{-1}) (Jaeger et al., 2021; Sharma et al., 2025). Cependant, pour sélectionner les espèces les plus adaptées, différents essais décrits dans la littérature scientifique ont varié les proportions des espèces.

Dans le but de valoriser les espèces locales et d'augmenter les revenus des communautés rurales, deux espèces indigènes qui sont : la mola (*Amblypharyngodon mola*) et la chela (*Chela cachius*), ont été intégrées aux carpes indiennes majeures et à la carpe herbivore (Roy et al., 2002). Dans le traitement T1, les carpes indiennes majeures et la carpe herbivore ont été élevées ensemble, avec des proportions similaires de rohu (34 %), catla (31 %), et mrigal (30 %) avec la carpe herbivore (5 %), donnant un rendement final de 2 500 kg·ha^{-1}. Dans les traitements T2 et T3, les espèces indigènes mola et chela ont été ajoutées, tandis que les proportions des carpes indiennes majeures (rohu 22 %, catla 18-20 %, mrigal 18-19 %, carpe herbivore 3 %) ont diminué. Mola et chela dominaient (35 % et 40 %, respectivement), avec des rendements de 2 412 kg·ha^{-1} pour le T2 et 2 176 kg·ha^{-1} pour le T3.

D'autres essais ont comparé deux espèces benthophages, la carpe commune (espèce introduite) et le mrigal (indigène), afin d'évaluer leurs effets sur le rendement piscicole (Wahab et al., 1995). Dans le traitement T1, rohu et carpe argentée constituaient 30 %, catla 15 % et mrigal 26 %, avec un rendement final de 1 258 kg·ha^{-1}. Dans le traitement T2, le mrigal a été remplacé par la carpe commune (26 %), conduisant à un rendement de 1 822 kg·ha^{-1}. Enfin, dans le traitement T3, les proportions de mrigal et de carpe commune ont été égales (13 % chacune), avec un rendement final de 2 225 kg·ha^{-1}.

La combinaison du tilapia et du poisson-chat africain a été testée selon deux proportions afin de déterminer la plus rentable (Ibrahim & Naggar, 2010) : 75 % tilapia et 25 % poisson-chat a donné un rendement net de 9 840 kg·ha^{-1}, tandis que 50 % tilapia et 50 % poisson-chat a permis d'atteindre 11 030 kg·ha^{-1}.

Certaines polycultures ont été conçues pour exploiter au mieux les ressources endogènes et exogènes. Par exemple, la combinaison de la carpe commune, le gardon et la perche a été sélectionnée en fonction des régimes alimentaires de chaque espèce : la carpe commune (68 %) valorise les aliments exogènes, le gardon (30 %) assure la production d'alevins, tandis que la perche (2 %) consomme ces alevins en tant qu'espèce carnivore (Jaeger et al., 2021). Deux densités d'empoissonnement ont été testées, 146 et 81 kg·ha^{-1}, sans apport alimentaire pour cette dernière.

Enfin, dans les systèmes de polyculture traditionnels, les espèces et leurs proportions ont été définies de façon empirique au cours des siècles, à partir des connaissances acquises par les pisciculteurs au fil du temps et de nombreux essais-erreurs. Les choix effectués résultent d'une observation progressive des performances de chaque combinaison, permettant d'ajuster les proportions selon les rendements obtenus et les interactions entre espèces.

I.3. Performance de la polyculture par rapport à la monoculture intensive en étangs

La polyculture de poissons peut être pratiquée de différentes manières, avec ou sans apport d'intrants volontaires tels que les aliments exogènes ou les fertilisants, et selon une densité d'empoissonnement variable. À l'inverse, la monoculture intensive repose généralement sur une utilisation importante d'intrants, notamment d'aliments exogènes, ainsi qu'une densité d'empoissonnement plus élevée (Aubin et al., 2019).

Les rendements nets en monoculture varient de 1 700 à 22 500 kg·ha^{-1}, selon les espèces élevées (Tableau I.1). Pour des espèces telles que la carpe commune, le tilapia ou le poisson-chat africain, le rendement peut dépasser 10 000 kg·ha^{-1}, tandis qu'en polyculture, les rendements demeurent inférieurs. Dans les milieux tempérés, le rendement de la polyculture en étang est généralement rarement supérieur à 2 500 kg·ha^{-1} (Aubin et al., 2021). La polyculture peut produire jusqu'à 4 121 kg·ha^{-1}, sans apport d'aliments exogènes (Moav et al., 1977). Une étude menée par Rahman et al. (2006) sur la valorisation des ressources endogènes dans l'élevage du rohu montre qu'en monoculture, cette espèce consomme majoritairement le phytoplancton, tandis que le zooplancton reste peu exploité. L'association du rohu à la carpe commune permet d'optimiser la valorisation des ressources endogènes et, par conséquent, la productivité piscicole : la carpe commune consomme les ressources non utilisées par le rohu, notamment le zooplancton et les invertébrés benthiques.

La polyculture constitue une approche intéressante pour optimiser l'efficience d'utilisation des ressources endogènes et exogènes. Ce système contribue à la réduction des rejets tout en améliorant le recyclage des nutriments issus des intrants exogènes. Néanmoins, la productivité piscicole obtenue en polyculture demeure généralement inférieure à celle

observée dans les systèmes de monoculture intensive. Cependant, la productivité, l'efficience d'utilisation des ressources et le recyclage des éléments nutritifs représentent des paramètres clés à améliorer pour renforcer la performance des systèmes aquacoles. Leur optimisation constitue un levier essentiel pour réduire l'impact environnemental des pratiques piscicoles et soutenir la durabilité de polyculture en étang, où les ressources endogènes représentent une source alimentaire importante pour les poissons.

Tableau I.1. Comparaison du rendement net des différentes espèces de poisson élevées en monoculture et en polyculture en étangs

Monoculture	Polyculture
De carpe commune • 15 000 – 22 500 kg·ha^{-1} (Weimin & Mengqing, 2007) • 3 042 – 4 472 kg·ha^{-1} (Lukowicz, 1982) • 1 700 – 4 200 kg·ha^{-1} (Stanivuk et al., 2024)	De carpe commune • Carpe commune + carpe herbivore + carpe argentée + carpe de vase + brème carpe noire + carpe à grosse tête : 4 500 - 4 800 kg·ha^{-1} (Hao-Ren, 1982) • Carpe commune + rohu : 3030 - 3532 kg·ha^{-1} (Wahab et al., 1995) • Carpe commune + carpe argentée + rohu + catla : 1 822 kg·ha^{-1} (Wahab et al., 1995) • Carpe commune + carpe argentée + rohu + catla + mrigal : 2 225 kg·ha^{-1} (Wahab et al., 1995) • Carpe commune + gardon + perche : 590 - 2401 kg·ha^{-1} (Aubin et al., 2021)
De tilapia • 12 000 – 17 000 kg·ha^{-1} (Gupta & Acosta, 2004) • 9 493 kg·ha^{-1} (Wang & Lu, 2016) • 6 750 – 12 150 kg·ha^{-1} (Majumder et al., 2017) • 3 800 kg·ha^{-1} (Hassan et al. (1997) • 3 446 kg·ha^{-1} (Ali et al., 2017)	De tilapia • Tilapia + barbeau argenté : 5 728 kg·ha^{-1} (Ali et al., 2017) • Tilapia + barbeau argenté + rohu : 8 341 kg·ha^{-1} (Ali et al., 2017) • Tilapia + carpe argentée + rohu + mrigal : 3 100 kg·ha^{-1} (Hassan et al., 1997)
De poisson-chat africain • 11 350 kg·ha^{-1} (Ibrahim & Naggar, 2010)	De poisson-chat africain • Poisson-chat africain + tilapia : 9 840 - 11 030 kg·ha^{-1} (Ibrahim & Naggar, 2010)
De tambaqui • 5 386 ± 945 kg·ha^{-1} (Medeiros et al., 2017)	De tambaqui • Tambaqui + crevette de rivière amazonienne : 5 011 ± 869 kg·ha^{-1} (Medeiros et al., 2017)

I.4. Composantes de l'étang piscicole

La définition des étangs varie selon les auteurs, mais elle repose principalement sur des critères de taille, de profondeur et de pénétration de la lumière jusqu'au fond. Les étangs sont

généralement définis comme des plans d'eau stagnants, naturels ou artificiels, peu profonds (souvent moins de 5 m) et de faible superficie (généralement inférieure à 10 ha) (Richardson et al., 2022). Contrairement aux lacs, ils ne possèdent pas de zone aphotique, étant entièrement éclairés, et permettent le développement de plantes aquatiques sur l'ensemble du fond (Oertli et al., 2005). La végétation émergée y occupe généralement moins de 30 % de la surface, ce qui contribue à les distinguer des lacs et des zones humides. Ils constituent des réservoirs de biodiversité (Hill et al., 2021; Stanković et al., 2023). Dans cette thèse, nous nous intéressons aux étangs piscicoles, qui sont des plans d'eau naturels ou artificiels, gérés par l'homme et destinés à la production de poissons.

Un étang piscicole est un système complexe formé de diverses composantes interagissant entre elles à travers des relations physiques ou trophiques qui structurent son fonctionnement écologique (Figure I.5).

I.4.1. Les sédiments

Les sédiments représentent un élément clé des chaînes trophiques dans un étang piscicole. Ils constituent à la fois un réservoir et une source de nutriments, en accumulant les détritus, des rejets métaboliques de toutes les espèces, des organismes morts, ainsi que des débris végétaux et animaux en décomposition ou les matières organiques provenant des aliments non consommés. Les sédiments abritent une diversité de micro-organismes (virus, bactéries et champignons) qui décomposent les détritus et recyclent les nutriments via des processus tels que la minéralisation, la nitrification et la dénitrification (Oertli & Frossard, 2013). Sous l'action de ces micro-organismes, les détritus se décomposent lentement, libérant des nutriments tels que l'azote, le phosphore et le carbone sous des formes minéralisées et biodisponibles, qui alimentent directement la production primaire dans la colonne d'eau (Milstein, 2012). Ces micro-organismes et ces détritus servent également de nourriture aux macroinvertébrés benthiques et aux poissons benthivores, intégrant ainsi les sédiments à plusieurs niveaux du réseau trophique. Par ailleurs, les poissons, par leur activité de bioturbation, stimulent les échanges verticaux de nutriments entre les sédiments et la colonne d'eau (Rahman, 2015b).

Les sédiments participent aussi aux échanges biogéochimiques entre le fond et la colonne d'eau. En conditions oxiques, ils fixent le phosphore et d'autres éléments sous forme insoluble, tandis qu'en conditions anoxiques, ils les relarguent, favorisant la croissance du phytoplancton, qui peut entraîner une eutrophisation interne (Oertli & Frossard, 2013). Les sédiments influencent la qualité de l'eau en agissant sur la transparence, la turbidité, la concentration en oxygène dissous et la stabilité chimique du milieu. Toutefois, une

accumulation excessive de détritus peut provoquer une asphyxie du fond et perturber l'ensemble du réseau trophique (Milstein, 2012).

I.4.2. Producteurs primaires

Les producteurs primaires sont des organismes autotrophes qui constituent la base du réseau trophique d'un étang. Par le biais de la photosynthèse, ils utilisent la lumière solaire et le dioxyde de carbone (CO_2) pour synthétiser de la matière organique et fournissent l'énergie nécessaire aux niveaux trophiques supérieurs. Ce processus libère de l'oxygène, élément vital pour le métabolisme des organismes aquatiques. En eau douce, les producteurs primaires incluent principalement le phytoplancton, les algues du biofilm, les algues filamenteuses et les macrophytes.

L'abondance des producteurs primaires est dynamique. Leur biomasse est plus faible pendant l'hiver et augmente au cours du printemps, en raison de l'élévation des températures et de l'allongement de la photopériode. Cette dynamique est particulièrement marquée pour le phytoplancton, qui présente également de grandes variations journalières, principalement en réponse à la lumière et à la température, facteurs essentiels à la photosynthèse (Reynolds, 2006). La croissance du phytoplancton est également influencée par la disponibilité des nutriments (par ex., azote, phosphore) (Wentzky et al., 2020).

I.4.2.1. Le phytoplancton

Le phytoplancton est constitué d'organismes unicellulaires dérivant avec les courants dans la colonne d'eau (Reynolds, 2006). Il présente une grande diversité, notamment en termes de taille (allant de quelques picomètres à plus d'un millimètre) et de pigments (chlorophylles, carotènes, xanthophylles, phycocyanine, phycoérythrine). Ces pigments confèrent aux cellules des couleurs spécifiques et peuvent parfois colorer l'eau des étangs lorsque le phytoplancton est abondant (Oertli & Frossard, 2013). Tous les phytoplanctons possèdent de la chlorophylle *a*, ce qui en fait un indicateur fiable pour estimer leur biomasse (Reynolds, 2006). Le phytoplancton constitue l'alimentation principale des zooplanctons et des poissons planctivores, jouant ainsi un rôle central dans le réseau trophique de l'étang (Milstein, 2012).

I.4.2.2. Les algues du biofilm

Les biofilms algaux sont des communautés microbiennes dominées par des microalgues, au sein desquelles se développent également d'autres micro-organismes, notamment des bactéries (Qian et al., 2023). Dans ces biofilms, une interaction synergique s'établit entre les bactéries et les microalgues : les bactéries, par leur métabolisme hétérotrophe, produisent du dioxyde de carbone (CO_2), tandis que les microalgues, grâce à leur activité photoautotrophe, assimilent ce CO_2 ainsi que d'autres nutriments pour synthétiser de la biomasse et libérer de

l'oxygène, indispensable à la respiration bactérienne (Moreno Osorio et al., 2021). Lorsqu'un biofilm algal forme une communauté aquatique complexe fixée, composée de microalgues, de bactéries et d'autres micro-organismes, on parle alors de périphyton (Azim et al., 2003).

Les biofilms algaux et les périphytons constituent une source alimentaire importante pour de nombreux macroinvertébrés benthiques et poissons. Il a été démontré qu'ils permettent de réduire la quantité d'aliments exogènes nécessaires (de 30 à 45 %) dans la polyculture de poissons et de crevettes tigrées (*Penaeus monodon*) (Biswas et al., 2022), tout en maintenant de bonnes performances de croissance et de productivité. De plus, les biofilms algaux contribuent à la stabilisation des sédiments et à la réduction de la turbidité de l'eau, favorisant ainsi une meilleure clarté, une qualité d'eau améliorée et un environnement plus stable (Cossey et al., 2021).

I.4.2.3. Les algues filamenteuses

Les algues filamenteuses sont un groupe d'algues vertes dont les cellules sont reliées longitudinalement pour former de longs filaments (Oertli & Frossard, 2013). Ces filaments, généralement d'une seule cellule d'épaisseur et d'un diamètre de l'ordre du micromètre, peuvent être visibles à l'œil nu. Lorsqu'elles se développent en tapis à la surface de l'eau, elles peuvent réduire la pénétration de la lumière dans les couches plus profondes des étangs, et diminuer la photosynthèse des autres producteurs primaires (Liu et al., 2020).

I.4.2.4. Les macrophytes

Les macrophytes regroupent l'ensemble des plantes émergentes, submergées et flottantes dans les étangs (Milstein, 2012). La densité et l'étendue des macrophytes dépendent en grande partie des pratiques de gestion de l'étang (Francová et al., 2019). Lorsqu'elles forment des peuplements denses, les macrophytes peuvent réduire l'abondance du phytoplancton en limitant la lumière disponible et en consommant le CO_2 ainsi que les nutriments nécessaires à sa croissance (Carpenter & Lodge, 1986). Par ailleurs, les macrophytes sont consommées par de nombreux organismes aquatiques, notamment les poissons herbivores et divers macroinvertébrés (par ex., gastéropodes, les larves d'éphéméroptères). Elles offrent également un habitat favorable et des refuges pour ces macroinvertébrés ainsi que pour les juvéniles de poissons, et servent de zones de fraie pour certaines espèces de poisson (par ex., le gardon, la carpe) (Thomaz et al., 2025). Les macrophytes contribuent ainsi au maintien de la biodiversité et soutiennent la production piscicole (Francová et al., 2019).

I.4.3. Le zooplancton

Le zooplancton regroupe l'ensemble des animaux planctoniques. Dans les étangs piscicoles, il est principalement constitué de rotifères, cladocères et copépodes (calanoïdes et surtout

cyclopoïdes) (Oertli et al., 2005). Ces organismes consomment le phytoplancton et sont consommés à leur tour, par les alevins et les poissons planctonophages (Milstein, 2012). Son abondance fluctue également selon les saisons : elle est plus élevée au printemps et en été, et plus faible en hiver (De Senerpont Domis et al., 2013; Kuczyńska-Kippen & Pronin, 2018).

I.4.4. Les macroinvertébrés benthiques

Les macroinvertébrés benthiques regroupent l'ensemble des organismes vivant dans et sur le fond de l'étang (Milstein, 2012). Les principaux groupes dans les étangs piscicoles sont les oligochètes, les nématodes, les mollusques et les larves d'insectes. La plupart de ces animaux se nourrissent de détritus, et leurs déjections contribuent à la formation de matière organique au fond de l'étang. Certains macroinvertébrés benthiques se nourrissent également d'algues ou de macrophytes (par ex., les mollusques *Lymnaea*). D'autres sont prédateurs, se nourrissant d'autres petits organismes benthiques ou planctoniques (par exemple, les larves de libellules *Anisoptera*) (Tachet et al., 2010).

I.4.5. Les poissons et autres espèces en étangs

Dans les étangs, les poissons sont souvent des espèces introduites volontairement afin de valoriser les ressources endogènes (Oertli & Frossard, 2013). Cependant, certaines espèces, comme certains poissons ou l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*), peuvent être introduites involontairement à la suite d'échanges avec d'autres plans d'eau. Qu'elles soient introduites ou indigènes, ces espèces contribuent à la valorisation des ressources endogènes de l'étang. Par ailleurs, d'autres ressources endogènes, comme les têtards, passent une partie de leur vie dans l'étang avant de se métamorphoser, jouant ainsi un rôle important dans le réseau trophique (Altig et al., 2007). Les oiseaux piscivores, tels que le cormoran, bien qu'ils ne soient pas des composantes spécifiques des étangs, peuvent également influencer la population de poissons et d'autres ressources aquatiques en exerçant une pression de prédation (Steffens, 2011).

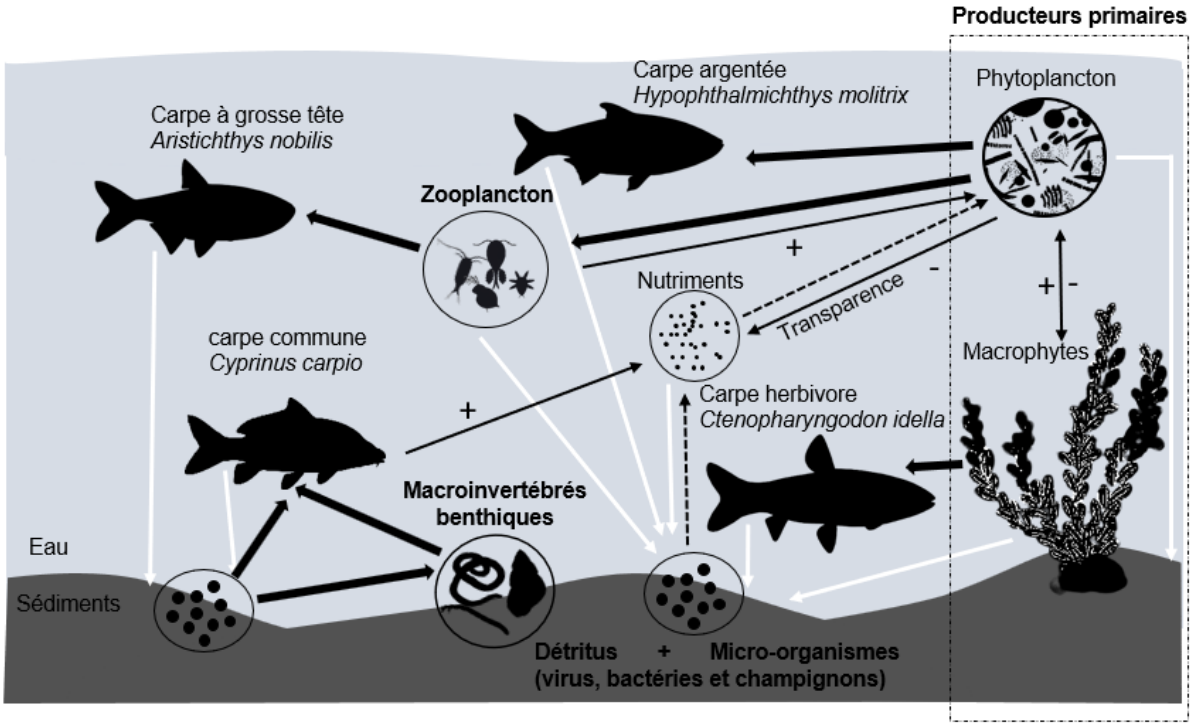


Figure I.5. Différentes composantes du réseau trophique d'un étang piscicole. En gras, les ressources endogènes. Les flèches noires épaisses en tirets continus représentent les relations trophiques ; les flèches blanches fines en tirets continus représentent les flux de rejets métaboliques ou de producteurs primaires morts ; les flèches noires fines en tirets continus représentent les interactions entre les producteurs primaires, le zooplancton et la carpe commune (par bioturbation) ; (+) indique un effet positif et (-) un effet négatif. (Adapté de : Oertli & Frossard (2013), Rahman (2015b) et Thomas et al. (2021))

En résumé, les étangs accueillent des ressources endogènes variées dont la dynamique est influencée par divers facteurs abiotiques tels que la saison, la lumière, les nutriments, la température, ainsi que par la prédation. Ces relations trophiques, liées à la consommation, s'exercent à la fois entre les différents groupes des ressources endogènes et avec les poissons, selon leurs régimes alimentaires.

Les effets en cascade générés par chaque espèce dans un étang peuvent ainsi faire varier leur abondance respective. Ces effets peuvent se manifester sous la forme d'un contrôle ascendant (« bottom-up ») lorsque la productivité d'un écosystème est déterminée par la disponibilité des ressources à la base du réseau trophique (Zhang et al., 2023a). Dans ce cas, les niveaux trophiques supérieurs dépendent principalement de la quantité de nutriments et de la production primaire disponibles. Par exemple, les poissons benthivores, en remuant les sédiments du fond, libèrent les nutriments benthiques dans la colonne d'eau et augmentent la disponibilité en éléments nutritifs. Cette remise en suspension modifie la qualité de l'eau et stimule le développement du phytoplancton. Ces effets se propagent ensuite vers les niveaux trophiques supérieurs. Cet effet a notamment été démontré chez la carpe commune par Rahman (2015a).

À l'inverse, le contrôle descendant (« top-down ») indique que ce sont les prédateurs situés au sommet du réseau trophique qui régulent les niveaux inférieurs (Wahl et al., 2011). Une cascade trophique se produit lorsque la modification d'un niveau trophique (par ex., la disparition d'un prédateur) entraîne une série d'effets indirects sur les autres niveaux. En régulant les poissons consommateurs de plancton, les prédateurs favorisent le développement du zooplancton, qui limite à son tour la prolifération du phytoplancton (Søndergaard et al., 2008; Tronstad et al., 2010; Wahl et al., 2011; Yin et al., 2022).

Par ailleurs, la productivité piscicole dépend directement de ces relations trophiques et de la dynamique des ressources endogènes. Améliorer la performance d'une polyculture nécessite donc de bien comprendre les relations trophiques et les régimes alimentaires des différentes espèces, ainsi que de maîtriser l'abondance et la production des diverses composantes de l'étang.

I.5. Méthode d'évaluation des relations trophiques

I.5.1. Analyse de la composition de la diète

Dans les systèmes d'élevage, les différentes espèces interagissent à travers des relations trophiques, qui reflètent les transferts d'énergie et de nutriments entre elles (Gonzalez-Pestana et al., 2022; Odum & Heald, 1972). Conceptuellement, ces relations trophiques dépendent de la disponibilité des ressources et du comportement trophique de chaque espèce.

Traditionnellement, l'étude des relations trophiques repose sur l'analyse du contenu du système digestif, qui fournit des informations sur la diète principale (Allan et al., 2021; Buckland et al., 2017; Seaburg & Moyle, 1964). Cette méthode consiste à observer directement le contenu stomacal après dissection ou régurgitation par un prédateur. Les notions de prédateur et de proie sont ici prises au sens large : par exemple, les bactéries hétérotrophes peuvent être considérées comme « prédateurs » de détritus, et les végétaux comme « proies » des herbivores. Cependant, la précision des identifications dépend souvent de suppositions, de connaissances et surtout de l'état des proies (fragmentées, digérées ou non identifiables), ce qui augmente l'incertitude et limite la compréhension des relations trophiques (Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019).

Ces analyses peuvent être complétées par des analyses chimiques des tissus des ressources et des consommateurs potentiels, permettant d'identifier les sources d'énergie réellement assimilées par ces derniers (Fry & Sherr, 1989; Post, 2002). Les isotopes stables du carbone et de l'azote sont ainsi de plus en plus utilisés comme traceurs des réseaux trophiques dans les écosystèmes aquatiques, car les rapports isotopiques des consommateurs reflètent ceux

de leurs sources alimentaires et évoluent à chaque transfert trophique (Britton & Busst, 2018; Fry & Sherr, 1989; Jackson et al., 2012; Moraes et al., 2020; Mortillaro et al., 2022; Nahon et al., 2020; Nahon et al., 2024). Certaines études combinent l'analyse du contenu stomacal et l'analyse des isotopes stables pour obtenir une vision plus complète du régime alimentaire et des flux énergétiques dans l'écosystème (Bissattini et al., 2021; de Carvalho et al., 2019; Lin et al., 2007).

Par ailleurs, de nombreux consommateurs dépendent de leur alimentation pour obtenir les lipides essentiels à leur croissance, et le profil des acides gras peut également servir de biomarqueur pour identifier leur diète et mieux comprendre les interactions entre espèces, que ce soit dans un milieu d'élevage (Desvilettes et al., 1994; Nahon et al., 2024; Nahon et al., 2023) ou dans le milieu naturel (De Carvalho & Caramujo, 2014; Whiles et al., 2010). Plus récemment, le séquençage de l'ADN environnemental s'est fortement développé pour détecter la présence et l'occurrence des espèces au sein des écosystèmes, des micro-organismes aux organismes multicellulaires (Djurhuus et al., 2020; Le Guen et al., 2025; Souma et al., 2023). Cette approche permet d'obtenir une vision holistique de la structure, de la diversité et des relations trophiques des communautés biologiques dans un écosystème.

I.5.2. Focus sur l'analyse des isotopes stables

Les isotopes désignent les différentes formes d'un même élément chimique possédant le même nombre de protons dans leur noyau, mais un nombre différent de neutrons. Leurs masses atomiques diffèrent donc, ce qui leur confère des propriétés physiques et des abondances naturelles distinctes. Les isotopes peuvent être stables ou radioactifs (Fry & Sherr, 1989; Peterson & Fry, 1987). La mesure des isotopes stables repose sur le calcul d'un ratio isotopique, comparé à un standard international. Cette valeur est exprimée en notation δ (delta) et s'exprime en ‰ (pour mille). En pratique, la méthode la plus couramment utilisée pour déterminer la composition isotopique d'un échantillon consiste à effectuer une analyse à l'aide d'un analyseur élémentaire couplé à un spectromètre de masse à rapport isotopique (Fry & Sherr, 1989; Post, 2002).

La valeur δ correspond à la composition isotopique de l'échantillon étudié et mesure la proportion de l'isotope lourd par rapport à son homologue léger :

$$\delta X = (R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}} - 1) \times 1000$$

où : X représente l'élément étudié (par ex., ^{13}C ou ^{15}N) et R le ratio isotopique ($^{13}C/^{12}C$ ou $^{15}N/^{14}N$).

Les isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) sont les plus utilisés pour étudier les relations trophiques (Britton & Busst, 2018; Deehr et al., 2014; Lin et al., 2007; Milessi et al., 2010; Mortillaro et al., 2022; Nahon et al., 2024; Nahon et al., 2023; Rodde et al., 2020). Le $\delta^{13}C$ est principalement lié aux proies et permet d'identifier l'origine du carbone dans la diète, tandis que le $\delta^{15}N$ augmente le long d'une chaîne trophique, du producteur primaire au consommateur, ce qui en fait un indicateur du niveau trophique du consommateur (Post, 2002).

L'analyse du $\delta^{13}C$ et du $\delta^{15}N$ permet d'inférer des métriques telles que le niveau trophique, la composition de la diète et, la niche isotopique, qui intègre à la fois l'alimentation et l'habitat, (puisque les signatures des proies varient en fonction du milieu). Elle permet d'inférer aussi la structure du réseau trophique (Fry & Sherr, 1989; Layman et al., 2007; Layman et al., 2012), selon le principe bien connu : « *You are what you eat (plus a few ‰)* » ; littéralement : « Vous êtes ce que vous mangez (plus quelques unités pour mille) » (DeNiro & Epstein, 1978). Ce phénomène correspond au facteur d'enrichissement (aussi appelé fractionnement isotopique ou facteur de discrimination trophique), qui différencie les compositions isotopiques entre un consommateur et sa proie. Ce fractionnement se traduit généralement par un enrichissement positif en isotope lourd d'un niveau trophique à l'autre et la valeur se trouve environ de 0,4 ± 1,3 ‰ pour le carbone et de 3,4 ± 1,0 ‰ pour l'azote (Britton & Busst, 2018; Minagawa & Wada, 1984; Post, 2002). Différents facteurs peuvent influencer la valeur de ce facteur d'enrichissement, tels que l'espèce considérée, le type de tissu prélevé, le métabolisme, la teneur en protéines de la proie, ainsi que la température du milieu (Britton & Busst, 2018). Chez les poissons, le muscle est le plus souvent utilisé pour les analyses des isotopes stables. Cependant, des méthodes non létales suggèrent l'utilisation des écailles et des nageoires comme alternatives (Cano-Rocabayera et al., 2015; Pinnegar & Polunin, 1999; Trueman & Moore, 2007).

Les récents développements de modèles de mélange des isotopes stables reposant sur une approche bayésienne permettent de mieux estimer les contributions relatives des différentes proies aux diètes des prédateurs, offrant ainsi une compréhension plus fine des interactions au sein du réseau trophique (Parnell & Inger, 2016; Parnell et al., 2013; Phillips et al., 2014). Par ailleurs, la position d'une espèce dans un réseau trophique reflète à la fois son niveau trophique (depuis les producteurs primaires jusqu'aux consommateurs supérieurs) et sa dépendance à ses différentes proies, définissant ainsi sa niche trophique (Pool et al., 2017). Cependant, cette niche n'est pas figée : certaines espèces présentent une plasticité trophique, c'est-à-dire la capacité d'exploiter une large gamme de proies, comme c'est le cas des espèces omnivores, notamment la carpe commune (Neves et al., 2024; Weber & Brown, 2009; Yao et al., 2016). L'étude de la niche trophique permet de comparer les espèces entre elles et

d'évaluer le recouvrement des niches, ainsi que la compétition trophique qui peut en découler (Jackson et al., 2011).

I.5.3. Modélisation des relations trophiques par Ecopath

Pour analyser les relations trophiques, l'un des modèles les plus utilisés dans les écosystèmes aquatiques est Ecopath (Christensen & Walters, 2024), initialement développé pour les écosystèmes récifaux (Polovina, 1984). Ecopath modélise les réseaux trophiques à partir des biomasses et des interactions entre niveaux trophiques, offrant une vue statique et équilibrée du système sur une période donnée. Son module complémentaire, Ecosim, utilise des équations différentielles pour étudier les dynamiques des écosystèmes. Enfin, le module Ecospace intègre la dimension spatio-temporelle, permettant d'analyser les dynamiques des écosystèmes dans l'espace et le temps.

Ecopath est basé sur deux équations :

- Equilibre des flux de la biomasse
  Production = capture + biomasse accumulée + prédation + autres mortalités + migration nette

$$B_i \times (P{:}B)_i = Y_i + BA_i + \sum_{j=1}^{N} B_j \times (Q{:}B)_j \times DC_{ji} + (P{:}B)_i \times B_i \times (1 - EE_i) + E_i \quad \text{(Eq. 1)}$$

- Equilibre énergétique
  Consommation = production + respiration + masse non assimilée

$$B_i \times (Q{:}B)_i = B_i \times (P{:}B)_i + R_i + U_i \qquad \text{(Eq. 2)}$$

avec, pour les groupes trophiques de proies (i) et de consommateurs (j), P est la production, B est la biomasse, P:B est le ratio production/biomasse, EE est l'efficience écotrophique, Y est la biomasse capturée par pêche (= 0 en aquaculture en étang), BA est la biomasse accumulée (c.à.d., la biomasse finale moins la biomasse initiale), E est la migration nette (c.à.d., l'immigration moins l'émigration), Q:B est le ratio consommation/biomasse, R est la respiration, U est la masse non assimilée, et DC_{ji} est la proportion des groupes trophiques i dans la diète des groupes trophiques j.

Ecopath nécessite comme paramètres d'entrée trois des quatre paramètres suivants (le quatrième étant calculé par le modèle) : la biomasse (B), le ratio de la production par la biomasse (P:B), le ratio de la consommation par la biomasse (Q:B) et l'efficience écotrophique (EE) (Christensen & Walters, 2024).

Ce modèle de réseau trophique est constitué de groupes fonctionnels : les espèces de poisson, en les séparant en deux stades physiologiques (adulte et juvénile) en raison de la

différence de leur diète, ainsi que toutes les ressources endogènes (et exogènes), y compris les détritus. Les détritus ont par défaut un niveau trophique de 1 et regroupent toutes les biomasses mortes non consommées des autres groupes fonctionnels (Christensen & Walters, 2024). Le groupe trophique correspond, dans cette thèse, à un groupe fonctionnel dont la limite repose sur la similarité des diètes (régimes alimentaires) des espèces considérées. Toutefois, un groupe trophique peut être représenté par une seule espèce pour une analyse plus fine de ses relations trophiques.

Le logiciel Ecopath with Ecosim (EwE), disponible en accès libre, est utilisé pour implémenter ces modèles (Christensen et al., 2005). Dans EwE, les unités utilisées peuvent être exprimées en poids (humide ou sec) (t km^{-2} ou g m^{-2}), en carbone (g C m^{-2}), en énergie (J m^{-2} ou kcal m^{-2}), ou encore en éléments nutritifs tels que l'azote (mg N m^{-2}) ou le phosphore (mg P m^{-2}). Le poids humide est le plus couramment employé dans les modèles marins, tandis que le poids sec ou le carbone sont privilégiés dans les modèles biogéochimiques ou en milieu d'eau douce (Christensen & Walters, 2024). EwE calcule différents indicateurs écologiques (Tableau I.2) qui y sont intégrés. Récemment, un package R, nommé *Rpath*, a été développé par Lucey et al. (2020) afin de reproduire la structure et les fonctionnalités d'Ecopath dans l'environnement R. Cependant, les indicateurs écologiques n'y sont pas encore inclus. En complément, le package R *enaR* (Ecological Network Analysis) peut être utilisé pour calculer ces indicateurs écologiques, en s'appuyant sur les concepts d'analyse des réseaux écologiques (Borrett et al., 2014).

Tableau I.2. Description des indicateurs écologiques intégrés à Ecopath with Ecosim. Source : (Christensen & Walters, 2024)

Indicateurs écologique	Description
Efficience écotrophique	C'est la proportion de la production effectivement utilisée au sein du système. Autrement dit, elle représente la part de la production consommée par les consommateurs potentiels ou utilisée pour l'accumulation de biomasse, la migration ou l'exportation. Sa valeur varie entre 0 (production non utilisée) et 1 (utilisation totale de la production)
Indice de cycle de Finn	C'est la proportion du flux total qui est due au recyclage dans le système, indiquant ainsi l'importance du recyclage de la matière ou de l'énergie. La **longueur moyenne des trajectoires de Finn** désigne le nombre moyen de groupes fonctionnels traversés par un flux, qu'il soit entrant ou sortant. Plus un flux circule longtemps dans le système et traverse de groupes, plus le recyclage est élevé, ce qui reflète un écosystème complexe et mature.

Niveau trophique	Le niveau trophique d'un groupe fonctionnel correspond à sa position dans le système, calculée à partir des niveaux trophiques de ses ressources alimentaires et de leurs contributions relatives dans sa diète.
Le flux total du système (Total System Throughput)	C'est la somme de tous les flux présents dans le système incluant les flux de consommation, exports, respiration et les flux vers les détritus. Elle représente la taille du système en termes de flux. Il en dérive plusieurs indicateurs caractérisant le niveau de maturité d'un système : - Le **ratio production primaire totale / respiration totale** (TPP/TR) : indique si un système produit suffisamment d'énergie, de matière ou de biomasse pour couvrir la respiration totale de ses composantes. TPP/TR > 1 caractérise un système productif en phase de croissance ; TPP/TR ≈ 1, signe d'un système mature et stable ; et TPP/TR < 1, indique un système en dégradation ou surexploité. - Le **ratio biomasse totale / flux total :** renseigne sur la proportion de l'énergie ou de la matière stockée sous forme de biomasse par rapport aux flux présents dans le système ; une valeur élevée indique un système mature et stable, alors qu'une valeur faible traduit un fort dynamisme des flux, typique d'un système jeune ou déséquilibré. - **L'efficience de transfert** : évalue la proportion de l'énergie, de la matière ou de la biomasse qui est transférée efficacement vers le niveau supérieur ou exportée.
Indice de connectance	Il représente le ratio entre le nombre de liens réalisés entre groupes fonctionnels et le nombre de liens possibles dans le système. Il mesure la complexité des interactions entre les groupes fonctionnels dans le réseau.
Indice d'omnivorie	Il correspond à la variance des niveaux trophiques des différentes proies d'un prédateur donné. Il permet d'évaluer la répartition des interactions alimentaires entre les niveaux trophiques au sein du système. Une valeur proche de 1 signifie que les consommateurs sont très omnivores (ils se nourrissent sur le plus de niveaux trophiques possibles) tandis qu'une valeur proche de 0 signifie que les consommateurs sont spécialisés (ils se nourrissent sur un seul niveau trophique).
Ascendance (ascendancy)	Elle mesure la performance organisationnelle d'un écosystème en reflétant à la fois l'efficacité de la circulation de l'énergie dans le système et la cohérence de son organisation. Une valeur élevée indique un système efficace et bien structuré, avec des flux d'énergie bien organisés entre les groupes.
Marge de développement du système (overhead)	Elle correspond à la part du système qui n'est pas strictement organisée. Une valeur élevée augmente la résilience du système : en cas de perturbation, il existe une marge de manœuvre pour réorganiser les flux. En revanche, si la valeur est trop faible, le système peut être très efficace mais aussi fragile.

Capacité de développement du système (capacity)	C'est la somme de l'ascendance et de la marge de développement du système, représente le potentiel maximal d'organisation et de flux que le système pourrait atteindre, indépendamment de son organisation actuelle.
« Impact trophique mixte » (Mixed Trophic Impact)	Il évalue l'influence qu'un changement de biomasse d'un groupe fonctionnel exerce sur la biomasse des autres groupes d'un système.
Indice de recouvrement	L'indice de recouvrement des proies évalue la similarité des ressources exploitées par différents groupes, tandis que l'indice de recouvrement des prédateurs identifie les groupes partageant les mêmes prédateurs.

Bien qu'initialement conçu pour les systèmes marins ouverts, Ecopath est également utilisé pour étudier les réseaux trophiques dans des systèmes d'eau douce plus fermés. Il a été appliqué pour examiner les flux d'énergie à travers différents niveaux trophiques et pour mieux comprendre le fonctionnement des systèmes d'eau douce dans des milieux tropicaux (Khan et al., 2024) ou tempérés (Janjua & Gerdeaux, 2009).

De nombreuses études ont recours à Ecopath pour analyser les flux de biomasse dans les réseaux trophiques des systèmes de polyculture (Aubin et al., 2021; Feng et al., 2018; Xia et al., 2013; Xiao et al., 2024; Xu et al., 2011b). Par exemple, Dong et al. (2022b) ont évalué les effets de l'introduction de la palourde américaine (*Mercenaria mercenaria*) dans une monoculture de crevette à pattes blanches du Pacifique (*Litopenaeus vannamei*), en étudiant son impact sur les flux trophiques et les interactions de biomasse au sein de cette monoculture. Feng et al. (2018) ont comparé la monoculture de crevette à pattes blanches à des systèmes la combinant avec le crabe gazami (*Portunus trituberculatus*), tandis que Xiao et al. (2024) ont analysé les différences entre systèmes de monoculture et de polyculture de carpe herbivore.

D'autres recherches ont évalué les impacts sur le réseau trophique d'espèces non indigènes telles que la carpe commune et la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) (Colvin et al., 2015). Aubin et al. (2021) se sont intéressés aux effets d'une même combinaison d'espèces dans trois niveaux d'intensification différents sur les efficiences écotrophiques des ressources. Xu et al. (2011b) ont évalué la capacité de charge du tilapia, tandis que Dong et al. (2021a) ont évalué celle de l'écrevisse de Louisiane. Prein (2007) et Phong et al. (2010) ont analysé les efficiences écologiques des différents systèmes d'agriculture-aquaculture intégrée. McGregor (2014) a étudié les conséquences écologiques des efforts de restauration des écosystèmes lacustres.

Il existe d'autres modèles à part Ecopath, comme celui développé par Varga et al. (2020), qui prennent en compte à la fois les relations trophiques, telles que les interactions proie-prédateur entre les éléments du réseau, et les autres processus biologiques, chimiques et physiques sous-jacents, par exemple la production d'oxygène par le phytoplancton. Ce modèle dynamique est principalement orienté vers l'évaluation des impacts des conditions environnementales et climatiques sur la pisciculture en milieu tempéré (Sharma et al., 2025).

AQUATOX, un modèle mécaniste du devenir et des effets des polluants dans les écosystèmes aquatiques, peut également représenter le réseau trophique d'un écosystème aquatique (Park et al., 2008). Cependant, il est principalement conçu pour évaluer l'impact combiné de multiples facteurs environnementaux et polluants sur la qualité de l'eau et les organismes aquatiques, tels que : les nutriments (azote, phosphore) et leur contribution à l'eutrophisation, les déchets organiques et la demande biologique en oxygène, les sédiments et la turbidité, les composés organiques toxiques et les métaux lourds, ainsi que les variations hydrologiques (débit, écoulement) et physico-chimiques (température, oxygène dissous) susceptibles d'influencer la santé des organismes aquatiques (Gredelj et al., 2018; Lombardo et al., 2015; Zhang & Liu, 2014).

Janssen et al. (2019) ont développé PCLake/PClake+, un modèle qui intègre également les composantes clés du réseau trophique et prend en compte les rétroactions écologiques, telles que les interactions entre macrophytes et algues, en se concentrant principalement sur les écosystèmes lacustres naturels. Cependant, les poissons y sont représentés par seulement deux groupes (proies et prédateurs). Ce modèle est conçu pour évaluer la qualité de l'eau et les effets de l'eutrophisation et de l'oligotrophisation sur les écosystèmes lacustres (Chen et al., 2024).

Dans le cadre de cette thèse, nous avons décidé d'utiliser un modèle statique en raison de sa capacité de synthétiser le comportement d'un réseau trophique pendant un cycle de production complet et de calculer plus facilement des indices de performance et d'efficience. Ainsi, Ecopath a été choisi pour sa puissance et sa simplicité. De plus, il calcule plusieurs indicateurs de performance écologique permettant de comparer des systèmes.

I.6. Questions de recherche et objectifs de la thèse

Nous avons relevé de nombreux avantages de la polyculture de poissons en étang sur le plan écologique, notamment sur la valorisation des ressources endogènes et exogènes et le recyclage des nutriments. Toutefois, puisqu'elle est appliquée généralement dans des systèmes extensifs et semi-intensifs, son rendement demeure inférieur à celui des monocultures intensives, et sa conception repose encore largement sur une approche empirique. Par ce constat émerge les principales questions de recherche de cette thèse :

comment améliorer le rendement de la polyculture sans compromettre ses performances écologiques et sans augmenter l'utilisation des intrants ? Une approche d' « éco-design » (c.à.d., une approche de conception visant à réduire des impacts environnementaux) (Karlsson & Luttropp, 2006; Vallet et al., 2013), s'avère ainsi nécessaire. Cette ambition implique de revoir la conception de la polyculture qui prend en compte les performances de productivité piscicole et les performances écologiques. Différentes études citées ici ont mis en avant le rôle des relations trophiques entre les espèces de poisson et les ressources endogènes comme facteur clé du fonctionnement de la polyculture. Pour étudier ces relations trophiques, ces études ont modélisé des relations trophiques avec des outils comme l'analyse des isotopes stables et Ecopath (Aubin et al., 2021; Dong et al., 2022b; Feng et al., 2022; Xiao et al., 2024; Xu et al., 2011a). Ainsi, l'objectif global de la thèse est de **développer une méthode pour concevoir une polyculture de poissons augmentant à la fois le rendement en poissons et le recyclage des nutriments en utilisant la modélisation des relations trophiques.** À partir de cet objectif global, quatre questions de recherche ont été formulées :

1. Peut-on identifier des combinaisons de poissons performantes, issues des pratiques des pisciculteurs, à l'aide de la modélisation des relations trophiques ?

2. De quelle manière peut-on concevoir des combinaisons de poissons performantes à l'aide de la modélisation des relations trophiques ?

3. Comment peut-on améliorer la prise en compte des diètes des poissons dans l'analyse du réseau trophique ?

4. Dans quelle mesure peut-on évaluer la pertinence des combinaisons de poissons conçues à l'aide de la modélisation des relations trophiques ?

Pour répondre à ces questions, les objectifs spécifiques ont été ainsi définis :

Objectif 1. Analyser les performances des combinaisons d'espèces : nous avons, dans un premier temps, analysé les performances de différentes combinaisons d'espèces à l'aide du modèle Ecopath.

Objectif 2. Développer un cadre logique : un cadre logique a ensuite été élaboré afin de concevoir une combinaison optimale de poissons.

Objectif 3. Évaluer la matrice de diète via $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$: l'influence de la matrice alimentaire utilisée dans Ecopath sur les indicateurs de performance des combinaisons d'espèces a été

constatée ; cette matrice avait été construite à partir de données bibliographiques compilées. Nous avons ensuite évalué la matrice de diète à l'aide de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$.

Objectif 4. Evaluer la performance de la combinaison de poissons issue du cadre logique : enfin, la combinaison de poissons proposée par le cadre logique a été testée expérimentalement afin de vérifier sa performance en termes de rendement, d'efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes et de recyclage.

I.7. Structure de la thèse

Cette thèse est structurée en 7 chapitres (Figure I.6).

Chapitre I : l'introduction générale présente la productivité globale de la pisciculture en eau douce, les différentes pratiques existantes ainsi que les avantages de la polyculture en étang. Il aborde également l'importance des relations trophiques dans les systèmes de polyculture et décrit les principales méthodes de modélisation trophique utilisées pour les analyser.

Les quatre objectifs spécifiques de la thèse, définis précédemment, constituent les quatre chapitres qui suivent :

Chapitre II : identification des combinaisons de poissons performantes, issues des pratiques des pisciculteurs, à l'aide de la modélisation des relations trophiques ; analyse des performances de la polyculture pratiquée par les pisciculteurs dans deux régions françaises. Les combinaisons d'espèces de poisson y sont étudiées en fonction du rendement piscicole, de l'efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes, ainsi que du recyclage.

Chapitre III : conception des combinaisons de poissons performantes à l'aide de la modélisation des relations trophiques : développement d'un cadre logique pour concevoir des combinaisons d'espèces de poisson adaptées aux objectifs de production. Un cas d'étude illustratif est présenté et accompagné d'une évaluation de la sensibilité du cadre logique développé.

Chapitre IV : amélioration de la prise en compte de la diète des poissons dans l'analyse du réseau trophique ; évaluation des diètes des poissons en polyculture, en utilisant des espèces courantes en France. L'analyse est menée à deux périodes de productivité distinctes et selon deux modes de gestion des ressources endogènes. Les régimes alimentaires sont analysés à l'aide d'un modèle de mélange basé sur les isotopes stables du carbone et de l'azote.

Chapitre V : évaluation de la performance de la polyculture issue du cadre logique appliquée au Vietnam ; analyse des performances de productivité piscicole, de l'efficience écotrophique

des ressources endogènes et exogènes, ainsi que du recyclage, pour une combinaison d'espèces issues du cadre logique développé.

Chapitre VI : la discussion générale présente une synthèse des principaux résultats de la thèse. Elle discute de l'apport de la modélisation trophique et des indicateurs de performance de la polyculture évalués à l'aide des modèles Ecopath, *Rpath* et *enaR*, en soulignant leurs limites et en comparant les résultats obtenus *a priori* et *a posteriori* pour les combinaisons d'espèces conçues au moyen du cadre logique.

Chapitre VII : la conclusion générale reprend les avancées majeures de la thèse et propose des perspectives de recherche futures.

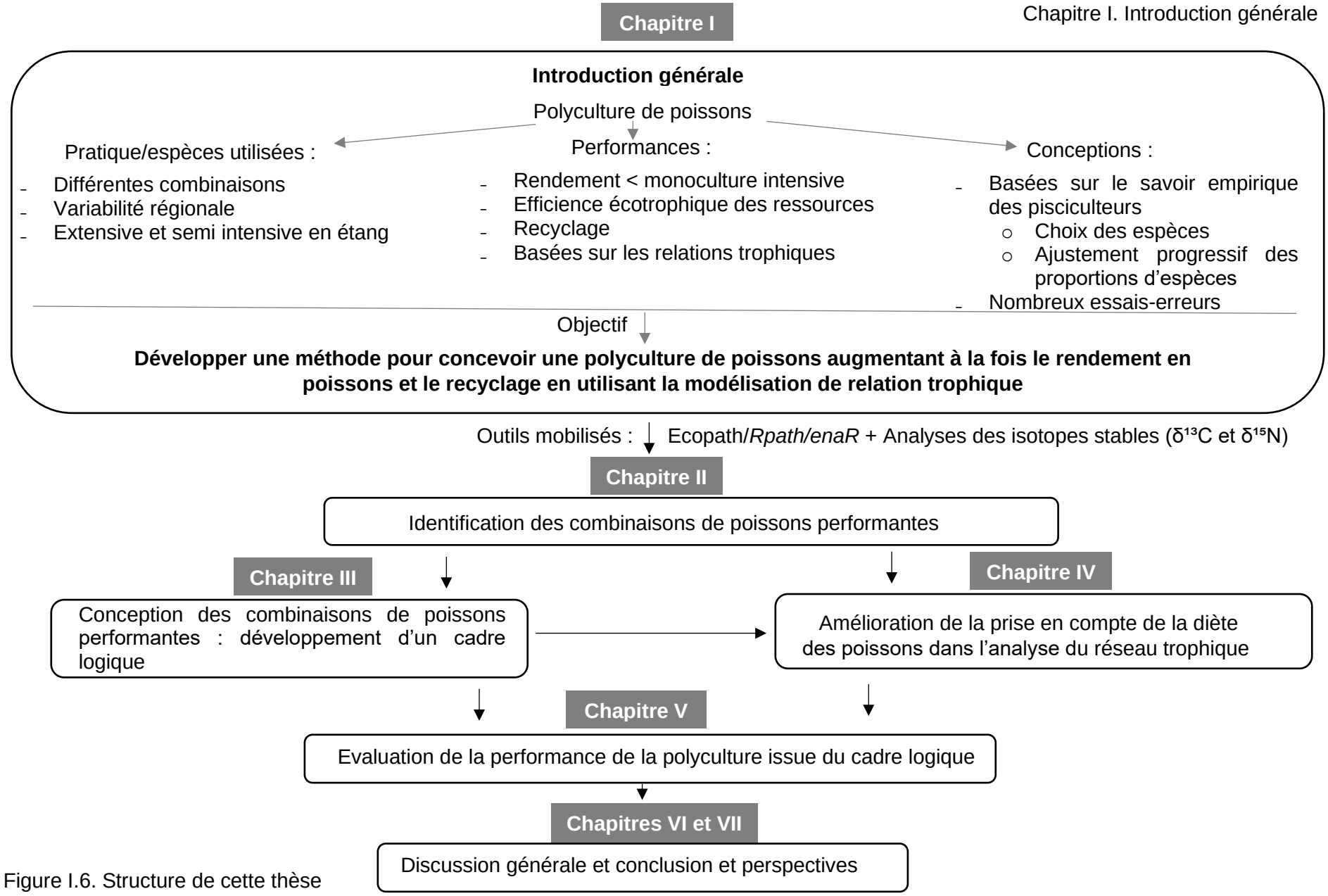


Figure I.6. Structure de cette thèse

Chapitre II. Identification des combinaisons de poissons performantes, issues des pratiques des pisciculteurs, à l'aide de la modélisation des relations trophiques

II.1. Introduction du chapitre

Le chapitre I a décrit l'utilisation de plusieurs espèces de poisson en polyculture ainsi que les différentes combinaisons d'espèces utilisées. Un modèle peut être utilisé pour analyser les relations trophiques en polyculture. La question qui est étudiée dans ce chapitre II est de définir s'il est possible d'identifier une ou des combinaisons de poissons performantes en fonction de leur rendement, de leur valorisation des ressources endogènes et exogènes et de leur capacité de recyclage à l'aide d'un modèle des relations trophiques, tel que le modèle Ecopath. Nous avons donc analysé les performances des différentes combinaisons d'espèces de poisson appliquées pendant un cycle de production (8–11 mois) dans 8 étangs de pisciculteurs suivis dans deux régions de France : la Dombes et la Lorraine. Ces combinaisons d'espèces ont été co-conçues entre les scientifiques et les producteurs d'étangs dans le cadre du projet FEAMP SEPURE. Certaines combinaisons peuvent donc s'éloigner des pratiques traditionnelles, mais donnent l'opportunité d'étudier des situations d'empoissonnement contrastées. Il s'agissait :

1. d'évaluer la productivité, la valorisation des ressources, le recyclage et la structure du réseau trophique (biomasse produite et part non utilisée) selon différents types de compositions d'espèces et de pratiques (apport alimentaire, fertilisation, chaulage) ;
2. d'identifier les compositions d'espèces performantes et de recommander des pratiques de gestion pour la polyculture extensive sur la base d'une modélisation du réseau trophique.

Par cette analyse, nous avons posé les hypothèses suivantes, qui ont orienté les analyses de données et découlent des discussions menées dans le cadre du projet SEPURE avec les pisciculteurs :

H1 : Une augmentation du nombre des espèces et de classes de tailles de poissons augmente le rendement en poisson et le recyclage.

H2 : L'empoissonnement avec une biomasse de carpe commune supérieure à 50% induit un rendement élevé en poisson.

H3 : L'apport d'un aliment exogène réduit la dépendance aux ressources endogènes en polyculture semi intensive.

H4 : La présence de la carpe herbivore dans une polyculture augmente le rendement en poisson et le recyclage.

Ce travail fait l'objet d'un article soumis au journal *Journal of the World Aquaculture Society* : "Effects of farming practices on the performance of fish pond polyculture assessed by trophic modelling"

Effects of farming practices on the performance of fish pond polyculture assessed by trophic modelling

Authors: Purco Ralaiarison Ralien[a,b], Angela Larivain[a], Marc Roucaute[a], Michael S. Corson[a], Alexandrine Pannard[c], Joël Robin[d], Léo Girard[d], Mathieu Guérin[d], Soraya Rouifed[d], Marielle Thomas[e], Thomas Lecocq[e], Julie Coudreuse[f], Sarah Nahon[g], Kazi Ahmed Kabir[b], Joël Aubin[a]

[a] INRAE, Institut Agro, SAS, Rennes, France

[b] CIRAD, UMR ISEM, 34398, Montpellier, France

[c] CNRS-UMR 6553 Ecobio, OSUR, University of Rennes, Campus de Beaulieu, Rennes,

[d] Agroecology and Environment Research Unit, ISARA, Lyon, France

[e] Université de Lorraine, INRAE, L2A, F-54000 Nancy, France

[f] Institut Agro Rennes-Angers, UMR DECOD, Rennes, France

[g] MARBEC, Univ Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, INRAE, Sète, France

Abstract

This study aimed to identify species compositions that use resources more efficiently and recommend management practices for extensive and semi-intensive pond polyculture by modelling food webs and calculating performance indicators. We monitored 8 polyculture ponds from fish farmers, with contrasting fish species assemblages, in two regions of France and analysed their biomass flows using the Ecopath model. Ponds stocked with a number of species and size classes ≥ 5 had the highest net fish yield and recycling performances (Finn Cycling Index, FCI) of the group, highlighting the importance of diversity and complementarity to enhance resource use, recycling, and productivity. Carnivorous fish appeared to be specific contributors to net fish yields and resource recycling. Mean net fish yield was significantly higher in ponds with grass carp, likely because they occupied a vacant trophic position. Ecotrophic efficiency (EE) was high for macroinvertebrates (0.90–0.99) and zooplankton (0.55-0.99), showing that they can be limiting factors for pond productivity, but low for phytoplankton and detritus (≤ 0.29 and ≤ 0.17, respectively), which are poorly used. The correlation between FCI and net yield was not significant. However, it was significant with the EE of phytoplankton (r = 0.90) and detritus (r = 0.91) showing the importance of these trophic groups in recycling. This study provides insights into biomass flows among species during a production cycle,

which could be improved by modelling temporal dynamics of the system. It indicates that nutrient recycling and productivity in pond can be increased by defining the percentages of species more precisely.

Keywords

Fish polyculture, Pond, Productivity, Nutrient recycling, Trophic interactions, Modelling, Ecopath

II.1. Introduction

Polyculture, a traditional fish farming technique, is used worldwide to produce fish, especially in earthen ponds. It consists of growing multiple target fish species together in the same space at the same time (Ghersa, 2013). Pond polyculture involves mainly various species of carp. Initially developed in China, polycultures of multiple species of carp, such as grass carp (*Ctenopharyngodon idella*), silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and bighead carp (*Aristichthys nobilis*), progressively expanded throughout Asia (Hao-Ren, 1982). Later, carp polyculture spread to Europe when common carp (*Cyprinus carpio*) were introduced there (Balon, 1995). In the European Union (EU), most freshwater fish produced in earthen ponds are common carp, of which 64 thousand tonnes were produced in 2022 (i.e., 24% of the EU's freshwater fish production). Since 1980, production of freshwater fish in the EU has ranged from 193 to 333 thousand tonnes (FAO FishStat, 2024). The carp are often combined with other species, such as pike (*Esox lucius*), pikeperch (*Sander lucioperca*), European catfish (*Ictalurus melas*), Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), roach (*Rutilus rutilus*), rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) and tench (*Tinca tinca*) (Aubin et al., 2017). Most aquaculture systems are extensive or semi-intensive, in which fish feed mainly on aquatic natural food resources. The mean net fish yield of these ponds is ca. 200 kg ha^{-1}, but it can reach 700 kg ha^{-1} if the pond is managed well (Girard et al., 2024; Zdenek et al., 2025). Production of freshwater fish in the EU has plateaued, however, due to predation by birds, especially cormorants and herons (Steffens, 2011), certain viral diseases (Marsella et al., 2021) and consumer preferences for marine fish (Bostock et al., 2016).

Several aquaculture studies have highlighted advantages of polyculture systems (Kestemont, 1995; Wang & Lu, 2016). Polyculture systems can increase productivity, make better use of food waste, increase nutrient recycling, increase resource-use efficiency and decrease environmental impacts, thereby moving practices toward sustainability (Dong et al., 2022b; Milstein, 1992; Thomas et al., 2021; Wang & Lu, 2016). However, it is essential to consider trophic interactions among species in their environment in order to increase the potential benefits of their different functional roles. Each species in fish pond polyculture has a main trophic position (Hao-Ren, 1982; Rahman et al., 2006): herbivores consume macrophytes and phytoplankton, detritivores consume organic residues, and carnivores consume macroinvertebrates (Hernández et al., 2014). Species' behavioural characteristics can also influence system dynamics. For example, bioturbation by a species such as common carp can increase by turbulent diffusion the benthic fluxes of nutrients contained in sediment pore water, which makes them available to phytoplankton and, via trophic cascade, to zooplankton and macroinvertebrates (Rahman, 2015b). However, if carp density is high, bioturbation can decrease water transparency and thus productivity (Rahman, 2015b; Weber & Brown, 2009).

Combining species with different trophic positions in a pond increases nutrient use and recycling and thus the overall productivity (Thomas et al., 2021), environmental performances and stability (Feng et al., 2018; Gamito et al., 2020). A system with high circularity has more complex flows of matter and energy, which circulate more among the system components (Christensen & Pauly, 1993; Finn, 1980). Consequently, less energy is lost or unused, which makes the system more efficient and sustainable. Practices, such as the use of additional feed, fertilisation and liming, generally increase the production of natural food resources at low trophic levels in ponds (e.g., phytoplankton, zooplankton, macroinvertebrates) and thus fish yield (Wezel et al., 2013). In addition, stocking fish of different sizes can increase the use of larger food resources. For example, Batzina et al. (2020) observed that the weight gain of European seabass (*Dicentrarchus labrax*) in monocultures increased as the variability in their stocking weight increased (i.e., 6% more weight gained with a coefficient of variation of stocking weight of 23% vs. 12%).

Pond polyculture is being studied anew, as demand for aquaculture products, including sustainable ones, is increasing, and production is moving away from intensive linear monoculture systems toward more circular systems that incorporate ecological processes and reduce environmental impacts (Cao et al., 2013). With the increasing global human population, the challenge has become more crucial and complicated due to a variety of constraints, such as resource scarcity, environmental impacts and climate change (Diana et al., 2013). It is therefore necessary to rethink aquaculture production strategies in earthen ponds. The interactions among multiple species make fish pond polyculture a complex ecosystem. To analyse and understand the trophic relations among species and energy or biomass flows in the food web, a variety of methods can be used, such as analysing stomach contents, measuring carbon and nitrogen stable isotopes (Eloranta et al., 2015) and modelling the food web (Christensen & Walters, 2024). Among models, Ecopath is one of the most commonly used to analyse food webs and quantify trophic interactions among aquatic species (Colvin et al., 2015). Several studies have used Ecopath to examine energy flows through multiple trophic levels in polyculture systems (Aubin et al., 2021; Feng et al., 2018; Xia et al., 2013; Xiao et al., 2024; Xu et al., 2011b). Xiao et al. (2024) and Feng et al. (2018) compare the characteristics, trophic structure, and biomass interactions in monoculture versus polyculture systems. Aubin et al. (2021) focus on the effects of the same species combination under three different levels of intensification (extensive, intensive, and intensive with a planted lagoon) on resource-use efficiency. Xu et al. (2011b) assess the carrying capacity of tilapia. All these studies were conducted in experimental ponds, except for Xu et al. (2011b), whose study was carried out in an open area (mangrove ecosystems). However, studies on the effects of multiple types of species combinations and their interactions on the performance indicators (fish productivity,

resource-use efficiency, and recycling) in practical fish farming contexts remain rare. Therefore, the objectives of the present study were to (1) evaluate the performance indicators of different types of species compositions; (2) analyse the correlation between efficient species compositions and performance indicators; and (3) identify efficient species compositions and recommend management practices for extensive polyculture based on food-web modelling. To this end, 8 ponds of fish polycultures from fish farmers were monitored and then modelled using Ecopath to assess and compare their performances.

II.2. Materials and methods

II.2.1. Scenarios and ponds

This study was performed as part of the European Maritime, Fisheries and Aquaculture Fund project SEPURE, conducted in France. In it, multiple fish polyculture scenarios were co-constructed by scientists and fish farmers to assess changes in fish stocking practices that could decrease environmental impacts while maintaining or increasing economic income. The scenarios were applied in 12 earthen polyculture ponds from 2021–2022, in three regions of France that have high densities of ponds. We selected data for 8 of the ponds with the most comprehensive data in two of the regions, in eastern and central France: Dombes (D01, D02, D03, D04 and D05) and Lorraine (L01, L03 and L04) (Figure II.1). All ponds were monitored in 2021, except for D05 (2022). The ponds ranged in area from 1.4-7.5 ha and had a mean depth of 1.7 ± 0.6 m (Table II.1).

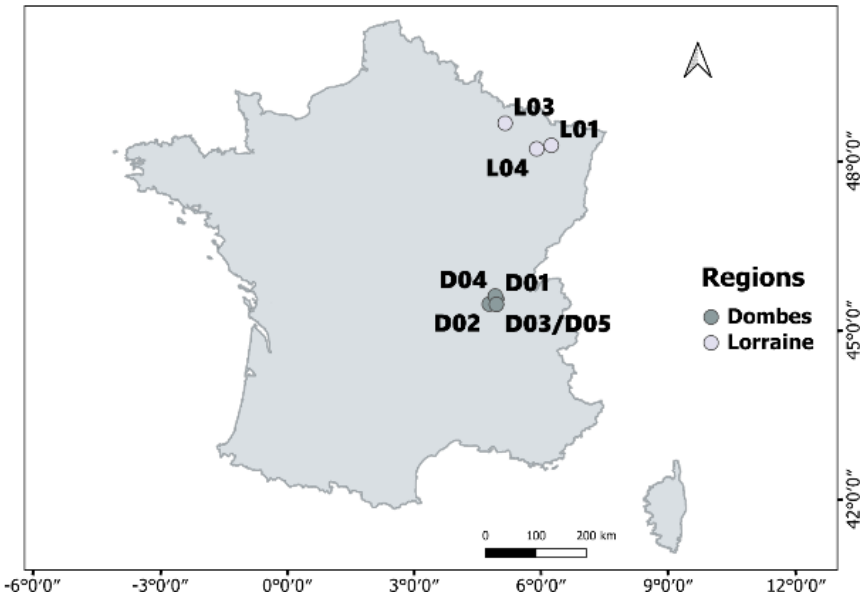


Figure II.1. Location of the 8 polyculture ponds studied in the Dombes (D) and Lorraine (L) regions of France

Table II.1. Characteristics of the 8 polyculture ponds in Dombes (D) and Lorraine (L) and their main management characteristics

Pond	Area (ha)	Mean depth (m)	Stocking density (kg ha^{-1})	Feeding* (kg ha^{-1})	Fertilisation* (kg N ha^{-1})	Liming* (kg Ca ha^{-1})	Duration (days)
D01	3.8	2.0	136	263	40.4	113	231
D02	7.5	1.0	73	82	37	191	216
D03	3.0	1.5	272	372	40	400	320
D04	6.0	1.3	162	208	24	213	227
D05	6.3	1.5	261	230	40	381	294
L01	1.4	1.8	71	0	0	0	216
L03	4.1	3.2	65	0	0	0	250
L04	2.1	1.8	67	0	0	0	270

*Feed was commercial feed, fertilisation was a liquid inorganic fertiliser (N39 urea-ammonium nitrate solution), and liming was granulated quicklime

Each pond was used to test a different scenario, which differed in the biomass-based stocking density (kg ha^{-1}) and management practices (i.e., use of additional feed, fertiliser or liming) (Table II.1), the fish species stocked, their percentages of total biomass at stocking and the number of species × size classes (SSC) stocked (Table II.2). All ponds that received additional feed were also fertilised and limed. Overall, the polycultures contained 8 fish species, and the main trophic position of each species was classified as that in the FishBase database (Froese & Pauly, 2025): four omnivores (i.e., common carp [trophic level (TL) = 3.1], roach [TL = 3.0], rudd [TL = 2.5] and tench [TL = 3.7]), one herbivore (i.e., grass carp [TL = 2.0]) and three carnivores (i.e., black bass (*Micropterus salmoides*) [TL = 3.8], pikeperch [TL = 4.0], sturgeon (*Acipenser transmontanus*) [TL = 3.5]). These species are well adapted to pond conditions, have been individually tested by fish farmers, and have a potential market. Certain ponds contained species that had not been purposely stocked that production cycle but remained from a previous cycle, introduced by direct hydrological connections between upstream ponds (omnivores: crucian carp (*Carassius carassius*) [TL = 3.1]; carnivores: wels catfish (*Silurus glanis*) [TL = 4.4], pike [TL = 4.1]), or arrived involuntarily (carnivore: sunfish (*Lepomis gibbosus*) [TL = 3.3]). To simplify analysis, roach and rudd were grouped into “white fish” given their similar diet composition (Nahon et al., 2024). The number of size classes (i.e., small, medium and/or large) per fish species stocked was used to calculate SSC. Among ponds, initial stocking density ranged from 65–272 kg ha^{-1}, and the production cycle ranged from 216–320 days (Table II.1), with stocking from February-March and harvest from October-February. The stocking densities and production cycles were those commonly applied in fish pond farming, including the standard management practices of each fish farmer. The growing season in France extends from March/April to October/November.

Table II.2. Number of fish species × size classes (SSC) stocked, the percentage of total biomass at stocking for each species by trophic position, and net fish yield of the 8 polyculture ponds in Dombes (D) and Lorraine (L). White fish is a mixture of roach and rudd. Certain species (footnoted below the table) were found at harvest that remained from the previous production cycle or that had been introduced involuntarily into the pond.

		Omnivores			Herbivore	Carnivores			
Pond	SSC	common carp	white fish	tench	grass carp	black bass	pikeperch	sturgeon	Net fish yield (kg ha^{-1})
D01	4	-	50%	48%	-	2%	-	-	201
D02	5	-	42.5%	42.5%	-	-	7%	8%	344[a]
D03	7	56 %	23%	-	9%	-	-	12 %	635[b]
D04	7	8%	48%	37%	2%	4%	1%	-	531
D05	6	74 %	19%	5%	-	-	2%	-	362[c]
L01	4	60 %	30%	10%	-	-	-	-	158[d]
L03	4	53 %	22%	-	25%	-	-	-	295[d]
L04	4	-	90%	-	-	-	10 %	-	87[de]

[a] includes some crucian carp (omnivore)
[b] includes some tench (omnivore)
[c] includes some pike and wels catfish (carnivores)
[d] includes some sunfish (carnivore)
[e] includes some common carp (omnivore)

II.2.2. Monitoring of fish stocked, associated biodiversity and environmental parameters

The fish were monitored twice during the production cycle: at stocking and harvesting. Each time, up to 100 individuals of each fish species were measured and weighed individually. The total biomass was recorded separately for juveniles and adults of each species. Macroinvertebrates were collected by dipping 250 µm nets into the pond and scraping the bottom along four transects on the banks, in the medium-depth zone and in the deep zone of the pond, while zooplankton were collected by filtering a sample of 10 L of the water column through a 250 µm sieve in three different zones of the pond (Roucaute et al., 2024). In this study, “macroinvertebrates” is used for simplicity, though “benthic macroinvertebrates” better describes the group studied. Macrophyte abundance was measured along four transects equally spaced from bank to bank and for each transect, the number of sampling points ranged from 16 to 25 depending on the size of the ponds. Sampling macroinvertebrates and conducting transects for macrophytes require more personnel; therefore, these were performed once during the production cycle, at the peak of production (i.e., end of spring), to represent the maximal biomass during the production cycle (Cristofor et al., 2003; Sayer et al.,

2010). To capture the dynamic changes in zooplankton and environmental conditions, eight sampling sessions were conducted between spring and autumn, including four at three-week intervals from April to June, followed by four monthly sessions from July to October. Environmental parameters including water temperature (using multi-parameter probes), transparency (using a Secchi disc) and chlorophyll *a* concentration were monitored during the same sessions as zooplankton sampling. The chlorophyll *a* concentration in water was measured in Dombes using an AlgaeTorch® (bbe Moldaenke, Schwentinental, Germany), and in Lorraine and Brenne using a spectrophotometric method in laboratory (Lorenzen, 1967). To standardise chlorophyll *a* measurement between the two methods, laboratory measurements (Chl a_{Lab}) were corrected using the following empirical equation: Chl a = 2.0087 × Chl a_{Lab} + 20.012 (R^2 = 0.67).

II.2.3. Trophic modelling using Ecopath

Ecopath is a model based on equilibria of mass balance (Eq. 1) and energy conservation (Eq. 2) among trophic functional groups of species (Christensen et al., 2024):

$$B_i \times (P:B)_i \times EE_i - \sum_j B_j \times (Q:B)_j \times DC_{ji} - Y_i - E_i - BA_i = 0 \qquad \text{(Eq. 1)}$$

$$B_i \times (Q:B)_i - B_i \times (P:B)_i - R_i - U_i = 0 \qquad \text{(Eq. 2)}$$

where, for functional groups of prey species (i) and consumer species (j), P is production, B is biomass, P:B is the ratio of production to biomass, EE is ecotrophic efficiency, Y is the biomass that is caught (= 0 in pond aquaculture), BA is biomass accumulation (i.e., final biomass minus initial biomass), E is immigration minus emigration, Q:B is the ratio of food consumption to biomass, R is respiration, U is non-assimilated food and DC_{ji} is the proportions of groups of species i in the diet of groups of species j.

To model systems in Ecopath, the user must provide three of the four main parameters (B, P:B, Q:B and EE), and Ecopath calculates the fourth one. The user must also specify the diet composition for each consumer group. The diet compositions were developed using FishBase for fish and Tachet et al. (2010) for macroinvertebrates and zooplankton, and then adjusted according to a previous study of French pond systems (Aubin et al., 2021) based on the food resources available and the number of consumers in each pond in order to balance the model (See Supplementary Text SII.1 and Tables SII.11–28). Specifically, Q:B was first adjusted, and the diet compositions were then modified by ca. ± 5% (Dong et al., 2022b; Zhou et al., 2015) to keep EE for each consumer group in the range of 0–1 and keep respiration positive (Heymans et al., 2016).

In the present study, biomass in Ecopath was expressed as g dry weight (DW) m^{-2}, and flows were expressed as DW m^{-2} $cycle^{-1}$. The quality of the Ecopath model, represented by the pedigree index (ranging from 0 (low quality) to 1 (high quality)) for each input parameter, was estimated based on the reliability and accuracy of the parameter sources (Christensen et al., 2024). The mean pedigree index for all pond models was 0.56 ± 0.01; thus, their input data seemed sufficiently reliable. The parameters with the lowest pedigree index were the diet composition of fish, due to the lack of field measurements, and Q:B, due to estimating it using empirical equations. See Supplementary Tables SII.1–8 for all input data and Table SII.9 for the dry weight content used in the Ecopath models.

II.2.3.1. Functional groups

The functional groups in Ecopath consist of species or groups of species that have a similar role in an ecosystem and the same diet composition. Because adult and juvenile fish do not have the same diet composition (Nahon et al., 2020), juveniles and adults are separated into two functional groups when both are present. Depending on a pond's species composition, the groups in the present study consisted of each fish species (juvenile and/or adult), macroinvertebrates, macrophytes, zooplankton, phytoplankton and, when present, feed. A detritus group was also included to represent excretion, egestion and other mortality of all living groups (Christensen et al., 2024).

II.2.3.2. Biomass

For each fish group, biomass equalled the mean of its biomass at stocking and at harvest to represent the mean standing biomass. For macroinvertebrates and zooplankton, biomasses equalled the mean of the samples collected in each pond. For macrophytes, biomass was calculated by multiplying the coverage rate (%) by 139.042 g DW m^{-2}, which was the mean biomass sampled in a large population in the ponds. When the coverage rate exceeded 80%, a fixed value of 80% was used to limit biases related to overestimation in highly vegetated areas (Table SII.29). For phytoplankton, biomass was calculated by multiplying the mean chlorophyll *a* concentration by 100, assuming that it represented 1% of phytoplankton biomass (Reynolds, 2006). For detritus (D), biomass was calculated from the primary production of phytoplankton (PP, g C m^{-2}) and the depth of the euphotic zone (E, m) using an equation of Christensen & Pauly (1993): $\log(D) = -2.41 + 0.954 \times \log(PP) + 0.863 \times \log(E)$, where $E = 2.5 \times$ transparency.

II.2.3.3. Production-to-biomass ratio

A functional group's production in Ecopath equals the sum of fishing mortality, predation mortality, net migration, biomass accumulation and other mortality (Christensen et al., 2024).

For simplicity, production was calculated as a function of biomass. For fish, P:B was calculated using the fish data collected and an equation of (Christensen et al., 2024) as (biomass accumulation/biomass) + natural mortality estimated using the equation of Lorenzen (1996): $Z = 3 \times Wf^{-0.288}$, where Wf is the final mean weight of individual fish. For macroinvertebrates and zooplankton, P:B was calculated using growth equations of Morin & Dumont (1994) and Zhou et al. (2010), respectively, based on the biomass data collected, mean monthly water temperature and, for zooplankton, chlorophyll *a* concentration. For macrophytes, we set EE set to 0.49 (Heymans et al., 2016), and Ecopath calculated P:B. For phytoplankton, the primary production in each pond was calculated using the equation of Ryther & Yentsch (1957) as 3.7 × mean chlorophyll *a* concentration (μg L^{-1}) × mean photosynthetically active radiation (kcal m^{-2}) (assuming a radiation-use efficiency of 0.6 (Sadras et al., 2016)) (Table SII.*10*).

II.2.3.4. Consumption-to-biomass ratio

For fish, Q:B was estimated using the empirical model of Palomares & Pauly (1989). For zooplankton and macroinvertebrates, it was estimated by assuming that P:Q = 0.3 (Aubin et al., 2021), as the default P:B in Ecopath for unassimilated food for consumption is 0.2 for all fish groups and 0.4 for macroinvertebrates and zooplankton (Aubin et al., 2021).

II.2.4. Performance indicators

Net fish yield (kg ha^{-1}), the only indicator based completely on field data, equalled the total biomass of fish harvested (excluding species that remained from a previous cycle or arrived involuntarily) minus that stocked. Ecopath calculated all other performance indicators of ponds. EE, which reflects resource use in the system (Christensen et al., 2024), equalled the proportion of production of each basal functional group (i.e., macroinvertebrates, zooplankton, phytoplankton, feed and detritus) ultimately used and ranged from 0 (none used) to 1 (all used). The Finn cycling index (FCI), which reflects a system's ability to reuse resources and minimize waste, thereby increasing efficiency (Fath et al., 2019), equalled the percentage of total system throughput (TST) (i.e., the sum of all matter flows, including consumption, export, respiration and flows to detritus) that was recycled. As a "network flow", TST is a measure of the overall size of the system and the total amount of production (Fath et al., 2019). We also selected the percentage of TST that flowed to detritus, which represents all unused production from all living functional groups (Xiao et al., 2024), as well as the percentages of TST that flowed from detritus/feed and from primary producers (i.e., phytoplankton and macrophytes), in order to assess the relative importance of the two functional groups and additional feed, all of which support food webs in pond systems (Zelnik et al., 2022). The connectance index, which quantifies the complexity of species interactions in the system (Guo et al., 2017), equalled the number of observed links in the food web divided by the number of potential links. Finally, the

system omnivory index quantified the distribution of food interactions between trophic levels in the food web, with larger values indicating broader food preferences (Christensen et al., 2024).

II.2.5. Statistical analysis

All statistical analyses were performed using R software (v. 4.2.1) (R Core Team, 2022). Significant differences in net fish yield and FCI were tested between ponds with or without additional feed, fertilisation and liming, with or without grass carp stocked, and with > 50% or < 10% of common carp stocked. Pearson correlations were calculated between net fish yield; EE; FCI; the amounts of additional feed, fertiliser and lime; SSC; and the stocking density (kg ha^{-1}) of carnivorous, herbivorous, omnivorous fish and common carp. Student's t-tests were used to assess differences in practices among ponds, as normality was verified by the Shapiro-Wilk test, and equal variances were verified by Bartlett's test. Differences were considered significant at $p < 0.05$. Principal component analysis (PCA) of the FCI, percentage of TST that flowed to detritus, connectivity index, system omnivory index, and percentage of TST that flowed from detritus/feed or from primary producers were used to analyse trophic flows in each pond. Subsequently, hierarchical agglomerative clustering based on the Euclidean distance and using complete linkage was directly applied to the normalised original flow variables using the *factoextra* package (Kassambara & Mundt, 2020) to classify the ponds based on their flow characteristics.

II.3. Results

II.3.1. Net fish yield

The net fish yield of the ponds with or without additional inputs: feed, fertilisation and liming, ranged from 201–635 and 87–295 kg ha^{-1}, respectively. We observed high variability in net fish yield between the ponds studied. Mean net fish yield with or without additional feed, fertilisation and liming (414 ± 170 and 180 ± 106 kg ha^{-1}, respectively) (Figure II.2a) did not differ significantly. Regarding management practices, net fish yield was significantly correlated more strongly with liming (r = 0.80), followed by additional feed (r = 0.72) (Figure SII.1).

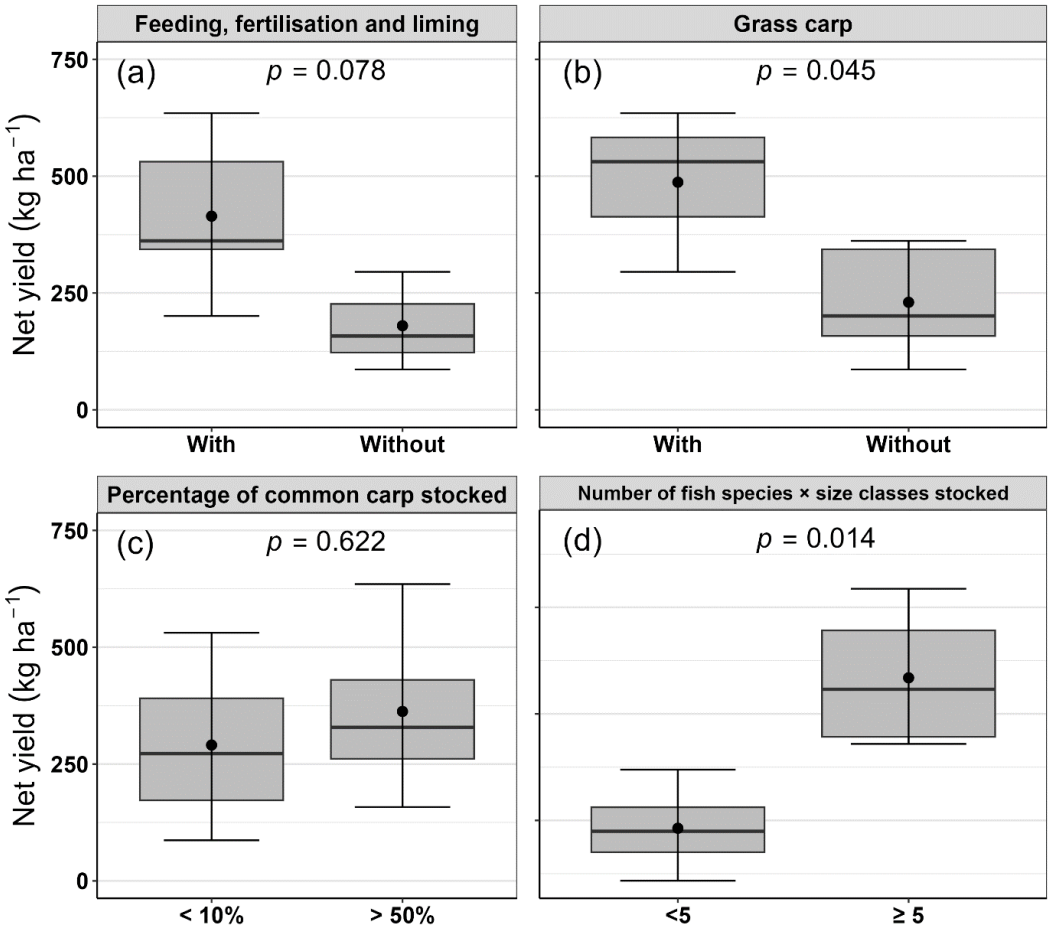


Figure II.2. Net fish yield (kg ha^{-1}) of the ponds (a) with or without additional feed, fertilisation and liming (5 vs. 3 ponds, respectively), (b) with or without grass carp (3 vs. 5 ponds, respectively), (c) with the percentage of common carp < 10% or > 50% of total biomass at stocking (kg ha^{-1}) (4 vs. 4 ponds, respectively) and (d) with < 5 or ≥ 5 number of fish species × size classes stocked (4 vs. 4 ponds, respectively). Whiskers represent 1.5 times the interquartile range, and points indicate means. The p values were calculated using the Student's t test.

All ponds were stocked with 3–7 SSC (mean = 5.0), and net fish yield was significantly correlated with SSC (r = 0.92) (Figures II.3a and SII.1). Ponds with 5 or more SSC had a significantly higher mean net fish yield than those with less than 5 SSC (Figure II.2d). Mean net fish yield with > 50% or < 10% of common carp stocked (363 ± 200 and 291 ± 192 kg ha^{-1}, respectively) did not differ significantly (Figure II.2c). Mean net fish yield with or without grass carp (487 ± 174 and 230 ± 119 kg ha^{-1}, respectively) did differ significantly (p = 0.045) (Figure II.2.b). Regarding stocking practices, net fish yield was significantly correlated with the stocking density of carnivorous fish (r = 0.73) (Figures II.3b and SII.1).

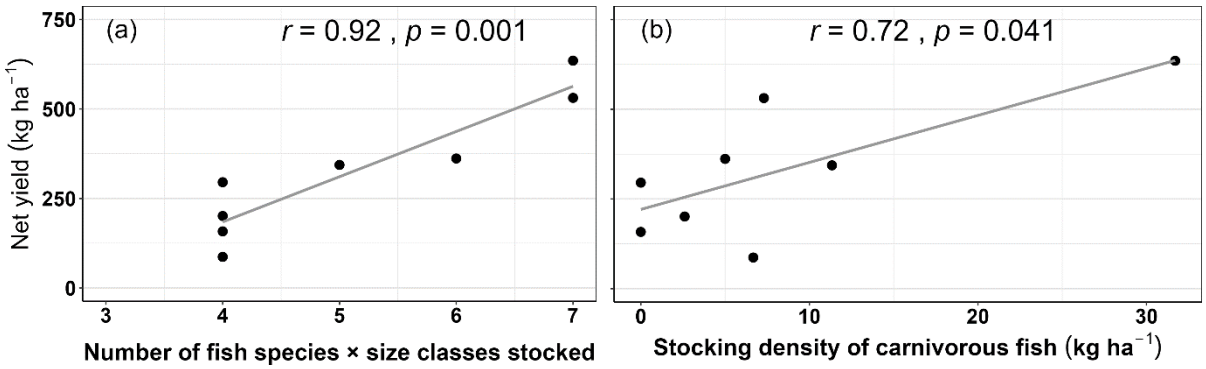


Figure II.3. Net fish yield (kg ha^{-1}) of the ponds as a function of the (a) number of fish species × size classes stocked and (b) biomass-based stocking density of carnivorous fish (kg ha^{-1}). Dark grey lines represent linear regressions. The r and p values are for the Pearson correlation.

II.3.2. Ecotrophic efficiency

EE varied among functional groups and ponds (Figure II.4). Macroinvertebrates and zooplankton had high EE (0.90–0.99 and 0.55–0.99, respectively) in all ponds. For the five ponds with additional feed, feed EE was high for D02, D03, D04 and D05 (0.62-0.99) but low for D01 (0.18). Feed EE was significantly correlated with the stocking density of omnivorous fish (r = 0.79) (Figure SII.2). Phytoplankton and detritus EE were low in all ponds (≤ 0.29 and ≤ 0.17, respectively) (Figure II.4).

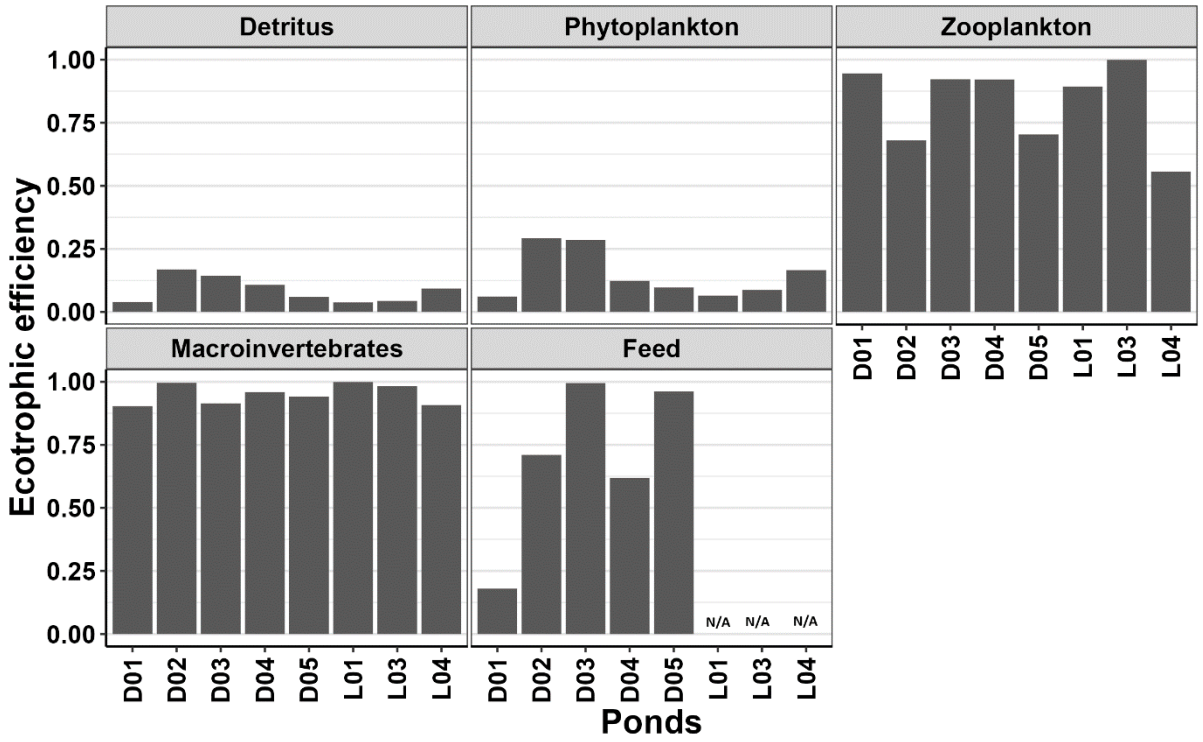


Figure II.4. Ecotrophic efficiency of the basal resources (i.e., detritus, phytoplankton, zooplankton, macroinvertebrates and feed) in the food webs of the 8 polyculture ponds in Dombes (D) and Lorraine (L); N/A: Not available.

II.3.3. Finn cycling index

FCI ranged from 4–25% among the ponds, and did not differ significantly between ponds with or without additional feed, fertilisation and liming (Figure II.5a). FCI was significantly correlated with the stocking density of carnivorous fish (r = 0.84) (Figure II.6b). Ponds with 5 or more SSC had a significantly higher FCI (18.0% ± 6.0%) than those with less than 5 SSC (8.0% ± 6.7%) (Figure II.5d). FCI with or without grass carp or with > 50% or < 10% common carp did not differ significantly (Figure II.5b and 5c). The stocking density of common carp, grass carp and omnivorous fish were not correlated (r < 0.50) with FCI (Figure SII.1).

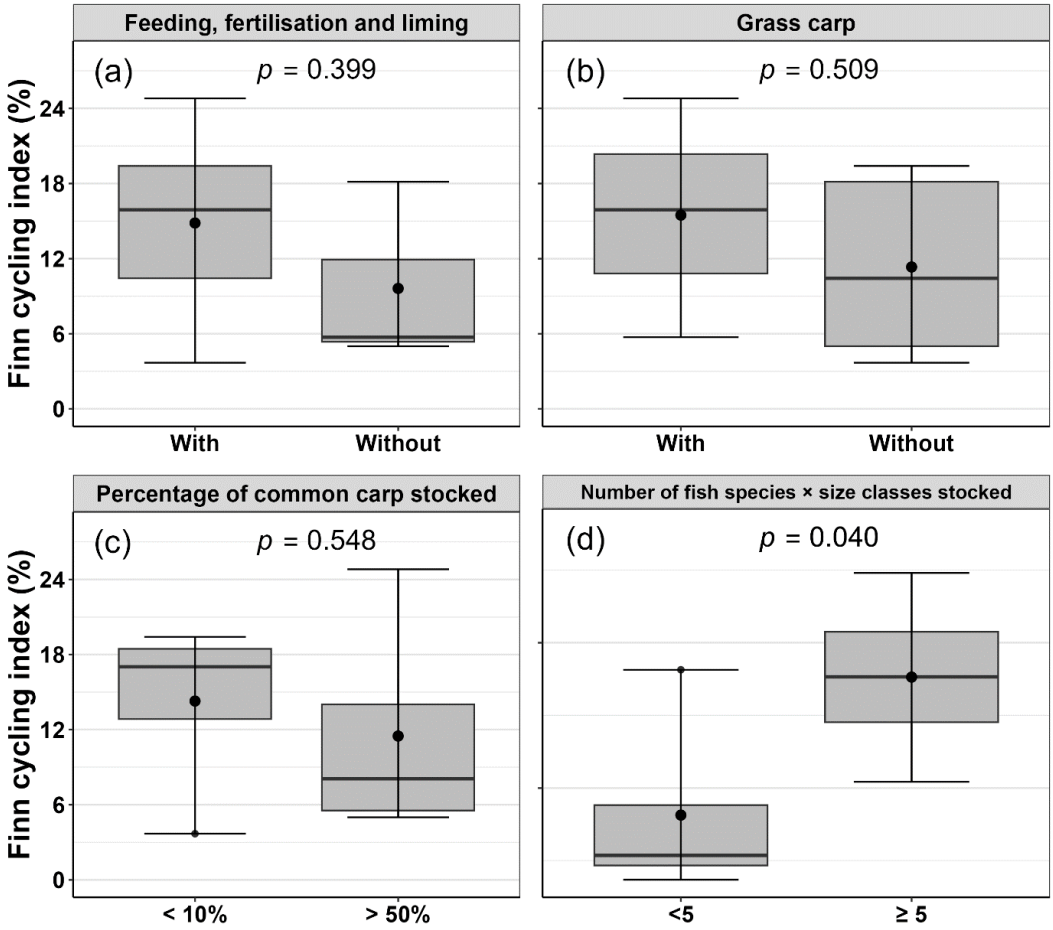


Figure II.5. Finn cycling index (%) for polyculture ponds (a) with or without additional feed, fertilisation and liming (5 vs. 3 ponds, respectively), (b) with or without grass carp (3 vs. 5 ponds, respectively), (c) the percentage of common carp < 10% or > 50% of total biomass at stocking (kg ha^{-1}) (4 vs. 4 ponds, respectively) and (d) with < 5 or ≥ 5 number of fish species × size classes stocked (4 vs. 4 ponds, respectively). Whiskers represent 1.5 times the interquartile range, and points indicate means. The p values were calculated using the Student's t test.

II.3.4. Correlations between net fish yield, Finn cycling index and ecotrophic efficiency

FCI was not significantly correlated with net fish yield (Figure II.6a) but was strongly correlated with the EE of phytoplankton (r = 0.90) and detritus (r = 0.91), which were strongly correlated with each other (r = 0.95) (Figure SII.2).

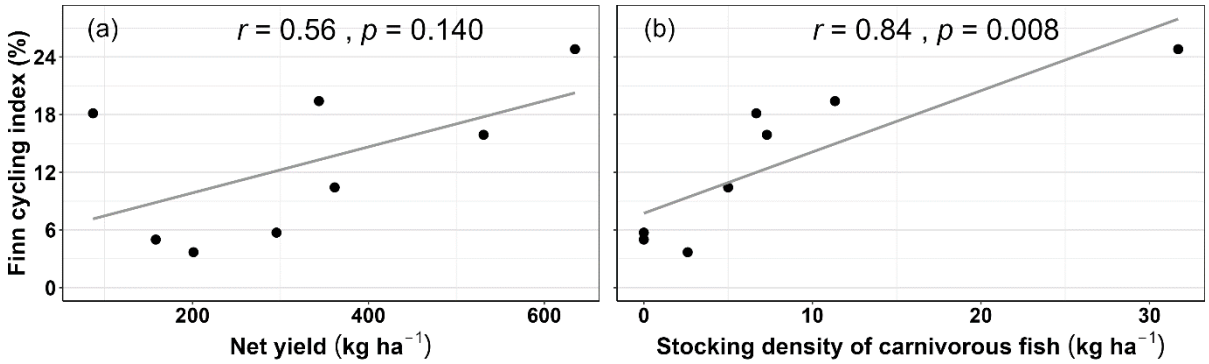


Figure II.6. Finn cycling index (%) of ponds as a function of the (a) net fish yield (kg ha^{-1}) and (b) biomass-based stocking density of carnivorous fish (kg ha^{-1}). Dark grey lines represent linear regressions. The r and p values are for the Pearson correlation.

II.3.5. Characteristics of network flows and food web

The performance of network flows and the food web varied among ponds (Table II.3)**.** TST ranged from 592–3297 g m^{-2} $cycle^{-1}$, most of which (52-84%) was flows to detritus. The connectance index was similar for all ponds (0.35–0.49), while the system omnivory index ranged from 0.19–0.31 and was correlated with SSC (r = 0.76) (Figure SII.3). Most flows (> 58% of TST) came from primary producers, while the flows from detritus/feed did not exceed 12%.

Table II.3. Indicators of network flows and the food web of the 8 polyculture ponds in Dombes (D) and Lorraine (L). TST: total system throughput, %TSTtoDet: percentage of TST that flowed to detritus, CI: connectance index, SOI: system omnivory index, FCI: Finn cycling index, %TSTfromDetFd: percentage of TST that flowed from detritus/feed, %TSTfromPP: percentage of TST that flowed from primary producers

Indicator	Unit	D01	D02	D03	D04	D05	L01	L03	L04
TST	g m^{-2} $cycle^{-1}$	733	637	1980	1959	2885	816	592	3297
%TSTtoDet	% of TST	84.1	55.9	51.7	67.4	77.7	84.3	79.6	71.1
CI	-	0.46	0.39	0.49	0.36	0.47	0.40	0.35	0.42
SOI	-	0.21	0.28	0.31	0.35	0.27	0.23	0.19	0.30
FCI	% of TST	3.6	19.4	24.8	15.9	10.4	5.0	5.7	18.1
%TSTfromDetFd	% of TST	9.7	11.8	11.4	9.6	6.1	3.2	3.5	6.8
%TSTfromPP	% of TST	80.1	58.2	58.6	69.7	78.8	86.6	83.9	73.7

The PCA revealed that the ponds differed in cycling performance. The PCA's first and second axis explained 70.6% and 16.4% of the total variance, respectively (total: 87.0%) (Figure II.7a). The first axis showed that FCI lay opposite of percentage of TST that flowed from primary

producers (r = -0.92) and percentage of TST that flowed to detritus (r = -0.95) but in the same direction as percentage of TST that flowed from detritus/feed (r = 0.68) and the system omnivory index (Figure II.7a). The second axis was represented only by the connectance index, which lay perpendicular to the other indicators. Based on these characteristics of trophic flows, the dendrogram of the hierarchical agglomerative clustering showed two main clusters of ponds: one with D05, L04, D01, L01 and L03, and the other with D03, D02 and D04 (Figure II.7b).

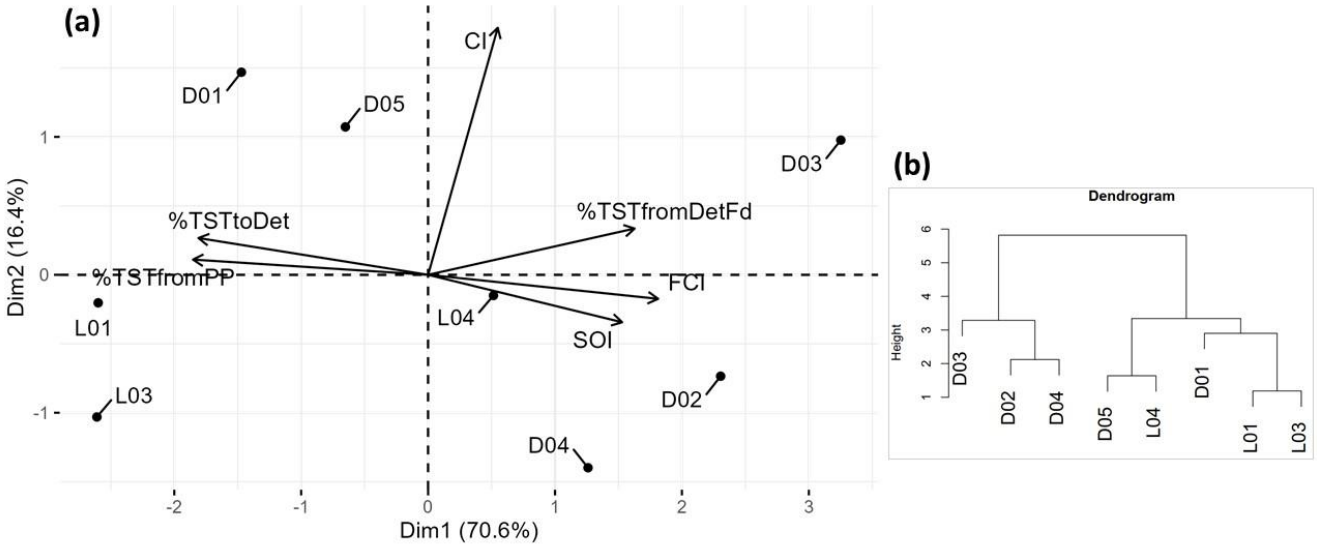


Figure II.7. Biplot of (a) the first two dimensions of principal component analysis and (b) dendrogram of hierarchical agglomerative clustering of network flow and food-web variables of the 8 polyculture ponds (in (D)ombes or (L)orraine), which indicate polycultures' cycling performance. %TSTtoDet: percentage of TST that flowed to detritus, CI: connectance index, SOI: system omnivory index, FCI: Finn cycling index, %TSTfromDetFd: percentage of TST that flowed from detritus/feed, %TSTfromPP: percentage of TST that flowed from primary producers.

II.4. Discussion

II.4.1. Influence of practices on net fish yield

Different practices can be used to increase net fish yield. Among the practices tested in the present study, SSC was strongly correlated with net fish yield (Figure II.3a), likely due to several factors. As fish species (as well as juveniles and adults of the same species) often have different diet compositions and prey sizes (Tesfaye et al., 2020), stocking fish of different sizes together optimises the use of available prey (Alim et al., 2005). This supports the theory that diversity is a key driver of productivity, as observed in agroecological systems (Altieri et

al., 2015). Moreover, diversity and complementarity may play a predominant role in polyculture systems (Thomas et al., 2021). The correlation between net fish yield and SSC in the present study highlights the importance of filling the spatial niches and trophic positions in an aquaculture system. Adult fish are usually stocked to produce juveniles, which serve as prey for carnivorous fish. The juvenile fish depends on underutilised resources in ponds such as phytoplankton and small zooplankton (Dettmers & Wahl, 1999), thereby enhancing the EE of these resources.

In polyculture, the role of the chosen species is crucial to increase fish productivity (Thomas et al., 2021). Carnivorous fish are stocked in polycultures for their high economic value and to control overpopulation of juvenile fish (Gosch & Pope, 2011; Jakubavičiūtė et al., 2024), because high densities of juveniles can compete for food and oxygen with other fish. In addition, carnivorous fish can increase the use of macroinvertebrates in ponds by feeding on them (Szczepkowski & Szczepkowska, 2006), which increases fish pond productivity. In the present study, net fish yield was correlated with the stocking density of carnivorous fish (Figure 3b), but an excessive density of carnivorous species can overexploit prey populations (Patriche et al., 2002; Ulikowski et al., 2003). This did not seem to occur in the ponds, in which carnivores were stocked at a maximum of 15% of the stocking density. Although carnivorous species usually cost more to stock than other species, they could offset their cost by increasing net fish yield.

The mean net fish yield of pond stocked with grass carp (i.e., stocked at up to 23 kg ha^{-1} in ponds D03, D04 and L03), whose diet is based on primary producers, was significantly higher than in ponds without grass carp (Figure II.2b). In European polyculture, grass carp occupies an otherwise vacant trophic position (herbivore), and its waste promotes phytoplankton production. By returning nutrients to the pond in a more bioavailable form, grass carp can support the growth of other fish species such as silver carp and bighead carp (Huazhu et al., 1994; Spataru et al., 1983). Thus, grass carp can play a key role in polyculture systems (Kumar et al., 2005b). However, overstocking grass carp can greatly decrease 2.5 times the macrophytes abundance in a pond (Kırkağaç & Demir, 2004), which is crucial for supporting fish habitat, fish productivity and different consumers in the food web. The use of grass carp in European polyculture ponds has been the subject of debate due to its potentially negative impact on aquatic plants (van der Veer & Nentwig, 2015).

Regarding the ponds stocked with < 10% of common carp, the presence of grass in ponds L03 (25%) and D04 (2%) may explain the lack of difference in mean net fish yield compared than to ponds with > 50% of common carp (Figure II.2c). Stocking high densities of common carp may require either more natural food resources or additional feed to support their rapid growth

(Kestemont, 1995). However, all ponds studied here had already reached the limit of macroinvertebrate exploitation, as indicated by its high ecotrophic efficiency (EE macroinvertebrates > 0.9) (Figure II.4), which may limit the common carp production. Furthermore, common carp influences bottom-up processes by modifying nutrient concentrations, turbidity and the abundance of phytoplankton by foraging on the pond bottom (Rahman, 2015b). It is often the main species, representing ca. 80% of the stocking density of traditional European pond polycultures (Woynarovich et al., 2010). In the present study, the stocking density with > 50% of common carp had no significant influence on net fish yield may be due to the bioturbation that common carp causes. As common carp density increases, water quality and thus the productivity of natural food resources may decrease (Rahman, 2015b). In contrast, zooplankton and macroinvertebrates were subject to top-down processes by predation, which decreases their foraging efficiency (Anton-Pardo & Adámek, 2015; Weber & Brown, 2009). In the present study, the difference in the stocking percentage of common carp (> 40%) seems large enough to have caused differences in pond ecosystems, or at least in the fish species community between the two groups of ponds (Jůza et al., 2019).

Regarding the inputs used, although some ponds received additional feed, fertilisation, and liming, the mean net fish yield was not significantly increased (Figure II.2a). This lack of effect from these inputs is counterintuitive and is likely due to the absence of common carp in ponds D01 and D02 (ponds with additional feed). Feed is typically expected to increase fish yield (Wezel et al., 2013). In European ponds, common carp usually contribute the majority of the total pond biomass produced (Kestemont, 1995). In pond D01, which received 263 kg ha^{-1} of additional feed, 98% of the total biomass at stocking was white fish and tench, likely use natural food resources more than feed in semi-intensive ponds, despite being able to incorporate ca. 30-55% of feed into their diets (Nahon et al., 2024). Thus, for this pond, the feed may have functioned more as a fertiliser of natural food resources than as food for fish. However, pond D02 polyculture was composed of 85% white fish and tench but contained 15% carnivorous fish, which may valorise additional feed as mentioned by Ulikowski et al. (2003), and thereby induced a net fish yield of up to 344 kg ha^{-1}.

In addition, the presence of grass carp in pond L03 (pond without additional feed) may explain the lack of difference in mean net fish yield between fed and non-fed ponds, due to their rapid growth and efficient use of macrophytes (Kumar et al., 2005b). Pond L03 had a net fish yield (295 kg ha^{-1}) that fell within the range of those of the ponds with additional feed and was also higher than the mean net yield of fish ponds in France (ca. 200 kg ha^{-1}) (Le Bihan & Font, 2008). The net fish yields of the ponds without additional feed were lower than the 590 kg ha^{-1} of a polyculture without additional feed (but protected by nets) studied by Aubin et al. (2021) in France, perhaps due to higher predation by birds in the present study (Wezel et al., 2013)

and the much smaller area of the ponds studied by Aubin et al. (2021) (0.05 ha), which can host higher natural productivity.

The use of additional feed, fertilisation and liming did not significantly influence mean net fish yield, likely because the amounts used were not large enough to increase productivity beyond the natural productivity of fish in the ponds, which can range, from 150–300 kg ha^{-1} for naturally fed carp ponds in Central Europe (Zdenek et al., 2025). For comparison, carp species in two semi-intensive polyculture ponds in the Czech Republic were fed much more (1 368 and 1 527 kg ha^{-1}) than the maximum amount used in the present study (372 kg ha^{-1}), despite having a stocking density (226 and 267 kg ha^{-1}) similar to those in the present study (Adámek et al., 2016). In addition, feeding fish too infrequently or too little can decrease potential benefits of additional feed as described by Afram et al. (2021). This result questions the feeding practices in pond systems in France, and indirectly their production objectives.

Net fish yield was positively correlated with additional feed and liming, but the correlation was not significant for fertilization (Figure SII.1), although this practice is generally used to increase fish productivity and/or perform ecological intensification (Wezel et al., 2013). For example, Jasmine et al. (2011) presented a factor of 1.45 of net fish yield in a field study of carp polycultures in Bangladesh with an increase in fertilisation, depending on the amount and type of fertilisation used. In the present study, the amount of fertilisation used did not exceed 41 kg N39% ha^{-1} (≈16 kg N ha^{-1}), however, which was less than half of the standard amount recommended by Horváth et al. (1992) for temperate polyculture ponds (100–150 kg N ha^{-1}).

II.4.2. Influence of practices on ecotrophic efficiency

The ponds had low phytoplankton EE (0.06–0.30), perhaps due to a lack of fish species that could consume phytoplankton. This could also reflect an indirect cascade effect: phytoplankton was not consumed because herbivorous zooplankton was scarce (Brett & Goldman, 1996), likely due to high predation by fish, as supported by the high zooplankton EE observed in this study (> 0.55, Figure 4). Although juvenile fish had up to 40% phytoplankton in their diet, compared to up to 25% for adult fish (Aubin et al., 2021), their densities remained too low to consume much of the phytoplankton produced. Phytoplankton EE less than 0.30 has also been predicted for a freshwater pond ecosystem and a tropical reservoir in India (Khan & Panikkar, 2009; Sreekanth et al., 2022), as well as for an artificial ecosystem in Hangzhou Bay (China) (Xu et al., 2011a). In contrast, these values were much lower than those observed in a silver carp pond polyculture in China, which ranged from 0.36 to 0.73 depending on phytoplankton size (Zhou et al., 2015). Silver carp can filter more phytoplankton than many other fish species due to the width of their gill meshes (ca. 36 µm). Spataru et al. (1983) report that their stomachs can contain as much as 95% phytoplankton. Including Silver carp (if allowed by law) or other

phytoplanktivorous (e.g. bream (*Abramis brama*)) fish species in European pond polyculture would be of interest.

Like phytoplankton EE, detritus EE (0.04–0.17) was low because few fish species consume large amounts of detritus in freshwater systems. Detritus was predicted to comprise up to 30% of diets of the fish species in the ponds (Feng et al., 2017). Fish tend to consume more zooplankton and macroinvertebrates than detritus and phytoplankton (Persic et al., 2004). However, intensive consumption of zooplankton and macroinvertebrates can cause the biomass of their food resources (detritus and phytoplankton) to accumulate, which further decreases the EE of detritus and phytoplankton.

Even with additional feed, natural food resources were essential to the diets of fish in every pond in this study. Indeed, macroinvertebrates and zooplankton were often predicted to be exploited to the maximum, which indicates that their availability may have limited the polycultures' overall productivity (Huryn, 1996). Feng et al. (2017) predicted similar EE for macrozoobenthos and macrozooplankton in a polyculture system in China (0.86 and 0.91, respectively). Even in a monoculture of grass carp in China, the predicted EE of zooplankton such as cladocerans and rotifers exceeded 0.91 (Xiao et al., 2024).

Feed EE varied among the ponds may be due to a lack of fish that could exploit the additional feed in certain ponds (D01), but it may be also due to differences in their physiological stage, as adult fish require more feed and use it more efficiently than juvenile fish (Akter et al., 2024). Like the fed polyculture of carp of Aubin et al. (2021), ponds D03 and D05, composed mainly of carp (≥ 56%), had the highest feed EE (0.98 and 0.96, respectively), unlike pond D01 (0.18), which contained 98% white fish and tench. These results are supported by values of carbon and nitrogen stable isotopes for common carp in a polyculture system with additional feed in France (Nahon et al., 2020), in which carp consumed mainly feed when it was available. Although white fish and tench can also consume feed (Nahon et al., 2024), the ponds in which they dominated had low feed EE, perhaps due to a preference for natural food resources, poor feed-distribution practices or low feed quality. In contrast, pond D02, with no carp but 8% sturgeon, had a feed EE of 0.71, which indicates that although sturgeon is classified as a carnivore, it can consume feed along with natural prey. For example, Ulikowski et al. (2003) observed that sturgeon used additional feed when it was available.

II.4.3. Influence of practices on the Finn cycling index

FCI was significantly higher in ponds with 5 or more SSC (Figure II.5d) likely because the food web and its flows among functional groups in these ponds were more similar to those in the natural environment. The positive correlation between SSC and the system omnivory index

(Figure SII.3), which reflects the ability of species to use vastly different resources, supported this result, as combining multiple functional groups of species can increase resource cycling (Ma & Kazanci, 2014). These results agreed with those of a study of natural ecosystems (including bays), which were more complex (i.e., 14 groups of fish and crustaceans) and had FCI as high as 76% (Yuan et al., 2022). All ponds in the present study had a similar connectivity index and system omnivory index (Table II.3), which indicated that they had similar structural dynamics, trophic interactions and functional roles among the species stocked. Within the assemblage of stocked species, carnivorous fish contribute significantly to resource recycling, as shown by the strong positive correlation between the FCI and their stocking density (Figure II.6b). By feeding on macroinvertebrates and juvenile fish, carnivores can increase energy transfer within the pond by releasing waste, which can increase resource cycling.

Mean FCI did not differ significantly between the ponds with or without additional inputs: feed, fertilisation and liming (Figure II.5a), perhaps due to the following factors: (1) even when fed, fish polycultures can increase resource cycling, which decreases unused resources (Xiao et al., 2024) and (2) feed has the same trophic level as detritus in Ecopath, which artificially overestimated the contribution of detritus in ponds with additional feed, thereby increasing the FCI (Christensen & Pauly, 2004). This may also explain the lack of a significant effect of the percentage of common carp on the FCI (Figure II.5c), as common carp are thought to increase efficient use of the feed. Inefficient use of additional feed decreases resource cycling, which increases the rate at which detritus accumulates in the pond (e.g., in pond D01, where the percentage of TST that flowed from detritus/feed represented 84.1% of TST). The lack of significant difference in FCI between ponds with or without additional feed, fertilisation and liming contradicts results of Aubin et al. (2021), for whom the mean FCI of a naturally fed system was 12 percentage points higher than that of a feed-fed system. The lack of significant difference in the FCI in the present study may be explained by several factors: (1) high phytoplankton biomass in all ponds (i.e., large percentages of flows from primary producers (> 58% of TST)) but which was little used, as reflected by the low phytoplankton EE (< 0.30), (2) large percentages of flows to detritus (> 51%), which indicated large amounts of unexploited biomass in the system, and (3) small percentages of flows from detritus/feed (< 12%), which indicated little biomass recycled in the system. Phytoplankton is a major source of biomass in ponds that needs to be exploited to decrease dependence on additional feed. Finally, because we set macrophyte EE to 0.49 in all ponds, it was not possible to determine its influence on FCI. This explains why the presence of grass carp had no significant effect on the FCI (Figure II.5b).

The correlation between FCI and net fish yield was not significant (Figure II.6a), likely due to the low growth rate of species stocked in L04, such as whitefish (stocked up to 90%), which

utilise natural resources but grow more slowly compared to common carp and grass carp (Kestemont, 1995; Kumar et al., 2005b), thus having little impact on net yield. This highlights the importance of enhancing resource availability with species that have higher growth rates, as this could lead to increased fish net yield. FCI was positively correlated with resource use, such as the EE of detritus and phytoplankton (Figure SII.2), which are abundant resources that were sometimes little used in ponds. However, the hierarchical agglomerative clustering highlighted the importance of fish species composition in the group of ponds D02, D03 and D04 (Figure II.7b), which had higher mean resource-use efficiency, resource cycling and net fish yield than the other two groups of ponds, perhaps due to ponds in this group including grass carp in the polyculture and having the highest SSC (7) and the two highest percentages of total biomass as carnivorous fish at stocking (12% and 15%).

II.4.4. Study limitations

Collecting data from fish farmers and having a homogeneous practice among them was challenging. Several polyculture scenarios applied to the ponds, which were co-constructed by scientists and fish farmers, represented uncommon practices for pond aquaculture in France. However, the contrast among them provided an opportunity to assess effects of species composition and feeding/fertilisation/liming on pond performances. Although fish polyculture in ponds can vary greatly, this study analysed only 8 ponds and only during one year (except for one pond, D05), which limited its ability to identify significant effects and correlations. These results can nevertheless help highlight trends and perspectives, and provide recommendations for future practices. In this study, economic performance was not considered when assessing ponds due to a lack of data on fish farmers' expenses, but it should be considered in more comprehensive assessments.

Ecopath provides a static assessment of nutrient or energy flows for a given period, but does not consider temporal dynamics of the system. Taking these temporal dynamics into account requires frequent and periodic sampling, which can be time-consuming and may be less feasible for aquaculture sectors with low profit margin. However, future studies could use Ecopath’s companion model, Ecosim, which does simulate dynamics. The lack of precise data on the diet composition of each species could have caused Ecopath to over- or underestimate the EE of resource use. Considering only the spring biomass of macroinvertebrates may have overestimated macroinvertebrate productivity, which may have caused Ecopath to underestimate macroinvertebrate EE, which was nevertheless high (0.90-0.99). In addition, Ecopath’s classification of additional feed as detritus can lead to confusion when assessing flows from the detritus. Furthermore, Ecopath does not consider biomass flows from detritus to primary producers, which makes it impossible to assess how primary producers recycle

them. Integrating this flow from detritus to primary producers in Ecopath helps to understand the entire recycling process in the pond.

II.4.5. Recommended practices

Based on indicator performances calculated in this study, to increase both fish yield, resource utilisation, and recycling, it is recommended to consider species diversity and the physiological stages (juvenile and adult) of stocked species (SSC ≥ 5). This diversity helps to optimise trophic interactions, increase resource recycling, and consequently boost fish production. It is also important to maintain a balanced percentage of carnivorous fish in the stocking (< 15%), as they enhance energy transfer through their prey and regulate juvenile populations. It is necessary to include species that utilise underexploited resources in the pond, such as phytoplankton (e.g., silver carp and bream), detritus (detritivore species), and macrophytes (e.g., grass carp, which manage aquatic vegetation in ponds). Additionally, it is essential to adjust additional inputs, including feed, liming, and fertilisation, according to production objectives and the species stocked. For example, the use of additional feed requires species that can efficiently utilise it, such as common carp. Effective management of species combinations optimises fish growth while minimising negative impacts on the environment and the overall functioning of the system.

II.5. Conclusion and perspectives

Pond farming practices in France range from very extensive to semi-intensive, mainly due to market demands and a low profit margin, which leads fish farmers to limit the use of inputs. Results for the 8 ponds indicated that those stocked with ≥ 5 SSC had higher FCI and net fish yield compared to ponds stocked with < 5 SSC. The net fish yield was significantly higher in ponds stocked with grass carp compared to those without grass carp. However, the effect of additional inputs (feed, fertilisation, and liming) on net fish yield was not significant. The lack of fish species that efficiently utilise feed and grow rapidly (such as common carp), combined with the limited additional inputs provided, may explain why these inputs did not significantly increase net fish yield.

In addition, stocking a large percentage of common carp is not necessary to achieve high net fish yield, as the pond has limitations on natural resources such as macroinvertebrates and zooplankton. Additionally, certain species compositions, such as ponds with grass carp, had higher resource-use efficiency, and improved nutrient cycling may have further increased fish yields. Resource-use efficiency depends on the species chosen and their relative stocking densities, which can increase net fish yield and nutrient cycling. Ponds stocked with common

carp and grass carp had high FCI and net fish yield, which encourages promoting this polyculture approach to develop sustainable aquaculture practices

Trophic web modelling predicted that macroinvertebrates and zooplankton play a crucial role in pond productivity and can become factors that limit fish yields. In contrast, detritus and phytoplankton were predicted to be used much less in pond polycultures; thus, it is essential to stock fish species that can use them efficiently (e.g., the phytoplanktivorous silver carp). In addition, adjusting the relative stocking densities of fish species to correspond to the natural food resources available could help optimise resource use and decrease accumulation of detritus. Moreover, production cycles should be studied over several years to monitor effects of practices over time and increase understanding of material-flow dynamics. Studies should also assess more replicates of ponds' production cycles to capture inter-annual variability and increase the reliability of results. Ultimately, this work can serve as a basis for re-evaluating pond production practices in France, practices that need to be reconsidered collaboratively with all stakeholders in the sector, and for developing tools to design innovative polyculture systems and to increase their performance.

Acknowledgements

This study was performed in the SEPURE project, funded by the European Maritime, Fisheries and Aquaculture Fund. We thank the teams from ITAVI (especially Jésabel Laithier and Aurélien Tocqueville) for collecting data from the ponds. We also thank Stephanie Llopis for identifying zooplankton.

II.6. Conclusion du chapitre

Ecopath a été utilisé pour évaluer les performances de 8 étangs de polyculture exploités par des pisciculteurs en France. Les étangs étudiés ont présenté une forte hétérogénéité dans les pratiques d'élevage, notamment en ce qui concerne la composition et le nombre d'espèces, les classes de taille des poissons empoissonnés, ainsi que dans les pratiques d'alimentation exogène, de fertilisation et de chaulage. Les performances observées ont également varié selon ces pratiques : le rendement en poisson (87–635 $kg \cdot ha^{-1}$), le recyclage (4–25%) et l'efficience écotrophique de l'aliment exogène (0,18–0,99). Quel que soit les étangs, les efficiences écotrophiques des macroinvertébrés benthiques et du zooplancton ont été élevées (0,90–0,99 et 0,55–0,99, respectivement), tandis que celles du phytoplancton et des détritus sont restées faibles (≤ 0,29 et ≤ 0,17, respectivement). Néanmoins, les diètes des différentes espèces de poisson combinées influencent les performances de productivité et de recyclage des polycultures.

Les hypothèses initialement posées dans ce chapitre sont examinées ci-après :

- **H1** : Une augmentation du nombre des espèces et de classes de tailles de poissons augmente le rendement en poisson et le recyclage.

L'hypothèse a été validée. Cette validation est probablement due à une meilleure valorisation des ressources endogènes et exogènes par des espèces et des tailles d'individus offrant une large gamme de diète. Ce résultat pourrait également être lié au choix des espèces dans la polyculture analysée.

- **H2** : L'empoissonnement avec une biomasse de carpe commune supérieure à 50% induit un rendement élevé en poisson.

L'hypothèse n'a pas été validée. Les fortes densités de carpe commune n'ont pas nécessairement induit des rendements supérieurs par rapport à des polycultures sans carpe commune ou avec de faibles densités. L'empoissonnement d'une biomasse importante en carpe commune nécessite des ressources endogènes et exogènes capables de soutenir leur taux de croissance rapide, alors que de nombreux étangs ont présenté des ressources endogènes limitées, notamment en macroinvertébrés benthiques et en zooplancton.

- **H3** : L'apport d'un aliment exogène réduit la dépendance aux ressources endogènes en polyculture semi intensive.

L'hypothèse n'a pas été validée. L'absence d'espèces valorisant efficacement l'aliment exogène, comme la carpe commune dans les étangs avec apport alimentaire, ainsi que la préférence alimentaire d'autres espèces, telles que le gardon et la tanche, pour les ressources

endogènes, pourraient l'expliquer. En systèmes extensifs et semi-intensifs, les ressources endogènes restent importantes pour augmenter le rendement en poisson. L'apport d'aliment exogène peut contribuer soit directement à la croissance des poissons soit indirectement par le renforcement des ressources endogènes.

- **H4** : La présence de la carpe herbivore dans une polyculture augmente le rendement en poisson et le recyclage.

L'hypothèse a été validée pour l'augmentation du rendement, mais pas pour le recyclage. Les carpes herbivores ont occupé une niche trophique laissée vacante par les autres espèces, ce qui a contribué à augmenter le rendement dans les étangs où elles étaient présentes. Cependant, au niveau du recyclage, aucune différence n'a été observée entre les étangs avec et sans carpe herbivore, en raison de l'efficience écotrophique des macrophytes, fixée par défaut faute de données sur leur production de biomasse. Or, cette ressource endogène, que les carpes herbivores sont censées valoriser, aurait pu contribuer à augmenter le recyclage.

Pour répondre à la question : est-il possible d'identifier une ou des combinaisons de poissons performantes en fonction de leur rendement, de leur valorisation des ressources endogènes et exogènes et de leur capacité de recyclage à l'aide d'un modèle des relations trophiques, tel qu'Ecopath ?

Ecopath a pu mettre en évidence les performances des étangs de polyculture. Les combinaisons d'espèces incluant la carpe herbivore, avec une biomasse limitée de carpe commune, ont montré des performances de niveau élevé. Aussi, la densité des espèces carnivores était positivement corrélée avec le rendement et le recyclage ; cependant, leur biomasse doit être contrôlée pour éviter une prédation trop élevée.

Ces performances de la polyculture peuvent être modulées par :

- le nombre d'espèces et classes de taille, ainsi que le choix des espèces,
- la capacité des espèces à valoriser les ressources endogènes et exogènes disponibles, soulignant l'importance de la matrice de diète dans Ecopath. Cette dernière constitue une limite de l'étude, car elle n'a pas été issue d'observations directes, mais définie à partir des données disponibles dans la littérature.
- l'ajustement des combinaisons de poissons en fonction des ressources disponibles.

Ainsi, il est pertinent de prendre en compte ces caractéristiques pour concevoir une polyculture performante. Cependant, il manque des méthodes permettant d'intégrer ces critères de performance dans la conception de la polyculture. Développer une telle approche, en s'appuyant notamment sur Ecopath, est un objectif de cette thèse.

Chapitre III. Conception des combinaisons de poissons performantes à l’aide de la modélisation des relations trophiques : développement d’un cadre logique

III.1. Introduction du chapitre

La différence de performance entre les différentes combinaisons d'espèces de poisson étudiées (chapitre II) a été mise en évidence en comparant leur efficiences écotrophiques et leurs capacités de recyclage via le modèle Ecopath. Ainsi, dans ce chapitre III, la problématique consistait à déterminer comment définir une combinaison d'espèces qui améliorerait à la fois l'efficience écotrophique, le recyclage et la productivité piscicole, ou éventuellement d'autres performances recherchées par les pisciculteurs. L'objectif a été de concevoir un cadre logique servant de guide pour définir une combinaison d'espèces capable d'atteindre les niveaux de performance recherchés. Le principe repose sur la recherche d'une optimisation de la production piscicole simulée selon la production des ressources endogènes et les apports exogènes. Cette approche repose sur la modélisation des relations trophiques à travers la simulation de combinaisons d'espèces, en s'appuyant sur des données d'expériences empiriques.

Nous avons formulé les hypothèses suivantes :

H1 : La simulation de plusieurs combinaisons d'espèces avec des proportions variables permettra d'identifier au moins une combinaison qui réponde aux objectifs de performance attendus à l'aide de la modélisation du réseau trophique.

H2 : La mortalité et la croissance des poissons sont les facteurs les plus influents des performances prédites par la modélisation des relations trophiques.

Ce chapitre détaille un cadre logique proposé pour concevoir des combinaisons d'espèces de poisson. Celui-ci s'articule autour de l'établissement des objectifs, de la démarche de choix des espèces piscicoles et de la définition de leurs proportions. Un exemple d'application est présenté, suivi d'une analyse de sensibilité des paramètres mobilisés.

III.2. Introduction

La conception d'un système complexe comme la polyculture de poissons ne se limite pas à la combinaison des différentes espèces de poisson dans un même étang. Elle requiert une analyse approfondie des interactions entre les espèces de poisson sélectionnées ainsi qu'entre celles-ci et leur environnement afin d'optimiser les bénéfices de cette combinaison d'espèces (Chirwa et al., 2019; Milstein, 1992). Jusqu'à présent, la pratique couramment utilisée est l'approche empirique, fondée sur des essais, des erreurs et l'expérience pratique des pisciculteurs. Dans cette conception empirique, les espèces de poisson et leurs proportions sont sélectionnées sans cadre prédéfini. La sélection des espèces s'appuie sur la connaissance de la capacité des espèces à valoriser les ressources endogènes et exogènes éventuellement apportés dans l'étang. La proportion des espèces est définie à l'aide d'expériences empiriques, puis ajustée en fonction des résultats obtenus (Alim et al., 2005; Ibrahim & Naggar, 2010). Cette conception ne permet pas d'explorer une large gamme de combinaisons d'espèces et de proportions différentes. Elle ne permet pas non plus de s'adapter aux changements environnementaux, qu'il s'agisse du contexte économique pour améliorer la rentabilité, des changements climatiques ou encore des variations des facteurs environnementaux, qui ont un impact déterminant sur la croissance des espèces de poisson ainsi que celle des autres composantes de la biodiversité associées (Boyd, 1997).

Dans les systèmes extensifs, les poissons se nourrissent principalement des ressources endogènes dans les étangs. La quantité et le type des ressources endogènes consommées influencent directement la croissance des poissons selon l'espèce considérée (Rahman et al., 2008a). La disponibilité et la productivité des ressources endogènes dépendent de plusieurs facteurs, notamment des facteurs pédoclimatiques (par exemple la nature et la fertilité du sol, la pluviométrie, l'insolation) et des caractéristiques physico-chimiques de l'eau de l'étang (par exemple la température, la turbidité, la concentration en oxygène dissous, le pH, les teneurs en sels nutritifs tels que les nitrates (NO_3^-), l'ammonium (NH_4^+) et les orthophosphates (PO_4^{3-})). La productivité de ces ressources endogènes peut être stimulée par le pisciculteur, notamment par la fertilisation et le chaulage, et l'alimentation des poissons peut être complétée par l'apport d'aliments exogènes. Cependant, des apports excessifs de ressources exogènes peuvent altérer la qualité environnementale du milieu. Par exemple, une accumulation importante d'aliments exogènes non consommés va enrichir le milieu en nutriments, l'appauvrir en oxygène, et ainsi provoquer une eutrophisation qui nuit à la santé et à la croissance des poissons (Henriksson et al., 2018). Ce phénomène peut cependant être maîtrisé dans une polyculture bien gérée, notamment par la sélection judicieuse des espèces, une gestion rationnelle de leurs proportions et des ressources endogènes et exogènes. Par

exemple, Xia et al. (2013) ont montré qu'une augmentation de la proportion de carpe argentée (*Hypophthalmichthys molitrix)* (filtreuse de plancton) dans la biomasse des espèces combinées augmentait la proportion de matière organique particulaire dans sa diète. Rahman et al. (2008a) ont mis en évidence que la combinaison du rohu (*Labeo rohita*) avec la carpe commune (*Cyprinus carpio*) entraînait une accumulation plus importante d'azote et de phosphore dans le plancton et les poissons, par rapport à la combinaison du rohu avec le calbasu (*Labeo calbasu*), bien que la carpe commune et le calbasu soient benthivores. Il est ainsi essentiel de définir une stratégie qui peut prendre en compte, à la fois, les facteurs pédoclimatiques, les caractéristiques physico-chimiques de l'étang et les apports éventuels du pisciculteur, afin d'orienter la sélection des espèces de poisson et d'adapter la productivité des ressources endogènes et exogènes aux poissons sélectionnés.

Outre la prise en compte des facteurs environnementaux, la sélection des espèces de poisson à combiner et de leurs proportions doit être adapté aux objectifs du pisciculteur, car cette sélection conditionne le rendement, la performance économique et la qualité de l'eau (Barcellos et al., 2012; Jena et al., 2007; Kumar et al., 2005c). Barcellos et al. (2012) ont montré que dans une polyculture composée de carpe commune (40 % de la biomasse totale d'empoissonnement), carpe herbivore (*Ctenopharyngodon idella*) (30 %), carpe argentée (15 %) et carpe à grosse tête (*Aristichthys nobilis*) (15 %), une substitution de 25 % de la carpe commune par deux espèces omnivores, *Rhamdia quelen* (13 %) et *Oreochromis niloticus* (9 %), ont augmenté le rendement de 62 % (passant de 3347 à 5230 kg ha^{-1}). Par contre, des substitutions de 50 % et 75 % de la carpe commune ont multiplié significativement la concentration de phosphore dans l'eau (par 6 et 4, respectivement) en raison d'une faible valorisation des nutriments (Barcellos et al., 2012). Les résultats de ces conceptions empiriques montrent l'importance de la densité des espèces de poisson et du rôle trophique que jouent celles-ci dans la valorisation des ressources endogènes et exogènes, influençant ainsi leur performance en termes de productivité, de rentabilité économique et d'impacts environnementaux. Toutefois, l'identification d'une combinaison optimale d'espèces de poisson par la conception empirique nécessite un grand nombre d'expérimentations, ce qui rend difficile l'exploration de toutes les combinaisons possibles.

Pour mieux concevoir une polyculture, un cadre logique peut être développé afin de fournir une méthode structurée pour guider la sélection et la proportion des espèces de poisson à combiner, en tenant compte des objectifs des pisciculteurs, des facteurs environnementaux et des interactions entre les poissons et les autres composantes de la biodiversité dans un étang. Un exemple d'un cadre logique a été développé récemment par Lecocq et al. (2024) pour identifier une combinaison optimale des espèces de poisson en polyculture. Il a comme

avantages de pouvoir intégrer une liste exhaustive d'espèces sans *a priori*, de prendre en compte la compatibilité et la complémentarité entre elles, ainsi que les facteurs environnementaux et les enjeux socio-économiques. Contrairement à la conception empirique, la sélection des espèces dans leur cadre logique repose sur la modélisation, mais elle ne prend pas en compte les proportions respectives des espèces de poisson combinées ni les spécificités de l'étang (par ex., la surface, la qualité de l'eau, les ressources endogènes et exogènes). Ainsi, il semble nécessaire de développer un nouveau cadre logique capable d'intégrer ces éléments, en particulier les proportions des espèces, car elles conditionnent directement l'équilibre et la performance de la polyculture (Feng et al., 2022).

Les performances de la polyculture en étang dépendent des relations trophiques, principalement entre les espèces de poisson combinées, les producteurs primaires (par ex., le phytoplancton, les macrophytes) et les bactéries, qui jouent un rôle essentiel dans la décomposition de la matière organique et le recyclage des nutriments (Milstein, 2012; Rahman & Verdegem, 2007; Tarigan et al., 2025). Le zooplancton et les macroinvertébrés constituent également des composantes clés du réseau trophique, contribuant à la productivité et à l'équilibre de l'écosystème. La modélisation du réseau trophique s'avère nécessaire pour prendre en compte simultanément ces différentes composantes ainsi que leur évolution. À cet égard, Ecopath est largement utilisé pour modéliser et analyser ces relations trophiques dans les systèmes aquatiques ; il repose sur le principe d'équilibre de masse et d'énergie, appliqué à la consommation des groupes trophiques du système (Christensen & Walters, 2024). Il caractérise ainsi l'efficience écotrophique (EE) de chaque groupe trophique (c'est-à-dire, la fraction de production consommée par les consommateurs), les flux entre groupes trophiques, ainsi que les flux de recyclage.

Des études ont utilisé Ecopath pour évaluer la capacité de charge de l'introduction d'une espèce dans un système donné (Sreekanth et al., 2022; Xu et al., 2011b) ou pour comparer la valorisation des ressources endogènes et exogènes et des processus de recyclage entre différents systèmes de polyculture (Aubin et al., 2021; Feng et al., 2018). Ecopath caractérise donc les performances des systèmes de polyculture. En utilisant les données d'expériences empiriques, Ecopath peut être utilisé pour identifier des combinaisons d'espèces répondant à ces critères de performance. L'objectif de cette partie de la thèse a été de développer un cadre logique pour définir des combinaisons d'espèces répondant aux objectifs des pisciculteurs en utilisant une approche de modélisation trophique.

III.3. Cadre logique

Ce cadre logique en 9 étapes (Figure III.1) a été développé afin de guider la conception d'un nouveau scénario de polyculture, défini ici comme une combinaison d'espèces de poisson identifiée à l'issue de ce processus.



Figure III.1: Cadre logique développé pour concevoir un nouveau scénario de polyculture performant

Etape 1 : Définition des objectifs de l'élevage

Les objectifs de l'élevage déterminent la sélection des espèces ainsi que l'ensemble des décisions liées à sa gestion. Généralement défini par les pisciculteurs, les objectifs orientent toutes les actions de production. Trois catégories d'objectifs peuvent être considérées : (i) la recherche de bons niveaux de productivité (Kumar et al., 2005b; Sahu et al., 2007), qu'elle concerne l'ensemble des espèces élevées ou une espèce spécifique ; (ii) de rentabilité (Henry-Silva et al., 2015; Sharma et al., 1999), que ce soit par la diversification des produits ou par une activité à finalité récréative; et (iii) des performances environnementales, par la valorisation des ressources endogènes et exogènes et par le recyclage des nutriments (Boyd et al., 2007; Chary et al., 2024; Valenti et al., 2018).

Etape 2 : Sélection des espèces à combiner

Cette étape consiste à identifier et à sélectionner les espèces à combiner qui répondent aux objectifs et qui sont disponibles à l'empoissonnement. Les espèces dans une polyculture jouent un rôle important dans sa performance, et les critères utilisés pour les sélectionner dépendent des objectifs du pisciculteur. Les espèces sélectionnées devraient être ainsi productives, rentables et/ou capables de valoriser des ressources endogène et exogènes (Henriksson et al., 2021). Dans une perspective de durabilité de la polyculture, il est fortement recommandé de sélectionner la combinaison d'espèces qui optimise ces trois critères.

- L'augmentation de la productivité en polyculture repose sur la sélection d'espèces qui ont une croissance rapide, un taux de mortalité intrinsèque et extrinsèque faible et une bonne capacité d'adaptation à une large gamme de facteurs environnementaux (par ex., température, oxygène dissous, pH, turbidité) (Billard & Berni, 2004; Bosma & Verdegem, 2011). Elle implique également l'introduction d'espèces capables d'exploiter plus efficacement les ressources endogènes et exogènes (Billard & Berni, 2004; Rahman, 2015b) ou de favoriser la disponibilité des nutriments.

Encadré 1 : Exemples d'espèces favorisant la productivité utilisées en polyculture

En polyculture en étang, la carpe commune (*Cyprinus carpio*) et le tilapia (*Oreochromis* spp.) sont souvent sélectionnés en raison de leur potentiel de croissance élevé, de leur capacité à s'adapter à une grande diversité de ressources endogènes (macrophytes, zooplancton et insectes) et de leur large tolérance aux variations des facteurs environnementaux (Adámek et al., 2016; Wang & Lu, 2016). La carpe commune est particulièrement utilisée en polyculture en raison de sa croissance rapide : en milieu tropical (par ex., au Bangladesh), une carpe peut multiplier son poids à l'empoissonnement par 32 à 60 en seulement 4 mois (Wahab et al., 1995), tandis qu'en milieu tempéré (par ex., en France), elle peut le multiplier par 14 à 36 en

9 mois (Aubin et al., 2021). Le tilapia est également utilisé en polyculture pour la même raison : un individu peut multiplier son poids à l'empoissonnement par 10 à 15 en 4 mois (Akter et al., 2024).

Certaines espèces enrichissent l'environnement en nutriments. Par exemple, la carpe commune, à cause de son comportement fouisseur, stimule la production de phytoplancton et zooplancton, ce qui profite aux poissons filtreurs de plancton comme le rohu (*Labeo rohita*) (Rahman, 2015a). La carpe herbivore (*Ctenopharyngodon idella*), qui consomme une grande quantité de macrophytes pouvant atteindre la moitié de son poids par jour, favorise la production de phytoplancton par la fertilisation par ses fèces, contribuant ainsi à augmenter la croissance des poissons filtreurs de phytoplancton, comme la carpe argentée (*Hypophthalmichthys molitrix*) (Kumar et al., 2005b).

Le panga (*Pangasianodon hypophthalmus*), le poisson-chat africain (*Clarias gariepinus*), le poisson-chat américain (*Ictalurus punctatus*) et la perche grimpeuse (*Anabas testudineus*) sont aussi utilisées en polyculture puisqu'ils tolèrent une large gamme de teneurs en oxygène, car ils possèdent une vessie natatoire modifiée leur permettant de respirer de l'air (Lefevre et al., 2014; Mondal et al., 2010).

- Pour que la polyculture soit viable financièrement, les pisciculteurs peuvent utiliser soit des espèces productives, soit des espèces ayant une valeur économique élevée, comme certains poissons carnivores (Henriksson et al., 2021). Des espèces carnivores telles que le sandre (*Sander lucioperca*), la perche commune (*Perca fluviatilis*) ou le black-bass (*Micropterus salmoides*) sont couramment utilisées en polyculture en Europe pour augmenter la rentabilité (Billard, 1980; Lecocq et al., 2024; Thomas et al., 2021).

- La valorisation des ressources endogènes et exogènes peut réduire des impacts environnementaux en diminuant l'utilisation d'intrants et les rejets de l'élevage, ce qui contribue à la durabilité environnementale (Valenti et al., 2018). Il s'agit de combiner des espèces de manière à exploiter leur complémentarité trophique par la combinaison d'espèces herbivores, carnivores, planctivores et détritivores, qui exploitent différentes ressources endogènes du système. Cette valorisation s'opère aussi en occupant les différentes niches spatiales : la zone benthique au fond de l'étang et la zone pélagique dans la colonne d'eau. La valorisation peut également concerner des aspects comportementaux, notamment une complémentarité temporelle, par la combinaison d'espèces aux activités alternées, diurnes vs. nocturnes (Thomas et al., 2021).

Encadré 2 : Exemples d'espèces présentant des complémentarités trophiques et spatiales en polyculture

L'exemple le plus connu d'une polyculture fondée sur la complémentarité trophique est celui des carpes chinoises, développée en Chine il y a d'environ 1000 ans (Hao-Ren, 1982) : la carpe herbivore (*Ctenopharyngodon idella*), qui consomme des macrophytes ; la carpe argentée (*Hypophthalmichthys molitrix*), qui filtre le phytoplancton ; et la carpe à grosse tête (*Aristichthys nobilis*), qui consomme principalement le zooplancton (Ruddle & Christensen, 1993).

Un autre exemple d'une polyculture fondée sur les complémentarités trophique et spatiale est celui des carpes indiennes majeures : le catla (*Catla catla*), qui consomme principalement le zooplancton en surface ; le rohu (*Labeo rohita*), qui consomme le phytoplancton et les particules organiques dans la colonne d'eau ; et le mrigal (*Cirrhinus mrigala*), qui consomme les détritus et les micro-organismes au fond de l'étang (Kestemont, 1995; Sahu et al., 2007)

Etape 3 : Estimation de la performance zootechnique des espèces sélectionnées

Cette étape vise à estimer le poids moyen individuel des poissons à l'empoissonnement et la productivité potentielle de la combinaison d'espèces sélectionnées pendant la durée d'élevage. La sélection des espèces à combiner en polyculture doit tenir compte de leurs relations trophiques, notamment de la compétition interspécifique et de la prédation (Lévy et al., 2025), cette dernière qui constitue la relation négative la plus critique (Lecocq et al., 2024; Lévy et al., 2025). L'objectif est donc de minimiser autant que possible les relations négatives, soit spatiale ou comportementale, afin de favoriser la cohabitation et la production (Boyd et al., 2020; Milstein, 1992; Thomas et al., 2021). Pour les espèces élevées sans séparation (par des cages ou filets) (Mandal et al., 2014), la maitrise des tailles relatives des poissons introduits est essentielle pour limiter la prédation entre eux. Par exemple, dans une étude des relations entre le sandre et ses poissons-proies, ces derniers mesuraient en moyenne entre 10 et 20 % de la longueur des sandres (Dörner et al., 2007). Ainsi, maîtriser et sélectionner les tailles relatives des poissons à l'empoissonnement dans le modèle est essentiel pour simuler la croissance de chaque espèce dans les scénarios. Le poids moyen individuel des poissons, qui constitue l'une des données de base dans la conception des scénarios, conditionne la croissance, la densité d'empoissonnement ainsi que le taux et la qualité de l'aliment à distribuer. Le poids moyen individuel des poissons peut être obtenu auprès des fournisseurs d'alevins ou des bases de données de production des pisciculteurs.

La méthode la plus simple pour décrire la productivité consiste à calculer l'augmentation du poids moyen individuel pendant le cycle (Li et al., 2021a), tout en prenant en compte la perte

en effectifs due à la mortalité. Pour ce faire, il faut estimer pour chaque espèce le poids moyen individuel (W_f) et l'effectif final (N_f), qui peuvent être calculés en fonction du taux de croissance spécifique (TCS, en % jour^{-1}) et de la mortalité (M, en %), respectivement (Dumas et al., 2010) :

$$W_f = W_i \times \exp^{((TCS \times D) / 100)} \quad \text{(Eq. 1)}$$

$$N_f = N_i \times (1 - M / 100) \quad \text{(Eq. 2)}$$

avec N_i : effectif initial, W_i : poids moyen individuel initial (g) et D : durée d'élevage (jours)

Ainsi, nous proposons de fixer ces deux paramètres biologiques pour chaque espèce : le taux de croissance spécifique et le taux de mortalité. Toutefois, le poids moyen individuel final (W_f) peut être estimé autrement, par exemple avec un modèle basé sur le coefficient de croissance thermique (Jobling, 2003) ou le modèle de Von Bertalanffy (1938), mais ces modèles nécessitent des données supplémentaires, telles que la température moyenne journalière ou la longueur asymptotique maximale, respectivement. Les valeurs de ces paramètres peuvent être obtenues à partir de la littérature, d'expérimentations ou d'observations chez les pisciculteurs. Enfin, la biomasse finale de chaque espèce (B_f) est égale à $W_f \times N_f$.

Etape 4 : Définition de la biomasse totale d'empoissonnement et la durée d'élevage

Cette étape consiste à définir la biomasse totale d'empoissonnement et la durée d'élevage. La première correspond à la biomasse totale des poissons introduits dans l'étang ou le milieu d'élevage. Elle doit être relative à la surface ou au volume disponible et dimensionnée pour optimiser l'utilisation des ressources du milieu. Elle varie en fonction du niveau d'intensification des pratiques d'élevage (par ex., les apports alimentaires externes, l'utilisation d'aérateurs pour augmenter la teneur en oxygène) (Cruz et al., 2008). Dans un système extensif, elle doit être adaptée à la capacité de charge du milieu (Ross et al., 2013), définie comme la quantité d'organismes que le milieu peut soutenir indéfiniment sans se dégrader, compte tenu des ressources endogènes, de l'habitat, de l'espace et de la qualité de l'eau (Costa-Pierce, 2013).

Déterminer la capacité de charge est complexe puisqu'elle dépend de plusieurs facteurs, notamment de la qualité physico-chimique du milieu et de la disponibilité et la productivité des ressources endogènes (Ferreira et al., 2013; Weitzman & Filgueira, 2020). Des modèles comme Ecopath (Dong et al., 2021b; Xu et al., 2011b) peuvent être utilisés à cet effet (Byron & Costa-Pierce, 2013; Weitzman & Filgueira, 2020). A défaut d'informations précises sur la capacité de charge, la biomasse totale d'empoissonnement peut être estimée à partir de données de la littérature ou des pratiques et de l'expérience des pisciculteurs. Il faut toutefois l'estimer soigneusement, car elle influence directement la productivité, la valorisation des

ressources et, par conséquent, la performance globale du système (Li et al., 2021b). Par exemple, une densité trop élevée peut rendre les poissons plus vulnérables au manque des ressources endogènes et exogènes, favoriser le stress chronique et accélérer la propagation des maladies, avec des conséquences sur leur physiologie, compromettant ainsi leur croissance et leur bien-être (Vaishali et al., 2024).

La durée d'élevage correspond à celle entre l'empoissonnement et la récolte, qui est généralement la durée nécessaire pour que les poissons atteignent une taille commerciale. Néanmoins, cette durée dépend également des objectifs du pisciculteur, qui peut décider de privilégier la production d'une espèce destinée à la vente, de pré-grossir d'autres espèces afin d'alimenter d'autres cycles de production, ou éventuellement de pêcher uniquement certaines espèces, puisque celles-ci peuvent atteindre la taille commerciale plus rapidement que d'autres. Il convient de simuler la durée requise par l'espèce la plus longue à élever jusqu'à la taille commerciale, tout en tenant compte du nombre de cycles réalisables pour les espèces à cycle plus court sur cette même durée. Par exemple, dans une combinaison incluant le tilapia (nécessitant 4 mois) et d'autres espèces comme le rohu, le catla et la carpe argentée (nécessitant environ 24 mois) (Akter et al., 2024), il faut simuler six cycles de production de tilapia pour un cycle des autres espèces. Par contre, la durée d'un test expérimental peut être plus courte, mais elle doit rester suffisante pour évaluer l'évolution de la productivité.

Etape 5 : Estimation des ressources endogènes et exogènes

Cette étape consiste à estimer la biomasse et la productivité des ressources endogènes dans l'étang et, si présents, des apports en aliments exogènes pouvant être valorisés par les espèces de poisson sélectionnées. Les ressources qui contribuent significativement au fonctionnement de l'écosystème, même si elles ne sont présentes que temporairement (par ex., les têtards (Altig et al., 2007)), doivent être prises en compte. L'estimation de ces ressources est plus fiable lorsqu'elle est basée sur les données d'échantillonnage du milieu d'élevage. À défaut, des données de la littérature sur des milieux similaires peuvent être utilisées.

Les ressources peuvent être regroupées selon la similarité de leurs rôles fonctionnels dans le milieu (Christensen & Walters, 2024). Parmi les groupes de ressources fréquemment observés, les protocoles suivants peut être utilisés pour l'échantillonnage et le calcul de leur biomasse et de leur productivité, en raison de leur simplicité d'application, de leur adaptation aux milieux comme les étangs et de leur fréquence d'utilisation pour les modèles de relations trophiques tels qu'Ecopath :

- Macroinvertébrés et zooplancton : protocole de Roucaute et al. (2024)
- Macrophytes : protocole AFNOR XP T90-328 (2010)
- Phytoplancton : basé sur la concentration de la chlorophylle *a* (Reynolds, 2006)
- Détritus : méthode de calcul de Christensen & Pauly (1993)

Etape 6 : Elaboration de la matrice des diètes

Cette étape consiste à élaborer la matrice des diètes, qui est incontournable pour la modélisation des réseaux trophiques. Elle quantifie les relations trophiques en spécifiant la proportion de chaque ressource dans la diète de chaque consommateur. Ces données peuvent être obtenues via une observation directe, une analyse des contenus stomacaux (Giles et al., 1990), ou des méthodes indirectes plus poussées, telles que les analyses d'ADN environnemental (Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019), l'étude des profils d'acides gras (Bowen & Iverson, 2013) ou l'utilisation des isotopes stables de carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) (Fry & Sherr, 1989). Ces données peuvent être aussi extraites de la littérature, par exemple via FishBase (Froese & Pauly, 2025). Toutefois, il faut privilégier la littérature portant sur les ressources endogènes et exogènes disponibles, les milieux d'élevage et les combinaisons d'espèces similaires aux conditions d'élevage étudiées, qui varient fréquemment pour les espèces omnivores (par ex., carpes, tilapias). À défaut de données précises, la diète peut être estimée en utilisant le régime connu d'une espèce proche présentant un comportement alimentaire similaire.

Etape 7 : Modélisation des scénarios de combinaison d'espèces

Cette étape consiste à générer l'ensemble des combinaisons possibles entre les espèces, puis à analyser leurs relations trophiques avec les ressources endogènes et exogènes, en fonction des paramètres zootechniques définis.

Etape 7.1 : Répartitions possibles de la biomasse entre les espèces

D'abord, il faut générer les scenarios de la combinaison d'espèces. Il s'agit de repartir la biomasse totale initiale entre les espèces sélectionnées en générant un grand nombre de combinaisons de pourcentages possibles sans *a priori*. Chaque combinaison d'espèces, exprimée en pourcentages de la biomasse totale, constitue un scénario distinct. Cette sous-étape est le cœur du cadre logique, car la productivité ou l'EE des ressources endogènes et exogènes peut varier en fonction du pourcentage initial de chaque espèce. Stocker une biomasse de poissons adaptée aux ressources endogènes et exogènes dans le milieu d'élevage peut augmenter les performances (Milstein, 1992; Thomas et al., 2021). Pour chaque scénario, chaque espèce est associée à un pourcentage de 1 % à 99 % de la biomasse

totale, avec un incrément de 2 % ou 5 % (pour diminuer le nombre de scénarios à simuler). Il est déconseillé d'utiliser un incrément de 10 % ou plus, qui peut négliger des scénarios intermédiaires potentiellement performants. Pour générer automatiquement les répartitions de pourcentages des espèces, il faut définir la plage de pourcentages que peut avoir chaque espèce selon le pas d'incrément utilisé. Les valeurs sont ensuite attribuées à chaque espèce pour créer toutes les combinaisons possibles à l'aide de la fonction *expand.grid()* sous R. Seules les combinaisons dont la somme est exactement 100 % sont conservées, puis chaque pourcentage est multiplié par la biomasse totale, permettant ainsi de répartir automatiquement la biomasse entre les espèces.

Etape 7.2 : Modélisation des combinaisons possibles d'espèces

Ensuite, il faut modéliser les scénarios de combinaison possibles d'espèces de poisson en fixant les ressources endogènes et exogènes et leur utilisation définie par la matrice des diètes. Pour ce faire, le package *Rpath* (Lucey et al., 2020), la version R du logiciel Ecopath, est utilisé afin de générer et de modéliser ce grand nombre de scénarios. Il modélise l'équilibre trophique des flux entre les groupes trophiques dans un scénario donné (par ex., il calcule l'EE de chaque groupe trophique) (Lucey et al., 2020). Chaque groupe trophique regroupe la/les espèce/s de poissons ou la/les ressource/s qui partage/nt un même rôle fonctionnel et un régime alimentaire similaire dans le milieu. Ensuite, pour analyser les réseaux trophiques de façon avancée et calculer des indicateurs de performance, comme l'indice de cycle de Finn (FCI) (Borrett et al., 2014), le package *enaR* (« Ecological Network Analysis ») (Borrett et al., 2014) est couplé à *Rpath*. Puisque ces deux packages utilisent des formats d'entrée différents, il est nécessaire de convertir des sorties de *Rpath* en données d'entrée compatibles avec *enaR*.

Dans la version originale de *Rpath*, la simulation d'un scénario est interrompue si ses groupes trophiques et flux de biomasse ne sont pas équilibrés (par ex., l'EE d'un groupe trophique est plus grande que 1). Afin de simuler l'ensemble des scénarios, y compris ceux qui ne sont pas en équilibre, cette contrainte a été désactivée dans *Rpath*.

Pour chaque groupe trophique du scénario, la biomasse (moyenne et éventuellement accumulée), le ratio de la production par la biomasse (P:B) et le ratio de la consommation par la biomasse (Q:B) sont calculés. La matrice des diètes (élaborée dans l'étape 6) est également nécessaire (Christensen et al., 2024; Lucey et al., 2020). Pour les groupes trophiques poissons, les équations d'Aubin et al. (2021) peuvent être utilisées pour calculer la biomasse et le ratio P:B (Tableau III.1) :

Tableau III.1. Équations utilisées pour calculer la biomasse moyenne (B), le poids moyen individuel (W), l'effectif moyen (N), le taux de mortalité naturelle (Z), le ratio de la production par la biomasse (P:B) et la biomasse accumulée (BA) des poissons

Équations		Variables
Biomasse moyenne	(Eq. 3)	W_f : poids moyen individuel final
$B = N \times W$		W_i : poids moyen individuel initial
Poids moyen individuel	(Eq. 4)	N_f : effectif final
$W = (W_f + W_i) / 2$		N_i : effectif initial
Effectif moyen	(Eq. 5)	B_f : biomasse finale
$N = (N_f - N_i) / Z$		B_i : biomasse initiale
Taux de mortalité naturelle	(Eq. 6)	
$Z = -\ln(N_f / N_i)$		
Ratio de la production par la biomasse	(Eq. 7)	
$P:B = BA / B + Z$		
Biomasse accumulée	(Eq. 8)	
$BA = B_f - B_i$		

Pour les groupes trophiques poissons, le ratio de la consommation par la biomasse (Q:B) peut être estimé avec l'équation empirique de Palomares & Pauly (1989) :

$$Q:B = 10^{(7{,}964 - 0{,}204 \log W_\infty - 1{,}965\, T' + 0{,}083A + 0{,}532h + 0{,}398d)} \qquad \text{(Eq. 9)}$$

avec :

- W_∞ : poids humide asymptotique (en g), calculé selon la relation $W_\infty = a\, L_\infty^b$, avec
  - a et b : constantes de la relation longueur-poids
  - L_∞ : longueur asymptotique, estimée à partir de la longueur maximale (L_{max}, en cm) ; $L_\infty = 10^{(0.044 + 0.9841 \log L_{max})}$
- T' : calculée à partir de la température moyenne en °C (T) ; T' = 1000 / (T + 273.1)
- A : rapport d'aspect de la nageoire caudale, obtenu par le rapport entre le carré de la hauteur de la nageoire caudale et sa surface
- h et d : variables liées au comportement alimentaire ; herbivore (h = 1, d = 0), détritivore (h = 0, d = 1) ou carnivore (h = d = 0)

Encadré 3 : Conversion des sorties de *Rpath* pour *enaR*

Pour évaluer les scénarios avec *enaR*, ils doivent d'abord être analysés avec *Rpath*, puis convertis dans un format exploitable par *enaR*. Comme données d'entrée, *enaR* a besoin de : la liste des catégories des groupes trophiques dans chaque scénario, la matrice des diètes incluant les flux vers les détritus, les flux d'exportation et d'importation, ainsi que la respiration et la biomasse de chaque groupe trophique. Nous avons développé les étapes de conversion dans R :

a. Catégorisation des groupes trophiques

D'abord, il faut catégoriser la liste de chaque groupe trophique du scenario. Le « type » de chaque groupe trophique dans *Rpath* (0 : consommateur, 1 : producteur primaire, ou 2 : non vivant (par ex., détritus, aliment)) est classé en groupe « vivant » ou « non vivant », car ces deux groupes n'ont pas les mêmes dynamiques.

b. Calcul de la consommation

La quantité totale de matière consommée par chaque groupe trophique (la matrice de consommation (QQ)) est calculée en fonction de la matrice des diètes (DC), le ratio de la consommation par la biomasse (Q:B) et la biomasse (Biomass) dans *Rpath* : QQ(i, j) = DC(i, j) × Q:B(j) × Biomass(j), avec i : le groupe trophique consommé, j : le prédateur.

c. Calcul des flux vers le groupe trophique détritus

Les flux vers le groupe trophique détritus résultent de la mortalité naturelle et de la fraction non assimilée de la consommation (Unassim). La mortalité de base (M0) est égal à M0(i) = P:B(i) × (1 - EE(i)). Le flux total vers le groupe trophique détritus est calculé comme :

$$Detritus(i) = (M0(i) \times Biomass(i) + Q:B(i) \times Biomass(i) \times Unassim(i)) \times DetFate(i,1)$$

avec DetFate : la proportion d'Unassim dirigée vers le groupe trophique détritus.

Les valeurs de P:B, EE, Biomass, Q:B, Unassim et DetFate utilisées sont récupérées à partir de *Rpath* à l'aide de sa fonction « Reco. ».

d. Calcul des exportations

Les exportations représentent les flux de biomasse qui quittent le système sous forme de capture, d'accumulation nette de biomasse (BA) ou de production de détritus. L'exportation pour chaque groupe « vivant » est calculée comme max(BA(i), 0). Pour le/s groupe/s de détritus, l'exportation est calculée comme :

$$Export = M0 \times Biomass - \sum Export(j), \text{ pour } j = \text{groupe « vivant »}$$

e. Calcul de la respiration

La respiration, qui correspond à la fraction de l'énergie métabolique dissipée sous forme de chaleur et de pertes non utilisées pour la croissance, est calculée pour chaque consommateur comme :

$$Resp(i) = ((1 - Unassim(i)) \times Q:B(i) - P:B(i)) \times Biomass(i)$$

Pour le/s groupe/s de détritus et les producteurs primaires, la respiration est supposée être 0.

f. Calcul des imports

Quand présents, les imports sont les apports externes de biomasse dans le système, tels que les aliments exogènes.

g. Attribution des valeurs de biomasse

La biomasse de chaque groupe est extraite des sorties de *Rpath* en utilisant sa fonction « Reco. », qui donne des formats compatibles avec *enaR*.

Etape 8 : Sélection des indicateurs de performance et évaluation des scénarios de combinaison d'espèces

Cette étape consiste à sélectionner les indicateurs de performance et à les calculer pour les scénarios de combinaison d'espèces. Selon les objectifs, différents indicateurs de performances et d'approches d'évaluation d'un système aquacole sont possibles. Par exemple, Chary et al. (2025b) ont proposé 21 indicateurs dans six catégories d'évaluation : (i) la productivité, (ii) l'efficacité, (iii) le recyclage, (iv) l'autosuffisance, (v) la régénération des écosystèmes et (vi) la diversité des espèces et leur complémentarité ; Valenti et al. (2018) ont proposé 56 indicateurs (dont 22 environnementaux, 20 sociaux et 14 économiques) ; et dans une perspective de durabilité à l'échelle de la ferme, Le Féon et al. (2021) ont identifié 69 indicateurs (dont 27 environnementaux, 22 sociaux, et 20 économiques). Christensen & Walters (2024) ont intégré via Ecopath des indicateurs des réseaux trophiques, notamment l'EE et le recyclage ; ces indicateurs sont recommandés dans ce cadre logique, car ils sont déjà intégrés dans Ecopath et évitent des calculs supplémentaires qui nécessiteraient d'autres données, comme c'est le cas pour les indicateurs économiques ou sociaux.

Etape 9 : Sélection d'un scénario de combinaison d'espèces performant et expérimentation en étang

Cette dernière étape consiste à sélectionner la combinaison d'espèces qui répond aux objectifs définis en optimisant l'ensemble des indicateurs. Si les performances des indicateurs ne convergent pas parmi les scénarios, il est possible de faire un compromis en établissant un seuil de performance pour chaque indicateur et puis en examinant les scenarios. En cas d'impasse, il convient de redéfinir certains seuils en assouplissant ceux des indicateurs les moins prioritaires. Chaque indicateur peut être aussi pondéré selon son importance afin de sélectionner le scénario ayant le meilleur score pondéré. Une analyse graphique peut aussi montrer la répartition des scénarios en fonction des indicateurs et permettre de sélectionner les plus prometteurs. Un critère de faisabilité ou de pertinence de chaque scenario peut également être appliqué, en s'appuyant sur la connaissance du système étudié. Une fois ce scénario sélectionné, il est intéressant de le discuter avec des experts de la filière piscicole

afin d'évaluer son applicabilité. Avant de le vulgariser à grande échelle, il est fortement recommandé de le tester dans le cadre d'une expérience (Lecocq et al., 2024).

III.4. Application à la conception d'une polyculture basée sur le panga au Vietnam

L'Asie est le plus grand producteur mondial de poissons, mais son mode de production est souvent critiqué pour ses impacts environnementaux (Tezzo et al., 2021). Dans le cadre d'une collaboration entre le CIRAD et INRAE avec l'université de Can Tho, au Vietnam, nous avons choisi ce pays comme lieu d'étude, en nous intéressant particulièrement à la polyculture de panga (*Pangasianodon hypophthalmus*), une espèce majoritairement produite en monoculture. Pour illustrer l'utilisation du cadre logique, nous l'avons appliquée à une étude de cas comparant la monoculture et la polyculture de panga. Cette application permettra de tester la pertinence du cadre logique dans le contexte des milieux et des espèces tropicales.

III.4.1. Objectif et sélection d'espèces

Les objectifs de l'élevage (étape 1) étaient de maximiser l'utilisation des ressources endogènes et exogènes et le recyclage des nutriments dans une polyculture avec une espèce de poisson prisée en monoculture, sans compromettre la productivité ou la rentabilité de la monoculture de cette même espèce. Comme étude de cas (étape 2), le panga, huitième espèce la plus produite en aquaculture d'eau douce continentale en 2023 (FAO, 2024), a été sélectionnée. Le panga est produit pour sa croissance rapide, sa résistance aux conditions environnementales et la qualité de sa chair, blanche, dépourvue d'arêtes horizontales, à l'odeur neutre et au goût léger (Tran et al., 2025). Son mode de production, qui est largement en monoculture intensive (Bui et al., 2010), notamment au Vietnam, premier producteur mondial de panga et quatrième en produits de l'aquaculture (FAO, 2024), a fait l'objet de nombreuses critiques en raisons de ses impacts environnementaux (Bosma & Verdegem, 2011; Park et al., 2018). Au Vietnam, il est dominant dans les élevages du delta du Mékong (Bui et al., 2010), où sa production a atteint 1,75 million de tonnes en 2023 et représentait environ 52 % de la production de poissons d'eau douce du pays. Néanmoins, sa production fait face à des crises économiques liées à sa surproduction (Nguyen & Jolly, 2018) et à des crises sanitaires conduisant à un taux de mortalité du panga élevé (Tran et al., 2025).

Il est donc essentiel de concevoir des systèmes plus vertueux afin de soutenir l'élevage durable du panga. L'approche proposée consistait à combiner le panga avec d'autres espèces pour augmenter l'utilisation des ressources et le recyclage des nutriments. En optimisant ces processus, cette combinaison permettrait d'améliorer la qualité environnementale du milieu et, indirectement, l'état sanitaire des espèces grâce à une meilleure qualité de l'eau, tout en

renforçant la durabilité des pratiques. Ainsi, elle favoriserait une plus grande robustesse économique par la diversification de la production.

Les pisciculteurs au Vietnam nourrissent le panga avec des aliments commerciaux, une pratique qui a été retenue pour cette étude. Les espèces combinées avec le panga ont été sélectionnées pour valoriser les autres ressources endogènes dans les étangs, notamment les aliments non consommés ainsi que les groupes trophiques stimulés par les rejets des poissons ou les nutriments dissous provenant de ces aliments. Nous avons sélectionné : la carpe argentée pour exploiter le phytoplancton (Xia et al., 2013), le clarias (*Clarias macrocephalus*) pour exploiter les zoobenthos (Talde et al., 2004), et la carpe commune (omnivore) pour optimiser l'exploitation de l'ensemble des ressources (Dadebo et al., 2015). Ces trois espèces ont été disponibles localement et à la date prévue pour l'empoissonnement, tolèrent bien les conditions environnementales d'un étang, et sont consommées par la population locale (Nhan et al., 2006). Elles présentent ainsi un intérêt économique.

III.4.2. Paramètres zootechniques et de productivité dans l'étang

Les quatre espèces ont été sélectionnées pour être élevées ensemble dans un étang de 0,01 ha avec une profondeur de 1,2 m, situé dans la station expérimentale de l'université de Can Tho, dans le delta du Mékong, au Vietnam (9° 59′ 54.4″ N, 105° 49′ 18.2″ E). Les poids moyens individuels initiaux (étape 3) utilisés pour simuler les quatre espèces sélectionnées ont été estimés à partir des données recueillies auprès des fournisseurs locaux d'alevins (Tableau III.2). Le taux de croissance spécifique et la mortalité ont été obtenus à partir de la littérature (étape 4) sur des systèmes de polyculture incluant au moins l'une de ces espèces (Tableau III.2). La biomasse totale d'empoissonnement a été fixée à 600 kg ha^{-1}, qui est considérée comme faible, sachant qu'elle peut atteindre jusqu'à 2250 kg ha^{-1} pour une polyculture de panga (Nhan et al., 2008). La durée d'élevage envisagée était de 84 jours, ce qui est suffisant pour évaluer la performance de productivité des poissons en milieu tropical (Perveen et al., 2023).

Tableau III.2. Poids moyen individuel initial (fourni par les fournisseurs d'alevins locaux), taux de croissance spécifique et taux de mortalité des poissons (fixés à partir de la littérature) utilisés pour la conception des scenarios de la polyculture de panga

Groupe trophique	Poids moyen individuel (g)	Taux de croissance spécifique (g/jour)	Taux de mortalité (%)
Panga	22,00	2,83 (Chowdhury et al., 2020)	2 (Mansour et al., 2021)
Carpe argentée	5,60	1,23 (Luong et al., 2005)	15 (Khan & Panikkar, 2009)
Clarias	9,52	2,35 (Coniza et al., 2003)	15 (Coniza et al., 2003)
Carpe commune	5,56	1,75 (Rahman et al., 2006)	2 (Rahman et al., 2006)

III.4.3. Paramétrage de *Rpath* pour les scénarios de combinaison d'espèces

Avant de passer à la modélisation des scénarios (étape 7), il est nécessaire de compléter l'étape 5, qui consiste à estimer les ressources endogènes et apports exogènes, ainsi que l'étape 6, portant sur la matrice des diètes. Les ressources endogènes prises en compte (étape 5) ont été : les macroinvertébrés, le zooplancton, le phytoplancton, les détritus et un apport exogène en aliment commercial. Ces ressources ont été identifiées avec l'aide des experts de l'Université de Can Tho, tandis que leurs biomasses (excepté l'aliment) ont été issues de Panikkar et al. (2015) et de Nhan et al. (2006) (Tableau III.4). Une seule matrice des diètes a été élaborée (Tableau III.3) pour modéliser tous les scénarios de combinaison d'espèces (étape 6). Elle a été construite à partir des données de FishBase (Froese & Pauly, 2025) pour les poissons, ainsi que de Tachet et al. (2010) pour les macroinvertébrés et le zooplancton.

Tableau III.3. La matrice des diètes (proportions des ressources endogènes et exogènes (en lignes) dans la diète des groupes trophiques (en colonnes)) utilisée pour modéliser les scénarios de combinaison d'espèces de poisson

Ressource endogène et exogène	Panga	Carpe argentée	Carpe commune	Clarias	Macroinvertébrés	Zooplancton
Macroinvertébrés	0,015	-	0,200	0,450	0,100	-
Zooplancton	0,025	0,200	0,200	0,350	0,200	0,100
Phytoplancton	0,005	0,600	-	0,100	0,200	0,600
Aliment	0,950	-	0,400	-	-	-
Détritus	0,005	0,200	0,200	0,100	0,500	0,300
Total	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000

Chaque scénario a été constitué de 9 groupes trophiques (étape 7) : les 4 espèces de poisson sélectionnées et les 5 groupes des ressources endogènes et exogènes dans l'étang (macroinvertébrés, zooplancton, phytoplancton, détritus et aliment). D'abord, en choisissant une incrémentation de 2 % pour les 4 espèces de poisson, 18 424 scénarios avec des pourcentages différents d'espèces de poisson ont été établis.

III.4.3.1. Calcul de la biomasse et du ratio de la production par la biomasse

Pour les poissons, la biomasse et le ratio P:B ont été calculés avec les équations d'Aubin et al. (2021) (Tableau III.1) en fonction du poids moyen individuel et de l'effectif final de chaque espèce sur une durée d'élevage de 84 jours. Les paramètres ont été dérivés des caractéristiques de performance spécifiques à chaque espèce, notamment le taux de croissance spécifique (Eq. 1) et la mortalité (Eq. 2) (Tableau III.2).

Pour les ressources endogènes, la biomasse et le rapport P:B des macroinvertébrés et du zooplancton ont été fixés à partir de la littérature (Tableau III.4). Pour le phytoplancton, la biomasse a été calculée à partir des données de concentration en chlorophylle *a* de la littérature, en multipliant la concentration moyenne en chlorophylle *a* par 100 (Reynolds, 2006).

La production primaire du phytoplancton (PP) (en g C/m²) a été estimée avec l'équation de Ryther & Yentsch (1957), en multipliant 3,7 par la concentration moyenne en chlorophylle a (110 µg/L, observé par Nhan et al. (2006)), par la radiation photosynthétiquement active moyenne (PAR) (kcal/m²) et par l'efficacité d'utilisation du rayonnement, fixée à 0,6 selon Sadras et al. (2016). La valeur de PAR pour la station expérimentale a été obtenue à partir du « Photovoltaic Geographical Information System » (PVGIS) (**https://re.jrc.ec.europa.eu/pvg_tools/fr/)**.

La biomasse de détritus a été calculée à partir de la PP et de la profondeur de la zone euphotique (E), déterminée comme 2,5 fois la transparence de l'eau, avec une équation de Christensen & Pauly (1993) : $\log(D) = -2{,}41 + 0{,}954 \times \log(PP) + 0{,}863 \times \log(E)$. Pour chaque scénario, la biomasse de l'aliment a été estimée comme la moyenne journalière des quantités distribuées pendant la durée d'élevage, en considérant que la quantité distribuée par jour équivaut à 3 % de la biomasse de panga.

Tableau III.4. La biomasse, le ratio de la production par la biomasse (P:B) et de la consommation par la biomasse (Q:B) pour les ressources endogènes et exogènes utilisés pour modéliser les scénarios de combinaison d'espèces de poisson

Groupe trophique	Biomasse (g, poids sec)	P:B (g / 84 jours)	Q:B (g / 84 jours)
Macroinvertébrés	5,76*	35,00*	111,67
Zooplancton	11,04*	45,80*	152,67
Phytoplancton	13,02**	158,48**	-
Aliment	3 % de la biomasse de panga	-	-
Détritus	290,00**	-	-

* valeur de l'étude de Panikkar et al. (2015)
**valeur estimée sur la base de l'étude de Nhan et al. (2006)

III.4.3.2. Calcul du ratio de la consommation par la biomasse et construction de la diète

Pour les poissons, le ratio de la consommation par la biomasse (Q:B) (Tableau III.5) a été estimée avec l'équation empirique de Palomares & Pauly (1989) (Eq. 9) en fonction des paramètres biologiques et environnementaux des espèces. La température moyenne utilisée pour la station expérimentale (26,5°C) provenait du PVGIS (**https://re.jrc.ec.europa.eu/pvg_tools/fr/)**. Les autres paramètres biologiques des poissons (A, a, b et L_{max}) (L_{max} utilisé a été divisé par 2 pour se rapprocher des conditions d'élevage) ont été extraits de la base de données FishBase (Froese & Pauly, 2025). Pour les macroinvertébrés et le zooplancton, le Q:B a été estimé en supposant que le ratio de la production à la consommation (P:Q) = 0,3 (Aubin et al., 2021) (Tableau III.4).

Tableau III.5. Ratio de la consommation par la biomasse (Q:B) pour espèces de poisson utilisés pour modéliser les scénarios de combinaison d'espèces de poisson

Groupe trophique	Q:B
Panga	4,15
Carpe argentée	6,16
Clarias	5,46
Carpe commune	6,23

III.4.4. Indicateurs de performances utilisés

Compte tenu des objectifs de valorisation des ressources, de recyclage, de productivité et de performance économique, les indicateurs retenus (étape 8) ont été l'EE, le FCI, le rendement net et la rentabilité. L'EE et le FCI ont été calculés par *Rpath* et *enaR*, respectivement. Le rendement net était égal à la biomasse finale estimée moins la biomasse initiale, rapportée à la surface d'étang. La rentabilité était égale à la valeur finale des poissons produits moins la somme du coût des alevins et des aliments distribués pendant la durée d'élevage. Compte tenu des variations saisonnières et régionales du prix des espèces sélectionnées, ainsi que de l'avis des experts locaux de l'Université de Can Tho, le prix de poisson a été fixé à 1,50 USD kg^{-1}, quelle que soit l'espèce ou le stade de vie (alevin ou état final), et celui de l'aliment à 0,60 USD kg^{-1}.

III.4.5. Sélection des scénarios

Les 18 424 combinaisons d'espèces possibles (scénarios) ont été modélisées avec *Rpath* et *enaR*, et les indicateurs ont été calculés. Les indicateurs présentaient de larges gammes de valeurs. Le rendement net et la rentabilité variaient de 1 384 à 5 516 kg ha^{-1} et de 1 994 à 4 517 USD ha^{-1}, respectivement (Figure III.2). L'aliment et les macroinvertébrés présentaient des EE supérieures à 1, avec des valeurs allant de 1,00 à 17,41 pour l'aliment, et de 0,35 à

1,04 pour les macroinvertébrés. En revanche, les EE du zooplancton, du phytoplancton et des détritus étaient systématiquement inférieures à 1. L'EE du zooplancton variait de 0,62 à 0,82 et celui du phytoplancton de 0,54 à 0,62, tandis que celui des détritus variait de 0,33 à 0,43. Enfin, le FCI variait de 14,7 % à 16,8 % (Figure III.2).

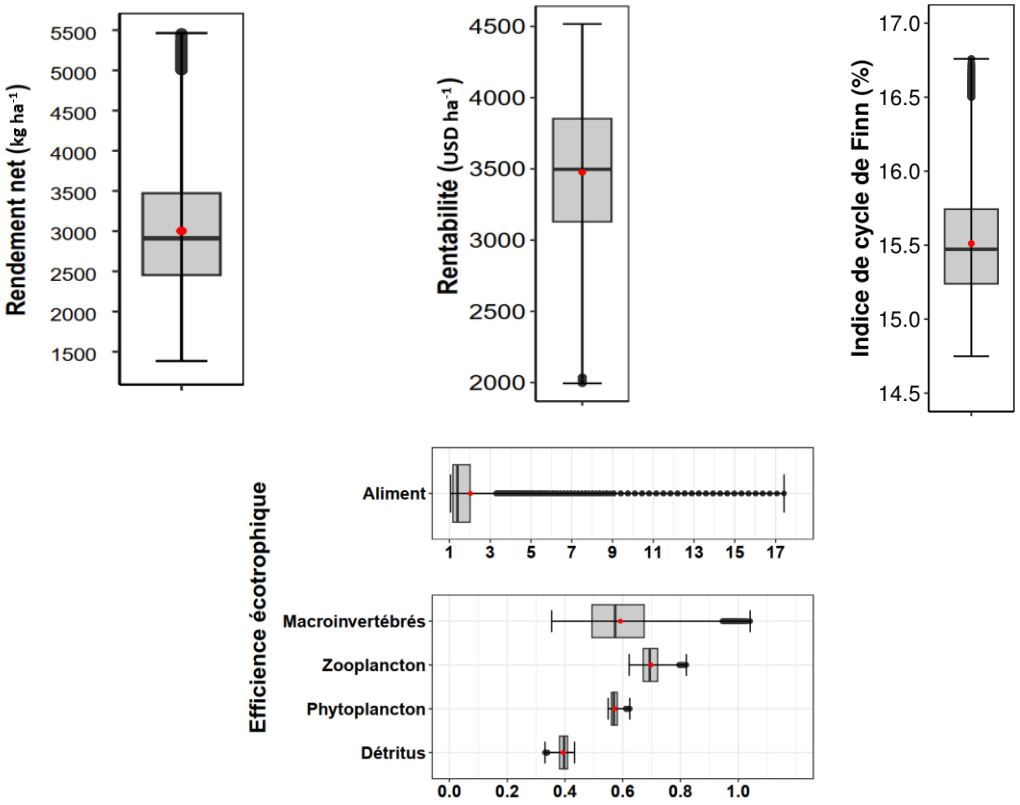


Figure III.2. Boites à moustache des performances des 18 424 scénarios de combinaison d'espèces : rendement, rentabilité, indice de cycle de Finn et efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes (aliment, macroinvertébrés, zooplancton, phytoplancton et détritus). Les moustaches sont 1,5 fois la gamme interquartile.

Comme mentionné, les EE dans un modèle Ecopath équilibré doivent être inférieures à 1. Des valeurs d'EE supérieures à 1 indiquent qu'il faudrait davantage de biomasse de la ressource donnée pour soutenir la productivité du/des groupe/s fonctionnel/s qui en dépendent. De ce fait, tous les scénarios avec un EE supérieure à 1,1 ont été écartés. Ce seuil de 10 % au-dessus de la valeur théorique a été fixé pour intégrer une marge d'incertitude liée aux estimations des quantités des ressources endogènes et exogènes.

Ceci a laissé 2 085 scénarios pour la sélection finale, qui ont été représentés graphiquement afin d'analyser leur plage de performance selon les indicateurs retenus (Figure III.3). Les indicateurs ont divergé beaucoup entre les scénarios ; il a donc fallu faire un compromis entre les indicateurs. D'abord, l'aliment ayant été identifié comme la principale ressource limitante, les scénarios ont été classés par ordre décroissant de l'EE de l'aliment, ce qui a identifié 12

scénarios avec des compositions similaires : 64 % de panga, 10 % de carpe commune, et des pourcentages de carpe argentée et de clarias de 2 % à 24 % chacun. Ensuite, le FCI a été mobilisé car il reflète le degré du recyclage des nutriments et estime indirectement la qualité environnementale du milieu en lien avec un niveau potentiellement réduit de rejets. Le classement des scénarios par ordre décroissant du FCI a favorisé les scénarios avec un plus grand pourcentage de carpe argentée, reconnue pour son rôle de filtreur. Ensuite, les indicateurs de rendement net et de rentabilité ont été mobilisés afin d'évaluer la viabilité économique des scénarios. Le classement des scénarios par ordre décroissant de ces indicateurs privilégiait les scénarios avec un pourcentage plus élevée de clarias. Un compromis a été établi entre ces trois indicateurs (FCI, rendement net et rentabilité) afin de retenir les scénarios avec des pourcentages similaires entre la carpe argentée et le clarias. Le scénario finalement retenu était composé de 64 % de panga, 10 % de carpe commune, 12 % de carpe argentée et 14 % de clarias. Pour cette combinaison, les performances attendues étaient les suivantes : des EE de l'aliment, des macroinvertébrés, du zooplancton, du phytoplancton et de détritus de 1,10, 0,48, 0,66, 0,56 et 0,36, respectivement ; un FCI de 15,05 % ; un rendement net de 4 500 kg ha^{-1} et une rentabilité de 4 000 USD ha^{-1}.

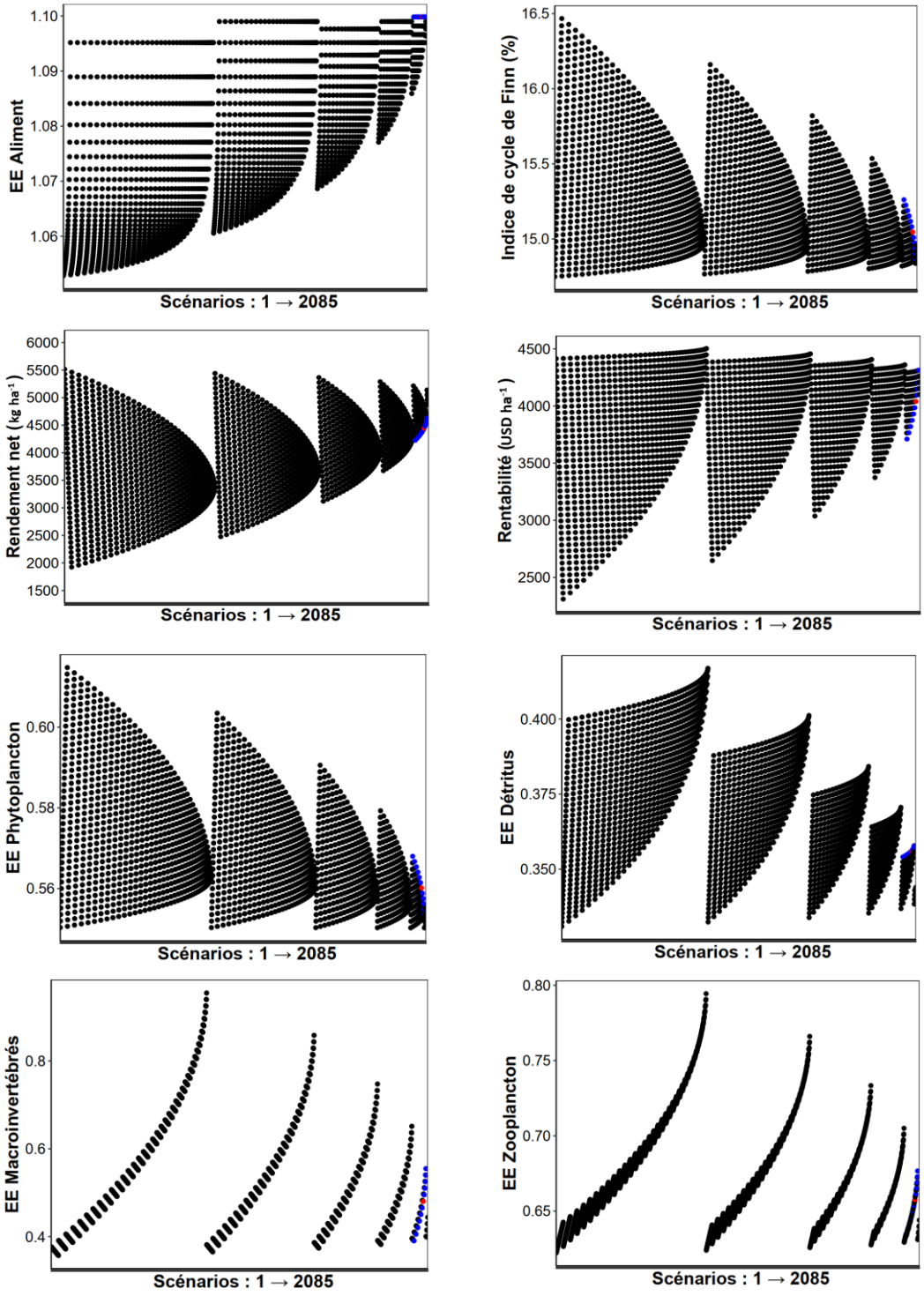


Figure III.3. Performances des 2 085 scénarios de combinaison d'espèces avec les efficiences écotrophiques (EE) des ressources endogènes et exogènes (aliment, macroinvertébrés, zooplancton, phytoplancton, détritus) ≤ 1,1 en termes de rendement net, de rentabilité, de l'indice de cycle de Finn et de l'EE. Les points bleus sont les 12 scénarios avec l'EE d'aliment les plus élevées, et le point rouge est le scénario le plus performant sélectionné. Chaque point représente un scénario. Les figures sont rangées de gauche à droite et de haut en bas dans l'ordre dans lequel les indicateurs ont été utilisés pour sélectionner le scénario.

III.5. Analyse de sensibilité

Une analyse de sensibilité a été effectuée pour évaluer l'influence des variables d'entrée sur les performances du scénario de combinaison d'espèces sélectionné pour l'étude de cas. En plus de la matrice des diètes, 10 variables principales ont été fixées dans l'initialisation de la modélisation des scénarios: 5 pour calculer la croissance des poissons (la durée d'élevage, la biomasse totale d'empoissonnement, le poids moyen individuel à l'empoissonnement, le taux de croissance spécifique et le taux de mortalité), 3 pour la biomasse des ressources endogènes (macroinvertébrés, zooplancton et phytoplancton) et 2 pour calculer la consommation par la biomasse (la température moyenne pendant la durée d'élevage et la longueur maximale des poissons).

Une seule variable d'entrée a été variée à la fois, en maintenant les autres variables à leurs valeurs de base. La valeur de base de chaque variable a été variée de ± 20 %, sauf pour le taux de mortalité, qui a été variée de 1 % à 50 %. Pour le poids moyen individuel à l'empoissonnement, le taux de croissance spécifique, le taux de mortalité et la longueur maximale des poissons, la sensibilité a été analysée en changeant la valeur de la variable pour chaque espèce individuellement. La sensibilité de chaque indicateur de performance à chaque variable a été calculée en utilisant une équation de Hamby (1994) :

Indice de sensibilité = (valeur maximale – valeur minimale) / valeur maximale (Eq. 10)

avec « valeur maximale » la valeur de l'indicateur quand la variable est augmentée de 20 %, et « valeur minimale » est la valeur de l'indicateur quand la variable est diminuée de 20 %.

L'indice de sensibilité d'un indicateur à la variation d'une variable variait de 0 (peu sensible) à 1 (très sensible). Les indices de sensibilité des indicateurs associés aux variables qui ont été variées par espèce étaient agrégées en calculant leur moyenne pour les quatre espèces.

La sensibilité des indicateurs variait selon les variables d'entrée (Figure III.4). Le rendement net, l'EE de l'aliment et l'EE des macroinvertébrés ont été les plus sensibles aux 5 variables liées à la croissance des poissons. Par contre, les biomasses des ressources endogènes ont eu une forte influence sur le FCI et l'EE des détritus, du zooplancton et du phytoplancton.

Le scénario le plus performant pour l'étude de cas a été sélectionné prioritairement sur l'EE de l'aliment ; dans ce cas, il est donc conseillé de chercher des valeurs précises et fiables aux variables auxquelles elle est sensible, comme la durée d'élevage, le taux de croissance spécifique, le poids moyen individuel à l'empoissonnement et la biomasse totale d'empoissonnement. En revanche, la température et la longueur maximale ont eu peu d'influence sur les indicateurs, ce qui permet de tolérer une plus grande marge d'erreur dans leur estimation sans influencer significativement la sélection du scénario.

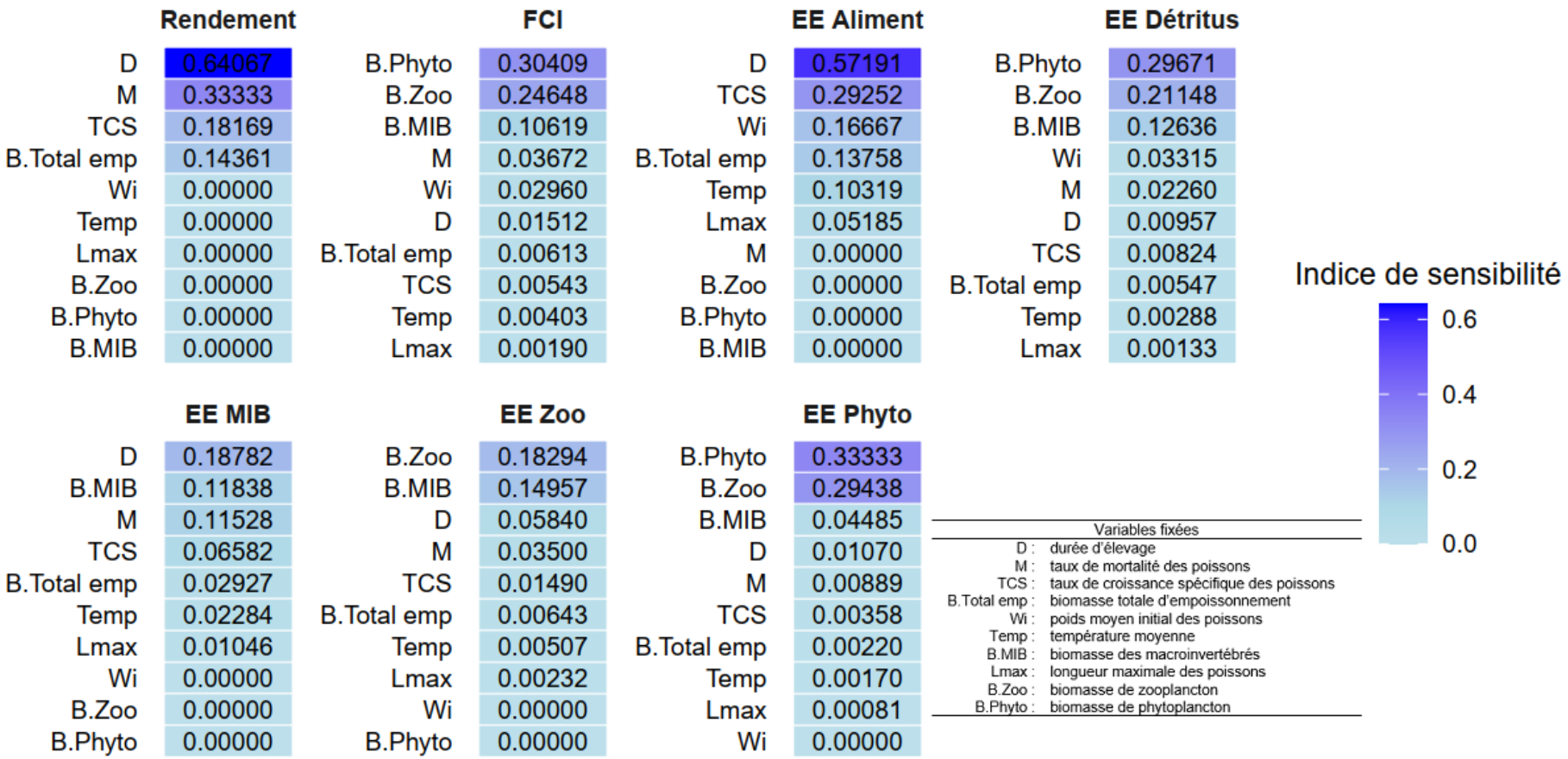


Figure III.4. Indice de sensibilité du rendement net, indice de cycle de Finn (FCI) et les efficiences écotrophiques (EE) de l'aliment, de détritus, des macroinvertébrés (MIB), du zooplancton (Zoo) et du phytoplancton (Phyto) à la variation de ± 20 % des variables d'entrée (sauf pour le taux de mortalité, avec une variation de 1 % à 50 %). Les variables sont classées en ordre décroissant de leur influence moyen sur chaque indicateur de performance.

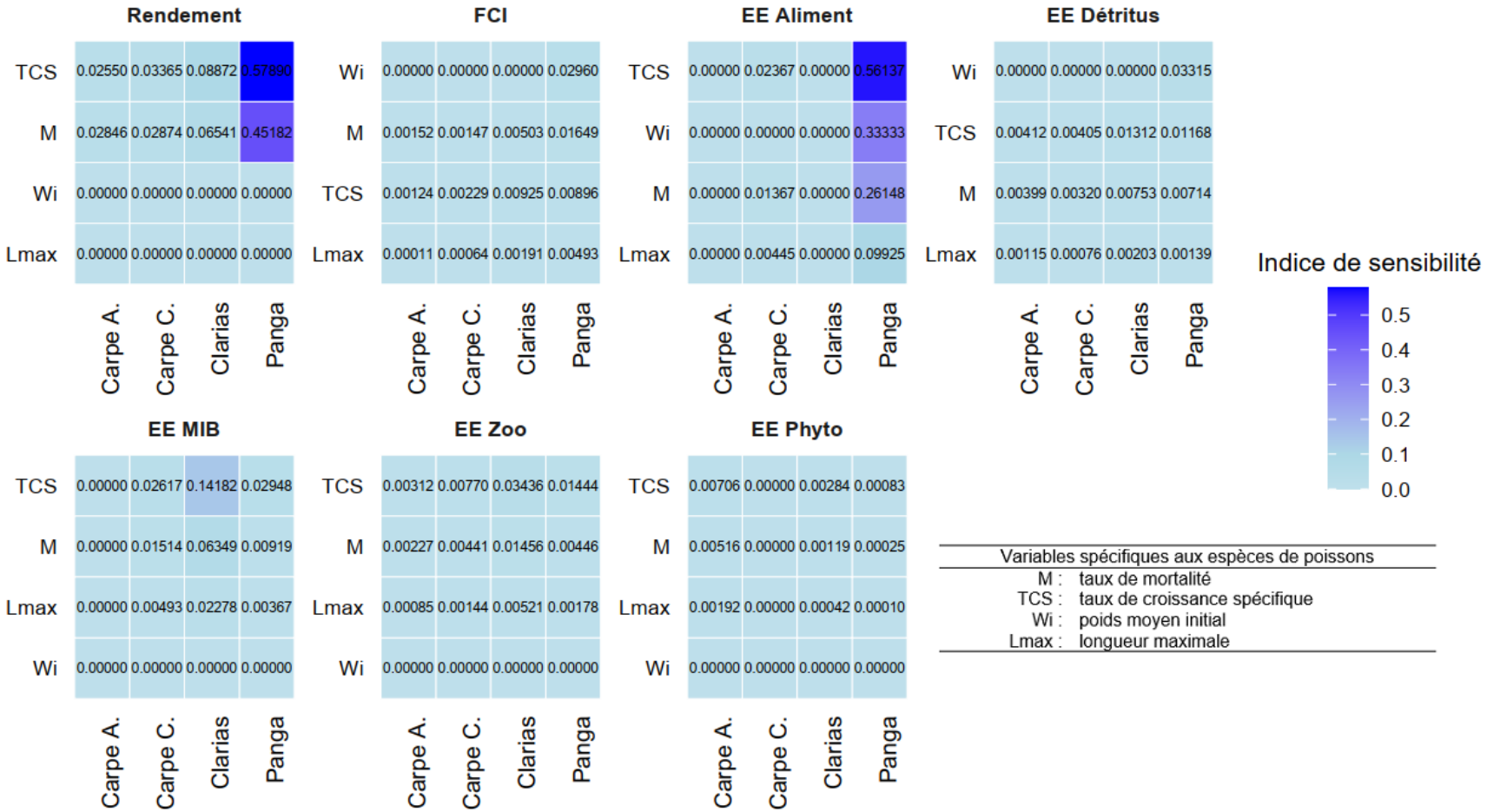


Figure III.5. Indice de sensibilité du rendement net, indice de cycle de Finn (FCI), et les efficiences écotrophiques (EE) de l'aliment, de détritus, des macroinvertébrés (MIB), du zooplancton (Zoo) et du phytoplancton (Phyto) sur la variation de ± 20 % des variables d'entrée spécifiques aux espèces de poisson (carpe argentée (Carpe A.), Carpe commune (Carpe C), clarias et panga) (sauf pour le taux de mortalité, avec une variation de 1 % à 50 %). Les variables sont classées en ordre décroissant de leur influence moyen sur chaque indicateur de performance parmi les espèces.

Pour les 4 variables spécifiques à chaque espèce de poisson, les indicateurs ont été particulièrement sensibles au taux de croissance spécifique et au taux de mortalité (Figure III.5). Le rendement net, le FCI et l'EE de l'aliment ont été les plus sensibles aux variables du panga. L'EE des macroinvertébrés et du zooplancton ont été les plus sensibles aux variables du clarias, tandis que l'EE du phytoplancton a été la plus sensible aux variables de la carpe argentée (Figure III.5).

III.6. Discussion sur l'applicabilité du cadre logique

Le cadre logique développé dans cette thèse présente des avantages grâce à l'utilisation de modèles de relations trophiques synthétiques comme Ecopath (Christensen & Walters, 2024). Ses étapes sont structurées et il peut être appliqué à différentes combinaisons d'espèces ainsi qu'à des milieux d'élevage variés. L'utilisation de *Rpath* et son couplage avec *enaR* permet (i) de caractériser des relations trophiques entre les espèces de poisson sélectionnées et les ressources endogènes et exogènes dans le milieu d'élevage, (ii) de générer un grand nombre de combinaisons d'espèces, (iii) de calculer les flux de la biomasse et d'énergie circulant dans chaque combinaison et (iv) d'automatiser le calcul des indicateurs qualifiant des performances de recyclage et des performances zootechniques et économiques de chaque combinaison afin d'identifier les combinaisons les plus performantes.

Etant basée sur *Rpath*, la modélisation dans le cadre logique utilise des données moyennées sur la durée d'élevage, ce qui ne reflète pas la dynamique de croissance des espèces de poisson ni l'évolution des ressources endogènes dans le milieu d'élevage, comme peut les simuler les modèles dynamiques (par ex., celui de Varga et al. (2020)). L'utilisation de modèles dynamiques pourrait franchir cette limite, bien que leur complexité de mise en œuvre contraste avec l'approche intégrative de *Rpath*, qui permet une prise de décision plus facile et immédiate. Les relations sociales entre espèces ainsi que les comportements trophiques des espèces (par ex., la dynamique de préférences alimentaires), dont la variabilité dépend des combinaisons d'espèces et de leur abondance (Rahman et al., 2008c; Thomas et al., 2020), ne sont pas prises en compte, ce qui pourrait limiter la pertinence des performances estimées des combinaisons d'espèces. Par ailleurs, sauf pour la température de l'eau, Ecopath/*Rpath* ne prend pas en compte les facteurs environnementaux, tels que les facteurs climatiques (comme la pluviométrie et l'évaporation), ainsi que les caractéristiques physico-chimiques de l'eau et des sédiments, notamment le pH, les formes d'azote (nitrites (NO_2^-), nitrates (NO_3^-), ammonium (NH_4^+)), de phosphore (orthophosphates (PO_4^{3-})) et le carbone organique. La non prise en compte des facteurs environnementaux ignore leurs effets potentiels sur la productivité des espèces (Boyd, 1997) et pourrait ainsi biaiser la sélection des combinaisons

d'espèces, surtout dans un contexte de changement climatique. Dans cette étude, nous avons considéré que les conditions environnementales ont été optimales pour l'expression des performances des espèces de poisson, ce qui a permis d'isoler les effets des facteurs environnementaux.

Le cadre logique peut cependant identifier une combinaison d'espèces de poisson adaptée à un contexte du milieu d'élevage défini, en utilisant *a priori* la modélisation trophique. Il économise également le temps et l'argent nécessaires pour ajuster des espèces, comparé à une approche empirique, dans laquelle une combinaison d'espèces est sélectionnée à l'issue d'observations et d'ajustements réalisées directement sur les étangs. La détermination empirique d'une combinaison d'espèces permet d'évaluer ses relations trophiques réelles entre les espèces, ainsi que leurs comportements sociaux et alimentaires. Néanmoins, cela nécessite soit une longue période d'ajustement (plusieurs années d'expérience), soit l'expérimentation de plusieurs configurations de combinaisons d'espèces (une seule année avec diverses expériences), ce qui diffère de l'approche par modélisation développée dans cette thèse. Ainsi, ce cadre logique peut être considéré comme une aide préalable qui peut identifier des combinaisons d'espèces prometteuses avant de se lancer dans des ajustements empiriques, lesquels pourront intégrer des facteurs environnementaux locales et spécifiques.

Dans ce cadre logique, la sélection des espèces est basée sur la connaissance de leurs paramètres biologiques et les objectifs du pisciculteur, ce qui est différent du cadre logique de Lecocq et al. (2024), qui utilise une modélisation supplémentaire de la compatibilité et la complémentarité des espèces. Dans leur cadre logique, la sélection commence par une liste exhaustive d'espèces potentielles qui est ensuite affinée par le croisement des critères de compatibilité et de complémentarité, ainsi que par des considérations socio-économiques. Par contre, dans le cadre logique développé dans cette thèse, la sélection initiale est fondée sur les connaissances empiriques et les objectifs du pisciculteur. Cependant, la prise en compte des objectifs du pisciculteur est particulièrement intéressante pour la vulgarisation d'un cadre logique auprès des pisciculteurs (Lecocq et al., 2024). Par exemple, dans l'optique de la durabilité de l'aquaculture, le scénario de polyculture de panga sélectionné ici pourrait être proposé à des pisciculteurs du delta du Mékong comme alternative à la monoculture, s'il remplit leurs objectifs de rentabilité et de robustesse économique (liée à la diversification).

Dans le cadre logique, les espèces sélectionnées présentent une même valeur économique, aussi bien à l'empoissonnement qu'après l'élevage. Cela influence la sélection des scénarios et peut conduire à une sous ou surestimation de la valeur d'une espèce dans une région où celle-ci est plus ou moins élevée. Ainsi, dans le cas d'une vulgarisation de ce cadre logique

auprès d'un pisciculteur donné, il est conseillé d'utiliser les valeurs réelles d'achat et de vente de chaque espèce de poisson dans sa région.

Puisque le cadre logique est basé sur la modélisation, diverses données et connaissances de base doivent être acquises pour paramétrer le modèle. Ces données peuvent être difficiles à obtenir, comme la biomasse des ressources endogènes ou les caractéristiques zootechniques d'une espèce, en particulier si celle-ci est nouvelle à l'aquaculture. Ces données peuvent varier selon le milieu d'élevage et la combinaison d'espèces (Milstein, 1992), ce qui peut ainsi influencer les indicateurs de performance retenus, et par la suite biaiser la sélection finale de la combinaison d'espèces. Par exemple, l'analyse de sensibilité de l'étude de cas a montré une sensibilité du rendement net aux variables associées à la croissance des espèces, notamment : la durée d'élevage, le taux de mortalité et le taux de croissance spécifique.

Dans le cadre logique, la productivité des espèces de poisson sélectionnées dépend des connaissances sur leurs performances en élevage. Cette simplification influence la combinaison d'espèces sélectionnée, puisque les taux de croissance spécifique et de mortalité sont fixés, ce qui détermine le rendement net. Il en va de même pour les ressources endogènes, dont la biomasse influe sur leurs EE. Par exemple, l'analyse de sensibilité a montré que les EE du zooplancton et du phytoplancton ont été les plus sensibles à leurs propres biomasses (indices de sensibilité de 0,18 et 0,23, respectivement) (Figure III.4) ; donc une estimation précise des biomasses de ces ressources endogènes est cruciale.

Pour les 4 variables spécifiques à chaque espèce de poisson, la sensibilité du rendement net peut varier en fonction de la biomasse relative de chaque espèce dans la combinaison (Figure III.5). Dans le scénario sélectionné pour l'étude de cas, les taux de croissance spécifique et de mortalité du panga (64 % de la biomasse totale d'empoissonnement) ont eu la plus grande influence sur le rendement net (indice de sensibilité de 0,58 et 0,45, respectivement) que ceux du clarias (0,09 et 0,07, respectivement) (14 % de la biomasse) ou ceux de la carpe argentée et de la carpe commune (0,03 pour chacun) (12 % et 10 % de la biomasse, respectivement (Figure III.5). Les espèces les plus abondantes ont aussi plus d'influence sur l'EE des ressources qu'elles consomment. L'indice de sensibilité de l'EE des macroinvertébrés aux taux de croissance spécifique et de mortalité a été plus grande (0,17 et 0,60 respectivement) pour le clarias que pour la carpe commune (0,03 et 0,02, respectivement) (Figure III.5), qui était moins abondante dans la combinaison, alors que la proportion de macroinvertébrés dans les diètes des deux espèces a été identique (0,20).

Bien que les relations trophiques entre les espèces de poisson et leurs ressources endogènes et exogènes sont représentées dans le cadre logique par une matrice des diètes unique pour

l'ensemble des combinaisons possibles d'espèces, le comportement alimentaire des poissons évolue en fonction de l'abondance des ressources endogènes et exogènes (Rahman et al., 2006), ainsi que de divers facteurs intrinsèques (par ex., préférences alimentaires, compétition intraspécifique et interspécifique) et/ou environnementaux (par ex., température, turbidité, teneur en oxygène de l'eau) (Assan et al., 2021). L'utilisation d'une matrice des diètes unique et l'absence de prise en compte de ces facteurs pourraient influencer la pertinence de l'utilisation estimée des ressources endogènes et exogènes, ainsi que le recyclage des nutriments. Par conséquent, la sélection des combinaisons d'espèces basée sur ces indicateurs s'avère limitée par cette simplification.

Le cadre logique développé ne permet pas de fixer la biomasse d'une espèce à 0 dans une combinaison d'espèces, car cela ne respecte pas les conditions de base d'Ecopath/*Rpath* et déséquilibrerait les calculs (Christensen et al., 2024; Lucey et al., 2020). Néanmoins, si après l'utilisation du cadre, la combinaison d'espèces sélectionnée contient une espèce à faible pourcentage de la biomasse totale d'empoissonnement (par ex., ≤ 2 %, si l'incrément choisi est de ≤ 2 %), cette espèce peut être simplement exclue, puisque cela pourrait signifier sa faible importance dans les relations trophiques ou un niveau de compétition interspécifique trop élevé.

Une combinaison optimale d'espèces peut être aussi difficile à sélectionner en raison d'une faible variabilité des indicateurs retenus. C'était le cas pour les 2 085 scénarios initialement sélectionnés de l'étude de cas, pour lequel le FCI n'a que faiblement varié, passant de 14,7 % à 16,5 %, de même que les EE de l'aliment (de 1,00 à 1,10), du phytoplancton (de 0,55 à 0,61) et des détritus (de 0,33 à 0,42) (Figure III.6). Le fait que l'EE de l'aliment a dépassé 1 indique que, si la quantité d'aliment distribuée et la croissance des poissons ont été fixées avec précision dans le modèle, l'aliment ne pourrait pas supporter la croissance des espèces qui en dépendent, notamment celles du panga et de la carpe commune, selon la matrice des diètes définie. Dans cette étude, une marge de 10 % a été appliquée en raison de l'incertitude liée aux variations potentielles des ressources endogènes et exogènes dues aux relations et croissances des espèces. Augmenter cette marge pourrait diminuer la pertinence des scénarios sélectionnés in fine, mais tout dépend de la fiabilité des variables d'entrée utilisées.

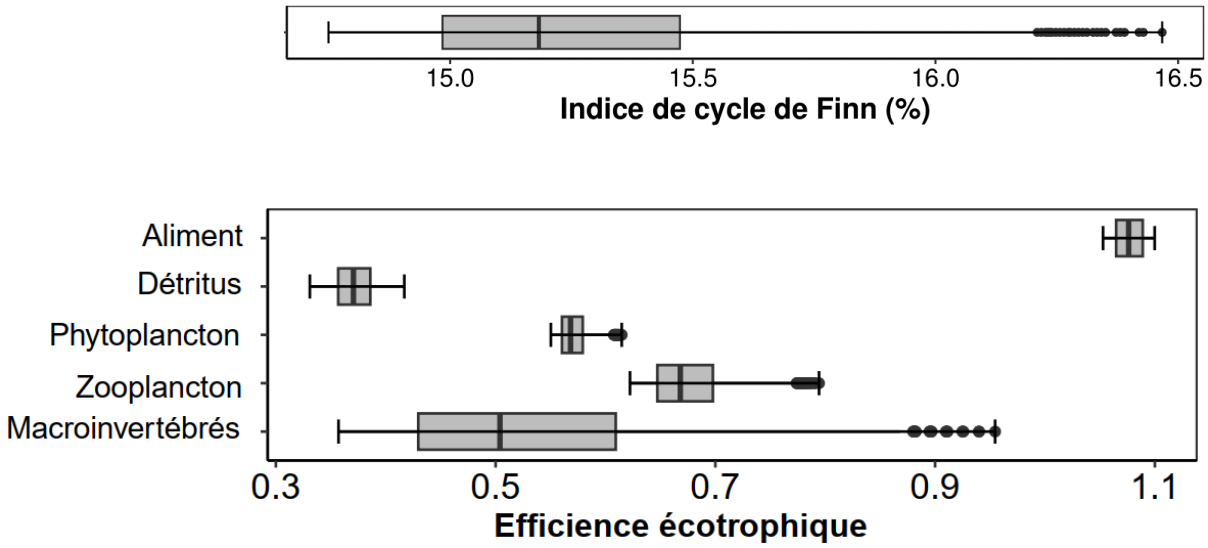


Figure III.6. Variation de l'indice de cycle de Finn et de l'efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes (aliment, détritus, phytoplancton, zooplancton et macroinvertébrés) des scénarios de combinaison d'espèces

III.7. Conclusion et perspectives

Nous avons développé un cadre logique pour définir une combinaison optimale d'espèces pour une polyculture d'étang et l'avons appliqué à une étude de cas au Vietnam. Le cadre a pu définir une combinaison d'espèces en fonction des objectifs visés, mais il requiert des données précises sur la biologie des espèces et repose sur de nombreuses hypothèses, notamment sur la croissance des espèces et leurs relations trophiques. Cependant, avec les données de la littérature, l'application du cadre a permis de sélectionner une combinaison d'espèces incluant le panga répondant à des objectifs de productivité, de recyclage et de rentabilité.

Puisque Ecopath/*Rpath/enaR* repose sur les relations trophiques, la matrice des diètes influence fortement les estimations des indicateurs retenus. Dans le cadre, une seule matrice des diètes, basée sur la littérature, a été utilisée pour analyser les combinaisons possibles d'espèces. L'évaluation de cette matrice des diètes à l'aide d'analyses d'isotopes stables de carbone et d'azote, intégrée à des données expérimentales, serait intéressante pour valider la matrice et éclairer les performances des scénarios identifiés. Les relations entre les espèces de poisson sont régies par des mécanismes sous-jacents propres à chaque espèce, influencés à la fois par le comportement individuel et par la présence d'autres espèces. Ces relations dépendent également de facteurs environnementaux, en particulier des caractéristiques physico-chimiques de l'eau et des sédiments. Dans le cadre de la conception des scénarios, l'accumulation d'expériences et de connaissances sur les relations entre espèces est essentielle pour améliorer la robustesse et la capacité prédictive des modèles.

Le cadre logique développé dans cette thèse utilise les valeurs moyennes de biomasse, de production et de consommation des groupes trophiques dans le milieu d'élevage. Donc, la variabilité journalière ou saisonnière de ces groupes trophiques, en particulier les ressources endogènes et exogènes, n'est pas prise en compte. Intégrer cette variabilité temporelle ainsi que la variabilité des relations entre les groupes trophiques dans la conception des scénarios, par exemple en utilisant des modèles dynamiques, améliorerait la compréhension des mécanismes en jeu dans une combinaison d'espèces de poisson.

Enfin, ce cadre requiert encore des connaissances minimales en programmation R pour pouvoir être utilisé. Afin de le rendre accessible à des non-spécialistes en modélisation, il serait pertinent de développer une interface simplifiée et facile à utiliser pour saisir les variables d'entrée, simuler les scénarios, calculer les indicateurs de performance et sélectionner la combinaison optimale d'espèces. Cette approche nécessite également d'estimer la productivité en ressources endogènes et exogènes de chaque étang à modéliser. Généraliser le cadre selon le niveau de productivité des ressources endogènes des étangs semble pertinent, car disposer de données cas par cas reste idéale mais nécessite des données précises et adaptées à chaque étang. Une alternative consisterait à acquérir des données pour caractériser les étangs selon le niveau de productivité de leurs groupes trophiques (par ex., faible, moyen ou élevé). Cette typologie pourrait alors orienter la sélection des combinaisons d'espèces en fonction de leur productivité. En l'absence de telles données, des hypothèses standardisées de productivité peuvent être utilisées pour construire des scénarios.

III.8. Conclusion du chapitre

Un cadre logique composé de 9 étapes a été développé pour concevoir des combinaisons d'espèces de poisson. Un exemple d'application a été réalisé dans le cadre de la polyculture tropicale au Vietnam, permettant de choisir une combinaison de polyculture incluant le panga, comme une voie d'amélioration durable de la polyculture semi-intensive de cette espèce en milieu tropical. La sélection des combinaisons de poissons nécessite cependant des priorisations et des compromis, car les indicateurs de performance ne convergent pas toujours. La polyculture de panga retenue a été composée de 64 % de panga, 10 % de carpe commune, 12 % de carpe argentée et 14 % de clarias. Les performances attendues pour cette combinaison étaient les suivantes : efficience écotrophique de l'aliment exogène, des macroinvertébrés benthiques, du zooplancton, du phytoplancton et des détritus de 1,10 ; 0,48 ; 0,66 ; 0,56 et 0,36, respectivement ; un FCI de 15,05 % ; un rendement net de 4 500 kg ha^{-1} et une rentabilité de 4 000 USD ha^{-1}. Ces résultats doivent être confrontés à des données du terrain, par exemple en conduisant une expérimentation en étang.

Ce cadre logique a permis de vérifier les hypothèses posées :

- **H1** : La simulation de plusieurs combinaisons d'espèces avec des proportions variables va identifier au moins une combinaison qui réponde aux objectifs de performance attendus à l'aide de la modélisation du réseau trophique.

L'hypothèse a été validée. L'utilisation de *Rpath/enaR* dans le cadre logique développé a permis de déterminer des combinaisons d'espèces de poisson avec différentes proportions et de calculer automatiquement les différents indicateurs de performance recherchés, tels que le rendement en poissons, l'efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes et le recyclage.

- **H2** : La mortalité et la croissance des poissons sont les facteurs les plus influents des performances prédites par la modélisation des relations trophiques.

L'hypothèse a été validée. L'analyse de sensibilité a mis en évidence la dépendance du rendement en poissons et les efficiences écotrophiques des ressources endogènes et exogènes, aux données de mortalité (taux de mortalité) et de croissance (taux de croissance spécifique et durée d'élevage) des poissons utilisées *a priori*. Cette influence est particulièrement marquée pour les espèces les plus abondantes dans la composition de la polyculture, puisque ces trois paramètres (taux de mortalité, taux de croissance spécifique et durée d'élevage) conditionnent la biomasse produite ainsi que la quantité de ressources endogènes et exogènes consommées. Cependant, la performance en recyclage dépend principalement de la biomasse des ressources endogènes.

Pour répondre à la question : de quelle manière peut-on concevoir des combinaisons de poissons performantes à l'aide de la modélisation des relations trophiques ?

Le cadre logique qui mobilise *Rpath/enaR* a permis de concevoir une combinaison d'espèces performantes. Cependant, ce cadre logique a mobilisé divers jeux de données, notamment les performances zootechniques des espèces liées à la croissance des poissons et à la biomasse des ressources endogènes et exogènes. Étant un modèle basé sur les relations trophiques, il utilise une matrice des diètes définie *a priori* à partir de données issues de la littérature, provenant de combinaisons d'espèces et de milieux différents du contexte d'application. Cela peut introduire un biais dans les résultats des différents indicateurs de performance et, par conséquent, influencer le choix des combinaisons de poissons. Il est nécessaire de mieux préciser la diète des différentes espèces piscicoles en fonction des divers contextes d'élevage. L'amélioration de l'approche pourrait passer par l'utilisation d'une matrice des diètes plus robuste. À cet égard, l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote a déjà été appliquée en polyculture en étang pour construire des compositions des diètes des espèces piscicoles plus précises.

Chapitre IV. Amélioration de la prise en compte de la diète des poissons dans l'analyse du réseau trophique

IV.1. Introduction du chapitre

Une des limites révélées lors de l'analyse de la performance de la combinaison des espèces de poisson (chapitre II) et du cadre logique pour concevoir une combinaison performante des espèces de poisson (chapitre III) a concerné la construction de la matrice des diètes. En effet, cette matrice définit les relations trophiques entre les différents groupes trophiques et influera directement sur la disponibilité des ressources et leurs efficiences écotrophiques prédites par le modèle Ecopath. Dans les chapitres II et III, elle avait été construite à partir d'un ensemble de données issues de la littérature, dont la majorité provenait d'observations directes (analyses stomacales). Ces données avaient ensuite été ajustées afin d'équilibrer Ecopath en assurant que les efficacités écotrophiques ne dépassaient pas 1, une condition nécessaire au fonctionnement du modèle. Dès lors, une question se pose : comment peut-on améliorer la prise en compte de diète des poissons dans l'analyse du réseau trophique ? Dans le chapitre I, il a été montré que l'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) des différents groupes trophiques de l'écosystème d'élevage constitue une autre option pour établir cette matrice des diètes. L'objectif de l'étude décrite dans ce chapitre a été donc d'évaluer la robustesse de la matrice des diètes à partir de l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote des poissons et des différents groupes trophiques, dans un cadre expérimental.

Pour ce faire, nous avons choisi une combinaison d'espèces couramment utilisées en polyculture en France (carpe commune, sandre, tanche et gardon), élevée sans ressource alimentaire exogène. Par ailleurs, les études sur les performances des polycultures en France (chapitre II) ont mis en évidence que les macroinvertébrés benthiques et le zooplancton représentent des ressources endogènes limitantes. Afin de pallier cette limitation, une nouvelle modalité de gestion a été testée : l'étang a été divisé en deux par des filets, et les poissons n'ont été introduits que dans une des parties. L'autre partie a été protégée jusqu'à la fin du printemps, au moment du pic de production des invertébrés, avant que l'ensemble des poissons n'ait accès à l'ensemble de l'étang.

Cette étude visait donc à (i) identifier les ressources endogènes disponibles ainsi que la quantité des ressources consommée par les poissons dans deux systèmes de polyculture (avec et sans séparation) , à l'aide des isotopes stables du carbone et de l'azote ; (ii) analyser la variation temporelle de la composition des ressources endogènes dans la diète des poissons, avant l'ouverture de la séparation et à la fin de l'expérience; (iii) déterminer si la protection des ressources endogènes contre la prédation des poissons adultes peut favoriser leur abondance à la fin de l'été ; (iv) évaluer si et comment cette stratégie de protection peut

réduire la compétition interspécifique entre les espèces de poisson ; et (v) examiner si ces changements dans le réseau trophique sont suffisants pour influencer la productivité piscicole

Les hypothèses suivantes font l'objet de l'analyse dans ce chapitre :

H1 : La composition de la matrice de diète des poissons varie temporellement entre avant et après l'ouverture de la séparation des étangs, en raison de changements dans la disponibilité et l'exploitation des ressources endogènes.

H2 : La composition de la matrice de diète des poissons diffère entre les deux systèmes de gestion (séparation avec filet vs. absence de séparation), du fait de la protection temporaire des ressources endogènes.

H3 : La matrice de diète dérivée des isotopes stables du carbone et de l'azote présente une composition différente de celle construite à partir des données empiriques mobilisées dans le modèle Ecopath *a priori* (chapitre II).

Pour répondre aux hypothèses 1 et 2, une expérimentation de polyculture composée de carpe commune (10 %), sandre (5 %), tanche (44 %) et gardon (41 %) a été réalisée dans six étangs, expérimentaux de 1000 m^2, non nourris, dont trois avec séparation, sur une durée de 225 jours. Les résultats de cette expérimentation font l'objet d'un manuscrit publié au journal *Aquaculture, Fish and Fisheries*, intitulé « Influence of divided ponds on fish diets in polyculture: insights from carbon and nitrogen stable isotopes in trophic webs ».

Pour tester l'hypothèse 3, la matrice de diète issue de cette analyse a été comparée à celle utilisée dans Ecopath pour l'évaluation de la performance des polycultures en France (chapitre II). Cette comparaison est abordée dans la discussion générale.

Influence of divided ponds on fish diets in polyculture: insights from carbon and nitrogen stable isotopes in trophic webs

Authors: Purco Ralaiarison Ralien[a,c,*], Michael S. Corson[a], Marc Roucaute[a], Christophe Menniti[b], Kazi Ahmed Kabir[c], Joël Aubin[a], Sarah Nahon[d]

[a] INRAE, Institut Agro, SAS, Rennes, France

[b] UMR 5110 CEFREM, CNRS, Université de Perpignan Via Domitia, 66860 Perpignan, France

[c] CIRAD, UMR ISEM, 34398, Montpellier, France

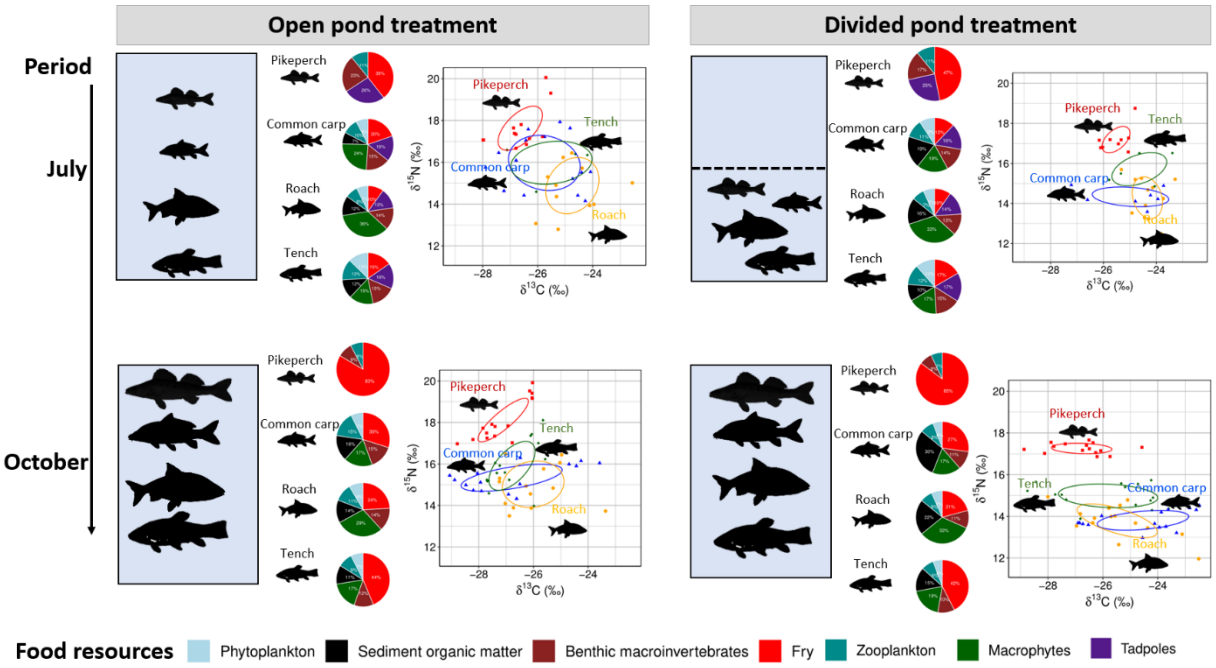
[d] MARBEC, Univ Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, INRAE, Sète, France

Abstract

This study analysed the effects of pond-management treatments on the diet composition and niche overlap of fish species by period of the production cycle in a polyculture system of pikeperch, common carp, roach and tench. Between stocking (February) and harvest (October), the treatments consisted of (i) dividing a pond in half with a net fence, stocking adult fish in one half and removing the fence (July) ("divided" treatment) or (ii) keeping a pond open ("open" treatment). Each treatment was replicated in three ponds. Fish and food resources were sampled each period, and their stable isotopes were analysed using mixing models to estimate fish diet compositions. The biomass of food resources did not differ between the two treatments, nor between the halves of the divided ponds with or without adult fish. The specific growth rate and net fish yield of each fish species also did not differ between the two treatments. Between the two treatments, the diet compositions of fish species did not differ, but they did differ between July and October, likely due to the presence of tadpoles in July. The niche of pikeperch did not overlap with those of the omnivorous fish species, as pikeperch are carnivorous. Niches of the omnivorous fish species did overlap somewhat, but less so in the divided pond, likely due to resource specialisation, but this overlap was not reflected in the diet compositions, possibly due to the low fish stocking biomass. Thus, using a divided pond design helps decrease niche competition, which may increase fish productivity.

Key words: diet composition, divided pond, fish polyculture, niche overlap, management

Graphical abstract



IV.2. Introduction

Current and future development of fish farming must consider the latter's ability to reconcile productivity with the preservation of natural resources (Boyd et al., 2020). New aquaculture practices are required to increase resource-use efficiency, which is one of the main criteria for minimising environmental impacts of fish farming systems (Engle et al., 2021). In extensive earthen-pond aquaculture, fish are raised at low densities and, their growth depends greatly on the natural productivity of the environment, while in semi-intensive systems, additional feed and/or fertiliser is provided to supplement natural food resources (Edwards, 2015). The use of both natural and supplemented resources, which increases fish productivity, depends on the fish species stocked (Mao et al., 2016). To increase the efficiency with which these resources are used, it is necessary to understand how fish species interact with them. A better understanding of the trophic roles of fish in ponds, especially how fish compete for and use food resources in their environment, is essential to manage fish stocking and farming.

In pond fish polycultures, fish species are combined based on their ability to be raised in the same ecosystem and to use available food resources, as well as on their trophic complementarity (Milstein, 1992; Thomas et al., 2021) and potential growth rates. In Europe, pond fish polycultures often combine omnivorous fish species (e.g., common carp [*Cyprinus carpio*], roach [*Rutilus rutilus*], tench [*Tinca tinca*]) and one or more carnivorous fish species (e.g., pikeperch [*Sander lucioperca*], black bass [*Micropterus salmoides*], perch [*Perca*

fulviatilis], pike [*Esox Lucius*]) (Wezel et al., 2013). In their natural environments, omnivorous fish often have flexible foraging strategies that vary seasonally depending on the availability of food resources (González-Bergonzoni et al., 2016). Common carp, roach and tench consume a wide variety of food resources, such as benthic macroinvertebrates (BMI), macrophytes and detritus, as well as some zooplankton and phytoplankton (Alaş et al., 2010; Avlijaš et al., 2018; Dadebo et al., 2015; Nahon et al., 2024). Roach have a diet composition similar to that of common carp (Nahon et al., 2020; Zapletal et al., 2014), although they prefer zooplankton (Zapletal et al., 2014). Omnivorous fish are able to consume a wide range of food resources, which decreases interspecific competition and increases the use of natural food in ponds (Yao et al., 2016). Carnivorous species consume BMI and regulate populations of juvenile fish (Aubin et al., 2021).

Understanding trophic interactions in polyculture systems is complex due to the variety of food resources and their spatio-temporal availability, as well as trophic interactions between species (i.e., predation and competition) (Jan et al., 2014). Preferences for food resources also change as individuals develop from fry to adults (Hjelm et al., 2003). Fish food preferences and interspecific competition provide a basis for assessing the ability of species to be raised together in a polyculture system. As diet compositions determine how fish species use food resources, identifying them can thus decrease interspecific competition among assemblages of fish species in polyculture and optimise the use of food resources (Thomas et al., 2021). Knowledge of fish diet compositions in complex systems remains incomplete, however, notably due to a lack of information about feeding behaviours. One method for estimating diet compositions is to analyse stable carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) isotopes of the different compartments of the ecosystem, in order to identify the food resources that fish use and estimate their relative contributions to diets (Fry & Sherr, 1989). This method provides an overview of diet composition, as it integrates the isotopic signatures of food resources consumed over a longer period rather than representing consumption at a specific moment. Moreover, digestion influences isotopic signatures little, unlike stomach contents, which helps decrease biases in estimating diet composition (Petta et al., 2020; Tripp-Valdez & Arreguín-Sánchez, 2009). Stable isotope values can also be used to represent the isotopic niche of each species. It is defined as a multidimensional space of “bionomic” and “scenopoetic” ecological information (i.e., what a species eats and its habitat, respectively), and is thus used to characterise interspecific competition between species (Newsome et al., 2007).

The biomass of natural food resources in earthen ponds changes during a production cycle, driven by seasonal changes and fish foraging (Dong et al., 2022a; Thomas & Nielsen, 1994), which can influence diet composition and thus fish productivity. In ponds in Europe, the growth

of primary producers (i.e., phytoplankton and macrophytes) begins in early spring and peaks by late spring (Cristofor et al., 2003; Sayer et al., 2010). This increase in food-resource biomass increases consumption by secondary producers and fish, which ultimately causes this biomass to decrease by the end of summer. However, if food-resource biomass were higher in spring, fish might consume even more during a production cycle. One way to increase food-resource biomass could be to exclude stocked fish (and thus their predation) from part of a pond until late spring. The main objective of this study was thus to assess how this pond-management strategy influenced fish feeding behaviour and the pond's overall productivity. In particular, this study aimed to (i) identify the food resources in fish diets in two polyculture systems using $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ isotopes, (ii) determine whether the fish diets varied seasonally, (iii) assess whether protecting food resources from adult fish predation can increase their abundance at the end of the summer, (iv) assess whether and how this strategy of protecting food resources can decrease interspecific competition among fish species and (v) assess whether these changes in the food web are sufficient to influence fish productivity.

IV.3. Materials and methods

IV.3.1. Experimental design and management

The experiment was performed in 2023 at the facilities of the Aquatic Ecology and Ecotoxicology unit of INRAE (U3E, Rennes, France, 48°07'13" N, 1°47'33" W), in six earthen ponds, each 0.1 ha (50 m × 20 m) in area and 1 m deep. The rearing conditions were extensive, with no input of additional feed. The four fish species stocked (on 28 February) – pikeperch, common carp, roach and tench – were chosen based on their trophic complementarity (Table IV.1). Adults of roach and tench, known for their high reproduction rate, were stocked to produce fry as food resources for pikeperch. The stocking biomass of fish was 86.2 ± 0.9 kg ha^{-1}, which fell within the range of those used for extensive fish ponds in Europe (40–100 kg ha^{-1}) (Aubin et al., 2021; Lemmens et al., 2013).

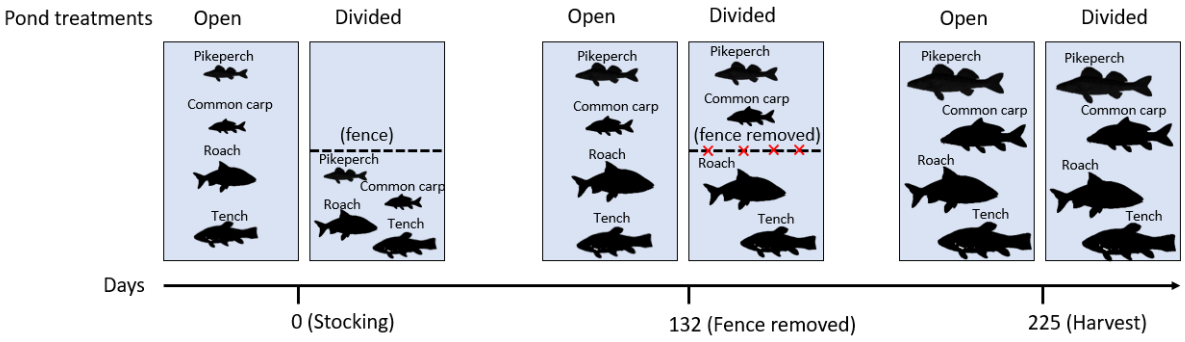


Figure IV.1. Diagram of pond treatments at the sampling periods of February (fish stocking), July (fence removed in divided ponds) and October (fish harvest)

Two treatments were applied in triplicate: “open” and “divided”, the latter in which a net fence initially separated each pond into two halves (Figure VI.1). The polyethylene fence had a mesh size of 1 cm and was placed through the middle of the pond (water inflow on one side, water outflow on the other), buried ca. 20 cm into the soil, with 50 cm extending above the water surface. The fence was designed to prevent stocked fish from passing through or around it, although fry born to them in early summer could pass through. Technical staff of the U3E experimental site monitored the fish every 2 weeks, carefully observing their behaviour to ensure their well-being and good health. The fish initially had access only to half of the pond into which they had been stocked. As mentioned, this treatment was designed to increase the productivity of BMI, zooplankton and macrophytes by providing them with a temporary refuge from predation by adult fish. All ponds in both treatments had the same stocking biomass to prevent any differences observed between treatments at harvest from being due to differences in the stocking biomass. The fence was removed 132 days after stocking (on 10 July), when we considered that the food resources in only half of the pond were no longer sufficient to support the fish, thus giving them access to the entire pond. The fish were harvested on 11 October (225-day production cycle).

Table IV.1. Individual weight (± 1 standard deviation), total length, number of fish per pond, biomass (kg ha-1), percentage of total biomass (%) and trophic category in both treatments in February (fish stocking)

Characteristic	Pikeperch	Common carp	Roach	Tench	Total
Individual weight (g)	46 ± 8	11 ± 2	172 ± 30	471 ± 98	-
Total length (cm)	19.0 ± 0.9	8.7 ± 0.6	24.0 ± 1.3	32.5 ± 2.0	-
Number of fish per pond	9	88	21	8	126
Biomass (kg ha^{-1})	4.1 ± 0.2	9.1 ± 0.3	35.3 ± 0.2	37.7 ± 1.1	86.2 ± 0.9
% of total biomass	4.8 ± 0.4%	10.6 ± 0.4%	41.0 ± 0.5%	43.7 ± 0.8%	100%
Trophic category	Carnivore	Omnivore	Omnivore	Omnivore	-

IV.3.2. Biomass of benthic macroinvertebrates, zooplankton and phytoplankton

In both treatments, BMI and zooplankton were monitored at stocking (February), before opening the fence in the divided ponds (July) and at harvest (October), while phytoplankton (measured as chlorophyll *a* concentration) were monitored every 2 weeks. BMI were sampled using nets (10 × 10 cm wide, 250 µm mesh size) by scraping the pond bottom along eight 1 m transects per pond, four on each side of the fence in divided ponds and at the same locations in open ponds, with two along the shore and two in the middle. Zooplankton were collected by filtering 10 L of water from the water column through a 250 µm mesh sieve, at two points on each side of the fence in divided ponds and the same locations in open ponds. Biomasses of BMI and zooplankton were estimated as the mean biomass of the samples collected in each pond, following the protocol described by Roucaute et al. (2024). Chlorophyll *a* concentration were measured using an AlgaeTorch fluorometer (bbe Moldaenke, Schwentinental, Germany).

Phytoplankton biomass was estimated by multiplying the mean chlorophyll *a* concentration by 100, based on the assumption that chlorophyll *a* represents ca. 1% of total phytoplankton biomass (Reynolds, 2006).

IV.3.3. Mortality and growth performance of fish stocked

At stocking (February) and harvest (October), for each pond, all individuals of each fish species were counted, measured (total length) and weighed individually, except for the fry. For the fry, only 100 individuals were weighed individually, while the rest were weighed and counted in groups. Fish were also caught, counted and weighed before removing the fence in July, but as not all individuals could be caught, the mortality rate and net yield were not calculated. For adult fish in July and October, the specific growth rate (SGR) and mortality rate of each species were calculated as follows:

- SGR (% day^{-1}) = [ln (final individual weight) – ln (initial individual weight)]/no. of days × 100
- Mortality rate (%) = (no. of fish stocked – no. of fish harvested)/no. of fish stocked × 100

For all fish in October, the net yield of each species was calculated as follows:

- Net yield (kg ha^{-1}) = (final biomass – initial biomass)/pond surface area

IV.3.4. Sampling of fish and their potential food resources for carbon and nitrogen stable isotope analysis

To identify and quantify the potential food resources used by fish, all fish species stocked and fry from natural reproduction of roach and tench were sampled at two points in both treatments: before opening the fence in the divided ponds (July) and at harvest (October). To facilitate handling, fish were sedated by immersing them in a benzocaine solution (0.4 mL L^{-1} of water), in accordance with guidelines set by European Union (EU) regulations on the protection of animals used in scientific research (Directive 2010/63/EU).

For adult fish, five individuals of each species were sampled by cutting off a small part of the upper end of the caudal fin (ca. 0.25 cm^2). After sampling, the wound was soaked in a 10% povidone-iodine-based antiseptic solution. For the fish fry, the entire body of five individuals was sampled after euthanising them in the same benzocaine solution. Roach and tench fry were grouped into a single fry group, as identifying fry to species was unreliable.

All potential food resources in ponds were also sampled at both points. To sample BMI, a 250 µm net was scraped along the bottom of each pond for ca. 1 m. The BMIs sampled were then washed, filtered through a 500 µm mesh sieve and identified to genus (Table SIV.1). To sample plankton, a 5 L Van Dorn column was dipped into the water column at three points in each pond. The water collected was then filtered successively through sieves of increasingly smaller mesh size. As separating phytoplankton from zooplankton is difficult, plankton samples were

divided into two categories depending on the mesh size of the sieves used: ≥ 250 µm (large zooplankton, hereafter “zooplankton”), and then filtered through pre-combusted (5 h at 450°C) Whatman GF/F filters (considered to be phytoplankton).

To sample macrophytes, leaves (i.e., the part accessible to fish) of each plant taxon were collected in each pond. Three categories of macrophytes were identified: submerged plants, floating plants and filamentous algae (Table SIV.1). To sample sediment organic matter (SOM), sediment cores were taken at three locations in each pond: one near the bank at the water inlet, another near the bank at the outlet and one in the middle. The top 2 cm of each core was sampled.

IV.3.5. Carbon and nitrogen stable isotope analysis

After being collected, fish, BMI and macrophytes were rinsed with ultrapure water (Milli-Q). All samples were then oven-dried at 60°C until completely dry and then ground using a mill (FastPrep-96) to obtain a homogeneous powder. Each sample was weighed in a tin capsule for simultaneous analysis of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$.

The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of samples were determined via elemental analyser/isotope-ratio mass spectrometry in continuous-flow mode using an isotope-ratio mass spectrometer (Isoprime GVI, Elementar, Langenselbold, Germany) interfaced with an elemental analyser (EuroEA 3000, Eurovector, Pavia, Italy). The ^{13}C:^{12}C or ^{15}N:^{14}N ratios are expressed in conventional delta notation in per mil (‰) relative to the levels of ^{13}C in Vienna Pee Dee Belemnite and ^{15}N in the atmosphere, respectively. Repeated measurements of alanine yielded a precision of ± 0.11‰ and ± 0.12‰ for $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values, respectively. Working standards (alanine, fish gelatine and bovine gelatine) and reference standards (IAEA-N-1, IAEA-N-2, IAEA-CH3 and USGS24 from the National Institute of Standards and Technology, Gaithersburg, Maryland, USA) were used for multipoint calibration.

IV.3.6. Mixing models, standard ellipse area and trophic level

To estimate the contribution of food resources to fish diets, Bayesian stable-isotope mixing models using the R package *simmr* (Parnell et al., 2013) were used. Trophic discrimination factors, which equal the difference between the isotope values of a consumer and its food resources (Minagawa & Wada, 1984), were set at 1.0‰ and 3.5‰ for $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$, respectively (Britton & Busst, 2018). The potential food resources considered for each fish species were selected based on knowledge of its trophic category (e.g., carnivore, omnivore). For pikeperch, the potential food resources included fry, tadpoles, BMI and zooplankton, while for common carp, roach and tench, they also included phytoplankton, zooplankton and

macrophytes. The mixing models were run without using C or N concentrations of the food resources, as the concentrations had not been measured for phytoplankton.

A Bayesian approach was used to estimate the isotopic niche occupied by each fish species during each period using the R package *SIBER* (Jackson et al., 2011). To compare isotopic niche widths statistically among species, between treatments and between periods (July and October), the Bayesian standard ellipse area (SEA_b), which incorporates uncertainty into ellipse estimates through Markov chain Monte Carlo simulations, was used. The analysis was based on 100 000 posterior draws, which provided robust estimates of niche overlaps and their uncertainties. Differences in SEA_b were calculated using the probability that the SEA_b of one species, treatment or period (A) was smaller than that of another (B). Probabilities near 1.0 indicate that A is smaller than B, while probabilities near 0. 0 indicate that B is smaller than A. To ease interpretation, we considered that a high (> 0.70) or low (< 0.30) probability indicated a significant difference in niche size. Trophic niche overlap among species, between treatments and between periods was estimated using the *maxLikOverlap* function of the *SIBER* package.

The trophic level (TL) of each species by treatment and period was estimated using $\delta^{15}N$, a reliable indicator of trophic enrichment (Post, 2002), as $TL_{consumer} = \lambda + (\delta^{15}N_{consumer} - \delta^{15}N_{phytoplankton})/3.5$; where λ is the TL of the baseline organism (i.e., phytoplankton; λ = 1), and 3.5 is the trophic discrimination factor for ^{15}N.

IV.3.7. Statistical analysis

Significant differences (i) between treatments, (ii) between/among periods within a treatment or (iii) between halves of divided ponds with or without adult fish within a treatment and period in the biomasses of BMI, zooplankton and phytoplankton; the C and N concentrations and C:N ratio of SOM; and the individual weight, mortality rate and growth performance of stocked fish were assessed using Student's t-tests when the data met the assumptions of normality and homoscedasticity (tested by the Shapiro-Wilk and Bartlett's test, respectively). When one of these assumptions was not met (for the biomass of phytoplankton in February, zooplankton in February and July; the C:N ratio of SOM in October, the individual weight of fry in July and the mortality rate of pikeperch, roach and tench), the Kruskal-Wallis test was applied.

For each potential food resource and fish species, differences in $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of food resources and fish between treatments, between periods and among treatment × period interactions were assessed using non-linear mixed-effect models developed with the *lme* function of the R package *nlme* (Pinheiro et al., 2007). In the model, the pond nested within the treatment was included as a random effect to consider variable effects of the treatment on

each pond. This variance structure made it possible to consider intra-pond correlations and estimate fixed effects more accurately. The contributions of fixed effects were assessed using marginal R^2 (R^2m), while the total variance explained by both fixed and random effects was assessed using conditional R^2 (R^2c), as implemented in the R package *MuMIn* (Barton, 2025). Differences were considered significant at $p < 0.05$. Differences in $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values between fish stocked in each treatment and period were tested using analysis of variance (ANOVA), after verifying normality and homogeneity of variances. Tukey's post hoc test was then applied to identify significant differences between species. All statistical analyses were performed using R software (v. 4.2.1) (R Core Team, 2022).

IV.4. Results

IV.3.1. Effects of treatment and period on benthic macroinvertebrates, zooplankton and phytoplankton

The mean biomass of BMI, zooplankton and phytoplankton ranged from 0.602 to 2.646, 0.003 to 1.050 and 1.860 to 4.700 g m^{-2}, respectively, depending on the treatment and period (Table IV.2). During each period, the mean biomass of each did not differ significantly between the treatments, except in February, when that of BMI was lower in open ponds. Additionally, within each treatment, the mean biomass of these food resources did not differ significantly among periods, except in February, when that of BMI was significantly lowest and that of zooplankton was significantly highest. Likewise, the C and N concentrations and C:N ratio of SOM did not differ significantly between treatments or among periods.

IV.3.2. Effect of treatment and period on fish productivity

The mean net yield did not differ significantly between the treatments for pikeperch, common carp, roach, tench or fry between divided ponds (22, 337, 5, 12 and 89 kg ha^{-1}, respectively; total: 463 ± 65 kg ha^{-1}) and open ponds (14, 375, 8, 5 and 54 kg ha^{-1}, respectively; total: 455 ± 150 kg ha^{-1}) (Table IV.3). Likewise, SGR did not differ between treatments (Table IV.3). The mean fish mortality rate varied by species in open and divided ponds (10–48% and 0–58%, respectively) (Table IV.3). The mean mortality rates of pikeperch, common carp, roach and all fish combined did not differ significantly between the two treatments, but for tench, it was higher in open ponds (17%) than in divided ponds (0%).

IV.3.3. Effects of the treatment and period on $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of fish and their potential food resources

IV.3.3.1. Potential food resources of fish

During the two sampling periods (July and October), seven groups of species in the pond were identified as potential food resources for fish: phytoplankton, zooplankton, macrophytes, SOM, BMI, fry and tadpoles. Tadpoles were observed only in July. Analysis of the non-linear mixed-effect models (Table SIV.4) indicated that during each period, mean $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values did not differ significantly between treatments for any of the food resources. Within each treatment, mean $\delta^{13}C$ values did not differ significantly between periods for phytoplankton, zooplankton, SOM or fry, while BMI and macrophytes were ^{13}C-depleted by a mean of 1.82‰ ($p < 0.001$) and 2.90‰ ($p = 0.022$), respectively, in October compared to July. Mean $\delta^{15}N$ values did not differ significantly between periods for phytoplankton, zooplankton, SOM, BMI or macrophytes, while fry were ^{15}N-depleted by 1.12‰ in October compared to July ($p < 0.001$). The treatment × period interaction was significant only for the $\delta^{13}C$ value of phytoplankton ($p = 0.003$) and the $\delta^{15}N$ value of zooplankton ($p = 0.038$).

Table IV.2. Mean biomass (g m⁻2) of benthic macroinvertebrates (BMI), zooplankton (Zoo.) and phytoplankton (Phyto.), as well as the carbon (C) and nitrogen (N) concentrations (conc.) and C:N ratio of sediment organic matter (SOM) by treatment (Trt.) (open or divided pond) and period (February (fish stocking), July (fence removed in divided ponds) or October (fish harvest))

Item	Trt.	Detail	February	July	October
BMI (g m^{-2})	Open	Entire pond	1.524 ± 0.231$^{a\,A}$	0.845 ± 0.268$^{a\,B}$	0.773 ± 0.094$^{a\,B}$
	Divided	Entire pond	2.646 ± 0.532$^{b\,A}$	1.292 ± 0.228$^{a\,B}$	0.602 ± 0.090$^{a\,B}$
		Half pond with fish	2.346 ± 0.093$^{a\,A}$	1.093 ± 0.454$^{a\,B}$	-
		Half pond without fish	2.947 ± 0.930$^{a\,A}$	1.491 ± 0.664$^{a\,A}$	-
Zoo. (g m^{-2})	Open	Entire pond	0.004 ± 0.007$^{a\,A}$	1.050 ± 0.392$^{a\,B}$	0.523 ± 0.342$^{a\,B}$
	Divided	Entire pond	0.003 ± 0.001$^{a\,A}$	0.919 ± 1.081$^{a\,B}$	0.576 ± 0.423$^{a\,B}$
		Half pond with fish	0.003 ± 0.002$^{a\,A}$	0.529 ± 0.310$^{a\,B}$	-
		Half pond without fish	0.003 ± 0.001$^{a\,A}$	1.309 ± 1.539$^{a\,B}$	-
Phyto. (g m^{-2})	Open	Entire pond	2.390 ± 0.940$^{a\,A}$	3.730 ± 1.640$^{a\,A}$	4.670 ± 1.840$^{a\,A}$
	Divided	Entire pond	2.410 ± 0.170$^{a\,A}$	1.860 ± 0.870$^{a\,A}$	4.700 ± 2.500$^{a\,A}$
		Half pond with fish	2.343 ± 0.158$^{a\,A}$	1.687 ± 0.928$^{a\,A}$	-
		Half pond without fish	2.481 ± 0.192$^{a\,A}$	2.029 ± 0.192$^{a\,A}$	-
SOM C conc. (%)	Open	Entire pond	-	1.57 ± 0.12$^{a\,A}$	1.50 ± 0.21$^{a\,A}$
	Divided	Entire pond	-	1.64 ± 0.22$^{a\,A}$	1.46 ± 0.19$^{a\,A}$
SOM N conc. (%)	Open	Entire pond	-	0.20 ± 0.01$^{a\,A}$	0.18 ± 0.02$^{a\,A}$
	Divided	Entire pond	-	0.21 ± 0.03$^{a\,A}$	0.18 ± 0.01$^{a\,A}$
SOM C:N ratio	Open	Entire pond	-	7.85 ± 0.72$^{a\,A}$	8.19 ± 0.50$^{a\,A}$
	Divided	Entire pond	-	7.99 ± 0.17$^{a\,A}$	8.19 ± 0.58$^{a\,A}$

Different lower-case or upper-case letters indicate significant differences ($p < 0.05$) between treatments or between/among periods, respectively.

Table IV.3. Individual weight (g), specific growth rate (SGR, % day^{-1}), net yield (kg ha-1) and mortality rate (%) of each fish species and the fry (roach and tench) by treatment (open or divided pond) and period (July, October or overall)

Period	Item	Treatment	Pikeperch	Common carp	Roach	Tench	Fry	Total
July	Individual weight (g)	Open	80 ± 24^{a}	387 ± 50^{a}	210 ± 18^{a}	583 ± 88^{a}	1.92 ± 0.08^{a}	-
		Divided	101 ± 37^{a}	393 ± 16^{a}	201 ± 5^{a}	579 ± 64^{a}	1.00 ± 1.00^{a}	-
	SGR (% day^{-1})	Open	0.42 ± 0.17^{a}	2.75 ± 0.09^{a}	0.14 ± 0.07^{a}	0.15 ± 0.14^{a}	-	-
		Divided	0.60 ± 0.29^{a}	2.75 ± 0.05^{a}	0.12 ± 0.01^{a}	0.17 ± 0.09^{a}	-	-
October	Individual weight (g)	Open	266 ± 17^{a}	886 ± 141^{a}	239 ± 17^{a}	660 ± 95^{a}	7.4 ± 8.00^{a}	-
		Divided	321 ± 66^{a}	935 ± 144^{a}	207 ± 11^{a}	606 ± 45^{a}	5.1 ± 3.00^{a}	-
	SGR (% day^{-1})	Open	0.7 ± 0.00^{a}	1.98 ± 0.07^{a}	0.14 ± 0.02^{a}	0.14 ± 0.0^{a}	-	-
		Divided	0.96 ± 0.10^{a}	2.00 ± 0.60^{a}	0.08 ± 0.02^{a}	0.12 ± 0.03^{a}	-	-
Overall	Net yield (kg ha^{-1})	Open	14 ± 5^{a}	375 ± 117^{a}	8 ± 5^{a}	5 ± 6^{a}	54 ± 28^{a}	455 ± 150^{a}
		Divided	22 ± 5^{a}	337 ± 64^{a}	5 ± 3^{a}	12 ± 4^{a}	89 ± 20^{a}	463 ± 65^{a}
	Mortality rate (%)	Open	26 ± 17^{a}	48 ± 22^{a}	10 ± 9^{a}	17 ± 19^{a}	-	-
		Divided	11 ± 1^{a}	58 ± 8^{a}	6 ± 0^{a}	0 ± 0^{b}	-	-

Different superscript letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among fish species within each treatment and period.

IV.3.3.2. Stocked fish

IV.3.3.2.1. Effects of the pond, treatment and period for each fish species

The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of fish varied among ponds, even within a given treatment. The variance of this random effect was 26%–58% for $\delta^{13}C$ and 36%–73% for $\delta^{15}N$, depending on the species (Table IV.4). Mean $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of each fish species did not differ significantly between the treatments (Table IV.4). Mean $\delta^{13}C$ values differed significantly between periods for pikeperch, roach and tench (each $p < 0.001$), but not for common carp (Table IV.4). In October compared to July, pikeperch, roach and tench were ^{13}C-depleted by 0.47‰, 1.30‰ and 1.29‰ in open ponds, respectively, and by 1.25‰, 1.15% and 1.17‰ in divided ponds, respectively. Mean $\delta^{15}N$ values of pikeperch, roach and tench did not differ significantly between periods or treatments, nor did mean $\delta^{13}C$ values of common carp. Mean $\delta^{15}N$ values of common carp were lower in October than in July, with significant ^{15}N depletion of 0.64‰ in open ponds and 0.52‰ in divided ponds ($p < 0.001$). The only significant period × treatment interaction was for the $\delta^{13}C$ value of common carp ($p = 0.032$).

Table IV.4. Differences in mean isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) of fish between treatments, between periods and among treatment × period interactions. denDF: denominator degrees of freedom, R^2m: marginal R^2, R^2c: conditional R^2

			$\delta^{13}C$			$\delta^{15}N$		
Species	Fixed-effect variables	denDF	*p*	R^2m	R^2c	*p*	R^2m	R^2c
Pikeperch	Treatment	4	0.535	-	-	0.316	-	-
	Period	43	< 0.001	-	-	0.256	-	-
	Treatment × Period	43	0.088	-	-	0.893	-	-
	Model fit	-	-	0.23	0.80	-	0.16	0.89
Common carp	Treatment	4	0.262	-	-	0.060	-	-
	Period	44	0.052	-	-	<0.001	-	-
	Treatment × Period	44	0.032	-	-	0.616	-	-
	Model fit	-	-	0.21	0.76	-	0.46	0.84
Roach	Treatment	4	0.478	-	-	0.298	-	-
	Period	47	< 0.001	-	-	0.967	-	-
	Treatment × Period	47	0.927	-	-	0.057	-	-
	Model fit	-	-	0.28	0.54	-	0.13	0.49
Tench	Treatment	4	0.361	-	-	0.288	-	-
	Period	31	< 0.001	-	-	0.118	-	-
	Treatment × Period	31	0.789	-	-	0.132	-	-
	Model fit	-	-	0.21	0.76	-	0.18	0.43

IV.3.3.2.2. Comparison of stable isotope values ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) among fish species

For each treatment and period, the mean $\delta^{13}C$ value of pikeperch did not differ significantly from those of the omnivorous fish (Figure IV.2, Table IV.5), except for roach being ^{13}C-enriched compared to pikeperch by 1.92‰ and 1.19‰ in open and divided ponds in July, respectively,

and common carp being ^{13}C-enriched by 2.23‰ compared to pikeperch in divided ponds in October. Mean δ^{13}C values did not differ significantly among the omnivorous species.

For each treatment and period, the mean δ^{15}N value of pikeperch differed significantly from those of the omnivorous fish, with the pikeperch being ^{15}N-enriched by 2.26‰ and 2.88‰ in July and October, respectively. Mean δ^{15}N values did not differ significantly among the omnivorous species in open ponds, but they did in divided ponds: tench were ^{15}N-enriched by 1.40‰ in July and 1.19‰ in October compared to common carp and roach, whose mean δ^{15}N values did not differ.

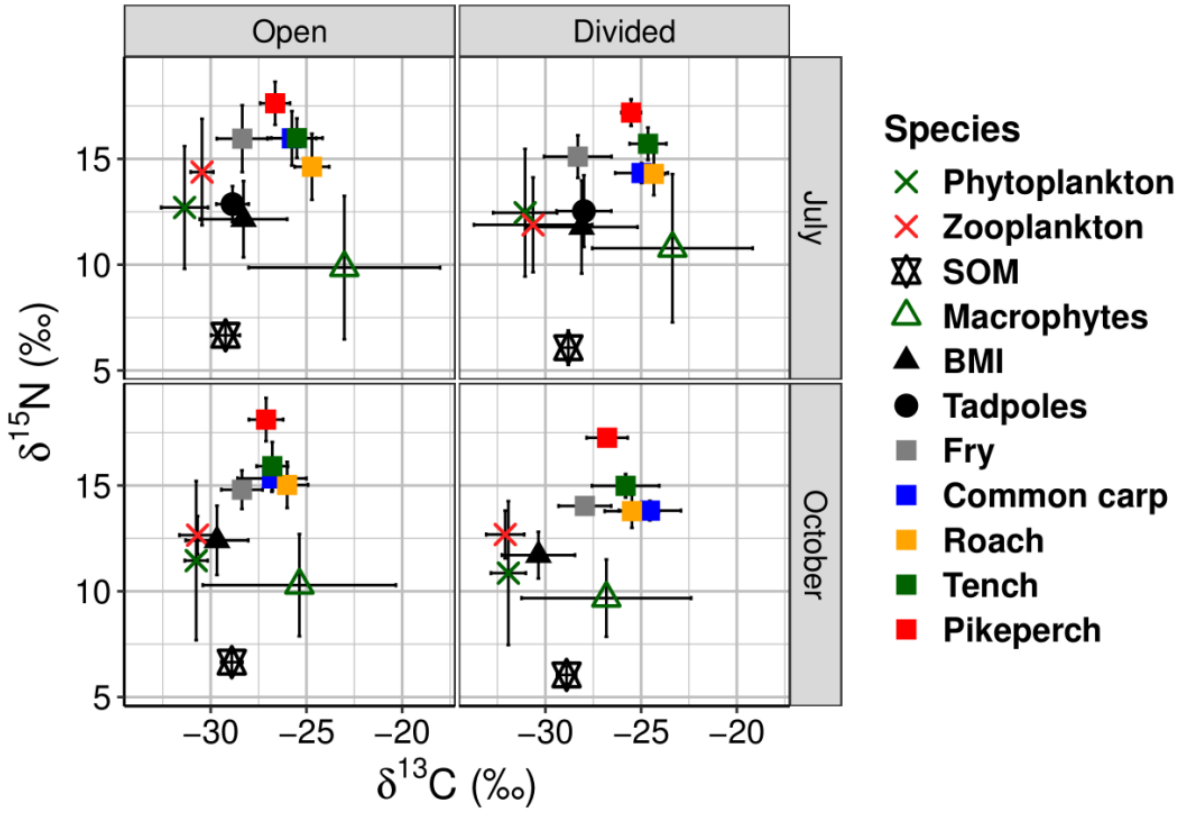


Figure IV.2. Mean isotope values of carbon (δ^{13}C) and nitrogen (δ^{15}N) (± 1 standard deviation) of fish and their potential food resources by treatment (open or divided pond) and period (July or October). SOM: sediment organic matter, BMI: benthic macroinvertebrates.

IV.3.4. Standard ellipse area of fish

Pikeperch had the smallest mean SEA_b for all treatments and periods (Figure IV.3, Table IV.5), with a probability no lower than 0.83 that the SEA_b of pikeperch was the smallest (Figures SIV.1 and SIV.2). The mean SEA_b among common carp, roach and tench differed in each treatment and period. Among these three species, the probability ranged from 0.54–0.64 and from 0.31–0.62 in the open and divided ponds, respectively, in July (Figure SIV.1). In October, it exceeded 0.72 in both treatments, except for the comparison between tench and roach in the divided pond, which was 0.59 (Figure SIV.2). In July, the mean SEA_b in open ponds was

larger than that in divided ponds (Table IV.5) (probability > 0.82) (Figure SIV.1). In October, the mean SEA_b remained larger in open ponds for common carp and roach (probability > 0.78) but became larger in divided ponds for tench (probability = 0.29) (Figure SIV.2). From July to October, in open ponds, the mean SEA_b decreased for all fish stocked (Table IV.5). In divided ponds, however, the mean SEA_b decreased for pikeperch but increased for common carp, tench and roach. The TL was highest for pikeperch (3.1–4.0) for all treatments and periods, followed by tench (2.7–3.3), while those of common carp and roach were similar (2.8–3.1) in October (Table IV.6).

Table IV.5. Mean isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) and mean Bayesian standard ellipse areas (SEA_b), with 50% credible intervals around the mean, for pikeperch, common carp, roach and tench by treatment (Trt.) (open or divided pond) and period (July or October)

		July			October		
Trt.	Species	$\delta^{13}C$ (‰)	$\delta^{15}N$ (‰)	SEA_b (‰^{2})	$\delta^{13}C$ (‰)	$\delta^{15}N$ (‰)	SEA_b (‰^{2})
Open	Pikeperch	-26.64 ± 0.78^{b}	17.63 ± 1.02^{a}	1.96 (1.59 - 2.41)	-27.11 ± 0.90^{a}	18.11 ± 1.02^{a}	1.56 (1.34 -1.92)
	Common carp	-25.76 ± 1.27^{ab}	15.97 ± 1.28 ^{ab}	4.91 (4.11 - 5.81)	-26.80 ± 1.80^{a}	15.33 ± 0.63^{b}	2.8 (2.37 - 3.39)
	Roach	-24.71 ± 0.90^{a}	14.63 ± 1.56^{b}	4.21 (3.45 - 5.09)	-26.01 ± 1.09^{a}	15.03 ± 1.09^{b}	3.51 (2.95 - 4.87)
	Tench	-25.50 ± 1.34^{ab}	15.98 ± 0.93^{ab}	3.14 (2.25 - 4.77)	-26.79 ± 0.82^{a}	15.91 ± 1.14^{b}	2.31 (1.94 - 2.78)
Divided	Pikeperch	-25.52 ± 0.51^{b}	17.19 ± 0.63^{a}	0.84 (0.66 - 1.04)	-26.77 ± 1.07^{b}	17.26 ± 0.24^{a}	0.77 (0.64 - 0.72)
	Common carp	-24.98 ± 1.37^{ab}	14.33 ± 0.47^{c}	1.78 (1.34 - 2.32)	-24.54 ± 1.62^{a}	13.81 ± 0.46^{c}	2.11 (1.76 - 2.50)
	Roach	-24.33 ± 0.56^{a}	14.29 ± 1.01^{c}	1.66 (1.34 - 2.01)	-25.48 ± 1.42^{ab}	13.79 ± 0.79^{c}	2.68 (2.24 - 3.17)
	Tench	-24.64 ± 0.96^{ab}	15.71 ± 0.77^{b}	1.85 (1.35 - 2.56)	-25.81 ± 1.76^{ab}	14.99 ± 0.55^{b}	2.87 (2.42 - 3.44)

Different superscript letters indicate significant differences ($p < 0.05$, Tukey's post hoc test) among fish species within each treatment and period

Table IV.6. Mean trophic level of pikeperch, common carp, roach and tench by treatment (open or divided pond) and period (July or October)

Treatment	Species	July	October
Open	Pikeperch	3.2	4.0
	Common carp	2.7	3.1
	Roach	2.3	3.1
	Tench	2.7	3.3
Divided	Pikeperch	3.1	3.8
	Common carp	2.3	2.8
	Roach	2.3	2.8
	Tench	2.7	3.2

Pikeperch had 0% trophic niche overlap with the other three fish species in the same treatment and period, except for a 2% overlap with common carp in open ponds in July (Figure IV.3,

Table SIV.5). The overlap between tench and common carp was much higher in open ponds (71% in July and 27% in October) than in divided ponds (0% in both periods). Similarly, the overlap between tench and roach was higher in open ponds (15% in July and 12% in October) than in divided ponds (4% in July and 2% in October). In contrast, the overlap between common carp and roach was higher in divided ponds (29% in July and 32% in October) than in open ponds (14% in July and 33% in October).

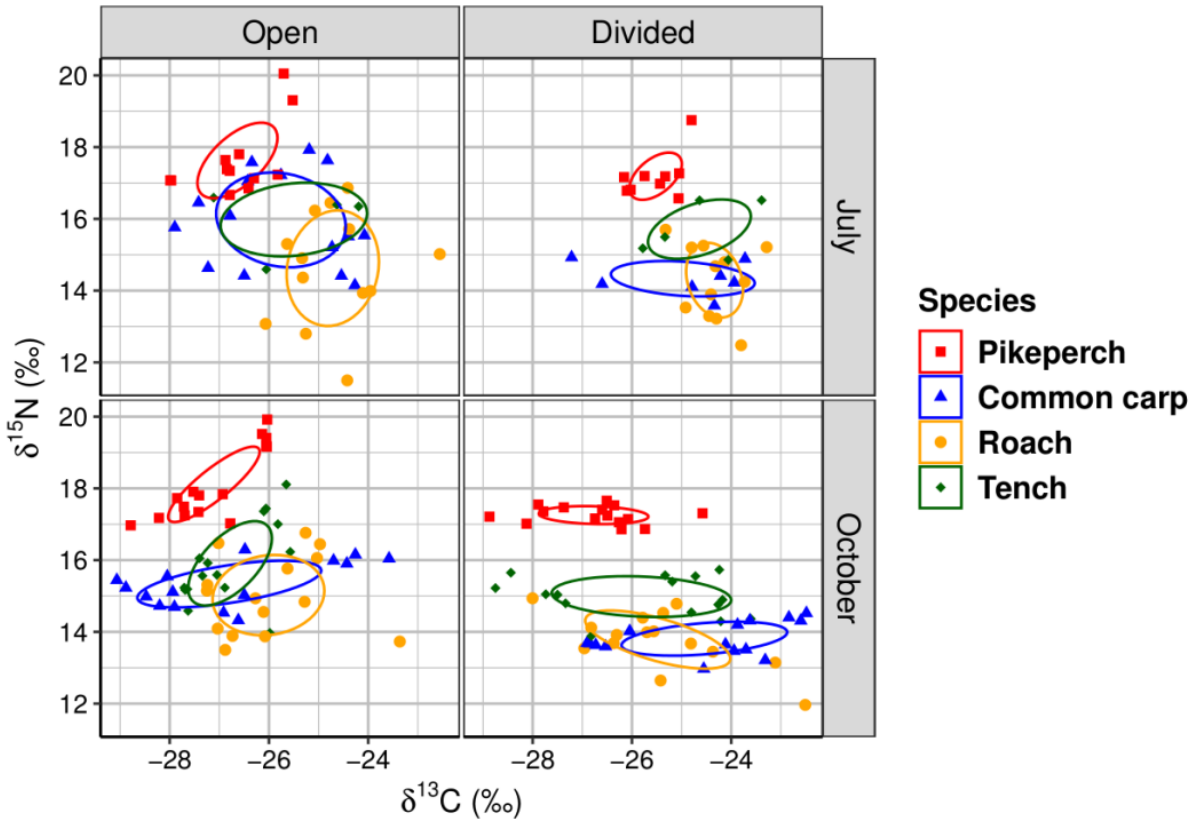


Figure IV.3. Isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) individual fish by species by treatment (open or divided pond) and period (July or October). Ellipses enclose the standard ellipse area for each species.

IV.3.5. Fish diet composition estimated by stable-isotope mixing models

The mixing model indicated that pikeperch fed mainly on fry (≥ 39%) (Figure IV.4, Tables S2 and S3). Its diet composition was similar for both treatments for a given period but differed between periods for a given treatment. The fry percentage increased from 39%–47% in July to 83%–85% in October depending on the treatment. In July, pikeperch diet was supplemented with tadpoles (25%–26% depending on the treatment), BMI (17%–23% depending on the treatment) and zooplankton (11% in both treatments).

Common carp, roach and tench had similar diet compositions, with some differences between periods and treatments (Figure IV.4). Their diets contained macrophytes (15%–25% for common carp and tench and 29%–36% for roach), fry (10%–20% in July and 21%–30% in

October for common carp and roach, and up to 44% for tench), zooplankton (7%–15%), phytoplankton (6%–13%), BMI (11–15%) and SOM (10%–15% for tench and 7%–30% for common carp and roach, with higher percentages in divided ponds than in open ponds, and which increased in October). Their diets were supplemented with tadpoles (13%–17%) in July.

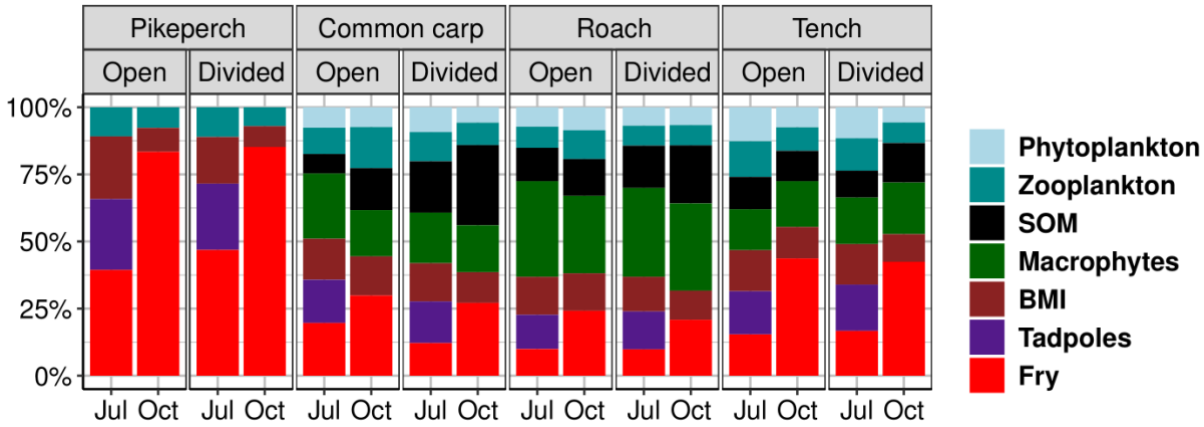


Figure IV.4. Estimated contributions of food resources to the diets of fish using Bayesian stable-isotope mixing models by treatment (open or divided pond) and period (July or October). BMI: benthic macroinvertebrates, SOM: sediment organic matter

IV.5. Discussion

IV.5.1. Effects of period on fish diet composition, food-resource biomasses and stable isotopes

Pikeperch had higher $\delta^{15}N$ values than the omnivorous fish species (Figure IV.2) because its diet consisted mainly of fry and BMI (Figure IV.4). Bousseba et al. (2024) reported that pikeperch is an opportunistic predator that adapts its diet to the availability of food resources. This supports the potential to use pikeperch to control fish reproduction in polyculture systems (Aubin et al., 2021; Nahon et al., 2024). It can also be used to increase the consumption of food resources that exist in ponds temporarily, particularly tadpoles. Common carp, roach and tench had similar diet compositions, with food resources contributing approximately similar percentages (Figure IV.4). However, tench tended to consume more fry in October, highlighting its higher TL (3.7) than those of common carp (3.1) and roach (3.0), according to the FishBase database (Froese & Pauly, 2025). A similar trend in TLs was estimated in the present study (Table IV.6). These species are also considered opportunistic feeders that can adjust their diets to the availability of food resources (Giles et al., 1990; Nahon et al., 2020). However, the biomasses of BMI, zooplankton and phytoplankton did not differ significantly between July and October (Table IV.2), likely due to their high turnover rates and the ability of fish in polyculture systems to regulate their production (Šetlíková et al., 2016; Toruan et al., 2022). For example, in French pond polyculture systems, BMI and zooplankton can turn over

12-16 and 70-88 times per year, respectively (Roucaute et al., 2024). A study of polyculture systems with different stocking biomasses in the same experimental setup also reported similar BMI biomasses, even when the stocking biomass was doubled (Roucaute et al., 2024).

These relatively stable BMI, zooplankton and phytoplankton biomasses contrasted with the seasonal shifts observed in fish diets. The diet composition of each fish species changed during the production cycle (Figure IV.4). Mean $\delta^{13}C$ values decreased significantly from July to October for pikeperch, roach and tench, which was not observed for their mean $\delta^{15}N$ values (Table IV.4). These differences likely reflect seasonal shifts in resource availability in fish diets (Flood et al., 2023). In particular, the presence of tadpoles in July may have increased the mean $\delta^{13}C$ value of all food resources and influenced the isotope values of tadpole consumers (Altig et al., 2007; Montaña et al., 2019). Furthermore, BMI and tadpoles had similar $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values (Figure IV.2), which may have made it difficult to discriminate them based on these isotope values. As tadpoles complete metamorphosis and leave ponds by August or are eaten by fish, they become unavailable as a food resource, which decreases $\delta^{13}C$ values and may explain the decrease in the mean SEA_b in October in open ponds (Table IV.5). The similarity in the mean $\delta^{15}N$ values of fish between periods was due to fish consuming prey of similar TLs, despite seasonal differences in resource availability. In contrast, mean $\delta^{15}N$ values of common carp decreased significantly from July to October, perhaps due to the slight increase in SOM in their diet (Figure IV.4).

Mean $\delta^{13}C$ values also decreased significantly from July to October for macrophytes and BMI (each composed of multiple species) (Figure IV.2), perhaps due to differences in the species sampled each period and, for macrophytes, due to autumn senescence. Additionally, BMI may have shifted their diets due to changes in food resources. Mean $\delta^{15}N$ values decreased significantly from July to October for fry (Figure IV.2), perhaps due to fry diets, which include mainly lower-TL food resources such as phytoplankton, macrophytes and SOM, along with zooplankton (Nahon et al., 2024), which may have become increasingly scarce as fry biomass increased over time. The decrease in $\delta^{13}C$ values for BMI in October may have also influenced the mean $\delta^{13}C$ values of their consumers: pikeperch, roach and tench. For common carp, the increase in the percentage of SOM, which has low $\delta^{15}N$ values, in its diet of up to 30%, may have influenced its $\delta^{15}N$ values.

IV.5.2. Effects of divided ponds on fish productivity, competition, food-resource biomasses and isotope values before opening the fence

The SGR of each fish species did not differ significantly between the treatments in July (Table IV.3), perhaps because the treatments had similar SOM characteristics (C and N

concentrations and C:N ratio) and biomasses of food resources (e.g., BMI, zooplankton, phytoplankton) (Table IV.2). The halves of divided ponds in which adult fish had been stocked had food resources similar to those in open ponds, which could support high fish productivity. In divided ponds, the biomasses of phytoplankton and zooplankton did not differ significantly between the halves with or without adult fish (Table IV.2), due to their distribution in the water column, which tends to become homogeneous due to mixing caused by wind and fish movement (Moreno-Ostos et al., 2009). The lack of significant difference in the biomass of BMI between treatments can be explained by the presence of macrophytes, which serve as refuges for fry and BMI (Gonzalez Sagrario & Balseiro, 2010; Gonzalez Sagrario et al., 2009) and likely played a role in the open ponds similar to the physical protection of the fence in the divided ponds. Additionally, the natural productivity of BMI, zooplankton and phytoplankton in these ponds seemed sufficiently high to sustain an extensive stocking biomass. Moreover, the stocking biomass may have been too low to limit food-resource availability greatly, which may explain the lack of significant differences in the biomasses of BMI, zooplankton or phytoplankton between the halves with or without adult fish in divided ponds, as well as between the treatments. The stocked fish likely did not consume enough food resources to cause a measurable decrease, especially as such small ponds tend to have higher food-resource productivity than larger ponds (Aubin et al., 2021). Fish stocking biomass could be increased to attempt to generate treatment effects. An interesting complementary experiment would be to stock two ponds of different sizes with the same fish biomass: one small open pond and one large divided pond in which the fish have access only to an area equivalent to that of the small pond. Alternatively, both treatments may have had similar predation pressure, as the fry could feed on BMI, zooplankton, phytoplankton and SOM in the area protected by the fence, which may have kept the total biomass of these resources similar to that in open ponds. Dividing ponds appears relatively simple and cost-effective to implement in aquaculture systems, and it has the potential to increase fish productivity at a low cost. However, further studies are needed to assess its effectiveness.

Each fish species had a similar diet composition in the open ponds and the halves of divided ponds with adult fish (Figure IV.4), as the biomass of food resources in them (e.g., SOM, BMI, zooplankton, phytoplankton) did not differ significantly (Table IV.2). However, all four fish species had a larger mean SEA_b in open ponds than in divided ponds (Table IV.5), perhaps due to specialising their diets in the latter because they occupied less area at a higher density, which likely decreased niche overlap. Diet specialisation in high-density populations has been observed for perch (Svanbäck & Persson, 2004). In contrast, the larger mean SEA_b in open ponds indicated more generalist feeding strategies, which resulted in niche overlap. This

difference in mean SEA_b was not completely reflected in diet compositions, as the mixing models aggregated multiple resources into a single group.

IV.5.3. Effects of divided ponds on fish productivity, competition, food-resource biomasses and isotope values at harvest

The SGR, net yield and mortality rate of each fish species did not differ significantly between treatments in October (Table IV.3). Like in July, this can be explained by the similarity of most of the food resources (i.e., C and N in SOM; biomass of BMI, zooplankton and phytoplankton) in the two treatments (Table IV.2). Common carp had the highest percentage of total net yield (> 75%) in all treatments (Table IV.3). The biomass of pikeperch, common carp, roach and tench increased by a factor of ca. 6, 40, 2 and 2 over the 225-day production cycle, respectively. The net fish yield of 461–488 kg ha^{-1} was similar to those reported for highly productive extensive earthen ponds in the EU (Girard et al., 2024; Zdenek et al., 2025). Furthermore, common carp had a high mortality rate of up to 52% depending on the treatment (Table IV.3), likely due to predation, as they were stocked at a small size. At stocking, their length was 54% that of pikeperch (Table IV.1) which may have caused a high risk of predation, as reported by Dörner & Wagner (2003). For pikeperch, the mortality rate ranged from 11% to 26% depending on the treatment (Table IV.3), which is similar to the 3%–22% reported by Policar et al. (2013). However, some of this mortality may have been due to cannibalism (Kopp et al., 2009; Livne et al., 2020).

In October, mean $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of fish (Table IV.4) and potential food resources (Table SIV.4) did not differ significantly between the treatments, which suggests that the fish consumed similar food resources regardless of the treatment (Vander Zanden & Rasmussen, 1999) and may explain why each fish species had a similar diet composition in both treatments during each period (Figure IV.4). However, for tench in October, the mean SEA_b was larger in divided ponds than in open ponds (Table IV.5). As a solitary species (Vanovac et al., 2021), the tench likely consumed more diverse resources after the fences were removed, which explains why its mean SEA_b was also larger than those of other fish in divided ponds in October. Overall, the mean SEA_b ranged from 0.77 to 4.91 in this extensive polyculture system, which was larger than those in a polyculture system of black bass, common carp and roach and that received additional feed (0.27–1.94) (Nahon et al., 2024). This result suggests that the fish assemblage in the present study was able to consume a wider range of resources, indicating dietary plasticity of its species. The low niche overlap of fish species in October (< 33%) indicated relatively little trophic competition among the fish species stocked and confirms that this fish assemblage is suitable for earthen-pond polyculture in the EU.

IV.5.4. Limitations of the study

It is challenging to combine zootechnical and ecological approaches to optimise management practices in environments as complex as extensive ponds. Despite efforts to standardise pond size and fish stocking composition, in the absence of additional feed to drive production, each pond evolves differently, making it difficult to obtain significant treatment effects. When included as a random effect in the mixed-effect models, the pond contributed up to 73% of the variance, which may have obscured the effects of the two treatments. While the treatment effect was not statistically significant overall, it may have been stronger or weaker for certain ponds. Despite its relevance, the stable-isotope method has strong limitations, particularly the difficulty in consistently including all potential food resources in mixing models (Fry & Sherr, 1989; Parnell et al., 2013). Discriminating certain food resources depends on the trophic discrimination factors used, which are influenced by several factors, including individual metabolism and the environment (Britton & Busst, 2018). Additionally, some food resources can have a similar isotope value, which makes them difficult to discriminate. Furthermore, food resources consumed in low quantities or intermittently may not be detected accurately. The diet composition estimated by mixing models depends greatly on the food resources included, and some may have been missed, especially if they were no longer present at the time of sampling. To address these limitations, complementary methods such as DNA metabarcoding (Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019) can provide a more comprehensive overview of food resources. A complementary method would be stomach-content analysis, which can identify recently ingested food resources more precisely, but provides information only for a specific moment. It may also underrepresent certain food resources, especially small organisms or those that are digested rapidly. Finally, it usually requires killing the fish, which limits its use, especially when working with relatively few fish, as in this study. We recommend increasing stocking biomass and further investigating trophic discrimination factors to better understand fish diet composition and feeding behaviour. The biomasses of food resources such as macrophytes and tadpoles were not estimated, but it would be useful to do so, as this information may help explain the diet compositions of their consumers.

IV.6. Conclusion and perspectives

Each fish species' diet composition did not differ significantly between treatments, likely because the biomasses of their main food resources did not differ significantly either. In July, the biomass of these food resources could support high fish productivity in the halves of divided ponds with adult fish, likely due to the low stocking biomass of fish. The SGR, net yield and mortality rate did not differ significantly between treatments. However, diet composition differed between periods, likely due to the presence of tadpoles, which represented ca. 25% of the

pikeperch diet and 13%-17% of omnivorous fish diets. The lower niche overlap in divided ponds than in open ponds indicates less interspecific competition. The low niche overlap among the omnivorous fish species suggests that they had dietary plasticity and little interspecific competition. This implies that the consumption of the fish assemblage studied may have equalled the productivity of food resources, making this assemblage (and its species' initial percentages of total biomass) promising for polyculture systems. Finally, to better understand long-term effects and assess the growth of fish to marketable size, we recommend continuing the study for at least 2 years. Additionally, a more in-depth approach would involve increasing the stocking biomass or testing more contrasting conditions, which would explore species' adaptive capacities and interspecific competition in polyculture systems more deeply. Longer-term monitoring with more frequent sampling would provide higher temporal resolution of the dynamics of fish diet composition. Combining these experimental data with dynamic modelling of trophic networks could refine the understanding of diet composition. This knowledge could also help optimise species' percentages in earthen-pond polycultures, thus increasing the efficiency with which food resources are used.

Acknowledgements

We thank the team of the INRAE-U3E experimental site (especially Antoine Gallard, Bernard Joseph, Maira Coke, Romain Leblanc and Yoann Bennevault) and Celine Bouillis, Laurence Carteaux, Jan-Mickael Busnel, Kilian Paquet, Tanguy Nardon, Angela Larivain, Andrés Casanova, Lorenzo Rossi and Michele Zoli for collecting data from the ponds. We also thank Alexandrine Pannard and Stephanie Llopis for collecting data from the ponds and identifying zooplankton, as well as Anne-Laure Besnard for grinding samples for isotope analysis.

IV.7. Conclusion du chapitre

Les isotopes stables du carbone et de l'azote ont permis de construire la matrice de diète de la carpe commune, du sandre, du gardon et de la tanche. La polyculture de ces espèces a été testée dans deux systèmes de gestion d'étangs : avec séparation par filet et sans séparation. La biomasse des ressources endogènes disponibles n'a pas montré de différence significative entre les deux modes de gestion. Il en a été de même pour le rendement en poissons et la croissance des espèces de poisson.

Ainsi, concernant les hypothèses :

- **H1** : La composition de la matrice de diète des poissons varie temporellement entre avant et après l'ouverture de la séparation des étangs, en raison de changements dans la disponibilité et l'exploitation des ressources endogènes.

L'hypothèse a été validée. La composition de la diète des espèces de poisson étudiées a varié en fonction des différences de disponibilité des ressources endogènes. Les espèces de poisson élevées en combinaison ont présenté une plasticité trophique.

- **H2** : La composition de la matrice de diète des poissons diffère entre les deux systèmes de gestion (séparation avec filet vs. absence de séparation), du fait de la protection temporaire des ressources endogènes.

L'hypothèse n'a pas été validée. Les espèces de poisson étudiées présentent un profil de diète similaire dans les deux systèmes de gestion (séparation par filet vs absence de séparation). La présence de macrophytes dans les étangs pourrait jouer un rôle de refuge pour les ressources endogènes, au même titre que la séparation des espaces, ce qui pourrait expliquer l'absence de différence observée.

Pour répondre à la question : comment peut-on améliorer la prise en compte de diète des poissons dans l'analyse du réseau trophique ?

L'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote a permis de définir la composition de la diète de la carpe commune, du sandre, du gardon et de la tanche, dans les conditions de notre expérience. La présence de têtards, une ressource endogène disponible dans les étangs avant leur métamorphose en grenouilles, a contribué à différencier la composition de la diète de ces espèces entre deux périodes de prélèvement. Les espèces piscicoles étudiées ont présenté un faible taux de recouvrement de niches trophiques, qui a été encore plus faible dans les étangs avec séparation par filet par rapport aux étangs sans séparation. L'utilisation des matrices de diète issues des isotopes stables du carbone et de l'azote a ainsi été conseillée pour affiner la prédiction des modèles Ecopath/*Rpath/enaR* et pour justifier la

composition de la polyculture de poissons conçue à partir du cadre logique proposé (chapitre III).

Chapitre V. Évaluation de la performance de la polyculture issue du cadre logique

V.1. Introduction du chapitre

Dans le chapitre III, un cadre logique basé sur la modélisation trophique (*Rpath* et *enaR*) a été développé afin de concevoir une combinaison d'espèces de poisson optimale, comme alternative à la monoculture intensive du panga, au Vietnam. Cependant, le chapitre II a mis en évidence une incertitude concernant les performances en rendement piscicole, en efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes ainsi qu'en recyclage de la polyculture, liée à la matrice des diètes utilisée dans Ecopath, ce qui a été confirmé par l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote (chapitre IV). Ainsi, à quel point peut-on évaluer la pertinence des combinaisons de poissons issues du cadre logique ? L'objectif de l'étude décrite dans ce chapitre V a été de tester dans un étang expérimental au Vietnam cette combinaison d'espèces issue du cadre logique dans le chapitre III. La performance de cette polyculture (rendement piscicole, efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes, et recyclage) a ensuite été évaluée en combinant les indicateurs de productivité aquacole (par ex. : mortalité, croissance), l'approche par isotopes stables du carbone et de l'azote, et la modélisation des relations trophiques. Elle a été ensuite comparée à la monoculture ainsi qu'aux performances prédites par la combinaison de ces espèces issue du cadre logique présentée dans le chapitre III.

Dans cette analyse, les hypothèses suivantes ont été testées :

H1 : La polyculture du panga proposée par le cadre logique a une productivité, rentabilité économique et performance écologique plus élevées que celles de sa monoculture.

H2 : Les espèces combinées avec le panga ne présentent pas de compétition trophique.

H3 : L'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote permet d'équilibrer le modèle des relations trophiques sans ajuster la matrice des diètes.

H4 : Les performances (rendement piscicole, efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes, et recyclage) observées de la polyculture du panga sont similaires à celles prédites par le cadre logique (chapitre III).

La comparaison des performances en productivité piscicole, en efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes, et en recyclage entre la monoculture de panga et la polyculture est présentée sous forme d'un manuscrit qui a été soumis au journal *Aquaculture* : « Improving semi-intensive farming of striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*) in Vietnam using polyculture: a comparative study of trophic networks ».

Improving semi-intensive farming of striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*) in Vietnam using polyculture: a comparative study of trophic networks

Authors: Purco Ralaiarison Ralien[a,g,*], Joël Aubin[a], Michael S. Corson[a], Sarah Nahon[b], Christophe Menniti[c], Yen D. H. Nguyen[d,e], Tran Le Cam Tu[f], Kazi Ahmed Kabir[g]

[a] INRAE, Institut Agro, SAS, Rennes, France

[b] MARBEC, Univ Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, INRAE, Sète, France

[c] UMR 5110 CEFREM, CNRS, Université de Perpignan Via Domitia, 66860 Perpignan, France

[d] NTT Hi-Tech Institute, Nguyen Tat Thanh University, Ho Chi Minh City, Vietnam

[e] Nguyen Tat Thanh University Center for Hi-Tech Development, Saigon Hi-Tech Park, Ho Chi Minh City, Vietnam

[f] College of Aquaculture and Fisheries, Can Tho University, Can Tho City, Vietnam

[g] CIRAD, UMR ISEM, 34398, Montpellier, France

Highlights

- Polyculture of striped catfish can be a promising practice.
- Polyculture had higher net yield and specific growth rate than monoculture.
- Polyculture had better ecotrophic efficiency of feed and feed conversion ratio.
- Benthic macroinvertebrates and zooplankton were important natural food resources for fish.
- The fish species in polyculture had low isotopic niche overlap.

Abstract

Intensification of aquaculture generates both economic and environmental costs. In Vietnam, striped catfish is produced at high densities using large quantities of feed, but with high mortality rates, which may threaten productivity and profitability. Integrating other fish species into striped catfish farming could increase production by optimising nutrient recycling and use of food resources. This study compared productivity, economic and ecological performances of striped catfish monoculture to those of a pond polyculture with striped catfish, silver carp, bighead catfish, and common carp in a 70-day experiment. Eight ponds were used, with four allocated to each production system. Carbon and nitrogen stable isotopes were used to analyse trophic interactions, while the Ecopath model and Ecological Network Analysis were used to quantify ecotrophic efficiency, defined as the proportion of food-resource production consumed within the trophic network, and the Finn cycling index, which represents the percentage of biomass flows recycled within it. Polyculture outperformed monoculture in the studied aspects: fish mortality (29% vs. 44%), net yield (870 vs. 494 kg ha^{-1}), profitability (626

vs. -186 USD ha^{-1}). Benthic macroinvertebrates and zooplankton contributed 6–28% and 4–17% to fish food resources. Ecotrophic feed efficiency (0.87 vs. 0.48) and the relative feed conversion ratio (1.32 vs. 3.16) were higher in polyculture than in monoculture. Low isotopic niche overlap among fish species indicated little dietary competition, which supports the feasibility of combining the chosen species in polyculture. The results provide a proof of concept for striped catfish polyculture, but confirmation under full-cycle, farm-level conditions is still needed before wider application.

Key words: trophic network, Ecopath modelling, stable isotope, striped catfish, productivity, ecological performance

V.2. Introduction

Current aquaculture production is based largely on intensifying farming practices (FAO, 2024), especially by increasing fish stocking densities and feed inputs, which overload the aquatic environment with nutrients from fish waste and uneaten feed (Dong et al., 2022b; Rahman et al., 2008b). In Vietnamese aquaculture, particularly in the Mekong Delta, striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*) is a major species that plays an important role in livelihoods, food security, and the economy (Nguyen & Jolly, 2018; Phuong & Oanh, 2010; Tran et al., 2025). Vietnam is the largest producer of striped catfish in the world, providing more than 90% of the striped catfish consumed globally (FAO FishStat, 2024). In 2023, production reached 1.75 million tonnes, much of it exported to over 140 countries, with a value of 2 billion USD. It is an affordable source of animal protein for the country's population and also creates local jobs.

However, the success of striped catfish farming comes with many challenges related to both intensification and environmental sustainability. Striped catfish are farmed mainly in intensive monocultures that have extremely high stocking densities (40–130 fish m^{-2}) (Tran et al., 2025). Such intensification usually results in high mortality rates of 50–60%, whereas a mortality rate below 40% is generally considered successful. To compensate for these losses, farmers often increase stocking densities during unfavourable periods, such as colder months (October-November). Each kg of fish produced has been estimated to emit ca. 20 g of nitrogen and 17 g of phosphorus into the surrounding environment (Nhut et al., 2017). At the pond scale, fish waste causes algal blooms, episodes of hypoxia, and an overall decrease in water quality, which in turn heightens fish stress and health risks that decrease productivity (Zannat et al., 2023). In parallel, dependence on the Mekong River as a source of water for ponds is a major vulnerability, as the river is exposed to multiple anthropogenic pressures (Van Viet et al., 2023). Striped catfish farming discharges wastewater into the river and contributes substantially to the river's nutrient load (De Silva et al., 2010). Furthermore, striped catfish farming often has low profit margins because of the high fish mortality and dependence on global fish prices (Kluts et al., 2012). As polyculture produces additional fish with the same inputs, it may increase profit margin and open window for new fish value chains. All of these factors highlight limitations of intensive monoculture and raise questions about its environmental, economic, and social sustainability. Consequently, future development of striped catfish farming faces significant constraints, which makes it necessary to develop new aquaculture management practices.

In this context, combining other fish species with striped catfish that can benefit from the nutrients released by striped catfish farming could increase nutrient recycling, water quality,

overall fish survival rates and productivity rate, and reduce waste discharge into the surrounding environment (Milstein, 1992; Park et al., 2018). The principle of polyculture is based on ecological compatibility (species can be raised together in the same system without harming one another) and trophic complementarity (species benefit each other by using different resources or performing distinct ecological functions) among fish species raised together in the same system (Thomas et al., 2021). Fish fed commercial feed can be raised alongside other fish species that consume the phytoplankton, zooplankton, algae, and benthic macroinvertebrates (BMI) naturally available in ponds (Islam et al., 2008; Jaeger & Aubin, 2018; Khan et al., 2009; Nahon et al., 2024; Xia et al., 2013). In this production model, fish diets rely on commercial feed but also on natural food resources, whose productivity is increased by the waste that fed fish produce (Jaeger & Aubin, 2018; Nahon et al., 2024; Zannat et al., 2023). Polyculture enhances the overall use of natural resources in ponds, which increases growth performance and productivity (Sarkar et al., 2006; Seshagiri et al., 2013). Moreover, it decreases requirements for commercial feed, which is expensive and responsible for major environmental impacts of aquaculture (Azim et al., 2003; Biswas et al., 2022). Several studies in Asian countries have highlighted benefits of semi-intensive striped catfish polyculture with silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix)* (Sarkar et al., 2006), tilapia (*Nile tilapia*) (Mansour et al., 2021), common carp (*Cyprinus carpio*) (Alam et al., 2019) or other cyprinids such as catla (*Catla catla*) and rohu (*Labeo rohita*), along with giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) (Islam et al., 2008). In contrast, Mansour et al. (2021) found that combining striped catfish with a high proportion of tilapia (*Oreochromis niloticus*) increased feed competition, which decreased striped catfish growth and ultimately productivity compared to those of monoculture. These results highlight the importance of carefully selecting species combinations to ensure that they do not compete for the same trophic resources, which could otherwise undermine the benefits expected from polyculture.

Carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) stable-isotope analyses have been widely used to identify food resources in fish diets (Parnell et al., 2013; Schroeder, 1983). $\delta^{13}C$ values are usually used to trace the origin of food sources, whereas $\delta^{15}N$ values are used to estimate the trophic position of consumers. Bayesian stable-isotope mixing models have been developed to estimate the relative contributions of different food resources to consumer's diets (Post, 2002; Stock et al., 2018). These proportions can help establish the diet composition in trophic network models, such as Ecopath, in which they are often fixed parameters (Aubin et al., 2021; Xu et al., 2011a). Moreover, interspecific competition between species can be estimated using isotopic niche overlaps (Jackson et al., 2011; Nahon et al., 2020). The isotopic niche of a species is defined as a multidimensional space of ecological information that encompasses the species' diet and the habitats that it occupies (Newsome et al., 2007). Trophic network

models have been used to analyse trophic interactions among functional groups and estimate the efficiency with which food resources are consumed (Christensen & Walters, 2024; Ruddle & Christensen, 1993; Xu et al., 2011a). Although originally developed for marine trophic networks, Ecopath is one of the trophic models used most for polyculture pond systems in both temperate (Aubin et al., 2021) and tropical (Xiao et al., 2024; Zhang et al., 2024) regions to assess biomass or nutrient flows and compare the performance of different species combinations. It is based on mass and energy balances (Christensen et al., 2024).

Few studies have directly compared the productivity and ecological performance of monoculture and polyculture systems for striped catfish. Among polyculture studies, even fewer have investigated the food resources used by the fish species and their trophic interactions, which may strongly influence the overall performances of the system (Zhou et al., 2015). The present study was designed to combine striped catfish with locally available compatible species (i.e., silver carp *(Hypophthalmichthys molitrix)*, common carp, and bighead catfish (*Clarias macrocephalus)*) in a polyculture system. Silver carp consume primarily phytoplankton (Xia et al., 2013), bighead catfish consume BMI (Talde et al., 2004), and common carp, which are omnivorous, were included to consume food resources that other fish species do not consume effectively (Dadebo et al., 2015). We hypothesised that food resources would be used more efficiently in polyculture than in monoculture of striped catfish. The objective was to assess the extent to which combining these species might result in higher productivity, economic performance and better ecological performances than those of monoculture. To this end, isotopic niches and mixing models, and Ecopath network models, built using diet matrices from stable isotope mixing models, were used to identify trophic interactions and ways to increase system efficiency.

V.3. Materials and methods

V.3.1. Experimental design and fish assemblage

The experiment was conducted at the experimental station of the College of Aquaculture and Fisheries at Can Tho University, Vietnam (9° 59′ 54.4″ N, 105° 49′ 18.2″ E), in four 200 m^2 ponds, each divided in half using plastic pond liners and containing one treatment: monoculture or polyculture. Each of the 8 resulting ponds thus had an area of 100 m^2 (10 m ×10 m) and depth of 1.2 m. As the soil is sandy, pond bottoms were lined with plastic sheets to prevent water leakage. The ponds were then filled with sediment from the Mekong River that formed a layer ca. 20 cm thick. Nets (1 cm mesh) were installed around the entire 40 m perimeter of each pond, as well as on the top and bottom (under the sediment). The nets were installed to facilitate fish harvesting (bottom), prevent fish from jumping out (top), and decrease bird predation (top). Two weeks before stocking fish, the ponds were drained and limed at 560 kg

ha^{-1} (equivalent to 5.6 kg CaO pond^{-1}). Two days after liming, they were refilled with water pumped from a retaining pond connected to the Mekong River. Fish were stocked on 4 December 2024 and harvested on 12 February 2025 (i.e., 70-day rearing period). Water was frequently added to the ponds to maintain the water level at ca. 1.2 m.

A total biomass of 600 kg of fish ha^{-1} (i.e., 6 kg) was stocked per pond in both monoculture and polyculture. The fish species combined with striped catfish in the polyculture were silver carp, bighead catfish, and common carp (Table V.1). These species were selected based on their market potential, ecological compatibility, and trophic and behavioural complementarity to maximise the use of available food resources (Froese & Pauly, 2025). The fish were acquired from a commercial hatchery.

Table V.1. Characteristics of each fish species in striped catfish monoculture or polyculture at stocking

	Monoculture				Polyculture			
Species	Pct. (%)	No.	W (g)	B (g)	Pct. (%)	No.	W (g)	B (g)
Striped catfish	100	288 ± 10	23.0 ± 8.0	6012 ± 9	64	184 ± 5	23.0 ± 8.0	3848 ± 9
Silver carp	-	-	-	-	12	166 ± 15	5.9 ± 1.5	723 ± 1
Bighead catfish	-	-	-	-	14	56 ± 4	17.7 ± 7.6	844 ± 3
Common carp	-	-	-	-	10	81 ± 2	10.0 ± 5.4	603 ± 2
Total	100	288 ± 10	-	6012 ± 9	100	487 ± 16	-	6017 ± 3

Pct.: percentage of total biomass, No.: mean number (± 1 standard deviation), W: mean individual weight (± 1 standard deviation), and B: mean biomass (± 1 standard deviation).

During the rearing period, except for a 6-day period (5 days after stocking, marked by high striped catfish mortality in all ponds), the fish were fed a commercial feed that was distributed each day at 3% of the estimated biomass of striped catfish until fish no longer surfaced to eat the feed. The feed, purchased from a local distributor, contained 25.2% crude protein, 3.5% lipids, and 19.2% energy on a dry-matter basis. The quantity of feed fed increased each week (Table SV.*1*) as a function of the growth of striped catfish, which was estimated based on a specific growth rate of 2.83% day^{-1} (Chowdhury et al., 2020).

V.3.2. Physico-chemical parameters of water and sediment

Temperature and pH were monitored in ponds using two different probes. The probes, which recorded data every minute, remained in place for one week in four of the ponds simultaneously (two in monoculture and two in polyculture). Each week until the end of the experiment, the probes alternated to the other four ponds. To analyse water quality, 1 L samples of water were collected twice during the rearing period (6 days after stocking and 1 day before harvest), from two locations in each pond (near the bank and in the middle). The parameters measured included concentrations of chlorophyll *a* (Chl-a), total suspended solids

(TSS), total ammonia nitrogen (TAN), nitrite (NO_2^-), nitrate (NO_3^-), total nitrogen (TN), orthophosphate (PO_4^{3-}), and total phosphorus (TP).

At the same times and places that water was sampled, sediment samples were collected in each pond using a PVC corer. The upper 2 cm of sediment were retained for analysis. The parameters measured in the sediment included total organic matter (TOM), TN, and TP. Water and sediment physico-chemical parameters were analysed using APHA (2017) methods, except for NO_3^- in water, which followed ISO (1998).

V.3.3. Estimation of benthic macroinvertebrates and zooplankton biomass

BMI and zooplankton were sampled from two locations in each pond (one near the bank and one in the middle), twice: 7 days before stocking and 10 days before harvest. BMI were sampled by scraping the bottom along a 1 m transect using a 250 µm net. Zooplankton were sampled by collecting 10 L of water with a bucket and filtering it through a 200 µm sieve. All BMI and zooplankton samples were identified and counted under a binocular magnifier. The biomass of BMI and zooplankton was calculated using the protocol described by Roucaute et al. (2024)

V.3.4. Assessment of fish productivity and economic performance

To assess fish productivity, fish were counted and measured at stocking and harvest. For the stocked fish species, the number of individuals of each species was counted, and at least 100 individuals per species were weighed individually. When a species had more than 100 individuals, the number and total weight of the remaining individuals were recorded. Several non-stocked fish species (i.e., *Anabas testudineus*, rohu, striped flying barb (*Esomus metallicus*), plecostomus (*Pterygoplichthys disjunctivus*), silver barb (*Barbonymus gonionotus*), goby (*Eleotris melanosoma*), and tilapia) were observed during the rearing period. These fish species were introduced unintentionally during pond filling as water was directly taken from the Mekong River**.** For each non-stocked fish species, the number of individuals was counted and their total weight was measured at the harvest, and up to 5 individuals per species were weighed and measured individually.

The indicators used to assess fish mortality and productivity were the mortality rate of each stocked species, the mortality rate of all stocked species, the specific growth rate (SGR) of each stocked species, the relative feed conversion ratio (FCR_r) of all species (stocked and non-stocked), the net yield of each species, and the total net yield (stocked and non-stocked species). These indicators were calculated using the following equations:

- Mortality rate (%) = (number of fish stocked – number of fish harvested) / number of fish stocked × 100
- SGR (% day^{-1}) = [ln(mean final individual weight) – ln(mean initial individual weight)] / number of days × 100
- FCR_r = total feed distributed / (total final biomass – total initial biomass)
- Net yield (kg ha^{-1}) = (final biomass – initial biomass) / pond surface area
- Total net yield (kg ha^{-1}) = (total final biomass – total initial biomass) / pond surface area

Profitability (of stocked fish only) was calculated as the value of the production (sum of the price of adults of each species multiplied by its final biomass) minus the cost of fry (sum of the price of fry of each species multiplied by its initial biomass) and the cost of feed (price per kg multiplied by the total quantity distributed during the rearing period). Considering the high seasonal and regional variability in prices, the prices were set at 1.50 USD kg^{-1} for fish (adults and fry) and 0.60 USD kg^{-1} for feed.

V.3.5. Analysis of stable isotopes of carbon and nitrogen

V.3.5.1. Sampling

Up to 5 individuals of each fish species, whether stocked or non-stocked, were randomly selected per pond to sample muscle tissue after harvest. For BMI, three samples per taxonomic group and per pond were collected at harvest by scraping the bottom along a 1 m transect using a 250 µm net. For zooplankton and phytoplankton, three 10 L samples of water were collected at harvest from three locations in each pond. Each sample was filtered through a 200 µm sieve, with the fraction retained considered zooplankton, and then filtered through pre-combusted (5 h at 450°C) Whatman GF/F filters, with the fraction retained considered phytoplankton. In total, three zooplankton and three phytoplankton samples per pond were collected. For periphyton, three samples per pond were collected by scraping the nets under water and along the perimeter with a spatula. For feed, three samples were taken from each feed bag used. Finally, for sediment organic matter, three samples per pond were collected using a core sampler, with only the upper 2 cm retained. Hereafter, sediment organic matter is referred to as “detritus” for consistency with the detritus functional group in Ecopath.

All samples were rinsed with ultrapure water, dried in an oven at 60°C for 3 days, and ground into a homogeneous powder. Subsamples were weighed in tin capsules for simultaneous $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis using an elemental analyser (EuroEA 3000, Eurovector, Pavia, Italy) coupled with an isotope-ratio mass spectrometer (Isoprime GVI, Elementar, Langenselbold, Germany) in continuous-flow mode. Isotopic ratios (i.e., $^{13}C:^{12}C$ and $^{15}N:^{14}N$) were expressed in delta

notation (‰) relative to Vienna Pee Dee Belemnite for ^{13}C and atmospheric ^{15}N for ^{15}N, respectively. Working standards, including alanine, fish gelatine, bovine gelatine, as well as IAEA-N-2, IAEA-CH3 cellulose, and USGS24 graphite from the US National Institute of Standards and Technology (Gaithersburg, Maryland, USA), were used for multipoint calibration. Repeated measurements of alanine had a precision of ± 0.11‰ for $\delta^{13}C$ values and ± 0.12‰ for $\delta^{15}N$ values, respectively. The isotopic analyses were performed at the CEFREM laboratory of the University of Perpignan Via Domitia, in Perpignan, France.

V.3.5.2. Isotopic niche width of stocked fish

The isotopic niche of each stocked fish species was estimated as a "width" and compared using a Bayesian approach in the *SIBER* package (Jackson et al., 2011) of R software (R Core Team, 2022). Niche width was estimated as the Bayesian standard ellipse area (SEA_b), which captures uncertainty in the estimate based on 10,000 Markov chain Monte Carlo (MCMC) simulations. The differences in SEA_b among stocked fish species were assessed by comparing the probabilities that the SEA_b of one species was lower than that of another. Isotopic niche overlap was estimated between pairs of stocked fish species using the 95% prediction ellipses and the *maxLikOverlap* function of the *SIBER* package. The isotopic niche of non-stocked fish was not estimated because their composition varied widely among ponds and contained too few individuals for reliable analysis.

V.3.5.3. Diet composition of fish, benthic macroinvertebrates, and zooplankton

The diet composition of a consumer represents the percentage of each food resource that it consumes (Parnell et al., 2013). Diet compositions were estimated using Bayesian stable-isotope mixing models based on $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ using the R *simmr* package (Parnell et al., 2013). The trophic discrimination factors, which differentiate the isotope values of a consumer and its food resources, were set at 1.0‰ and 3.5‰ for C and N, respectively (Britton & Busst, 2018). The food resources included in the model for each fish species were: BMI, zooplankton, phytoplankton, periphyton, feed, and detritus. For BMI, only zooplankton, phytoplankton, and detritus were included as food resources, while for zooplankton, only phytoplankton and detritus were included. The model was run without considering the proportions of C and N, as the latter were not available for phytoplankton sampled on GF/F filters. The MCMC parameters were chain length = 10,000, burn = 1000, thin = 10, and chains = 4. Runs for all models converged to values close to 1.

V.3.6. Trophic network modelling

To assess trophic-network contributions to the production system and trophic interactions between fish and food resources, the Ecopath model was used (Christensen et al., 2024). Ecopath is based on equilibrium of the following equations:

Production = Predation + Capture + Biomass accumulation + Net migration + Other mortality

Consumption = Production + Unassimilated food + Respiration

Ecopath was applied for each pond using the R package *Rpath* (Lucey et al., 2020) and coupled with the R package *enaR* (Ecological Network Analysis) (Borrett et al., 2014) to calculate performance indicators of trophic interactions between species.

Ecopath is a trophic compartment model in which each compartment represents a functional group in the trophic network (here, in a pond). For fish in the present study, the functional groups consisted of each stocked fish species, as well as each non-stocked fish species when its final biomass represented at least 3% of the total biomass. The remaining non-stocked fish species were excluded from trophic network modelling as their contribution to the system was considered insignificant. The food resources common to all ponds were also included as functional groups: BMI, zooplankton, periphyton, phytoplankton, feed, and detritus. Thus, the total number of functional groups per pond ranged from 8-12, depending on the pond and the treatment.

To implement *Rpath* like Ecopath, the biomass, production-to-biomass ratio (P:B), and consumption-to-biomass ratio (Q:B) of each functional group over the rearing period need to be calculated, as does the diet matrix. The mean biomass (g dry weight m^{-2}) was calculated for stocked fish as a function of the mean number, mean individual weight, and mortality rate (Aubin et al., 2021) and for non-stocked fish as the mean of the initial biomass (assumed to be 0) and the final biomass. The mean biomass of BMI and zooplankton was calculated as the mean of the biomass at stocking and at harvest. The mean periphyton biomass was estimated to be 5.83 g m^{-2}, based on sampling ca. 0.0035 g from an area of 0.0006 m^2 scaled to cover the area of the pond's perimeter (1 m deep × 40 m perimeter = 40 m^2). The mean phytoplankton biomass was calculated as the mean chlorophyll *a* concentration multiplied by 100, assuming that the former represents 1% of the total phytoplankton biomass (Reynolds, 2006). The mean feed biomass was calculated as the mean quantity distributed daily during the rearing period. The mean detritus biomass was estimated using the equation of Christensen & Pauly (1993).

The P:B ratio of stocked and non-stocked fish was calculated as a function of the mean biomass, biomass accumulation, and mortality rate (Aubin et al., 2021). For BMI, zooplankton, and periphyton, the P:B ratio was set at 35.00, 160.97, and 9.90 for the rearing period, respectively, as observed in tropical regions by Panikkar et al. (2015), Xia et al. (2013) and Feng et al. (2017), respectively. For phytoplankton, the P:B ratio was calculated using the equation of Ryther & Yentsch (1957).

For stocked and non-stocked fish, the Q:B ratio was estimated using the empirical equation of Palomares & Pauly (1989). For BMI and zooplankton, the Q:B ratio was estimated by dividing the P:B ratio by 0.3 (Aubin et al., 2021). Default Ecopath values for the proportion of unassimilated food were used: 0.2 for all fish, 0.4 for BMI, and 0.4 for zooplankton (Aubin et al., 2021). In addition, feed was considered to have the same trophic level as detritus, and the quantity imported equalled the total quantity of feed distributed during the rearing period (Table SV.*2*).

The diet compositions of all fish species, BMI, and zooplankton in the diet matrix were estimated using the Bayesian stable-isotope mixing models. As results of stable-isotope analysis later indicated that feed and detritus had similar $\delta^{15}N$ values, we assumed that half of the percentage of detritus in the estimated diet compositions of stocked fish was feed (Table SV.3). See Table SV.4 for the dry matter content of fish used in the *Rpath* models and Tables SV.5 and SV.6 for all input/output data.

To assess ecological performance, trophic-network contributions (represented by ecotrophic efficiency (EE)) and biomass recycling in each pond (represented by the Finn cycling index (FCI)) were calculated. EE represents the percentage of food-resource production consumed within the trophic network (Christensen et al., 2024), while the FCI represents the percentage of biomass flows recycled within the trophic network.

V.3.7. Trophic network modelling

After testing for normality and homoscedasticity (using the Shapiro-Wilk and Bartlett's test, respectively), mean physico-chemical parameters of water and sediment, mean fish productivity, mean profitability, and ecological performance indicators in monoculture and polyculture ponds were compared using Student's t-test. We assessed differences in stable-isotope values ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) of food resources and striped catfish between monoculture and polyculture (considering ponds nested within treatments as a random effect), as well as those among stocked fish species in polyculture (considering ponds as a random effect), using non-linear mixed-effect models developed with the *lme* function of the R package *nlme* (Pinheiro et al., 2007). Pairs of stocked fish species in polyculture were compared using Tukey's

adjusted post-hoc test of estimated marginal means with the R package *emmeans* (Lenth, 2023). The relative contributions of fixed effects were assessed using marginal R^2 (R^2_m), while the total variance explained by both fixed and random effects was assessed using conditional R^2 (R^2_c), as implemented in the R package *MuMIn* (Barton, 2025). Differences in $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of feed and detritus were assessed in monoculture and in polyculture using Student's t-test. Differences were considered significant at $p < 0.05$. All statistical analyses were performed using R software (v. 4.2.1) (R Core Team, 2022).

V.4. Results

V.4.1. Physico-chemical parameters of water and sediment, along with the mean biomass of benthic macroinvertebrates, zooplankton, and phytoplankton

Water temperature and pH did not differ significantly between monoculture and polyculture ponds (Table SV.*7*). Among chemical parameters (Chl-a, TSS, TAN, TP, NO_2^-, NO_3^-, PO_4^{3-}, and TN), the only significant difference was higher mean Chl-a concentration in polyculture ponds (38.80 ± 20.58 µg L^{-1}) than in monoculture ponds (30.73 ± 8.80 µg L^{-1}) at stocking (p = 0.002). From stocking to harvest, the mean concentrations of Chl-a, TSS, TAN, NO_2^-, PO_4^{3-} (only in polyculture ponds), and TN decreased, while TP, NO_3^- and PO_4^{3-} (only in the monoculture ponds) remained stable. Chemical parameters of the sediment (TOM, TN, and TP) did not differ significantly between monoculture and polyculture ponds at stocking or harvest (Table SV.8). From stocking to harvest, mean sediment TOM remained stable, TN increased, and sediment TP decreased.

The mean biomass of BMI, zooplankton, and phytoplankton varied in monoculture and polyculture ponds, ranging from 2.28–7.71, 0.78–2.63, and 5.50–7.65 g m^{-2} in monoculture ponds, respectively, compared to 0.80–2.33, 0.31–1.17, and 10.35–14.16 g m^{-2} in polyculture ponds, respectively (Tables SV.5 and SV.6).

V.4.2. Fish productivity and economic performance

The mean net yield of striped catfish did not differ significantly between monoculture and polyculture ponds (494 ± 56 and 463 ± 41 kg ha^{-1}, respectively) (Tables V.2 and SV.9). However, the mean net yield of all stocked fish and of all fish was higher in polyculture ponds (869 ± 126 and 959 ± 210 kg ha^{-1}, respectively) than in monoculture ponds (494 ± 56 and 691 ± 44 kg ha^{-1}, respectively). Non-stocked fish represented 9.3-18.7% of the total fish biomass harvested in monoculture ponds and 0.1–10.2% of that in polyculture ponds. These non-stocked species were distributed heterogeneously across the ponds, in which their biomass differed (Table SV.9). The mean profitability of monoculture ponds was negative (–185 ± 116

USD ha^{-1}), while that of polyculture ponds was positive (625 ± 164 USD ha^{-1}) (Tables V.2 and SV.9).

The mortality rate was high for striped catfish in both monoculture ponds (41–48%) and polyculture ponds (38–48%), and for bighead catfish in polyculture ponds (58–87%) (Tables V.2 and SV.10). However, when considering all stocked species, the mean mortality rate was significantly lower ($p < 0.001$) in polyculture ponds than in monoculture ponds (29 ± 2% and 44 ± 3%, respectively). The mean SGR of striped catfish was significantly lower ($p = 0.032$) in monoculture ponds than in polyculture ponds (1.56 ± 0.03% and 1.80 ± 0.17% day^{-1}, respectively). Likewise, the mean FCR_r of striped catfish was significantly lower ($p = 0.023$) in polyculture ponds than in monoculture ponds (2.45 ± 0.16 and 3.16 ± 0.44, respectively). The mean FCR_r of only stocked species and of all fish species was also significantly lower in polyculture ponds (1.32 and 1.22, respectively) than in monoculture ponds (3.16 and 2.24, respectively).

Table V.2. Mean mortality rate, specific growth rate, relative feed conversion ratio, net yield of fish (± 1 standard deviation), and profitability (± 1 standard deviation) in monoculture or polyculture ponds

Category	Fish type	Species	Monoculture	Polyculture	*p* value
Mortality rate (%)	Stocked	Striped catfish	43.59 ± 3.44	43.18 ± 3.95	0.880
		Common carp	-	5.26 ± 3.67	-
		Bighead catfish	-	70.00 ± 12.71	-
		Silver carp	-	11.17 ± 11.86	-
		Total stocked fish	43.59 ± 3.44	29.25 ± 2.09	< 0.001
Specific growth rate (% day^{-1})	Stocked	Striped catfish	1.56 ± 0.17	1.80 ± 0.03	0.032
		Common carp	-	1.82 ± 0.11	-
		Bighead catfish	-	1.16 ± 0.27	-
		Silver carp	-	1.68 ± 0.54	-
Relative feed conversion ratio	Stocked	Striped catfish	3.16 ± 0.44	2.45 ± 0.16	0.023
		Total stocked fish	3.16 ± 0.44	1.32 ± 0.14	< 0.001
	All fish	Total all fish	2.24 ± 0.22	1.22 ± 0.22	0.001
Net yield (kg ha^{-1})	Stocked	Striped catfish	493.85 ± 56.27	462.80 ± 40.83	0.410
		Common carp	-	212.56 ± 20.24	-
		Bighead catfish	-	-18.06 ± 28.27	-
		Silver carp	-	212.19 ± 86.38	-
		Total stocked fish	493.85 ± 56.27	869.50 ± 126.17	0.002
	Non-stocked	Climbing perch	87.34 ± 110.26	-	-
		Rohu	-	59.13 ± 58.78	-
		Striped flying barb	21.42 ± 28.63	-	-
		Plecostomus	1.79 ± 3.57	-	-
		Silver barb	83.06 ± 95.90	0.57 ± 1.13	0.184
		Goby	3.89 ± 4.61	-	-
		Tilapia	-	29.66 ± 58.79	-
	All	Total all fish	691.34 ± 40.40	958.85 ± 209.80	0.043
Profitability (USD ha^{-1})	Stocked	Total stocked fish	-185.60 ± 116.03	625.50 ± 163.73	< 0.001

The *p* values were calculated using Student's t-test.

V.4.3. $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values, width of isotopic niches, and diet compositions

The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of food resources (BMI, zooplankton, periphyton, phytoplankton, feed, and detritus) and striped catfish did not differ significantly between monoculture and polyculture (Table V.3). However, variability in the $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of food resources was explained largely by differences among ponds, with the random effects in the mixed-effects models explaining for up to 85% of the variance (Table SV.11). Periphyton was ^{13}C- and ^{15}N-enriched compared to the other food resources by at least 4.87‰ and 4.85‰, respectively, in both monoculture and polyculture (Figure V.1). The mean $\delta^{15}N$ value of detritus did not differ significantly from that of feed in either monoculture (p = 0.406) or polyculture (p = 0.396), but the mean $\delta^{13}C$ value differed significantly (p = 0.001), with feed being ^{13}C-enriched by 0.66‰ and 0.46‰ in monoculture and polyculture, respectively, compared to detritus.

Table V.3. Mean carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) stable isotope values (± 1 standard deviation) of food resources and stocked fish, along with mean Bayesian standard ellipse areas (SEA_b), with 50% credible intervals around the mean, for stocked fish in monoculture or polyculture ponds

Functional group	$\delta^{13}C$ (‰)			$\delta^{15}N$ (‰)			SEA_b (‰^{2})
	Monoculture	Polyculture	*p* value	Monoculture	Polyculture	*p* value	
Feed	-26.40 ± 0.20	-26.40 ± 0.20	1.000	2.77 ± 0.33	2.77 ± 0.33	1.000	-
Detritus	-27.06 ± 0.24	-26.86 ± 0.40	0.243	2.61 ± 1.19	2.90 ± 0.83	0.521	-
Phytoplankton	-29.78 ± 1.18	-30.49 ± 0.59	0.355	5.09 ± 0.65	5.01 ± 0.71	0.821	-
Zooplankton	-30.89 ± 1.47	-31.50 ± 1.80	0.572	7.11 ± 2.10	7.42 ± 2.03	0.879	-
Periphyton	-21.53 ± 1.70	-20.92 ± 1.75	0.420	7.72 ± 1.23	8.63 ± 1.59	0.368	-
BMI	-28.90 ± 1.41	-28.07 ± 2.14	0.462	7.22 ± 1.82	6.97 ± 0.58	0.762	-
Striped catfish	-24.54 ± 0.38	-24.42 ± 0.30[a]	0.467	5.76 ± 1.09	4.67 ± 0.60[a]	0.132	Monoculture 1.24 (1.05-1.44) Polyculture 0.54 (0.47-0.63)
Common carp	-	-25.20 ± 0.85[b]	-	-	6.72 ± 0.59[b]	-	1.16 (0.99-1.36)
Bighead catfish	-	-24.40 ± 0.58[a]	-	-	6.60 ±0.95[b]	-	1.66 (1.41-1.93)
Silver carp	-	-26.20 ± 1.03[c]	-	-	7.98± 1.46[c]	-	3.12 (2.67-3.66)

BMI: benthic macroinvertebrates. The *p* values were obtained from F-tests based on the non-linear mixed-effect models. Different superscript letters indicate significant differences ($p < 0.05$, estimated marginal means post hoc test) between stocked fish in polyculture.

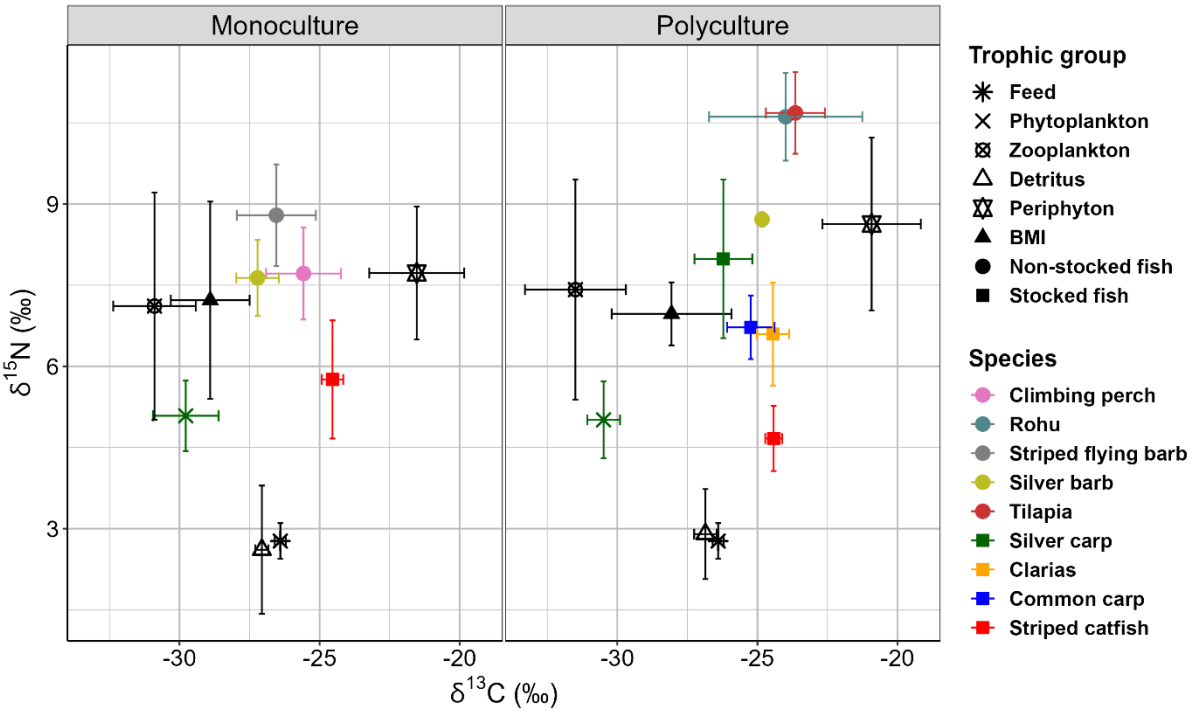


Figure V.1. Mean carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) stable isotope values (± standard deviation) of stocked and non-stocked fish and their potential food resources by treatment (monoculture or polyculture). BMI: benthic macroinvertebrates.

Mean $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values differed among the stocked fish species in polyculture (Figure V.2, Table V.3). Mean $\delta^{13}C$ values of striped catfish and bighead catfish did not differ significantly, but their mean $\delta^{15}N$ values did. In contrast, mean $\delta^{13}C$ values of striped catfish and common carp, as well as those of common carp and bighead catfish, differed significantly, while their mean $\delta^{15}N$ values did not. Mean $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of silver carp differed significantly from those of all other stocked fish species, being depleted in $\delta^{13}C$ by 1.00–1.90‰ and enriched in $\delta^{15}N$ by 1.26–3.31‰, depending on the species compared.

Regarding the isotopic niche, the mean SEA_b of striped catfish was significantly smaller in polyculture than in monoculture (Table V.3). Among the stocked fish species in polyculture, striped catfish significantly had the smallest mean SEA_b, followed by common carp, bighead catfish, and silver carp, with a probability ≥ 0.85 (Figure SV.1). Niche overlap among the stocked fish species in polyculture was low (< 1%), except between striped catfish and bighead catfish (16%) (Figure V.2, Table SV.12).

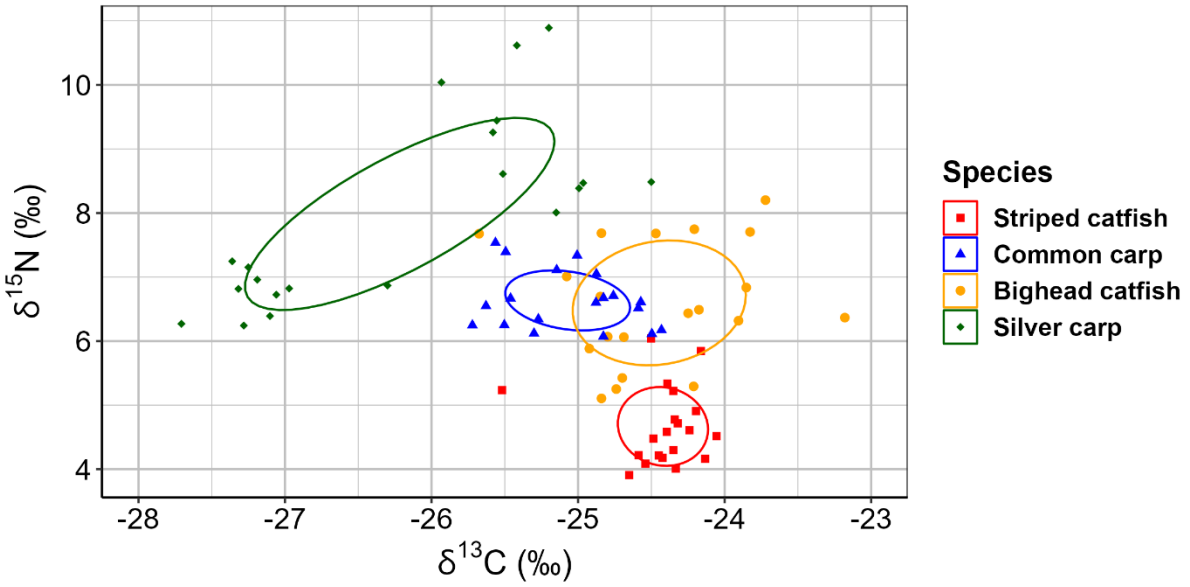


Figure V.2. Isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) of individual stocked fish by species in polyculture ponds. Ellipses enclose the standard ellipse area for each species.

The mixing models estimated that the stocked and non-stocked fish species had different diet compositions (Figure V.3). Striped catfish had similar diet compositions in monoculture and polyculture, although BMI (10% and 6%, respectively) and periphyton (28% and 23%, respectively) contributed slightly more in polyculture. Feed contributed only 46% and 38% of the diet of striped catfish in monoculture and polyculture, respectively, but it remained a major component of the diet for all stocked fish species (≥ 34%). A similar pattern was observed for non-stocked fish species, for which the percentage of feed in the diet ranged from 11% for tilapia to 43% for climbing perch. Periphyton was another important food resource for both stocked and non-stocked fish species (7–40%). Among stocked fish species, silver carp consumed the largest percentage of natural food resources (54%). Phytoplankton and detritus together contributed 75% of the diet of BMI and ca. 50% each of the diet of zooplankton.

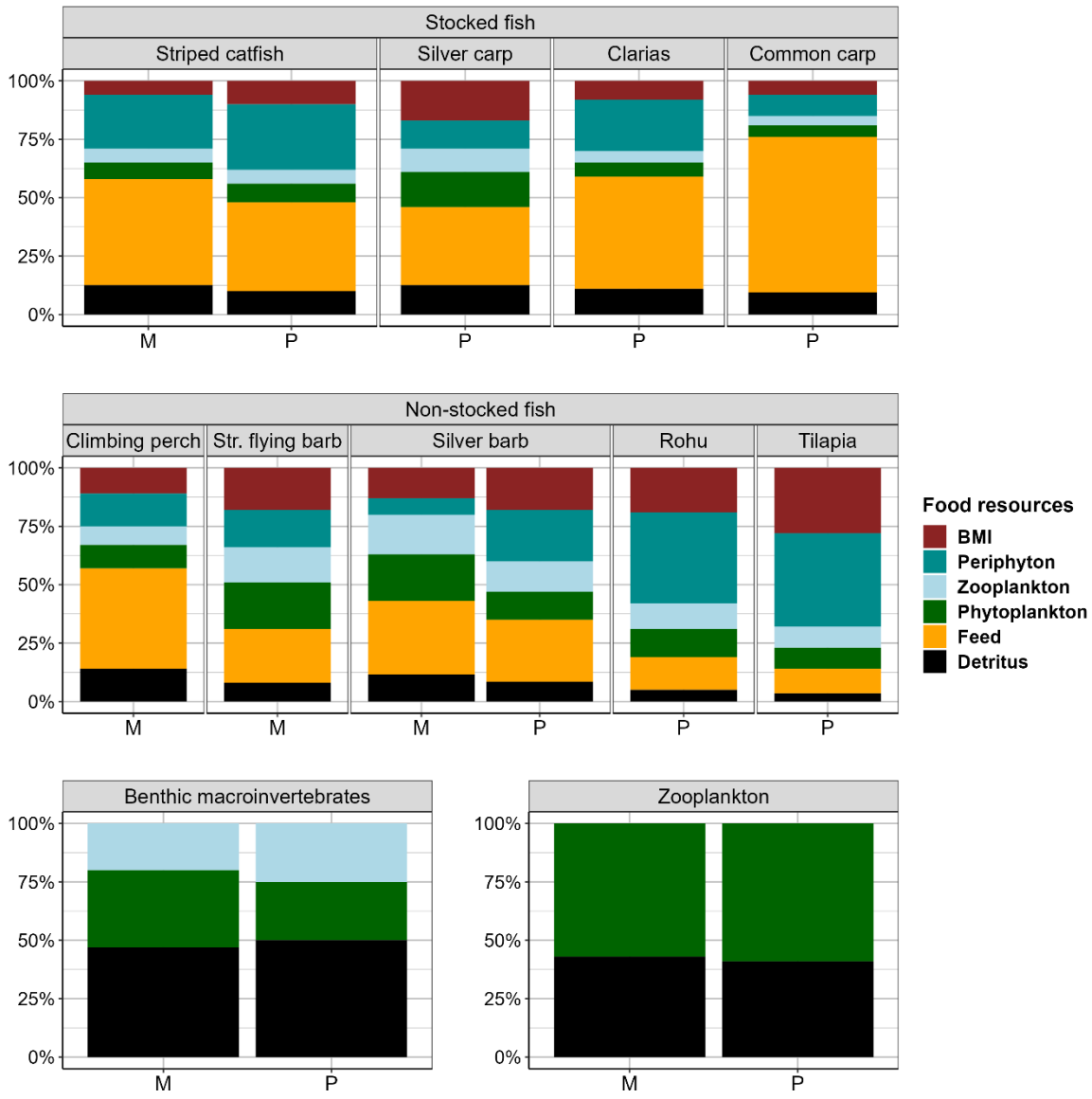


Figure V.3. Estimated contributions of food resources to the diets of stocked fish, non-stocked fish, benthic macroinvertebrates (BMI), and zooplankton in (M)onoculture and (P)olyculture ponds using Bayesian stable-isotope mixing models. Str. flying barb: striped flying barb.

V.4.4. Ecotrophic efficiency of food resources and the Finn cycling index

The EE and FCI varied among ponds, even within the same treatment (Figure V.4). Mean EE for BMI, periphyton, and feed were higher in polyculture ponds (0.58 ± 0.31, 0.75 ± 0.12, and 0.87 ± 0.04, respectively) than in monoculture ponds (0.07 ± 0.05, 0.55 ± 0.04, and 0.48 ± 0.06, respectively). In contrast, mean EE for phytoplankton and detritus were higher in monoculture ponds (0.63 ± 0.30 and 0.44 ± 0.18, respectively) than in polyculture ponds (0.14 ± 0.10 and 0.12 ± 0.07, respectively). The mean EE for zooplankton did not differ significantly between monoculture and polyculture ponds. The mean FCI was higher in monoculture ponds than in polyculture ponds (19.8 ± 0.08% and 5.3 ± 0.04%, respectively) (Figure V.5).

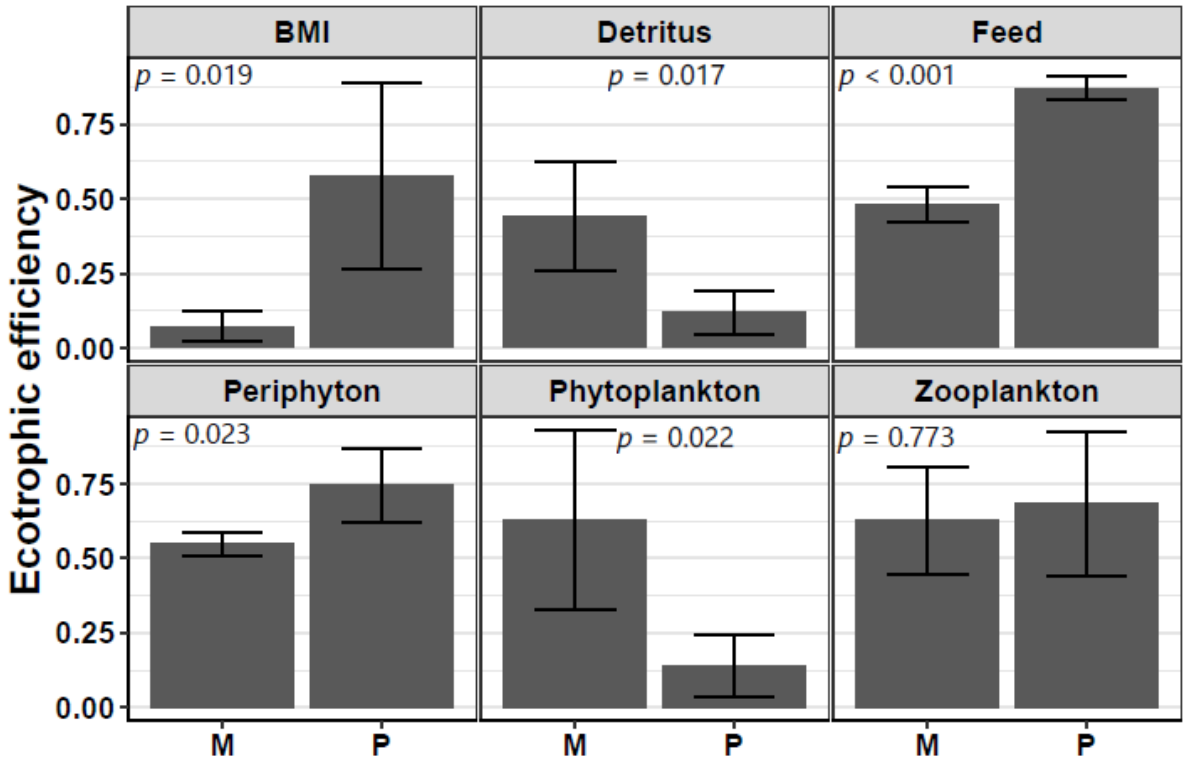


Figure V.4. Mean ecotrophic efficiency of each food resource in (M)onoculture and (P)olyculture ponds. Error bars indicate ± 1 standard deviation. BMI: benthic macroinvertebrates. The *p* values were calculated using Student's t-test.

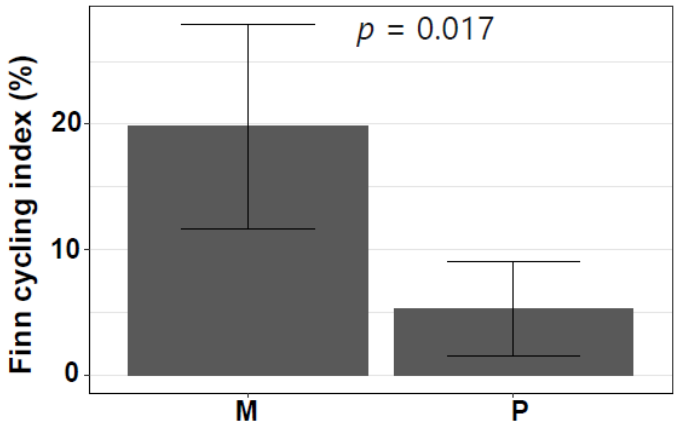


Figure V.5. Mean Finn cycling index (%) of (M)onoculture and (P)olyculture ponds. Error bars indicate ± 1 standard deviation. The *p* values were calculated using Student's t-test.

V.5. Discussion

V.5.1. Productivity, profitability and ecological performance of polyculture compared to monoculture

The present study likely estimated lower net yields of both stocked fish and all fish in monoculture than in polyculture due to the lower mortality rates of the fish species associated with striped catfish (mean mortality < 11% for both common carp and silver carp). These results suggest that common carp and silver carp may be more tolerant of stress in winter than striped catfish. The mortality rate of striped catfish in this study (38–48%) was high, which is common

in striped catfish farming in the Mekong Delta (Nhut et al., 2017; Tran et al., 2025), and was within a similar range to that reported for experimental ponds in Indonesia (33–43%) by Hasibuan et al. (2023). High mortality rates may threaten the profitability of intensive striped catfish monocultures. Indeed, the present study estimated negative profitability in monoculture, whereas the polyculture's positive profitability resulted from the lower mortality rates of the species combined with striped catfish. These estimates of profitability may be biased, as the rearing period was too short to know how many fish would live long enough to be able to reach their individual commercial weights, especially the striped catfish, whose commercial weight often exceeds 800 g after ca. 10 months (Tran et al., 2025). However, the mortality in this study occurred mainly during the stocking period. In contrast, lower mortality rates (<13%) have been reported in experimental striped catfish polyculture systems in Bangladesh, where fry were properly acclimated before stocking (Sarkar et al., 2006; Shafiullah et al., 2019). These results highlight the direct impact of fish mortality on net yield, and presumably on economic performance, indicating that high losses could compromise the financial viability of striped catfish farming. Polyculture contributes to human dietary variety and provides opportunities to develop new fish value chains, which could create local jobs, such as to produce fry. Although polyculture's low operational costs make it more accessible and inclusive for smallholders (Kaminski et al., 2024; Thilsted et al., 2016), its fish productivity needs to be increased, particularly to remain competitive with intensive commercial monocultures.

The mean FCR_r of striped catfish was lower in polyculture than in monoculture, due to higher use of food resources, likely increased by higher EE of feed, which in turn increased SGR. However, the FCR_r estimated in this study (2.45 and 3.16 for monoculture and polyculture, respectively) were higher than those previously reported for monoculture ponds by Nhut et al. (2017) (1.50–1.65), Bosma et al. (2011) (1.86 ± 0.28, survey of 28 farms in the Mekong Delta), and Hasibuan et al. (2023) (1.80–2.00, from experimental in Indonesia). FCR_r lower than those measured in the present study have also been reported for striped catfish polyculture ponds in Bangladesh (2.07–2.40) (Khan et al., 2010). The high FCR_r in the present study could be explained by overfeeding, likely due to the higher mortality rate and lower SGR than those expected. Additionally, in polyculture the high SGR of common carp (1.83% day^{-1}) and silver carp (1.68% day^{-1}), combined with their low mortality rates (5% and 11%, respectively), contributed to a relatively low FCR_r for both the stocked fish (1.32) and all fish (1.22, vs. 2.24 in monoculture). Consequently, net fish yield was higher in polyculture, likely due to more efficient use of feed and natural food resources such as BMI and periphyton, as reflected by their higher EE in polyculture than in monoculture. Nevertheless, fish productivity may have been limited by the availability of BMI and zooplankton, whose EE was close to 1, and whose mean biomass was lower in polyculture (1.41 ± 0.66 g m^{-2}) than in monoculture (5.36 ± 2.63 g

m^{-2}). Studies of the contribution of natural food resources in polyculture often observed an EE close to 1 for BMI and zooplankton (Milessi et al., 2010; Sreekanth et al., 2022; Xiao et al., 2024), which are considered limiting factors when their productivity does not meet the food requirements of the species combined in a polyculture (Aubin et al., 2021). Combining striped catfish with common carp, bighead catfish, and silver carp did not decrease its growth compared to that in monoculture, which highlights the potential for combining these species with striped catfish in polyculture, as tested in several studies (Islam et al., 2008; Sarkar et al., 2006).

In both monoculture and polyculture, striped catfish consumed a wide variety of food resources, which highlights the importance of natural food resources in striped catfish farming (Medo et al., 2024). Striped catfish consume food resources from many trophic networks, from those based on detritus decomposed by bacteria to those based on primary production by algae (Medo et al., 2023). Furthermore, although silver carp is a filter-feeding species (Xia et al., 2013), plankton was estimated to contribute only 25% of its diet in the present study (whereas feed contributed 34%), which is much lower than that observed in previous studies: 97% plankton based on stomach-content analysis (Tumolo & Flinn, 2019) or 46% plankton based on stable-isotope mixing models (Zhang et al., 2019). The feed that silver carp consumed in the present study may have been filtered in the form of particulate matter or derived from detritus, which may have increased the estimated percentage of feed in the mixing models.

Among food resources, periphyton contributed the most (9–28%) to the diet of stocked fish. A similarly large contribution of periphyton (14%) was estimated in a previous study of tilapia farming (Moraes et al., 2020). In the present study, periphyton contributed up to 40% of the diet of fish. Periphyton can decrease the quantity of commercial feed required in semi-extensive tilapia farming systems (David et al., 2022) and is important for fish diets in extensive and semi-intensive farming systems (Azim et al., 2003). Periphyton contains 17% protein on a dry matter basis (Azim et al., 2003). In the present study, periphyton was enriched in ^{15}N compared to other food resources, which may reflect the incorporation of small invertebrates (Mieczan et al., 2018), and have increased its palatability and attractiveness to fish. In polyculture, silver carp showed the highest $\delta^{15}N$ value among the stocked fish, which can be explained by the large proportion of periphyton in its diet. Although striped catfish are expected to consume mainly feed (Phan et al., 2021), the mixing models indicated that their diet contained only 38–46% feed. The feed had a lower mean $\delta^{15}N$ value (2.77‰) than the natural food resources did, which suggests that it contained mainly plant-based ingredients. This predominance of plant-based resources, which are usually converted into animal biomass less

efficiently than animal-based resources due to their lower protein quality and digestibility (Hoerterer et al., 2022), may also explain the relatively high FCR_r observed. However, the mixing models could not reliably distinguish the contributions of feed and detritus, as they had similar mean $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values, which may explain the apparently small contribution of feed to fish diets.

The consumption of food resources, especially phytoplankton and detritus (mean EE of 0.63 ± 0.30 and 0.44 ± 0.18, respectively), was higher in monoculture than in polyculture, perhaps due to a trophic cascade (Brett & Goldman, 1996). In monoculture, zooplankton and BMI had larger biomasses because they were consumed less (especially BMI, with EE < 0.14), and as their diets consisted mainly of phytoplankton (> 25%) and detritus (> 41%), more of these food resources were consumed. In contrast, in polyculture, BMI and zooplankton had smaller biomasses, likely due to stronger predation by fish, which in turn resulted in a larger phytoplankton biomass due to consuming less of it. However, Ecopath does not consider any nutrient recycling by phytoplankton (Christensen et al., 2024), especially from detritus, even though decomposition releases nutrients from detritus that can be recycled (Dong et al., 2022b), which would increase the EE of detritus. In parallel, the FCI, used as an indicator of recycling, was higher in monoculture because zooplankton and BMI consumed more phytoplankton and detritus. However, it is difficult to interpret this indicator, when the production of key functional groups in the trophic network (e.g., BMI, zooplankton) differs greatly between ponds.

The physico-chemical parameters of the water and sediment may not have differed significantly between the treatments due to the frequent addition of water to compensate for the leakage and high evaporation rates in the ponds. However, the mean water-quality parameters, particularly TSS, TAN, NO_2^-, NO_3^-, and PO_4^{3-}, lay within the ranges reported for striped catfish farming by Nhut et al. (2017) (31.8–155.8, 0.3–5.6, 0.0–1.4, 0.3–1.0, and 0.0–1.7 $mg \cdot L^{-1}$, respectively), which in their study occurred under daily water renewal caused by the tide in the Mekong River. The decrease in Chl-a, TSS, TAN, NO_2^-, PO_4^{3-}, and TN concentrations in the water at harvest can be explained by the contribution of nutrients to the trophic network, mainly through uptake by phytoplankton (Bowes et al., 2012). In the sediment, the increase in TN appears to have been related to the accumulation of uneaten feed, while the decrease in TP may have resulted from uptake by phytoplankton or bioturbation by fish (Adámek & Maršálek, 2013).

V.5.2. Performances of the species combined with striped catfish

In polyculture, the estimated SEA_b indicated low niche overlap (< 16%) among the stocked fish species, which indicated little trophic competition between striped catfish and the other stocked fish species, which likely consume food resources that the striped catfish do not, thereby supporting the feasibility of this combination. Nevertheless, food competition between striped catfish and carp species (catla and rohu) that decreased growth of the former has been observed, albeit when the carp represented 70% of the stocking biomass (Shafiullah et al., 2019). Common carp is an opportunistic species: Nahon et al. (2020) and Schultz et al. (2012) found that it fed mainly on commercial feed when feed was distributed into ponds. In the present study, 67% of the common carp diet consisted of feed or detritus, but the fact that common carp represented only 10% of the stocking biomass limited its potential competition with the other species.

Each stocked fish species consumed food resources differently, and despite the substantial contribution of commercial feed to the diets of striped catfish (38%), bighead catfish (48%), and common carp (67%), potential competition for feed did not decrease the total net yield. In addition, the consumption of natural food resources decreased this potential competition. For example, phytoplankton and zooplankton contributed 15% and 10%, respectively, of the diet of silver carp, but only 8% and 6%, respectively, of the diet of striped catfish. Differences in the contribution of food resources could explain differences in the $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of the stocked fish (Fry & Sherr, 1989). In the present study, phytoplankton and zooplankton were ^{15}N-enriched by 2.20-4.65‰ relative to the commercial feed, which could explain why silver carp had higher $\delta^{15}N$ values than striped catfish.

Combining fish species with striped catfish resulted in lower biomass of non-stocked species at harvest, likely due to reduced food availability for these non-stocked species. However, non-stocked fish accounted for up to 18.7% of the total fish biomass harvested, integrating into the pond trophic network without competing with striped catfish, enhancing resource-use efficiency, and contributing additional harvestable biomass. In addition, as the striped catfish ponds take water directly from the Mekong River, they always contain non-stocked fish (Tran et al., 2025). Some of these fish that farmers do not remove manually, which is labour-intensive, compete with the striped catfish for feed. An appropriate combination of stocked fish species, with limited feed competition, could increase productivity and resource-use efficiency. Among the species combined with striped catfish, silver carp and common carp had low mortality rates, which is one advantage of including them in polyculture, especially to increase economic robustness. In contrast, bighead catfish had high mortality rates, indicating that they were not well adapted to this polyculture system or to the pond infrastructure (liner and net).

The liner may have limited the functioning of BMI, thus decreasing the quantity of natural food resources for bighead catfish (Talde et al., 2004). In addition, we hypothesise that the pectoral fins of bighead catfish, which have strong spines, could have been damaged by contact with the net. The mortality rate may also have been increased by bacterial diseases from the Mekong River and the fact that the experiment was conducted in winter, when bighead catfish, like striped catfish, are more sensitive to diseases (Tran et al., 2025).

V.5.3. Limits of the methods used

Stable-isotope analyses allow food resources to be estimated (Fry & Sherr, 1989), but the estimates of mixing models must be interpreted in conjunction with the expertise of fish biologists and ecologists. In addition, unlike in the present study, stable-isotope analysis of the sediment should be performed before stocking to assess potential changes that occur in it during the rearing period. Feed and detritus had similar $\delta^{15}N$ values in the present study, the mixing model was unable to reliably distinguish their contributions.

Although Ecopath was a useful trophic model for predicting steady-state flows among functional groups over a given period (Christensen & Walters, 2024), it cannot capture their dynamics, which change continuously. Using Ecopath's dynamic version (Ecosim) (Christensen & Walters, 2024) or developing simulation models (Varga et al., 2020) would address this limitation. Moreover, Ecopath sets the trophic level of feed to 1 (Christensen & Walters, 2024), which does not accurately reflect its actual level, as it often contains animal protein. This lack of consideration of the feed's trophic level could compromise the understanding of its trophic flow. Among the indicators selected, EE is relevant for assessing resource availability that supports fish growth, but its reliability depends directly on the accuracy of diet compositions. The FCI, however, has several limitations, as it is influenced strongly by the consumption of phytoplankton and detritus, which may decrease its ability to effectively reflect actual recycling efficiency in an ecosystem. To compare nutrient recycling efficiency by fish between treatments, the treatments should have similar productivities and initial biomasses of natural food resources.

V.6. Conclusion

Polyculture of striped catfish (64%) combined with bighead catfish (14%), silver carp (12%), and common carp (10%) had higher growth (SGR), productivity, and better economic performance. However, we did not observe that it had higher water quality or biomass recycling than monoculture did, perhaps due to the monoculture's higher frequency of water renewal and larger biomasses of BMI and zooplankton (because fish consumed less of them), which consumed more phytoplankton and detritus. Polyculture had higher EE of feed and lower FCR_r,

which confirmed higher resource-use efficiency and advantages of selecting species that complement striped catfish. Furthermore, low isotopic niche overlap among the stocked fish species in polyculture indicated low competition for food and the feasibility of combining these species. The species stocked with striped catfish were selected based on availability, economic value, literature data, and expert knowledge about their diets. Results of this study will help adjust species combinations by considering their interactions and complementarities. However, other combinations of species remain possible and should be tested to optimise them. Nevertheless, more knowledge about fish interactions and feeding behaviour is needed to develop polyculture further using a trophic network model. Trophic modelling is a valuable tool for understanding mechanisms that underlie complex aquaculture ecosystems, but it should be better adapted to aquaculture contexts, such as by considering the recycling of nutrients by primary producers and the trophic level(s) of the ingredients in feed (especially those of animal origin). Although the stocking biomass was smaller and the rearing period shorter than those of commercial farms, the results of this study provide a proof of concept, suggesting that striped catfish farming could be improved after further research under similar production intensities. Overall, these results support redesigning tropical striped catfish farming practices by promoting polyculture in order to increase fish growth, profitability, robustness, and supply for multiple markets.

Acknowledgements

This study was performed in the project “3Rs for Climate-Smart Aquaculture in Vietnam's Lower Mekong Delta” (3R4CSA), funded by the FSPI program of the Ministry for Europe and Foreign Affairs of France through the French Embassy in Vietnam. We thank ERASMUS+ (call years 2017-2027 in KA171) for awarding a mobility grant to PRR.

V.7. Conclusion chapitre

Les performances de la polyculture de panga combinée avec la carpe commune, la carpe argentée et le clarias ont été comparées à celles de la monoculture de panga. Les expériences ont été réalisées dans 8 étangs expérimentaux, avec 4 réplicats pour chaque traitement, sur une durée de 70 jours. Des poissons introduits involontairement sont entrés dans les étangs, représentant 0,1–10,2 % de la biomasse dans le cas de la polyculture et 9,3–18,7 % dans le cas de la monoculture. La composition en espèces introduites involontairement a varié d'un étang à l'autre. La performance des étangs en termes de productivité en poissons, ainsi que la biomasse des ressources endogènes et exogènes, a également différé d'un étang à l'autre. Une forte mortalité a été observée pour le panga (43 %, en monoculture comme en polyculture) ainsi que pour le clarias (70 %).

A propos des hypothèses testées :

- **H1** : La polyculture du panga proposée par le cadre logique a une productivité, rentabilité économique et performance écologique plus élevées que celles de sa monoculture.

L'hypothèse a été validée pour le rendement et la rentabilité, et partiellement validée pour la performance écologique. La polyculture a permis d'augmenter le rendement, la rentabilité et l'efficacité écotrophique de l'aliment. Pour les autres ressources endogènes disponibles, comme les détritus et le phytoplancton, leur efficience écotrophique a été plus élevée en monoculture qu'en polyculture. En revanche, pour l'efficience écotrophique du zooplancton, aucune différence significative n'a été observée entre les deux traitements.

- **H2** : Les espèces combinées avec le panga ne présentent pas de compétition trophique.

L'hypothèse a été validée. L'analyse des niches isotopiques des quatre espèces introduites dans la polyculture a montré un taux de recouvrement inférieur à 16 %. Cela indique que ces espèces peuvent être associées dans un système semi-intensif sans compétition trophique.

- **H3** : L'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote permet d'équilibrer le modèle des relations trophiques sans ajuster la matrice des diètes.

Cette hypothèse est abordée dans la discussion générale (paragraphe VI.2.5.1.2).

- **H4** : Les performances (rendement piscicole, efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes, et recyclage) observées de la polyculture du panga sont similaires à celles prédites par le cadre logique (chapitre III).

Cette hypothèse est abordée dans la discussion générale (paragraphe VI.2.5.2)

Pour répondre à la question : dans quelle mesure peut-on évaluer la pertinence des combinaisons de poissons conçues à l'aide de la modélisation des relations trophiques ?

Le modèle de mélange basé sur l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote et la modélisation des relations trophiques *Rpath/enaR* ont été utilisés pour évaluer la performance de la polyculture proposée grâce au cadre logique décrit dans le chapitre III. Comparée à la monoculture, la polyculture de panga montre une meilleure valorisation des aliments exogènes, comme en témoignent un facteur de conversion alimentaire plus faible, une efficience écotrophique plus élevée et un rendement piscicole supérieur. Ces résultats confirment l'intérêt d'une polyculture équilibrée par rapport à une monoculture. Cependant, cette expérience a présenté certaines limites, notamment des mortalités élevées de panga et de clarias, un faible taux de croissance de ces deux espèces, ainsi qu'une production des ressources endogènes inférieure aux valeurs *a priori* prédites. Ces contraintes ne permettent donc pas de tirer de conclusions définitives sur la pertinence de la polyculture proposée dans le cadre logique. La différence entre les matrices de diète, ainsi que les indicateurs de performance attendus et observés de cette polyculture de panga, a été analysée. Cette comparaison a été abordée plus en détail dans la discussion générale (paragraphes VI.2.5.1.2 et VI.2.5.2, respectivement).

Chapitre VI. Synthèse et discussion générale

VI.1. Synthèse

VI.1.1. Rappel de l'objectif, des questions de recherche, des modèles et des avancées de la thèse

L'objectif global de cette thèse a été de **développer une méthode pour concevoir une polyculture de poissons pour augmenter à la fois le rendement en poissons et le recyclage des nutriments en utilisant la modélisation des relations trophiques.** Les quatre questions de recherche suivantes, qui font l'objet d'études présentées dans les chapitres II, III, IV et V, respectivement, ont servi de base pour atteindre cet objectif :

1. Peut-on identifier des combinaisons d'espèces de poisson performantes, issues des pratiques des pisciculteurs, à l'aide de la modélisation des relations trophiques ?
2. Si oui, de quelle manière peut-on concevoir des combinaisons d'espèces de poisson performantes à l'aide de la modélisation des relations trophiques ?
3. Comment peut-on améliorer la prise en compte des diètes des poissons dans l'analyse du réseau trophique ?
4. Dans quelle mesure peut-on évaluer la pertinence des combinaisons d'espèces de poisson issues de la modélisation des relations trophiques ?

VI.1.2. Modèles mobilisés et développés

Pour répondre à ces questions, différents modèles ont été mobilisés et développés. Tout d'abord, le modèle des relations trophiques Ecopath a servi à étudier les relations trophiques de 8 polycultures de poissons dans les systèmes extensifs et semi-intensifs en France (question 1, dans le chapitre II). Or, à ce jour, aucune étude ayant défini à la fois la combinaison d'espèces de poisson et leur proportion en se basant sur les relations trophiques, l'originalité de cette thèse a résidé dans le développement d'un cadre logique pour concevoir des combinaisons d'espèces de poisson au sein d'une polyculture (question 2, dans le chapitre III). Cette approche a été validée dans des étangs expérimentaux (question 4, dans le chapitre V). Toutefois, Ecopath with Ecosim, le logiciel pour la mise en œuvre du modèle Ecopath ne modélisant qu'une seule combinaison d'espèces à la fois, il a été ainsi automatisé en utilisant sa version R (le package *Rpath*), puis couplé avec un autre modèle d'analyse des réseaux trophiques en écologie (le package *enaR* de R) pour calculer les indicateurs écologiques. Cette version automatisée a été utilisée à la fois pour concevoir des combinaisons d'espèces de poisson et pour évaluer la pertinence de ces combinaisons. *Rpath* a été utilisé pour modéliser des relations trophiques en aquaculture pour la première fois dans le cadre de cette thèse. Son usage reste encore limité dans ce domaine, bien que le package ait commencé à se

développer dans le milieu marin depuis sa première version en 2020 (Lucey et al., 2020; Whitehouse & Aydin, 2020; Whitehouse et al., 2021). De même, l'utilisation conjointe de *Rpath/enaR* a été expérimentée pour la première fois dans le cadre de cette thèse.

Par ailleurs, la thèse a eu recours à l'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) afin d'affiner l'identification des ressources endogènes et exogènes dans les réseaux trophiques et d'estimer leurs contributions à la diète des espèces de poisson constituant les polycultures (question 3, dans le chapitre IV). Cette approche a également permis d'évaluer une éventuelle compétition alimentaire entre espèces de poisson grâce à l'analyse du recouvrement de leurs niches isotopiques (indicateurs de la niche trophique et de l'habitat exploité) (chapitres IV et V). Enfin, *Rpath*, *enaR* et l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote ont été combinés afin d'affiner l'évaluation des efficiences écotrophiques des ressources endogènes et exogènes, ainsi qu'au recyclage au sein des combinaisons d'espèces de poisson étudiées. Cette utilisation conjointe a servi à évaluer la pertinence des combinaisons d'espèces de poisson conçues en appliquant le cadre logique développé (question 4, dans le chapitre V).

VI.1.3. Avancées de la thèse

Pour répondre à la question de recherche 1, l'analyse des données de 8 étangs de pisciculteurs dans deux régions (Dombes et Lorraine) de France a identifié des combinaisons d'espèces de poisson présentant des niveaux d'efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes, de recyclage et de rendement élevés. Bien que non significative (faute d'un nombre d'observations suffisant) une tendance de corrélation positive entre le recyclage et le rendement en poissons a été observée (Figure II.6.a). Cette observation montre que l'efficacité du recyclage des étangs de polyculture n'est pas forcément liée à un meilleur rendement piscicole. Les autres composantes de l'étang, notamment les macroinvertébrés benthiques, les zooplanctons et les producteurs primaires (phytoplancton, macrophytes), jouent également un grand rôle sur l'efficacité de recyclage dans les étangs de polyculture (Covich et al., 1999; Kajgrová et al., 2024).

Une des originalités de cette thèse a été l'analyse et comparaison des résultats de modélisations des relations trophiques de différents étangs de polyculture. Néanmoins, le nombre des étangs évalués (8) est apparu encore insuffisant compte tenu de leur hétérogénéité, tant sur les pratiques de gestion que sur les combinaisons d'espèces, ce qui a rendu les résultats des analyses statistiques moins robustes. Toutefois, parmi les combinaisons d'espèces de poisson étudiées, celles composées de la carpe herbivore (*Ctenopharyngodon idella*), la carpe commune (*Cyprinus carpio*) et les poissons carnivores

ont présenté un meilleur rendement net en poisson probablement grâce à l'occupation de niches trophiques vacantes et la valorisation d'avantage des ressources endogènes et exogènes (Kumar et al., 2005b). Cela souligne l'importance des relations trophiques entre les ressources endogènes et exogènes d'une part et avec les espèces de poisson combinées d'autre part, et confirme l'intérêt d'intégrer des espèces de poisson occupant différentes niches trophiques pour augmenter la valorisation des ressources endogènes et exogènes, ainsi que la productivité piscicole (Thomas et al., 2021).

Les combinaisons d'espèces en polyculture sont majoritairement basées sur les expériences empiriques des pisciculteurs. Ces derniers ajustent progressivement la proportion des espèces selon l'objectif recherché. Trois études récentes se sont intéressées à la démarche de conception de la polyculture. Amoussou et al. (2022a) ont développé une approche de classement des combinaisons d'espèces de poisson potentiellement intéressantes, basée sur une évaluation multi-traits (survie, morphologie, comportements et paramètres physiologiques), ainsi que sur les priorités des parties prenantes. De leur côté, Lecocq et al. (2024) ont développé un cadre logique de sélection d'espèces de poisson fondé sur l'évaluation de leur compatibilité et de leur complémentarité. Enfin, Lévy et al. (2025) ont développé un modèle qui estime le risque de prédation entre espèces de poisson à partir d'un modèle allométrique. Toutefois, ces études se concentrent uniquement sur la sélection d'espèces de poisson et leur compatibilité. Dans cette optique et pour répondre la question de recherche 2, nous avons développé un cadre logique pour sélectionner les espèces de poisson à combiner et déterminer leurs proportions initiales. Il permet de créer une large gamme de combinaisons d'espèces de poisson, d'estimer les rendements piscicoles potentiels, les efficiences écotrophiques et le recyclage, en tenant compte des autres objectifs recherchés par les pisciculteurs, en se basant sur les ressources endogènes et exogènes disponibles et sur leurs productivités. L'utilisation de ce cadre logique mobilise cependant de nombreux jeux de données sur la performance zootechnique, tels que la croissance et la mortalité de chaque espèce de poissons, sur la productivité de tous groupes trophiques composant le milieu d'élevage, et sur la composition *a priori* de la diète de tous les consommateurs potentiels (poissons ou autres groupes trophiques). Les jeux de données utilisés influenceraient en retour l'estimation des performances de la combinaison d'espèces de poisson, en particulier la composition de la diète des différents groupes trophiques qui influence les efficiences écotrophiques et le recyclage. Le cadre logique proposé contient 9 étapes, dont le processus et les données nécessaires pour son implémentation ont été basées sur les données requises pour Ecopath. Son originalité repose sur la possibilité de définir la proportion d'espèces de poisson, une possibilité qui est absente dans l'approche proposé par Lecocq et al. (2024) pour définir une combinaison d'espèces de poisson compatibles et complémentaires. En utilisant

ce cadre logique, nous avons conçu une polyculture de panga (*Pangasianodon hypophthalmus*) comme une voie d'amélioration de l'élevage de cette espèce dans un milieu tropical (Vietnam) (chapitres III et V).

L'analyse des questions 1 et 2 a mis en évidence que les performances de la polyculture estimées par Ecopath sont très dépendantes de la matrice des diètes implémentée dans le modèle. Ainsi, afin d'améliorer la précision de la représentation de ces diètes, nous avons utilisé des isotopes stables du carbone et de l'azote, ce qui a permis de répondre la question 3. Cette approche a établi la composition de la diète de la carpe commune, du sandre *(Sander lucioperca),* du gardon *(Rutilus rutilus)* et de la tanche *(Tinca tinca)* élevés ensemble dans une polyculture en étang extensif en France, où ces espèces sont fréquemment utilisées en polyculture (Lazard & Dabbadie, 2009). Cette analyse a fait ressortir un autre aspect important : les dynamiques de la diète de ces espèces liée à la disponibilité des ressources endogènes (par ex., pic de production primaire à la fin du printemps, début de la sénescence des végétaux en été). Les ressources endogènes qui passaient une stade larvaire dans l'eau, par exemple les têtards, ont contribué à la composition des diètes des poissons (Altig et al., 2007). Cette analyse a également montré un faible taux de recouvrement trophique entre ces 4 espèces, probablement dû à la plasticité de leur comportement alimentaire. Cela souligne la pertinence de les combiner dans une polyculture extensive dans un milieu tempéré. L'utilisation des isotopes stables a également établi la composition de la diète du panga, de la carpe commune, de la carpe argentée (*Hypophthalmichthys molitrix*), et du clarias (*Clarias macrocephalus*) dans une polyculture semi-extensive en milieu tropical, et de mettre en évidence un faible taux de recouvrement entre ces espèces combinées, confirmant ainsi la faisabilité de la polyculture semi-intensive du panga avec ces espèces en milieu tropical. Toutefois, la signature isotopique des espèces de poisson ne représente pas les dynamiques de la diète durant la période d'élevage. Elle reflète la signature des ressources endogènes et exogènes réellement consommées et assimilées par les poissons sur une durée d'une semaine à plus d'un mois selon le renouvellement métabolique de leur tissus (Maruyama et al., 2001; Vander Zanden et al., 2015).

A travers l'utilisation du cadre logique, une polyculture de panga, avec une biomasse totale initiale de 600 kg ha^{-1}, composée de 64 % de panga, 10 % de carpe commune, 12 % de carpe argentée et 14 % de clarias a été conçue en milieu tropical. Pour répondre à la question de recherche 4, cette polyculture a été testée dans 4 étangs durant 70 jours pour évaluer ses performances (efficiences écotrophiques, recyclage, rendement et rentabilité) et les comparer aux performances de la monoculture de panga. Les résultats ont montré plusieurs avantages de la polyculture de panga par rapport à sa monoculture, notamment sur l'efficience

écotrophique de l'aliment exogène, le taux de conversion de l'aliment exogène, le rendement, et la rentabilité (chapitre V). Cette étude a également révélé l'importance des ressources endogènes (Azim et al., 2003; Milstein, 1992) (par ex., les macroinvertébrés benthiques, le zooplancton, le phytoplancton) dans la diète des poissons élevés dans un système semi-intensif, malgré l'apport de l'aliment exogène, que ce soit en monoculture ou en polyculture. Cependant, le clarias et le panga ont eu un fort taux de mortalité inattendu en polyculture et en monoculture (70 % et 43 %, respectivement), qui compliquait la comparaison des performances de la polyculture avec celles attendues lors de sa conception.

VI.2. Discussion générale

Pour discuter des méthodes et des avancées de la thèse, nous nous concentrons sur les dimensions suivantes :

- L'évaluation de la polyculture à l'aide de la modélisation des relations trophiques
- Les indicateurs de performance écologique de la polyculture
- Les éléments à mobiliser pour concevoir une polyculture à l'aide de la modélisation des relations trophiques
- Les caractéristiques des polycultures performantes
- La modélisation des relations trophiques comme un outil de compréhension et de décision

VI.2.1. L'évaluation de la polyculture à l'aide de la modélisation des relations trophiques

VI.2.1.1. En utilisant *Ecopath with Ecosim*

La polyculture est reconnue par une meilleure efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes par rapport à la monoculture. (Ruddle & Christensen, 1993; Thomas et al., 2021). Un des indicateurs écologiques intégrés à l'Ecopath with Ecosim (EwE), l'efficience écotrophique, qui est la proportion de la production d'un groupe trophique consommée (Christensen et al., 2024), peut identifier les ressources endogènes et exogènes limitantes, les plus consommées, et les moins consommées dans un étang. L'efficience écotrophique a été utilisée dans cette thèse pour évaluer l'efficience de la valorisation des ressources endogènes et exogènes. L'analyse des 8 étangs de polyculture en France (chapitre II) a montré des efficiences écotrophiques des macroinvertébrés benthiques et du zooplancton proche de 1, tandis que celles des détritus et du phytoplancton étaient inférieures à 0,3 (chapitre II). Une forte valorisation des macroinvertébrés benthiques a été également observée pour la polyculture de panga au Vietnam (chapitre V). Ces résultats soulignent l'importance des macroinvertébrés benthiques et du zooplancton en polyculture extensive et

semi-intensive. Un étang avec une faible productivité en macroinvertébrés benthiques et en zooplancton dans un système extensif ou semi-intensif pourrait avoir un rendement piscicole faible (Richardson, 1993). Ceci pourrait expliquer pourquoi le rendement net de la polyculture avec la carpe commune en France n'a pas été significativement différent quand la carpe commune représentait plus de 50 % vs. moins de 10 % de la biomasse totale à l'empoisonnement. En effet, la carpe commune valorise une large gamme de ressources endogènes (Nahon et al., 2024) et présente un taux de croissance relativement élevé (1,82 % par jour, observé lors de la polyculture avec le panga). Toutefois, en l'absence de ressources endogènes disponibles suffisantes pour soutenir ce taux de croissance, le rendement restera faible.

Cependant, l'efficience écotrophique d'un groupe trophique représente sa consommation par toutes ses consommateurs potentiels dans le système, y compris, par exemple, les têtards (Montaña et al., 2019), les macroinvertébrés benthiques et le zooplancton (Gonzalez Sagrario & Balseiro, 2010). Si l'intérêt se porte uniquement sur la consommation par les poissons combinés, nous recommandons de calculer l'efficience écotrophique due aux poissons (sommer la quantité d'un groupe trophique consommé par les poissons et puis de la diviser par la production du groupe trophique) (Eq. 1). Cela permet également de comparer l'efficience écotrophique totale d'un groupe trophique à son efficience de valorisation par les poissons et de comparer également l'efficience écotrophique d'un groupe trophique due à chaque espèce de poissons combinées. Il serait intéressant de restreindre le calcul à l'usage des ressources par les poissons seuls pour comparer l'efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes entre différentes polycultures présentant des biomasses de ressources endogènes et exogènes différentes, ou bien pour vérifier si l'ajout d'une espèce de poisson augmenterait l'efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes.

$$EE_i = \sum_j B_j \times (Q:B)_j \times DC_{ji} / B_i \times (P:B)_i \qquad \text{(Eq. 1)}$$

où, pour des ressources endogènes et exogènes i et des espèces de poisson j, EE est l'efficience écotrophique, P correspond à la production, B à la biomasse, P:B au rapport entre la production et la biomasse, Q:B est le rapport entre la consommation alimentaire et la biomasse, et DC_{ji} est la proportion de i dans la diète de j.

L'efficience écotrophique figure parmi les quatre paramètres d'entrée d'EwE (avec la biomasse et le ratios de la production ou de la consommation par la biomasse) (Christensen & Walters, 2024). A défaut de l'une de ces 3 autres paramètres, elle peut être fixée en prenant des données issues de la littérature, et EwE estime le paramètre non renseigné. C'était notamment le cas de l'efficience de macrophytes lors de l'analyse de 8 étangs de polyculture en France,

car nous n'avons pas pu calculer leur productivité pour tous les étangs étudiés (chapitre II). Le fait de fixer la valeur de l'efficience écotrophique pour un groupe trophique donné restreint la possibilité de comparer la valorisation de cette efficience entre différents systèmes de polyculture.

EwE évalue le pourcentage des flux totaux recyclés via l'indice de cycle de Finn, que nous avons utilisé pour évaluer la performance de recyclage de la polyculture. L'indice de cycle de Finn a varié selon la composition en espèces de poisson de l'étang : de 4–25 % pour les 8 polycultures de France et de 3–10 % pour la polyculture de panga (Vietnam). L'indice de cycle de Finn a varié dans une gamme similaire (1–32 %) parmi d'autres études de relations trophiques de la polyculture en étang (Tableau VI.1).

Tableau VI.1. Indice de cycle de Finn (FCI) (%) des polycultures piscicoles en étang calculé par Ecopath with Ecosim

Combinaison d'espèces	FCI (%)	Pays	Référence
Crabe gazami *(Portunus trituberculatus),* crevette à pattes blanches (*Litopenaeus vannamei),* palourde *(Ruditapes philippinarum)*	20,49	Chine	Feng et al. (2018)
Maigre *(Argyrosomus regius),* dorade *(Diplodus sargus),* mulet *(Mugil cephalus),* huître *(Crassostrea gigas)*	2,59–4,52	Portugal	Gamito et al. (2020)
Perche commune *(Perca fluviatilis),* carpe commune *(Cyprinus carpio),* gardon *(Rutilus rutilus),* rotengle *(Scardinius erythrophthalmus)*	1,00–17,00	France	Aubin et al. (2021)
Crevette à pattes blanches *(L. vannamei),* palourde américain *(Mercenaria mercenaria)*	2,78	Chine	Dong et al. (2022b)
Black bass *(Micropterus salmoides)*	5,05–7,64	Chine	Zhang et al. (2024)
Carpe herbivore *(Ctenopharyngodon idella),* carpe argentée *(Hypophthalmichthys molitrix),* carpe à grosse tête *(Hypophthalmichthys nobilis)*, carassin doré *(Carassius auratus)*	32,25	Chine	Xiao et al. (2024)

À présent, l'indice de cycle de Finn dans EwE comptabilise uniquement les flux qui sont recyclés par les producteurs secondaires (Figure VI.1). En revanche, les flux issus des détritus vers les producteurs primaires ne sont pas comptabilisés, alors que ces derniers puisent leurs nutriments à partir de détritus minéralisés (Dong et al., 2022b). Ce flux manquant conduit à une sous-estimation de l'indice de cycle de Finn dans les étangs où les producteurs primaires ne sont que partiellement consommés, selon les résultats de nos analyses (par ex., efficience écotrophique de phytoplancton ≤ 0.29) sur les polycultures en France et au Vietnam (chapitres II et V). L'analyse des 8 étangs de polyculture en France a par ailleurs montré que les flux associés aux producteurs primaires représentaient plus de 56 % des flux totaux des étangs.

En effet, Ecopath injecte les ressources non consommées dans les détritus (Christensen & Walters, 2024). C'était notamment le cas dans l'expérimentation en polyculture de panga, qui présentaient un indice de cycle de Finn environ 4 fois inférieur à celui de la monoculture (5,3 % et 19,8 %, respectivement) et une biomasse du phytoplancton environ 2 fois supérieure (5,5–7,7 et 10,4–13,7 g·m^{-2}, respectivement) (chapitre V). L'importance des flux liés aux producteurs primaires a ainsi été caractérisée, mais a apparu en opposition avec l'indice de cycle de Finn lors de l'analyse en composantes principales des 8 étangs de polyculture en France (chapitre II).

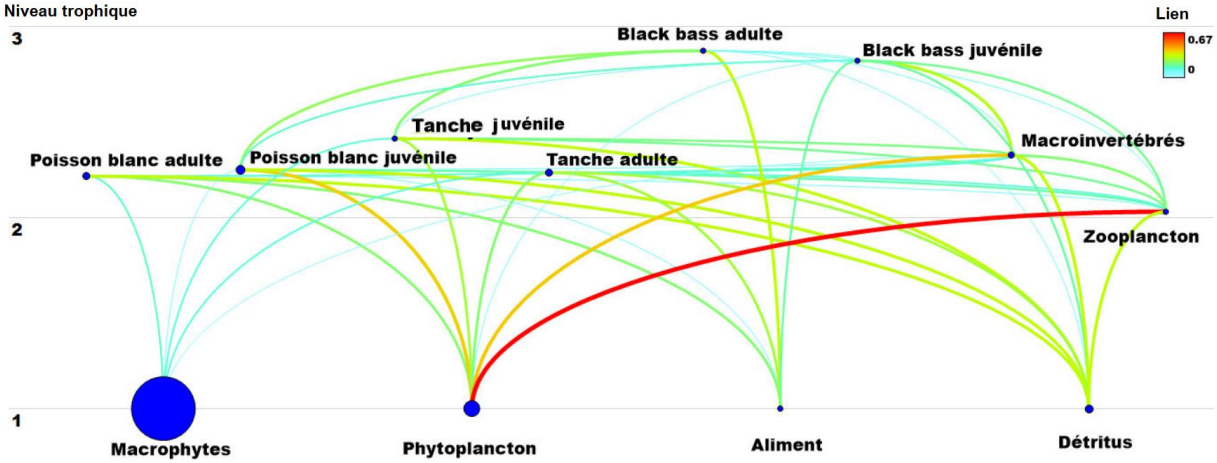


Figure VI.1. Exemple de schéma des flux trophiques modélisés avec Ecopath pour l'étang de polyculture D01 de la Dombes, France. Les groupes trophiques sont représentées par des cercles dont la surface est proportionnelle à leur biomasse. L'importance des liens trophiques est indiquée par l'épaisseur et la couleur des lignes entre les cercles.

EwE calcule également le niveau trophique des espèces dans l'étang à partir de la matrice des diètes. Par contre, le niveau trophique de l'aliment exogène est fixé à 1 par défaut (Figure VI.1), le même niveau que celui des producteurs primaires et des détritus (Christensen & Walters, 2024), alors que l'aliment exogène de poisson est souvent composé de farine ou d'huile d'origine animale (Craig et al., 2017). Par ailleurs, Ecopath considère le niveau trophique de l'aliment exogène comme identique à celle de détritus, puisque l'aliment exogène est censé ne faire ni respiration ni production dans le système. Cette supposition biaise l'interprétation du niveau trophique et la caractérisation des flux réels de détritus. Néanmoins, une régression linéaire entre le niveau trophique calculé par Ecopath et celui estimé à partir des isotopes stables du carbone et de l'azote des consommateurs secondaires a montré une forte corrélation dans une autre étude ($r^2 = 0,82$, $p < 0,001$, n = 14) (Milessi et al., 2010).

Les métriques d'EwE, telles que le flux total du système (total system throughput), de l'indice de connectance et de l'indice d'omnivorie caractérisent aussi les flux trophiques. Le flux total du système, qui somme tous les flux, indique indirectement la taille du réseau trophique. Il permet de calculer le pourcentage de contribution des autres flux, par exemple ceux provenant

des producteurs primaires ou allant vers les détritus (Manju Lekshmi et al., 2020). L'indice de connectance, qui mesure la complexité des interactions entre les groupes trophiques dans le réseau (Guo et al., 2017), égale le nombre de liens observés dans le réseau divisé par le nombre de liens potentiels. Un indice de connectance élevé reflète un réseau trophique plus complexe et fortement interconnecté. L'indice d'omnivorie évalue la répartition des interactions alimentaires entre les groupes trophiques du réseau, avec des valeurs plus élevées indiquant une plus grande diversité des diètes des consommateurs (Christensen et al., 2024). Cet indice est particulièrement utile pour identifier l'importance des espèces omnivores et des flux trophiques indirects dans la stabilité et la résilience d'une polyculture.

En analysant les 6 indicateurs écologiques intégrés à EwE ci-dessus (efficience écotrophique, l'indice de cycle de Finn, le flux total du système, indice d'omnivorie, indice de connectance, niveau trophique des groupes trophiques), nous avons caractérisé la performance des combinaisons d'espèces en polyculture et identifié les espèces clés, par exemple, la carpe herbivore, la carpe argentée, les espèces de poisson carnivores et la carpe commune. La carpe herbivore s'est distinguée par sa capacité à consommer efficacement les macrophytes, tandis que la carpe argentée, connue pour sa capacité à filtrer le plancton (Xia et al., 2013), a présenté un taux de croissance relativement élevé (1,68 % jour^{-1} dans la polyculture avec le panga). Ces deux espèces jouent donc un rôle essentiel dans la valorisation des producteurs primaires peu exploités en polyculture. Cependant, une consommation excessive des producteurs primaires peut entraîner une diminution de la production piscicole, en raison d'un effet ascendant « bottom-up », de par leur position à la base de la chaine trophique et la cascade trophique, qui diminue la croissance des consommateurs secondaires (Lemmens et al., 2018; Shurin et al., 2012). Cependant, elles sont considérées comme des espèces invasives dans certaines régions. Par exemple, la carpe herbivore consomme les macrophytes servant de support aux pontes des espèces natives dans le lac Érié aux États-Unis et perturbe leur reproduction (Robinson et al., 2021), tandis que la carpe argentée dans le haut du Mississippi entre en compétition avec les alevins des espèces indigènes pour le zooplancton (Chick et al., 2020). En comparaison, les poissons carnivores peuvent contrôler la biomasse des alevins (Aubin et al., 2021), qui pourraient augmenter la consommation des ressources endogènes par d'autres consommateurs. Elles ont également un intérêt économique, leur prix de vente sur le marché étant généralement plus élevé que celui des espèces omnivores (Henriksson et al., 2021). La carpe commune, quant à elle, se distingue par la plasticité de sa diète, ce qui lui confère une flexibilité dans la consommation des ressources. Toutefois, sa biomasse d'empoissonnement doit être ajustée en fonction de la productivité des ressources endogènes du milieu. De même, la biomasse et la taille des espèces carnivores doivent être soigneusement contrôlées à l'empoissonnement afin de limiter la concurrence avec les

espèces cibles associées. Ainsi, le contrôle de la taille à l'empoissonnement constitue une étape clé (étape 3) dans le cadre logique de la conception de la polyculture.

EwE intègre plusieurs indicateurs écologiques (Tableau I.2). Nous avons utilisé uniquement 6 indicateurs qui semblaient présenter un intérêt pour un système de production. Les autres indicateurs non utilisés (par ex., l'ascendance, la marge de développement du système, la capacité de développement du système, la longueur moyenne des trajectoires de Finn, le ratio production primaire totale / respiration totale, le ratio biomasse totale / flux total, l'efficience de transfert) servent à évaluer la maturité, la stabilité, la résilience et l'état de développement d'un système. Ces indicateurs sont mieux adaptés au suivi de l'évolution temporelle d'un système et à l'analyse de systèmes naturels, où la complexité et la résilience des relations trophiques sont plus pertinentes, et non aux systèmes de production piscicole, qui sont fortement contrôlés et simplifiés (Patricio et al., 2006). En outre, l'indicateur « impact trophique mixte » n'a pas été utilisé dans la thèse car il se concentre sur un groupe trophique et non sur l'ensemble des groupes trophiques du système (Srithong et al., 2021). Les indicateurs du recouvrement trophique dans EwE n'ont pas été utilisés dans la thèse non plus, car ils ne tiennent pas compte de la biomasse ni de la production des groupes trophiques, et le calcul de ces indicateurs est sensible aux données de diète renseignées (Zhou et al., 2015).

VI.2.1.2. En utilisant *Rpath/enaR*

Parmi les indicateurs calculés par EwE, seule l'efficience écotrophique a pu être calculée par *Rpath*, et il a été nécessaire de le coupler avec *enaR* pour calculer les autres indicateurs utilisés, comme l'indice de cycle de Finn. Nous avons toutefois constaté une différence entre les résultats d'EwE et de *Rpath/enaR* (par ex., un indice de cycle de Finn de 29,9 % et 15,1 %, respectivement, pour la polyculture de panga (chapitre II)). Les origines de cette différence n'ont pas été identifiées, mais c'est en partie qu'EwE se base sur la production primaire nette, tandis que *Rpath/enaR* se base sur la production primaire brute (c.à.d., la productivité primaire nette plus la respiration) (Borrett et al., 2014). Chercher les origines de cette différence est essentiel pour améliorer la fiabilité et la précision de la méthode *Rpath/enaR*.

VI.2.1.3. Limites génériques des modélisations trophiques

Ecopath estime les flux entre les groupes trophiques pour une période donnée, ce qui aide à les comprendre. La principale limite d'Ecopath réside dans son hypothèse d'équilibre statique des biomasses et l'utilisation des biomasses moyennes pendant la période évaluée. Cette approche ne prend pas en compte l'évolution des biomasses groupes trophiques dans le milieu. Dans les systèmes de production piscicole, la durée de production est un élément central de la gestion piscicole qui varie selon les objectifs des pisciculteurs et influence la

productivité des poissons et celle des ressources endogènes. Cette variation de la période d'analyse diffère des autres études utilisant Ecopath, par exemple pour la gestion de la pêche, où la période d'évaluation est généralement d'une année. Cependant, en production piscicole, le système commence avec une biomasse de poissons relativement faible et finit avec une biomasse élevée au moment de la récolte. Dans ce contexte, la question de l'hypothèse d'équilibre se pose, car la croissance s'effectue sur une période relativement courte.

À présent, Ecopath ne représente pas de flux provenant des différents groupes trophiques (par ex., les détritus) vers les producteurs primaires, alors que ces derniers utilisent les nutriments dissous disponibles dans l'étang pour se développer. De plus, le modèle considère que toute la biomasse non consommée constitue et s'accumule dans le groupe trophique des détritus, sans prendre en compte les flux de nutriments dissous, qui jouent un rôle essentiel dans la croissance des producteurs primaires. Les groupes trophiques de consommateurs, notamment les poissons, produisent par leurs fèces et leurs excrétions des substances organiques et minérales, en plus des fractions solides non digérées, qui enrichissent le milieu en éléments nutritifs disponibles pour les producteurs primaires (Barton et al., 2023). De plus, les apports de fertilisants ou d'amendements utilisés pour améliorer la productivité des ressources endogènes de l'étang ne sont pas encore intégrés dans le modèle. La prise en compte de ces flux permettrait d'affiner l'analyse de la structure trophique et d'améliorer l'estimation des indicateurs écologiques calculés par Ecopath, notamment l'indice de cycle de Finn, pour un système aquacole.

La prise en compte des aliments exogènes, considérés par Ecopath comme des détritus, constitue également une limite du modèle. Cette approche conduit à une surestimation de la biomasse du compartiment « détritus » et peut biaiser le calcul de certains indicateurs écologiques, notamment l'indice de cycle de Finn et le niveau trophique, puisque les aliments exogènes ne sont pas constitués uniquement de végétaux. En outre, Ecopath repose uniquement sur la biomasse et ne tient pas compte de l'effectif des individus composant le système. Cette approche peut limiter l'interprétation des résultats relatifs à l'importance d'une espèce donnée notamment dans les situations où une espèce présente une biomasse élevée mais un faible effectif, ou inversement, car un faible nombre de gros individus n'exerce pas le même rôle écologique qu'un très grand nombre de très petits individus.

Une autre limite réside dans la dépendance de l'estimation des indicateurs de performance dans EwE/*Rpath*/*enaR* à la composition de la diète des groupes trophiques, qui peut donc biaiser l'estimation des performances. De plus, la composition de la diète utilisée correspond à la moyenne sur la période étudiée, alors qu'en réalité, elle varie en fonction des ressources endogènes et des espèces de poisson dans le milieu (González-Bergonzoni et al., 2016).

Cette variation temporelle de la diète a également été mise en évidence par l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote (chapitre IV).

En outre, ces indicateurs évaluent les performances de la polyculture principalement en fonction des relations trophiques, sans considérer des interactions non trophiques (Kéfi et al., 2012; Miele et al., 2019). Par exemple, l'absence de compétition spatiale entre les espèces de poisson (par ex., benthique vs. pélagique, diurne vs. nocturne) peut augmenter la production et les efficiences écotrophiques des ressources endogènes et exogènes (Lecocq et al., 2024). D'autres interactions non trophiques, telles que le commensalisme, où une espèce bénéficie tandis que l'autre n'en subit ni coût ni avantage, peut également jouer un rôle (Thomas et al., 2021). Par exemple, dans une association du rohu (*Labeo rohita*) et de la carpe commune dans un même étang, la carpe augmente la disponibilité des nutriments par son comportement de bioturbation (Rahman et al., 2006). Ainsi, les performances de la polyculture dépendent d'un ensemble de mécanismes écologiques et comportementaux favorables à la coexistence et à la productivité des espèces.

VI.2.2. Les indicateurs de performance écologique de la polyculture

La polyculture est reconnue pour ses nombreuses meilleures performances. Parmi les plus connues figurent des performances écologiques, tels que la valorisation des ressources et le recyclage des nutriments, et l'amélioration de la qualité de l'eau; des gains en rendement des poissons, grâce à l'augmentation de leur productivité, taux de croissance et taux de survie ; et des performances économiques, par l'amélioration de la rentabilité grâce à la diversification des produits et à la réduction des risques de mortalité et des coûts de production (Ghosh et al., 2025; Thomas et al., 2021). D'autres performances de la polyculture incluent l'amélioration de la qualité des produits grâce à un environnement moins stressant, favorisant une chair de meilleure qualité, réduisant le recours aux traitements chimiques ou antibiotiques, et apportant des bénéfices sociaux, tels qu'une meilleure acceptation des produits et une contribution à une alimentation plus diversifiée, ainsi que des bénéfices éthiques liés au meilleur bien-être des poissons (Ghosh et al., 2025; Thomas et al., 2021).

Parmi ces performances, nous avons sélectionné les indicateurs recherchés par les pisciculteurs et ceux intégrés au modèle EwE/*Rpath/enaR* : l'efficience écotrophique des ressources, le recyclage, le rendement et la rentabilité. Bien que nous n'avons pas sélectionné les indicateurs orientés vers les consommateurs, comme la qualité des produits ou les bénéfices sociaux (par ex., acceptation sociale, sécurité alimentaire) , il reste important de les évaluer si les pisciculteurs souhaitent considérer l'aspect social, qui constitue l'un des piliers de la durabilité de l'aquaculture (Garlock et al., 2024).

Puisque l'efficience écotrophique et l'indice de cycle de Finn mesurent la performance de l'ensemble des groupes trophiques (paragraphe VI.2.1.1.), ils doivent être interprétés avec prudence lorsque l'objectif porte spécifiquement sur les poissons. En effet, d'autres groupes trophiques, tels que les macroinvertébrés benthiques ou le zooplancton, présentent généralement une capacité à valoriser des ressources et à recycler des nutriments relativement plus élevée que celle des poissons, si l'on compare leur production totale et leur consommation totale de ressources endogènes et exogènes (Figure VI.2). Par exemple, dans l'expérience menée au Vietnam, la production totale et la consommation totale de ressources (sur 70 jours) moyennes des macroinvertébrés benthiques (49 et 165 $g \cdot m^{-2}$, respectivement) et du zooplancton (95 et 318 $g \cdot m^{-2}$, respectivement) ont dépassé largement celles des poissons introduits dans la polyculture de panga (chapitre V) : respectivement 20 et 92 $g \cdot m^{-2}$ pour le panga, 7 et 48 $g \cdot m^{-2}$ pour la carpe argentée, 6 et 39 $g \cdot m^{-2}$ pour la carpe commune, et 4 et 19 $g \cdot m^{-2}$ pour le clarias. La production totale et consommation totale de ressources des poissons introduits a ainsi été environ 4 et 2 fois inférieure, respectivement, à celles des macroinvertébrés benthiques et du zooplancton. Comme mentionné, on peut comparer l'efficience écotrophique standard à celle basée uniquement sur la consommation de ressources des poissons. De même, dans le cas où l'objectif de l'étude est focalisé sur les performances de la combinaison d'espèces de poisson, la comparaison des indices de cycle de Finn nécessite que la production totale des groupes trophiques du système qui ne sont pas des poissons soit similaire entre les systèmes, mais cette condition est rarement respectée dans la réalité, compte tenu de la diversité des étangs et des mécanismes qui y interagissent. Le fait d'avoir fixé des valeurs uniques pour la production totale, la consommation totale de ressources et la diète des groupes trophiques dans le cadre logique lors de la conception des combinaisons d'espèces de poisson a permis de comparer la performance d'efficience écotrophique et de recyclage des différentes combinaisons de poissons simulées.

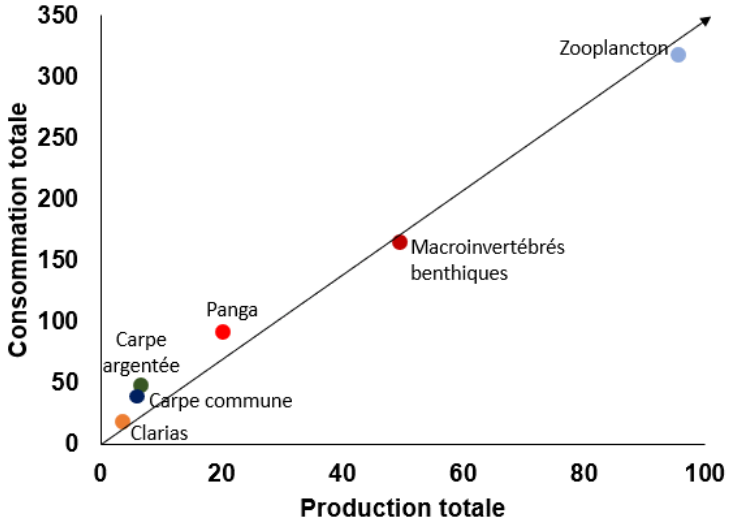


Figure VI.2. Capacité relative moyenne de valorisation des ressources endogènes et exogènes et de recyclage des poissons introduits, des macroinvertébrés benthiques et du zooplancton en fonction de leur consommation et de leur production totales (g poids sec m^{-2} sur 70 jours) observées dans la polyculture de panga.

L'efficience de la valorisation de l'aliment exogène peut être évaluée avec le taux de conversion relatif, qui intéresse particulièrement ceux qui cherchent à l'optimiser, car l'aliment exogène est la principale cause de l'eutrophisation des systèmes piscicoles intensifs (Henriksson et al., 2021). Cet indicateur n'a pas été utilisé lors de la conception des scénarios de polyculture du panga, puisque la quantité d'aliment exogène dans le modèle avait été fixée à 3 % de la biomasse vivante du panga, mais il a été utilisé pour comparer les performances après l'expérimentation.

La polyculture peut aussi améliorer la qualité de l'eau, notamment en réduisant l'accumulation de matière organique dans la colonne d'eau et dans les sédiments (Egna & Boyd, 1997; Hlaváč et al., 2014). Cette amélioration influence d'autres facteurs environnementaux qui peuvent diminuer la croissance des espèces présentes, par exemple la concentration en oxygène dissous ou le pH (Boyd et al., 2007). Bien que des paramètres de la qualité physico-chimique de l'eau aient été analysés lors de l'expérimentation, leurs impacts n'ont pas été pris en compte lors de la conception des combinaisons d'espèces de poisson. Intégrer ces paramètres permettrait d'affiner la sélection des espèces en fonction de leur impact environnemental.

Le rendement et la rentabilité sont les deux indicateurs d'un système de production les plus évalués (Chary et al., 2025b), mais leurs valeurs lors d'expériences de courte durée ne reflètent pas nécessairement celles de la production commerciale. Les expériences peuvent ainsi sous-estimer la production en poissons ou bien la surestimer en cas de mortalité non comptabilisée pendant l'expérience. Par exemple, l'expérience avec le panga n'a duré que 70 jours, et la monoculture a présenté un rendement économique négatif en raison d'une mortalité

élevée du panga. La rentabilité est particulièrement pertinente lorsque les prix des espèces diffèrent, car elle permet de comparer l'effet des variations de biomasse entre espèces de poisson et d'affiner les compromis entre la rentabilité économique, le rendement en poissons et l'amélioration du recyclage. Néanmoins, même avec des prix similaires (comme dans la conception de la combinaison d'espèces avec le panga), la rentabilité offre une idée de la valeur obtenue de différentes combinaisons d'espèces de poisson.

Ces indicateurs de performance ne prennent pas en compte les impacts environnementaux de la pratique. Dans un objectif de durabilité, il serait pertinent de compléter l'évaluation de la performance par une analyse des impacts environnementaux, par exemple via l'analyse du cycle de vie (Aubin et al., 2019; Lima et al., 2026). De plus, l'utilisation de ces indicateurs de performance dans la conception des combinaisons d'espèces de poisson ne considère pas la faisabilité de la combinaison, notamment la disponibilité ou la taille des espèces sélectionnées. Ce facteur doit être contrôlé, en particulier en présence d'espèces carnivores ou lorsque l'objectif est la reproduction, ce qui rend la planification complexe. Le cadre logique proposé dans cette thèse a cependant mis en avant ces critères dans la sélection des espèces de poisson, une étape à considérer avant l'évaluation par les indicateurs de performance. Toutefois, la compatibilité des espèces n'a pas été modélisée, comme l'a fait Lecocq et al. (2024). L'utilisation de ces deux approches de modélisation pourrait s'avérer intéressante pour mieux anticiper les interactions entre espèces et optimiser la polyculture.

VI.2.3. Les éléments à mobiliser pour concevoir une polyculture à l'aide de la modélisation des relations trophiques

Les indicateurs de performance sont des éléments de base pour sélectionner des combinaisons d'espèces de poisson. Dans le cadre logique proposé dans cette thèse, les résultats des indicateurs de performance prédits dépendent principalement des espèces sélectionnées, de la robustesse de la matrice des diètes, des performances zootechniques des espèces de poisson sélectionnées et de la production des ressources endogènes.

VI.2.3.1. Sélection des espèces de poisson

Pour sélectionner les espèces, nous avons privilégié une approche fondée sur les objectifs du pisciculteur, puisqu'elle met en valeur l'importance des connaissances empiriques acquises sur l'adaptation des espèces au milieu d'élevage. Cette adaptation peut d'ailleurs être confrontée à la littérature, en confrontant les conditions physico-chimiques du milieu avec les exigences écologiques des espèces de poisson considérées (Lecocq et al., 2024). Les conditions environnementales requises par les espèces peuvent être obtenues à partir des bases de données FishBase (Froese & Pauly, 2025) ou TOFF (« Traits of Fish »), qui

regroupent les traits fonctionnels des poissons (comportementaux, morphologiques, phénologiques et physiologiques) avec leur contexte environnemental (Lecocq et al., 2019).

Il est également essentiel de limiter la compétition alimentaire, qui implique de combiner des espèces ayant des régimes alimentaires différents (carnivore, herbivore, omnivore) et/ou des comportements distincts (benthique/pélagique, diurne/nocturne). Les diètes et comportements des poissons sont généralement mieux connus en milieu naturel et peuvent varier en fonction de la disponibilité des ressources endogènes, comme l'a montré l'analyse de la composition des diètes de la carpe commune, du sandre, du gardon et de la tanche (chapitre IV), ainsi que d'autres études portant sur d'autres espèces, telles que le tilapia (*Oreochromis niloticus*) (Chapman & Fernando, 1994) ou des espèces commerciales importantes au Cambodge (*Anabas testudineus, Boesemania microplepis* et *Notopterus notopterus*) (Heng et al., 2018). Dans ce contexte, les savoirs empiriques des pisciculteurs jouent un rôle clé dans la sélection des espèces.

L'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$), qui identifie plus finement les diètes, que l'analyse des contenus stomacaux seule ou l'utilisation des bases de données, et le recouvrement des niches trophiques des espèces, apporte ainsi un appui objectif à la sélection d'espèces de poisson. Les espèces de poisson présentant peu de recouvrement trophique sont préférables, mais en cas de forte mortalité d'une espèce, la présence d'une autre espèce de même niche trophique peut contribuer à compenser la niche vacante. Par exemple, puisque le clarias dans la polyculture avec le panga avaient une mortalité de 70 %, la carpe commune a complété sa niche trophique (chapitre V). Ce mécanisme illustre ce qu'a montré l'analyse de la polyculture de 8 étangs en France (chapitre II), ainsi que plusieurs études sur la résilience des systèmes en fonction de la diversité des espèces (Dong et al., 2022b; Elmqvist et al., 2003; Guillemot et al., 2011): la diversité fonctionnelle, reflétée par la variété des groupes trophiques, le nombre d'espèces et leurs classes de taille, a augmenté le rendement, l'efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes et le recyclage des nutriments. Ainsi, la mobilisation de la connaissance empirique des pisciculteurs, des données de la littérature et de la connaissance des niches trophiques des espèces de poisson rend la sélection des espèces d'une polyculture plus robuste.

VI.2.3.2. Composition des diètes

La matrice des diètes des consommateurs, qui caractérise les relations trophiques entre les groupes trophiques dans le milieu, est nécessaire pour qu'EwE/*Rpath*/*enaR* puissent calculer les indicateurs écologiques et estimer les quantités de biomasse transférées entre ces groupes. Toutefois, dans le cadre logique, elle a été définie *a priori* à partir de données de la

littérature, ce qui ne reflète pas toujours la réalité et pourrait biaiser la sélection de la combinaison des espèces de poisson considérées. Outre la variation temporelle dans la composition de la diète en fonction de la disponibilité des ressources (chapitre IV), elle peut également varier selon la plasticité trophique des espèces de poisson et de ressources endogènes et la méthode utilisée pour la déterminer.

La plasticité trophique des espèces complique l'estimation de la composition *a priori* de leur diète et pourrait biaiser des indicateurs de performance qui en dépendent, notamment l'efficience écotrophique et l'indice de cycle de Finn. Par exemple, bien que la carpe argentée soit connue comme espèce filtreuse, le modèle de mélange des isotopes stables du carbone et de l'azote a prédit que le plancton ne représente que 25% de sa diète (chapitre V). De même, pour le panga sensé consommer uniquement l'aliment exogène (comme dans les monocultures intensives au Vietnam (Tran et al., 2025)), le modèle de mélange a prédit moins que 50 % de sa diète en aliment exogène, même après avoir intégré une partie importante des détritus avec l'aliment en raison de la similarité de sa valeur en isotope stable de l'azote avec celle de l'aliment exogène (chapitre V).

Concernant la méthode utilisée, Nithirojpakdee et al. (2014) ont estimé à 11 % la part des crevettes dans la diète de *Channa gachua* selon l'analyse des contenus stomacaux vs. 38 % selon l'analyse des isotopes stables, puisque la dernière reflète ce que le poisson a réellement assimilé sur le long terme (Fry & Sherr, 1989), tandis que la première montre ce qui a été ingéré récemment et qui reste identifiable au moment de l'échantillonnage. Cet écart peut également résulter de certaines hypothèses propres aux modèles de mélange des isotopes stables, qui déterminent les contributions relatives des différentes ressources endogènes et exogènes, notamment le facteur d'enrichissement trophique, qui discrimine les signatures isotopiques entre ressources potentielles et consommateurs ; le temps de renouvellement isotopique (c.à.d., la durée à laquelle les signatures isotopiques des ressources endogènes et exogènes s'intègrent dans les tissus) ; et la nécessité de disposer des ressources endogènes et exogènes bien caractérisées, correctement échantillonnées et représentées (Parnell et al., 2013; Phillips et al., 2014). Des biais dans le modèle de mélange des isotopes stables ou une de ces hypothèses peut conduire à une sur- ou sous-estimation de certaines ressources endogènes et exogènes dans les diètes des différentes espèces.

D'autres approches peuvent être utilisées pour estimer la diète des poissons, comme l'analyse des acides gras. Nahon et al. (2024) l'ont appliqué en utilisant les acides gras comme biomarqueurs trophiques afin de déterminer la diète de la carpe commune, du gardon et de la perche (*Perca fluviatilis*). Cette approche repose sur le principe que certains acides gras sont caractéristiques de certaines ressources endogènes et exogènes et sont incorporés dans les

tissus des consommateurs sans modification majeure (Dalsgaard et al., 2003). Les résultats obtenus par Nahon et al. (2024) ont convergé avec ceux des analyses des isotopes stables, confirmant que ces deux approches fournissent des estimations cohérentes des contributions relatives des ressources endogènes et exogènes de ces poissons.

L'utilisation conjointe de l'analyse des contenus stomacaux et de l'analyse des isotopes stables peut constituer une approche complémentaire et robuste pour étudier les diètes des poissons. En effet, l'analyse stomacale, bien qu'efficace pour identifier les proies visibles et de grande taille, limite l'observation des ressources endogènes petits, mous ou rapidement digérés. Pour pallier cette limitation, l'ADN environnemental peut être mesuré, car il détecte une gamme de ressources endogènes beaucoup plus large (Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019). Combinée à l'analyse des isotopes stables, cette approche fournit une vision plus complète et intégrée des ressources consommées et assimilées par les poissons à court et à long terme

Les diètes des poissons, peu documentées dans les contextes de production piscicole, sont pourtant essentielles, car elles reflètent les relations trophiques entre les espèces dans un réseau trophique et constituent la base de données essentielle pour les modèles de relations trophiques. Il est donc nécessaire de réaliser davantage de recherches pour obtenir les diètes à différents moments, afin de prendre en compte la variation temporelle, et d'améliorer la conception des systèmes de polyculture.

VI.2.3.3. Paramètres de productivité dans l'étang

Pour concevoir la combinaison des espèces de poisson la plus performante dans une polyculture, il est nécessaire de définir les paramètres de productivité de chaque groupe trophique (poissons, ressources endogènes et exogènes) présents dans l'étang. Pour les poissons, ces paramètres incluent notamment la durée de l'élevage, la biomasse totale d'empoisonnement, le poids individuel initial, le taux de croissance et le taux de mortalité, qui sont utilisés pour simuler la biomasse finale des poissons. La consommation totale de ressources endogènes et exogènes fait également partie de ces paramètres. Comme les poissons sont sélectionnés en fonction de leurs rôles fonctionnels, il est important d'attribuer une valeur précise de ces paramètres à chaque espèce, mais certains sont difficiles à estimer *a priori*, comme les taux de mortalité élevés et inattendus de panga et clarias observés lors de l'étude au Vietnam (chapitre V).

Pour les ressources endogènes, leurs biomasses, productions, et consommations en ressources doivent être renseignées dans le modèle. Comme dans d'autres études (Aubin et al., 2021; Xu et al., 2011b), certaines ressources ont été regroupées en grands groupes

trophiques dans cette thèse afin de simplifier l'analyse, tels que les macroinvertébrés benthiques, le zooplancton, les macrophytes, le phytoplancton et les détritus. Cependant, puisque chaque groupe comprend des espèces aux rôles fonctionnels et performances différentes, une division plus fine permettrait de mieux comprendre les flux trophiques dans le système. Néanmoins, le regroupement en grands groupes trophiques reste généralement suffisant pour représenter les relations avec les poissons et facilite également la comparaison des systèmes ayant les mêmes groupes. Par exemple, les ressources endogènes des 8 étangs de polyculture en France étudiés dans cette thèse ont été regroupés dans des groupes trophiques similaires à celles dans l'étude d'Aubin et al. (2021), qui ont aussi analysé la polyculture en France. D'autres études ont divisé les ressources endogènes en différentes groupes trophiques (Tableau VI.2), par exemple selon leur taille ou leur position dans l'eau.

Tableau VI.2. Exemples de subdivisions possibles des groupes trophiques des ressources endogènes

Groupe trophique	Subdivisions
Macroinvertébrés benthiques	• 5 groupes selon la diète (Nithirojpakdee et al., 2014) : – filtreurs : consomment les particules organiques fines en suspension dans l'eau ; – ramasseurs : se nourrissent des particules fines déposées au fond ; – brouteurs : consommateurs du périphyton, des algues et des micro-organismes fixés sur les surfaces ; – prédateurs : capturent d'autres invertébrés aquatiques ; – déchiqueteurs : fragmentent les débris végétaux grossiers • 2 groupes selon la taille (Feng et al., 2017; Zhang et al., 2024) : – macro-benthos (> 500 µm) ou micro-benthos (< 500 µm) • Uniquement certains taxons jugés importants (Zhou et al., 2015) : – Gastropoda ou Chironomidae
Zooplancton	• 2 groupes selon la taille (Dong et al., 2022b; Feng et al., 2017; Zhang et al., 2024) : – macrozooplancton (> 150 µm) ou microzooplancton (< 150 µm) • 2 groupes selon la diète (Xu et al., 2011b) : – herbivore ou carnivore • 3 groupes selon le grand taxon (Zhou et al., 2015) : – copépodes, cladocères ou rotifères
Macrophytes	• 2 groupes selon la voie métabolique de photosynthèse (Wang et al., 2025) : – C3 ou C4 • 2 groupes selon la localisation dans l'eau (Yang et al., 2024) : – espèces à feuilles flottantes ou espèces submergées
Phytoplancton	• 3 groupes selon la taille (Dong et al., 2022b; Feng et al., 2017; Zhang et al., 2024) : – picophytoplancton (< 10 µm), nanophytoplancton (10–38 µm) ou microphytoplancton (> 38 µm)

Détritus	• 2 groupes selon la localisation dans l'étang (Dong et al., 2022a; Feng et al., 2017) : – dans la colonne d'eau ou dans les sédiments

Les paramètres de performance, en particulier la biomasse et la production des ressources endogènes, varient considérablement d'un étang à l'autre, mais obtenir des données de production précises pour chaque étang peut s'avérer complexe. Une alternative serait d'élaborer une typologie des étangs en fonction du niveau de production (élevée, moyenne ou faible) de leurs ressources endogènes, qui orienterait mieux la conception des combinaisons d'espèces de poisson les plus adaptées à chaque type d'étang. Toutefois, cela nécessite de collecter davantage de données sur la production des ressources endogènes dans plusieurs catégories d'étangs.

VI.2.3.4. Limites de la démarche de la modélisation trophique pour la conception de polycultures

Cette thèse a mobilisé une approche plus intégrative que l'analyse des contenus stomacaux : l'analyse des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$), qui ont été utilisées par la suite dans un modèle de mélange pour déterminer la composition des diètes. Cependant, ce modèle de mélange des isotopes stables ne prend pas en compte le cannibalisme, qui peut survenir chez les poissons carnivores (Kozłowski & Piotrowska, 2022) ainsi que chez certains groupes de ressources endogènes, comme les macroinvertébrés benthiques et le zooplancton, chacun qui a été considéré comme un seul groupe dans cette thèse. Pour capter le cannibalisme chez certaines espèces de poisson, nous avons séparé les juvéniles et les adultes (chapitre II), et il serait intéressant de subdiviser les groupes de ressources endogènes selon leurs diètes (Tableau VI.2) et de considérer cette subdivision dans l'analyse des isotopes stables.

La consommation totale de ressources endogènes et exogènes est un paramètre clé de performance en aquaculture. Dans cette thèse, elle a été estimée à partir d'équations empiriques de Palomares & Pauly (1989) pour les poissons et en supposant une ratio production:consommation de 0,3 (Aubin et al., 2021) pour les ressources endogènes. La fraction de nourriture non assimilée a été fixée à 0,2 pour les poissons et à 0,4 pour les autres groupes trophiques (Aubin et al., 2021). Cependant, cette approche simplifiée nécessite des méthodes plus adaptées ainsi que des recherches approfondies, car la consommation dépend de nombreux facteurs, notamment les caractéristiques individuelles (métabolisme, préférences alimentaires, stade de développement), les caractéristiques des ressources endogènes et exogènes (type, composition, taille, appétence), et les facteurs environnementaux (température, concentration en oxygène dissous) (Assan et al., 2021; Lazzaro, 1987; Pratiwy et al., 2023). Disposer d'une méthode plus précise pour calculer la

consommation et la fraction non assimilée permettrait d'améliorer la compréhension des flux trophiques et d'optimiser la conception des combinaisons d'espèces.

Similairement, la production des ressources endogènes a été calculée avec des équations empiriques, par exemple pour les macroinvertébrés benthiques (Morin & Dumont, 1994), le zooplancton (Zhou et al., 2010) et le phytoplancton (Ryther & Yentsch, 1957). Ces équations génériques pourraient introduire ainsi des biais dans les calculs qui en dépendent. Pour les macroinvertébrés benthiques et le zooplancton, les équations nécessitent des données de température moyenne, mais la température maximale du milieu dans lequel les espèces utilisées pour établir ces équations ont été prélevées était de 25°C pour les macroinvertébrés benthiques (Morin & Dumont, 1994) et pour le zooplancton (Zhou et al., 2010). Cela pourrait limiter leur applicabilité dans le milieu tropical, où les températures peuvent être plus élevées, comme observé dans la polyculture de panga au Vietnam (température moyenne de 28°C). Des recherches pour estimer la production des macroinvertébrés benthiques et du zooplancton à partir de l'observation sur terrain ont été nécessaires. Pour le phytoplancton, l'équation de Ryther & Yentsch (1957) nécessite des données de rayonnement photosynthétiquement actif, lesquelles, dans cette thèse, ont été obtenues à partir de stations météorologiques à une résolution spatiale de 8 km². A une telle résolution, ces données ne reflètent pas nécessairement les conditions réelles des étangs étudiés, ce qui souligne la nécessité de mesures à une échelle plus locale pour obtenir des estimations plus précises des données de rayonnement photosynthétiquement actif et, par conséquent, de la production de phytoplancton.

Les groupes trophiques considérés dans la conception de la polyculture dans cette thèse n'incluaient pas les bactéries, bien qu'elles jouent un rôle essentiel dans la décomposition de la matière organique et sa transformation en nutriments disponibles pour les producteurs primaires (Dai et al., 2021; Moriarty, 1997). L'intégration de ce groupe permettrait donc d'affiner la représentation du réseau trophique et de mieux comprendre les flux trophiques. D'ailleurs, plusieurs études ont inclus un groupe bactérien dans leurs analyses, soulignant son importance dans le fonctionnement du système étudié (Dong et al., 2021a; Feng et al., 2017; Xiao et al., 2024).

Aussi, des espèces introduites involontairement peuvent pénétrer dans l'étang et entrer en compétition alimentaire avec les espèces élevées, qui peut biaiser le modèle de conception *a priori* des combinaisons d'espèces de poisson en créant un écart entre les résultats attendus et ceux de l'expérimentation. Ceci a été constaté dans la polyculture de panga, dans laquelle l'utilisation de l'eau du Mékong a introduit jusqu'à 19 % de poissons introduits involontairement de la biomasse finale (chapitre V). De même, certaines espèces introduites involontairement

(par ex., la carpe commune, la tanche, le carassin, la perche soleil (*Lepomis gibbosus*)) ont été retrouvées dans les 8 étangs de polyculture en France, soit provenant de connexion avec les sources d'eau, soit non totalement collectées des cycles de production antérieurs. Ce phénomène semble augmenter avec la surface des étangs. La gestion dans le modèle de ces espèces introduites involontairement pourrait ainsi améliorer la précision de ses prédictions et renforcer leur fiabilité lors de leur validation.

VI.2.4. Les caractéristiques des polycultures performantes

L'analyse des 8 étangs de polyculture en France (chapitre II) et des polycultures de panga au Vietnam (chapitre V) de cette étude, a montré que la complémentarité trophique apparaît comme un critère essentiel pour obtenir un niveau élevé de rendement, de valorisation des ressources endogènes et exogènes et de recyclage. Cette complémentarité est dépendante notamment de la présence d'espèces capables d'occuper des niches trophiques vacantes, ainsi que du nombre d'espèces et de classes de taille, ce qui permet d'augmenter la valorisation des ressources exogènes et endogènes disponibles. Par exemple, la carpe herbivore et la carpe argentée ont un rôle important en polyculture car elles consomment les producteurs primaires, qui sont souvent sous-exploités dans les étangs. De plus, elles semblent présenter peu de recouvrement trophique avec les espèces de poisson communément utilisées en polyculture (par ex., la carpe argentée dans le chapitre V), ce qui contribue à augmenter le rendement en poissons. Leur consommation recycle des nutriments aussi, puisque leurs rejets métaboliques stimulent la production primaire (Kumar et al., 2005b).

La complémentarité se traduit aussi par la présence d'espèces qui limitent la concurrence alimentaire, comme les espèces carnivores, qui peuvent réduire l'invasion d'espèces indésirables ou contribuer à homogénéiser la taille des poissons cibles en consommant les individus faibles ou malformés (Aubin et al., 2021; Ibrahim & Naggar, 2010; Mandal et al., 2014). Toutefois, l'abondance des espèces carnivores doit être gérée pour éviter la sur-exploitation des proies. Plus la polyculture intègre des espèces aux régimes alimentaires variés, meilleure est la valorisation des ressources (chapitre II). De plus, le régime alimentaire des espèces peut évoluer selon les stades de développement. Par exemple, le gardon présente une tendance omnivore au stade juvénile, puis devient davantage herbivore au stade adulte (Szczepkowski & Szczepkowska, 2006). La taille des proies consommées varie également en fonction de la taille des prédateurs (Akter et al., 2024). Ainsi, la combinaison de plusieurs espèces de poisson et de différentes classes de taille peut augmenter la consommation des ressources endogènes et exogènes et ainsi la productivité.

VI.2.5. La modélisation des relations trophiques comme un outil de compréhension et de décision

Jusqu'à présent, Ecopath a été utilisé principalement pour analyser les flux trophiques d'un système, en quantifiant les transferts de biomasse entre groupes trophiques (Xiao et al., 2024), ou pour définir la capacité d'accueil d'une espèce (Dong et al., 2021b). Cette thèse a utilisé Ecopath différemment : pour déterminer une combinaison d'espèces de poisson *a priori*. Pour évaluer la capacité d'Ecopath à faire cela en fonction des objectifs prédéfinis, nous comparons les résultats attendus aux résultats observés, en deux étapes :

i. Comparer la matrice des diètes construite *a priori* et celle obtenue à l'issue de l'expérience ;
ii. Confronter les indicateurs de performance prédits par Ecopath à partir des données observées à celles attendues lors de la conception d'une polyculture, sur la base des données de la littérature.

VI.2.5.1. Variation de la matrice de diète construite *a priori* et *a posteriori*

La matrice des diètes dans Ecopath décrit les relations trophiques entre les groupes trophiques. Toute variation dans la composition de cette matrice est donc susceptible d'influencer les prédictions. Dans cette thèse, nous avons élaboré la matrice des diètes *a priori* des groupes trophiques en ajustant les données de la littérature afin d'équilibrer Ecopath pour les flux des 8 étangs de polyculture en France, ainsi que pour la conception de la polyculture de panga. Pour renforcer la robustesse des données, le modèle de mélange des isotopes stables a permis de construire des matrices de diète a *posteriori* plus intégratives pour des espèces en milieu tempéré ainsi qu'en milieu tropical.

VI.2.5.1.1. La polyculture en milieu tempéré (France)

La composition de la diète *a posteriori* de la carpe commune, de la tanche et du gardon a été évaluée à l'aide des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) en juillet et en octobre dans 6 étangs soumis à deux traitements (avec ou sans séparation des étangs par un filet) (Figure VI.3). Pour cette analyse, le minimum, la moyenne et le maximum du pourcentage de chaque ressource endogène estimée avec les isotopes stables ont été calculés pour chaque espèce entre les deux échantillons et les deux traitements, ainsi que les pourcentages utilisés dans la matrice des diètes *a priori* d'Ecopath pour ces espèces quand elles étaient présentes parmi les 8 étangs de polyculture en France (chapitre II) (en attribuant la diète des "poissons blancs" ("white fish") (c.à.d., gardon plus rotengle) au gardon. Seules les ressources endogènes communes aux deux approches ont été comparées : les macroinvertébrés benthiques, le zooplancton, les macrophytes, le phytoplancton, les alevins et les détritus.

Pour ces 4 espèces de poisson, les moyennes des pourcentages des ressources endogènes ont varié, surtout celles d'alevins consommés par le sandre, avec une différence de 36 points (64 % selon la diète *a posteriori* du modèle de mélange des isotopes stables vs. 28 % selon la diète *a priori* d'Ecopath) et celles des macrophytes consommées par le gardon, avec une différence de 22 points (33 % selon le modèle de mélange des isotopes stables vs. 11 % selon la diète *a priori* d'Ecopath). Le pourcentage plus élevé d'alevins dans la diète du sandre estimée avec le modèle de mélange des isotopes stables concorde avec son caractère carnivore et s'explique également par la présence d'espèces ayant produit des alevins dans ces étangs (Ibrahim & Naggar, 2010; Mandal et al., 2014), notamment le gardon et la tanche (Aubin et al., 2021). De même, le pourcentage plus élevé de macrophytes estimé dans la diète du gardon par le modèle de mélange des isotopes stables correspond à sa tendance à l'herbivorie au stade adulte (Szczepkowski & Szczepkowska, 2006).

Les pourcentages minimaux et maximaux des ressources endogènes ont varié beaucoup entre la diète *a posteriori* du modèle de mélange des isotopes stables et celle *a priori* d'Ecopath. Cependant, pour la majorité des ressources endogènes, la moyenne des pourcentages selon la diète *a posteriori* du modèle de mélange des isotopes stables s'est située entre le minimum et le maximum des pourcentages utilisés dans l'*a priori* d'Ecopath. L'écart entre le minimum et le maximum des pourcentages utilisés dans l'*a priori* d'Ecopath peut s'expliquer par les différences entre les étangs situés sur des sites distincts et par la combinaison des espèces pour lesquelles ces données ont été collectées. En revanche, le modèle de mélange des isotopes stables a été appliqué aux étangs sur le même site expérimental. Cela implique que les données de diète utilisées pour concevoir une polyculture doivent prendre en compte à la fois les caractéristiques spécifiques du site et la combinaison d'espèces similaires.

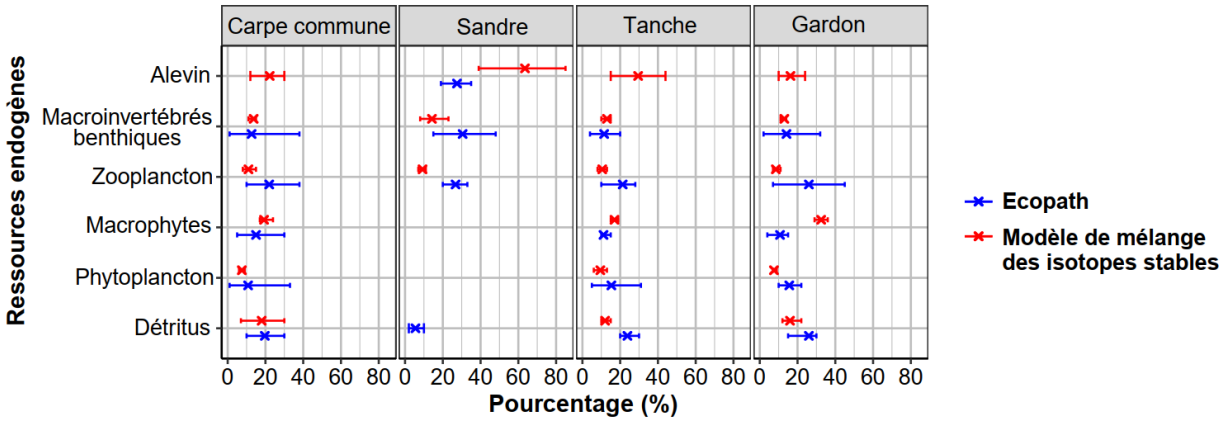


Figure VI.3. Composition de la diète des poissons (pourcentages minimales, moyennes et maximales) *a priori* utilisée pour le modèle Ecopath pour 8 étangs de polyculture (chapitre II) et *a posteriori* prédits par le modèle de mélange des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) lors de l'expérience du chapitre IV.

VI.2.5.1.2. La polyculture en milieu tropical (Vietnam)

Après, nous avons comparé la matrice des diètes construite *a priori* à partir des données de la littérature et des connaissances mobilisées pour la conception de la polyculture à celle estimée *a posteriori* par le modèle de mélange des isotopes du carbone et de l'azote (Figure VI.4). Les deux matrices des diètes ont différé pour toutes les espèces étudiées, notamment le pourcentage de l'aliment exogène dans la diète des poissons.

Ces différences pourraient s'expliquer par la plasticité trophique des espèces. Par exemple, pour le panga, l'aliment représentait 95 % dans la diète *a priori*, mais seulement 38 % dans la diète *a posteriori*. En milieu semi-intensif, les poissons valorisent en effet une large gamme des ressources endogènes (Medo et al., 2024), comme par exemple le périphyton, qui a constitué 28 % de la diète de panga *a posteriori*. Azim et al. (2003) ont observé que le périphyton contenait jusqu'à 17 % de protéines sur matière sèche, probablement en raison de l'incorporation de petits invertébrés (Mieczan et al., 2018). Cela aurait pu amener le panga à exploiter davantage des ressources endogènes, en raison de leur appétence, afin de satisfaire ses besoins en protéines.

Une préférence pour certaines ressources endogènes pourrait également expliquer ces écarts. Pour la carpe commune, l'aliment exogène représentait 40 % dans sa diète *a priori* vs. plus de 67 % dans sa diète *a posteriori*. Pour le clarias, qui avait été introduit pour valoriser les macroinvertébrés (45 % dans sa diète *a priori,* vs. 0 % d'aliment exogène), le modèle de mélange *a posteriori* a prédit seulement 8 % de macroinvertébrés benthiques mais 48 % d'aliment exogène. Enfin, pour la carpe argentée (planctonivore) (Xia et al., 2013), la diète *a priori* contenait 20 % de zooplancton et 60 % de phytoplancton, alors que le modèle de mélange *a posteriori* n'a prédit que 10 % et 15 %, respectivement, tout en prédisant un pourcentage plus élevé de l'aliment exogène (34 %). En outre, pour les autres groupes tels que les macroinvertébrés benthiques et le zooplancton, le modèle de mélange des isotopes stables n'a pas pu capter le cannibalisme *a posteriori* en raison de ses limites méthodologiques (estimation basée sur le facteur d'enrichissement trophique), alors que la matrice *a priori* d'Ecopath a bien considéré le cannibalisme chez les macroinvertébrés benthiques et le zooplancton.

Ces différences entre la diète *a priori* et *a posteriori* soulignent la nécessité de recherches complémentaires sur le comportement alimentaire des poissons en polyculture, en particulier sur leur plasticité et leurs préférences en fonction de la disponibilité des ressources endogènes et exogènes. Par ailleurs, puisque les ressources endogènes ont été regroupées en grandes

catégories, il serait pertinent d'examiner si certaines espèces au sein de ces groupes sont privilégiées afin d'affiner la matrice de diète utilisée.

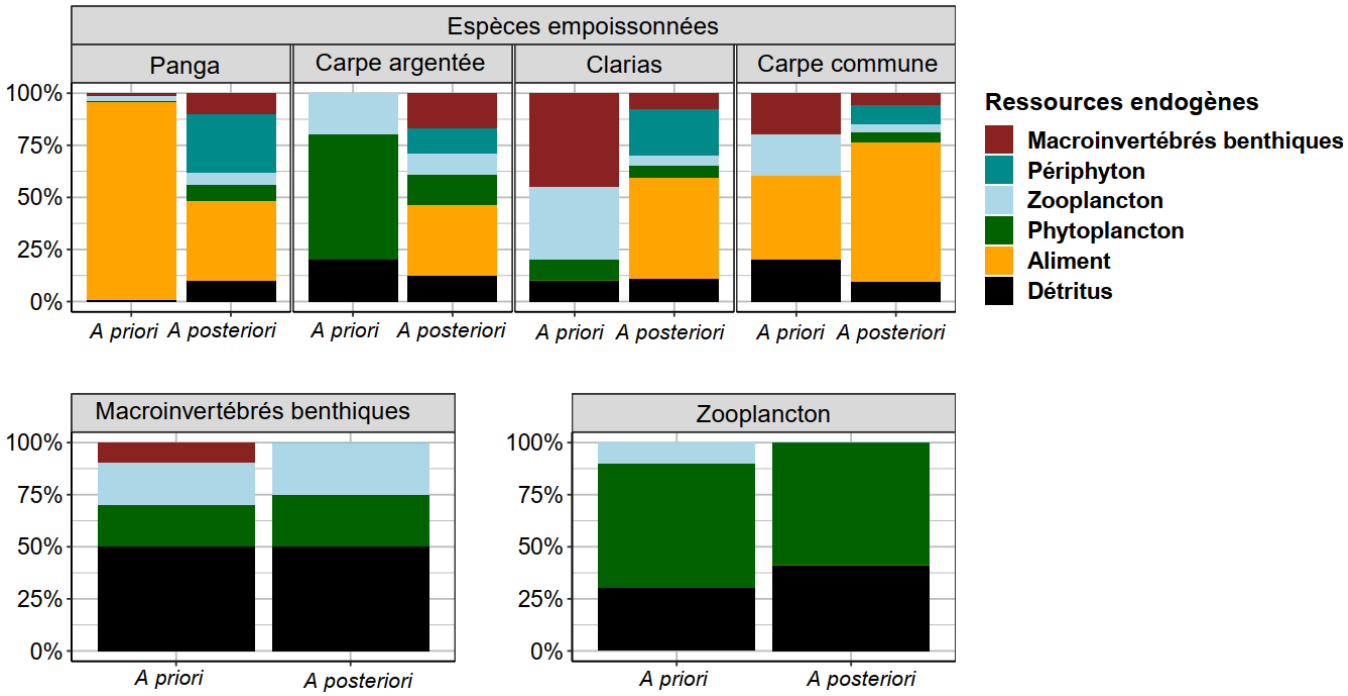


Figure VI.4. Composition de la diète des espèces utilisées pour concevoir la polyculture (*a priori*) et estimée par le modèle de mélange des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) *(a posteriori*)

VI.2.5.2. Comparaison des indicateurs de performance des polycultures prédits et observés

Nous avons comparé les indicateurs de performance (le rendement, la rentabilité, les efficiciences écotrophiques des ressources endogènes et exogènes, et l'indice de cycle de Finn) attendues lors de la conception de polyculture de panga (*a priori*) à ceux observées pour l'expérience (*a posteriori*), en calculant la différence relative des valeurs *a posteriori* par rapport à celles *a priori*, à partir des moyennes de chaque indicateur pour les quatre étangs de polyculture de panga. Les indicateurs ont varié beaucoup, en particulier le rendement et la rentabilité (Tableau VI.3), probablement à cause de la différence entre les données de performances zootechniques *a priori* et *a posteriori*. En effet, comme mentionné, le panga et le clarias ont eu un taux de mortalité élevé pendant l'expérience (43 % et 70 %, respectivement), qui avait une durée d'élevage plus courte que prévu lors de la conception (70 et 84 jours, respectivement). L'analyse de sensibilité a mis en évidence la nécessité de disposer de données robustes pour ces deux paramètres (Figure III.4). Les mortalités se sont produites principalement au cours des deux premières semaines de l'expérimentation. Une acclimatation préalable des alevins (Reid et al., 2022), un contrôle plus précis des conditions

de transport, ainsi qu'une quarantaine et le remplacement des individus morts, auraient dû être effectués afin de limiter ces pertes. Pour la carpe commune et la carpe argentée, qui ont eu des taux de mortalité faibles, la différence relative du rendement a été inférieure à 42 % en moyenne.

Les différences relatives entre les efficiences écotrophiques des ressources endogènes ont été particulièrement grandes pour les détritus et le phytoplancton (-67 % et -75 % respectivement), alors qu'elles ont été faibles pour les macroinvertébrés benthiques, le zooplancton et l'aliment (< -21 %). Cette différence pourrait s'expliquer par la faible biomasse *a posteriori* de leurs consommateurs : les macroinvertébrés benthiques (0,80–2,33 $g \cdot m^{-2}$ *a posteriori* vs. 5,76 $g \cdot m^{-2}$ *a priori*) et le zooplancton (0,31–1,17 $g \cdot m^{-2}$ *a posteriori* vs. 11,04 $g \cdot m^{-2}$ *a priori*). Par ailleurs, la matrice des diètes pourrait également expliquer ces écarts ; par exemple, le pourcentage de phytoplancton *a posteriori* dans la diète de la carpe argentée a été plus faible (15 %) que celui *a priori* (60 %) (Figure VI.4). Ces raisons pourraient expliquer aussi la forte différence relative dans l'indice de cycle de Finn. Avec une biomasse réduite des consommateurs du phytoplancton et des détritus, les détritus s'accumulaient, ce qui a diminué le recyclage et augmenté l'indice de cycle de Finn.

Les différences relatives ont pu être attribuables aussi à la faible robustesse des données utilisées pour concevoir la polyculture de panga, certaines d'entre elles étant difficiles à estimer, notamment le taux de mortalité et la matrice de diète. Cependant, pour les espèces avec des données plus robustes, telles que la carpe commune et la carpe argentée, la différence relative du rendement a été faible. *Rpath*/*enaR* permet ainsi non seulement de comprendre les flux trophiques, mais offre également des indications pour concevoir des combinaisons d'espèces, même si les données des performances zootechniques des espèces de poisson sélectionnées, de la production des ressources endogènes et de la diète plus robustes restent nécessaires. Ils présentent également l'avantage de pouvoir simuler automatiquement un nombre élevé de scénarios de combinaison d'espèces, contrairement au modèle Ecopath classique en utilisant EwE.

Compte tenu des variations des paramètres de productivité observées dans les étangs, des aléas climatiques et des écarts systématiques relevés entre les réplicats, malgré le soin apporté aux empoissonnements et au contrôle de l'alimentation exogène, il semble illusoire de vouloir valider sur le terrain, par des expérimentations, les polycultures issues de la modélisation. Ces incertitudes font partie intégrante des essais réalisés en conditions d'étang. Néanmoins, une meilleure caractérisation des conditions de fonctionnement des étangs, ainsi qu'un affinage des matrices de diète, devraient permettre de renforcer la robustesse et la

fiabilité des résultats issus des modèles. L'expérience menée au Vietnam a d'ailleurs montré, à travers le faible recouvrement trophique entre espèces et l'amélioration de la productivité par rapport à la monoculture, que les associations d'espèces proposées ont une réelle pertinence et ouvrent des perspectives prometteuses pour le développement de polycultures présentant de meilleures performances.

Tableau VI.3. Indicateurs de performance attendus par le modèle *Rpath/enaR* lors de la conception de la polyculture de panga (*a priori*) et observés après l'expérimentation (*a posteriori*), avec la différence relative *a posteriori* par rapport à *a priori*

Indicateur de performance	Espèce/Groupe trophique	*A priori*	*A posteriori*	Différence relative (%)
Rendement net (kg ha^{-1})	Panga	3671	463 ± 41	-87 ± 1
	Carpe commune	196	213 ± 20	9 ± 10
	Carpe argentée	149	212 ± 86	42 ± 58
	Clarias	430	-18 ± 29	-104 ± 7[a]
	Total	4446	869 ± 126	-80 ± 3
Rentabilité (USD ha^{-1})	Total	4040	625 ± 164	-85 ± 4
Efficience écotrophique	Macroinvertébrés benthiques	0,48	0,58 ± 0,31	20 ± 65
	Zooplancton	0,66	0,68 ± 0,24	4 ± 37
	Phytoplancton	0,56	0,14 ± 0,10	-75 ± 18
	Aliment	1,10	0,87 ± 0,04	-21 ± 3
	Détritus	0,36	0,12 ± 0,08	-67 ± 21
Indice de cycle de Finn (%)	Total	15,05	5,32 ± 3,75	-65 ± 25

[a] un pourcentage négatif de plus de 100 % indique un rendement net positif qui est devenu négatif

Chapitre VII. Conclusion et perspectives

VII.1. Conclusion générale

La productivité de polyculture extensive et semi-intensive dépend des relations trophiques et de la dynamique des ressources endogènes de l'étang. Pour l'améliorer, il est essentiel de comprendre les relations trophiques entre les espèces de poisson et de maîtriser la biomasse ainsi que la production des différentes composantes de l'écosystème. Dans les systèmes de polyculture traditionnels, le choix des espèces et leurs proportions a été établi de manière empirique au fil du temps, grâce à l'observation des performances et à des ajustements progressifs basés sur les rendements obtenus. L'objectif principal de cette thèse était de développer une méthode pour concevoir une polyculture de poissons augmentant à la fois le rendement en poissons et le recyclage des nutriments en utilisant la modélisation des relations trophiques. Les travaux menés au cours de cette thèse ont ainsi cherché à développer un cadre logique combinant plusieurs approches de la modélisation des relations trophiques : l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote pour déterminer la matrice des diètes de chaque groupe trophique, composante de l'écosystème, l'utilisation d'Ecopath pour analyser la structure du réseau trophique, ainsi que des approches expérimentales sur le terrain.

L'évaluation des performances de polycultures pratiquées en France, dans les régions de la Dombes et de la Lorraine, à l'aide du modèle des relations trophique, Ecopath, a mis en évidence certaines combinaisons, qui présentent des performances élevées. Ces combinaisons, incluant notamment la carpe herbivore, la carpe commune et des poissons carnivores, ont présenté une meilleure efficience écotrophique et un recyclage plus important. L'analyse a également mis en avant le nombre d'espèces et de classes de taille, ainsi que le choix des espèces, comme des paramètres qui modulent la productivité piscicole et le recyclage en couvrant différentes niches trophiques, permettant une meilleure valorisation des ressources endogènes et exogènes.

Un cadre logique a été développé pour concevoir des combinaisons de poissons performantes à l'aide de la modélisation des relations trophiques. Ce cadre logique a permis de simuler différentes combinaisons d'espèces, de définir leurs proportions optimales et d'évaluer leurs performances selon plusieurs indicateurs : rendement piscicole, rentabilité économique, efficience écotrophique des ressources endogènes et exogènes, ainsi que le recyclage. L'application de ce cadre au cas de la polyculture du panga au Vietnam a démontré son potentiel pour identifier des combinaisons d'espèces (carpe commune, clarias et carpe argentée) et définir leurs proportions optimales. Testées expérimentalement, ces combinaisons d'espèces avec le panga ont présenté de meilleures performances par rapport à la monoculture de panga : un rendement supérieur, une meilleure rentabilité économique et

une efficience ecotrohique de l'aliment exogène. En revanche, la monoculture s'est révélée plus performante que la polyculture pour le recyclage, en raison probablement de différences dans la production des ressources endogènes, plus élevées en monoculture, notamment les macroinvertébrés benthiques majoritairement détritivores, moins consommés par les poissons dans la monoculture. Cependant, l'expérience a rencontré certaines limites, telles qu'une mortalité élevée et une croissance plus faible du panga et du clarias par rapport aux valeurs attendues. Néanmoins, ces résultats démontrent la pertinence du cadre logique comme outil d'aide à la décision pour la conception de systèmes de polyculture performants. De par ce cadre logique, cette thèse a introduit pour la première fois l'utilisation conjointe des modèles *Rpath et enaR* pour l'aquaculture en étang, ouvrant la voie à une automatisation et à une généralisation de la modélisation des relations trophiques. Elle a également mis en évidence l'intérêt de coupler ces outils à l'analyse isotopique afin de renforcer la robustesse des estimations de diète et des flux trophiques, bien que des améliorations restent nécessaires pour élucider les différences observées entre Ecopath with Ecosim et *Rpath/enaR*.

Ce cadre logique a mobilisé plusieurs jeux de données *a priori* portant sur les performances de croissance des poissons et sur la production des ressources endogènes. La pertinence des combinaisons des espèces de poisson conçues à l'aide de la modélisation des relations trophiques dépend de la robustesse des données utilisées ainsi que de la prise en compte des spécificités propres à chaque étang. La comparaison entre la matrice des diètes construite *a priori*, basée sur la littérature et les hypothèses du modèle Ecopath, et celle obtenue *a posteriori* à partir des analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote, ainsi que la confrontation des indicateurs de performance prédits par la modélisation des relations trophiques avec ceux observés expérimentalement, mettent en évidence certains écarts. Ces résultats soulignent les limites de la validation des combinaisons d'espèces de poisson par la comparaison entre les indicateurs de performance prédits *a priori* et les résultats expérimentaux observés en étang, où les aléas climatiques, la variabilité de productivité et les différences entre réplicats induisent une forte incertitude.

VII.2. Perspectives

Certaines limites méthodologiques ont été constatées au cours de cette thèse, mais les analyses de la polyculture à l'aide de la modélisation des relations trophiques ont permis de mettre en évidence des combinaisons d'espèces potentiellement intéressantes. Plusieurs perspectives scientifiques ou appliquées pourraient être envisagées pour poursuivre ces travaux de thèse. Nous proposons deux champs de réflexion : (1) l'amélioration de la méthodologie de modélisation des relations trophiques et du cadre logique et (2) l'amélioration de la gestion de la polyculture en étang.

VII.2.1. Améliorer la modélisation des relations trophiques et le cadre logique

Compte tenu des divergences observées entre les résultats obtenus avec Ecopath with Ecosim et *Rpath/enaR*, il serait pertinent d'améliorer le codage afin d'identifier les sources d'erreurs et de renforcer la fiabilité du modèle *Rpath/enaR*.

L'approche actuelle de calcul de la consommation repose principalement sur des équations empiriques et sur des ratios de consommation par la biomasse fixes pour les ressources endogènes (Palomares & Pauly, 1989). Il serait pertinent de développer des recherches visant à améliorer ces estimations, soit par des mesures expérimentales avec les espèces couramment utilisées en polyculture en milieu contrôlé, soit par le développement de méthodes intégrant la dynamique de croissance des espèces et la variation des conditions environnementales. L'analyse des relations trophiques réalisées avec Ecopath représente la moyenne pour une période donnée, c'est-à-dire une photographie à un instant donné des flux trophiques. Dans une perspective future, il serait intéressant d'intégrer un modèle dynamique dans le cadre logique, afin de mieux comprendre les flux et les interactions au sein des réseaux trophiques. Une telle modélisation devrait prendre en compte les dynamiques de la diète, de la biomasse et de la production des ressources endogènes.

Pour la définition de la matrice des diètes, il est recommandé de coupler l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote à d'autres approches complémentaires, afin de limiter les biais liés à l'origine des ressources endogènes ou exogènes considérées dans les modèles de mélange. Il est également nécessaire d'évaluer la dynamique du changement de régime alimentaire à une fréquence régulière, tout en identifiant la biomasse des ressources endogènes. Le couplage de ces deux informations permettrait de mieux comprendre les préférences alimentaires des poissons en fonction de la disponibilité des ressources endogènes. Cette approche devrait être appliquée en priorité aux espèces couramment utilisées en polyculture. Les données obtenues devraient être partagées sur des plateformes ouvertes, comme FishBase (Froese & Pauly, 2025) ou TOFF (Lecocq et al., 2019), afin de faciliter le travail des chercheurs en modélisation des relations trophiques.

Il serait également pertinent d'adapter davantage le modèle Ecopath à la production aquacole, notamment en prenant en compte les flux vers les producteurs primaires, les rejets minéraux dissous par les groupes trophiques des consommateurs, le niveau trophique de l'aliment exogène ainsi que les autres fertilisants et amendements appliqués. La prise en compte des groupes trophiques bactériens apparaît également nécessaire pour prendre en compte la décomposition et la minéralisation des détritus.

Dans le cadre logique proposé, la sélection des espèces a été prioritairement basée sur les objectifs des pisciculteurs. Cette approche pourrait être améliorée en la couplant avec la méthode développée par Lecocq et al. (2024) et Lévy et al. (2025), basée sur la modélisation de la compatibilité et de la complémentarité des espèces. En outre, il serait pertinent d'intégrer dans le cadre logique et de développer des recherches sur les interactions non trophiques liées à la combinaison des espèces ou à la présence d'une espèce particulière (par ex., la carpe, connue pour sa bioturbation) pouvant influencer les performances de production et de recyclage. Par ailleurs, des analyses de la qualité nutritionnelle des poissons, parfois non directement perceptible sur la production, en lien avec le stress engendré par la combinaison des espèces (Amoussou et al., 2022b; Zhang et al., 2023b), seraient également intéressantes à intégrer afin d'assurer la qualité des poissons produits.

Enfin, l'utilisation du cadre logique reste conditionnée à des compétences en programmation R, ce qui limite son accessibilité aux utilisateurs non spécialisés. Pour rendre l'outil plus accessible, il serait souhaitable de développer une interface simplifiée et facile d'utilisation, permettant de saisir les données, de simuler différents scénarios de polyculture, de calculer automatiquement les indicateurs de performance et d'identifier les combinaisons d'espèces les plus performantes afin d'optimiser la conception des polycultures.

VII.2.2. Améliorer la gestion de la polyculture en étang

L'amélioration des connaissances sur les espèces à associer en polyculture est nécessaire. C'est par exemple le cas de la carpe herbivore en Europe. L'analyse des polycultures d'étangs en France a montré une tendance à un rendement élevé en présence de la carpe herbivore, sans effet significatif sur le recyclage des nutriments. Il serait intéressant de réaliser un test en milieu contrôlé comparant des polycultures avec et sans carpe herbivore, associées aux espèces couramment utilisées en étang (sandre, carpe commune, gardon, tanche). Cette expérimentation permettrait de vérifier l'impact de la carpe herbivore sur la valorisation des ressources endogènes, le recyclage des nutriments et la productivité piscicole, en se focalisant particulièrement sur la contribution directe des poissons à la valorisation des ressources.

L'analyse de la polyculture en France et au Vietnam a montré que les ressources endogènes pourraient limiter la productivité piscicole. Manipuler la composition des aliments exogènes pourrait stimuler la production de ressources endogènes. Récemment, cette démarche de formulation alimentaire « Nutritious pond » a été développée pour nourrir directement les poissons tout en stimulant la production primaire, base du réseau trophique (Verdegem et al., 2023). Le principe repose sur l'équilibre entre algues (autotrophes) et bactéries (hétérotrophes), via l'augmentation du rapport carbone:azote (C:N) de l'aliment. Lorsque ce

rapport dépasse 10, les bactéries deviennent prédominantes, absorbant l'azote organique et inorganique, ce qui maintient de faibles concentrations d'ammoniaque et de nitrite dans les étangs (Kabir et al., 2019). Le développement bactérien améliore la décomposition de la matière organique, libérant des nutriments pour le phytoplancton, augmentant ainsi la productivité des étangs et le recyclage des nutriments tout en valorisant les aliments non ingérés. Cette stratégie a montré son efficacité sur la performance du tilapia en monoculture (Kabir et al., 2020). Son application en polyculture serait prometteuse, car elle pourrait augmenter à la fois la productivité des ressources endogènes et l'efficacité du recyclage des nutriments dans l'étang.

Pour assurer un suivi des dynamiques de la biomasse et de la production des ressources endogènes à une fréquence plus élevée, des protocoles pratiques et standardisés doivent être mis en place. Un protocole unique pourrait permettre de comparer les dynamiques entre différents sites. Par ailleurs, ces recherches permettent aussi à caractériser les étangs selon leur performance en production de ressources endogènes. Des métanalyses sont nécessaires à l'image de ce qui existe pour les macrophytes avec l'Indice Biologique Global Normalisé (IBGN) (Archaimbault & Dumont, 2010) pour les macro-invertébrés ou l'Indice Biologique Macrophyte (Boutry et al., 2015). Cependant, ces indices sont fondés sur l'abondance des organismes, et non sur leur biomasse ou leur production. Il est donc indispensable de développer des méthodes standards pour estimer la biomasse. Jusqu'à présent, la production est souvent estimée à partir d'équations empiriques, mais il serait pertinent de concevoir une méthode plus robuste, applicable à divers contextes d'étude en milieu tempéré et en milieu tropical.

Ces avancées permettraient de limiter la nécessité de collecter des données au cas par cas lors de la conception de polycultures et de recommander des combinaisons des espèces de poisson adaptées, en fonction des caractéristiques des ressources endogènes des étangs.

La combinaison des espèces de poisson issue du cadre logique a été testée sur de courtes durées et sur des sites expérimentaux de petites superficies. Il serait intéressant de réaliser ces tests également sur des durées et des surfaces plus proches de celles des étangs des pisciculteurs afin de mieux vérifier la pertinence de l'approche.

Références bibliographiques

Adámek, Z., Maršálek, B., 2013. Bioturbation of sediments by benthic macroinvertebrates and fish and its implication for pond ecosystems: a review. Aquacult. Int. 21, 1-17. https://doi.org/10.1007/s10499-012-9527-3

Adámek, Z., Mrkvová, M., Zukal, J., Roche, K., Mikl, L., Šlapanský, L., Janáč, M., Jurajda, P., 2016. Environmental quality and natural food performance at feeding sites in a carp (*Cyprinus carpio*) pond. Aquacult. Int. 24, 1591-1606. https://doi.org/10.1007/s10499-016-0048-3

AFNOR XP T90-328, 2010. Qualité de l'eau - Échantillonnage des communautés de macrophytes en plans d'eau. IBGN, pp. 31

Afram, F., Agbo, N.W., Adjei-Boateng, D., Egna, H., 2021. Effects of feeding strategies on growth performance and economic returns on the production of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in fertilized ponds. AquaSt. 21, 63-73. http://doi.org/10.4194/2618-6381-v21_2_03

Ahmed, N., Ward, J.D., Saint, C.P., 2014. Can integrated aquaculture-agriculture (IAA) produce "more crop per drop"? Food Security. 6, 767-779. https://doi.org/10.1007/s12571-014-0394-9

Akter, M., Schrama, J.W., Adhikary, U., Alam, M.S., Mamun-Ur-Rashid, M., Verdegem, M., 2024. Effect of pellet-size on fish growth, feeding behaviour and natural food web in pond polyculture. Aquaculture. 593, 741342. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.7413

Alam, M.M., Haque, M.M., Aziz, M.S.B., Mondol, M.M.R., 2019. Development of pangasius–carp polyculture in Bangladesh: Understanding farm characteristics by, and association between, socio-economic and biological variables. Aquaculture. 505, 431-440. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.02.076

Alaş, A., Altındağ, A., Yılmaz, M., Kırpık, M.A., Ak, A., 2010. Feeding habits of tench (*Tinca tinca* L., 1758) in Beyşehir Lake (Turkey). Turkish J. Fish. Aquat. Sci. 10. https://doi.org/10.4194/trjfas.2010.0205

Ali, M., Islam, M., Begum, N., Suravi, I., Mia, M., Kashem, M., 2017. Effect of monoculture and polyculture systems on growth and production of fishes in seasonal waterbodies of Haor villages, Sunamganj district. Journal of Scientific Research. 9, 307-316. http://dx.doi.org/10.3329/jsr.v9i3.31531

Alim, M.A., Wahab, M.A., Milstein, A., 2005. Effects of increasing the stocking density of large carps by 20% on 'cash'carp–small fish polyculture of Bangladesh. Aquacult. Res. 36, 317-325. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2004.01199.x

Allan, J.D., Castillo, M.M., Capps, K.A., 2021. Trophic Relationships. in: Allan, J.D., Castillo, M.M., Capps, K.A. (Eds.), Stream Ecology : Structure and Function of Running Waters. Springer International Publishing, Cham, pp. 247-284. https://doi.org/10.1007/978-3-030-61286-3_9

Altieri, M.A., Nicholls, C.I., Henao, A., Lana, M.A., 2015. Agroecology and the design of climate change-resilient farming systems. Agronomy for sustainable development. 35, 869-890

Altig, R., Whiles, M.R., Taylor, C.L., 2007. What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats. Freshwat. Biol. 52, 386-395. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01694.x

Amoussou, N., Thomas, M., Pasquet, A., Lecocq, T., 2022a. Finding the best match: A ranking procedure of fish species combinations for polyculture development. Life. 12, 1315. https://doi.org/10.3390/life12091315

Amoussou, N., Lecocq, T., Fourrier, C., Nivelle, R., Fleck, C., Fontaine, P., Pasquet, A., Thomas, M., 2022b. A multi-trait evaluation framework to assess the consequences of polyculture in fish production: An application for pikeperch in recirculated aquaculture systems. Aquaculture Reports. 27, 101349. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2022.101349

Amundsen, P.A., Sánchez-Hernández, J., 2019. Feeding studies take guts–critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. J. Fish Biol. 95, 1364-1373. https://doi.org/10.1111/jfb.14151

Anton-Pardo, M., Adámek, Z., 2015. The role of zooplankton as food in carp pond farming: a review. J. Appl. Ichthyol. 31, 7-14. https://doi.org/10.1111/jai.12852

APHA, 2017. Standard methods for the examination of water and wastewater, 23rd ed. American public health association, Washington, DC.

Archaimbault, V., Dumont, B., 2010. L'indice biologique global normalisé (IBGN): principes et évolution dans le cadre de la directive cadre européenne sur l'eau. Sciences Eaux & Territoires, p. 36-p. 39

Arruda, L.F.D., Borghesi, R., Portz, L., Cyrino, J.E.P., Oetterer, M., 2009. Fish silage in black bass (*Micropterus Salmoides*) feed as an alternative to fish meal. Braz. arch. biol. technol. 52, 1261-1266. https://doi.org/10.1590/S1516-89132009000500025

Assan, D., Huang, Y., Mustapha, U.F., Addah, M.N., Li, G., Chen, H., 2021. Fish feed intake, feeding behavior, and the physiological response of Apelin to fasting and refeeding. Front Endocrinol (Lausanne). 12, 798903. https://doi.org/10.3389/fendo.2021.798903

Aubin, J., Robin, J., Wezel, A., Thomas, M., 2017. Agroecological management in fish pond systems. Agroecological practices for sustainable agriculture: principles, applications, and making the transition. World Scientific Publishing, London, 355-394. https://doi.org/10.1142/9781786343062_0012

Aubin, J., Baizeau, V., Jaeger, C., Roucaute, M., Gamito, S., 2021. Modeling trophic webs in freshwater fishpond systems using Ecopath: towards better polyculture management. Aquac. Environ. Interact. 13, 311-322. https://doi.org/10.3354/aei00406

Aubin, J., Callier, M., Rey-Valette, H., Mathé, S., Wilfart, A., Legendre, M., Slembrouck, J., Caruso, D., Chia, E., Masson, G., Blancheton, J.P., Ediwarman, Haryadi, J., Prihadi, T.H., de Matos Casaca, J., Tamassia, S.T.J., Tocqueville, A., Fontaine, P., 2019. Implementing ecological intensification in fish farming: definition and principles from contrasting experiences. Rev. Aquac. 11, 149-167. https://doi.org/10.1111/raq.12231

Avlijaš, S., Ricciardi, A., Mandrak, N.E., 2018. Eurasian tench (*Tinca tinca*): the next Great Lakes invader. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 75, 169-179. https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-017

Azim, M.E., Verdegem, M.C.J., Mantingh, I., Van Dam, A.A., Beveridge, M.C.M., 2003. Ingestion and utilization of periphyton grown on artificial substrates by Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* L. Aquacult. Res. 34, 85-92. https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2003.00802.x

Balik, İ., Çubuk, H., Karaşahin, B., Özkök, R., Uysal, R., Alp, A., 2006. Food and feeding habits of the pikeperch, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), population from Lake Eğirdir (Turkey). Turk. J. Zool. 30, 19-26. https://journals.tubitak.gov.tr/zoology/vol30/iss1/3

Balon, E.K., 1995. Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*: from Roman gourmets to the swimming flowers. Aquaculture. 129, 3-48. https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)00227-F

Barcellos, L.J.G., Quevedo, R.M., Kreutz, L.C., Ritter, F., Pandolfo, A., Hemkemeier, M., Colla, L., Silva, L.B., Koakoski, G., da Rosa, J.G.S., 2012. Comparative analysis of different fish polyculture systems. J. World Aquacult. Soc. 43, 778-789. https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2012.00613.x

Barton, K., 2025. Package 'MuMIn'. Version. 1, 439. https://cran.r-project.org/package=MuMIn

Barton, M.B., Goeke, J.A., Dorn, N.J., Cook, M.I., Newman, S., Trexler, J.C., 2023. Evaluation of the impact of aquatic-animal excretion on nutrient recycling and retention in stormwater treatment wetlands. Ecol. Eng. 197, 107104. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2023.107104

Batzina, A., Drossos, I.-P., Giannoudaki, K., Karakatsouli, N., 2020. Effects of size variability on individual growth and feeding behavior of European seabass. Appl. Anim. Behav. Sci. 225, 104963. https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.12.001

Berg, H., Ekman Söderholm, A., Söderström, A.-S., Tam, N.T., 2017. Recognizing wetland ecosystem services for sustainable rice farming in the Mekong Delta, Vietnam. Sustainability Science. 12, 137-154. https://doi.org/10.1007/s11625-016-0409-x

Billard, R., 1980. La polyculture en étang. INRA, pp. 269-281

Billard, R., Berni, P., 2004. Trends in cyprinid polyculture. Cybium 28, 255–261. https://doi.org/10.26028/cybium/2004-283-008

Bissattini, A.M., Haubrock, P.J., Buono, V., Balzani, P., Borgianni, N., Stellati, L., Inghilesi, A.F., Tancioni, L., Martinoli, M., Tricarico, E., Vignoli, L., 2021. Trophic structure of a pond community dominated by an invasive alien species: Insights from stomach content and stable isotope analyses. Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst. 31, 948-963. https://doi.org/10.1002/aqc.3530

Biswas, G., Kumar, P., Ghoshal, T.K., Das, S., De, D., Bera, A., Anand, P.S., Kailasam, M., 2022. Periphyton: A natural fish food item for replacement of feed at optimized substrate surface area for cost-effective production in brackishwater polyculture. Aquaculture. 561, 738672. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738672

Blanco, S., Romo, S., Villena, M.J., Martínez, S., 2003. Fish communities and food web interactions in some shallow Mediterranean lakes. Hydrobiologia. 506, 473-480. https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008583.05327.da

Borrett, S.R., Lau, M.K., Dray, S., 2014. enaR: an R package for ecosystem network analysis. Methods in Ecology & Evolution. 5. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12282

Bosma, R., Anh, P.T., Potting, J., 2011. Life cycle assessment of intensive striped catfish farming in the Mekong Delta for screening hotspots as input to environmental policy and research agenda. The International Journal of Life Cycle Assessment. 16, 903-915. https://doi.org/10.1007/s11367-011-0324-4

Bosma, R.H., Verdegem, M.C.J., 2011. Sustainable aquaculture in ponds: Principles, practices and limits. Livestock Science. 139, 58-68. https://doi.org/10.1016/j.livsci.2011.03.017

Bostock, J., Lane, A., Hough, C., Yamamoto, K., 2016. An assessment of the economic contribution of EU aquaculture production and the influence of policies for its sustainable development. Aquacult. Int. 24, 699-733. https://doi.org/10.1007/s10499-016-9992-1

Bostock, J., McAndrew, B., Richards, R., Jauncey, K., Telfer, T., Lorenzen, K., Little, D., Ross, L., Handisyde, N., Gatward, I., 2010. Aquaculture: global status and trends. Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci. 365, 2897-2912. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0170

Bousseba, M., Ouahb, S., Ferraj, L., Farid, S., Droussi, M., Hasnaoui, M., 2024. Diet and feeding ecology of the pike perch (*Sander lucioperca*), an invasive fish species: seasonal diet shifts. Environ. Biol. Fishes. 107, 971-982. https://doi.org/10.1007/s10641-024-01599-y

Boutry, S., Bertrin, V., Dutartre, A., 2015. Indice Biologique Macrophytique Lac (IBML). Notice de calcul, Rapport INRAE

Bowen, W., Iverson, S., 2013. Methods of estimating marine mammal diets: a review of validation experiments and sources of bias and uncertainty. Mar. Mamm. Sci. 29, 719-754. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2012.00604.x

Bowes, M., Gozzard, E., Johnson, A., Scarlett, P., Roberts, C., Read, D., Armstrong, L., Harman, S., Wickham, H., 2012. Spatial and temporal changes in chlorophyll-a concentrations in the River Thames basin, UK: are phosphorus concentrations beginning to limit phytoplankton biomass? Sci. Total Environ. 426, 45-55. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.02.056

Boyd, C.E., 1997. Practical aspects of chemistry in pond aquaculture. N. Am. J. Aquacult. 59, 85-93. https://doi.org/10.1577/1548-8640(1997)059<0085:PAOCIP>2.3.CO;2

Boyd, C.E., Tucker, C., McNevin, A., Bostick, K., Clay, J., 2007. Indicators of resource use efficiency and environmental performance in fish and crustacean aquaculture. Rev. Fish. Sci. 15, 327-360. https://doi.org/10.1080/10641260701624177

Boyd, C.E., D'Abramo, L.R., Glencross, B.D., Huyben, D.C., Juarez, L.M., Lockwood, G.S., McNevin, A.A., Tacon, A.G., Teletchea, F., Tomasso Jr, J.R., 2020. Achieving sustainable aquaculture: Historical and current perspectives and future needs and challenges. J. World Aquacult. Soc. 51, 578-633. https://doi.org/10.1111/jwas.12714

Brett, M.T., Goldman, C.R., 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. Proceedings of the National Academy of Sciences. 93, 7723-7726. https://doi.org/10.1073/pnas.93.15.7723

Britton, J.R., Busst, G.M.A., 2018. Stable isotope discrimination factors of omnivorous fishes: influence of tissue type, temperature, diet composition and formulated feeds. Hydrobiologia. 808, 219-234. https://doi.org/10.1007/s10750-017-3423-9

Bryazgunova, M., 1979. Feeding relationships of the young of the pike-perch, *Lucioperca lucioperca*, the bream, *Abramis brama,* and fishes of lesser importance in the lower reaches of the Don. J. Ichthyol. 19, 44-45

Buckland, A., Baker, R., Loneragan, N., Sheaves, M., 2017. Standardising fish stomach content analysis: The importance of prey condition. Fisheries Research. 196, 126-140. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.08.003

Bui, T.M., Phan, L.T., Ingram, B.A., Nguyen, T.T.T., Gooley, G.J., Nguyen, H.V., Nguyen, P.T., De Silva, S.S., 2010. Seed production practices of striped catfish, *Pangasianodon hypophthalmus* in the Mekong Delta region, Vietnam. Aquaculture. 306, 92-100. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.06.016

Byron, C.J., Costa-Pierce, B.A., 2013. Carrying capacity tools for use in the implementation of an ecosystems approach to aquaculture. Site selection and carrying capacities for inland and coastal aquaculture. 21, 87-101

Cano-Rocabayera, O., Maceda-Veiga, A., de Sostoa, A., 2015. Fish fins and scales as non-lethally sampled tissues for stable isotope analysis in five fish species of north–eastern Spain. Environ. Biol. Fishes. 98, 925-932. https://doi.org/10.1007/s10641-014-0328-6

Cao, L., Diana, J.S., Keoleian, G.A., 2013. Role of life cycle assessment in sustainable aquaculture. Rev. Aquac. 5, 61-71. https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2012.01080.x

Carpenter, S.R., Lodge, D.M., 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. Aquat. Bot. 26, 341-370. https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90031-8

Chapman, G., Fernando, C.H., 1994. The diets and related aspects of feeding of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) in lowland rice fields in northeast Thailand. Aquaculture. 123, 281-307. https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90066-3

Chary, K., Soulé, E., Harchaoui, S., 2025a. Circularity as a complement to productivity, efficiency, and self-sufficiency concepts for greater sustainability in food systems. Environmental Research: Food Systems. 2, 043001. https://doi.org/10.1088/2976-601X/ae07e5

Chary, K., Jaeger, C., Jansen, H.M., Harchaoui, S., Aubin, J., 2025b. Evaluating nutrient circularity in integrated aquaculture systems: criteria and indicators. Journal of Cleaner Production. 504, 145414. https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2025.145414

Chary, K., van Riel, A.J., Muscat, A., Wilfart, A., Harchaoui, S., Verdegem, M., Filgueira, R., Troell, M., Henriksson, P.J., de Boer, I.J., 2024. Transforming sustainable aquaculture by applying circularity principles. Rev. Aquac. 16, 656-673. https://doi.org/10.1111/raq.12860

Chen, M., Li, X., de Klein, J., Janssen, A.B.G., Du, X., Lei, Q., Liu, H., Kroeze, C., 2024. Long-term responses of internal environment dynamics in a freshwater lake to variations in external nutrient inputs: A model simulation approach. Sci. Total Environ. 951, 175514. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.175514

Chick, J.H., Gibson-Reinemer, D.K., Soeken-Gittinger, L., Casper, A.F., 2020. Invasive silver carp is empirically linked to declines of native sport fish in the Upper Mississippi River System. Biol. Invasions. 22, 723-734. https://doi.org/10.1007/s10530-019-02124-4

Chirwa, E.R., Mtethiwa, A., Jere, W.L., Kassam, D., 2019. Effects of common carp and african catfish on plankton, periphyton, benthic macroinvertebrates in pond ecosystem. Aquatic Biology. 28, 91-100. https://doi.org/10.3354/ab00713

Chopin, T., 2013. Aquaculture, integrated multi-trophic (IMTA). Encyclopedia of sustainability science and technology. 12, 542-564

Chowdhury, M.A., Roy, N.C., Chowdhury, A., 2020. Growth, yield and economic returns of striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*) at different stocking densities under floodplain cage culture system. Egyptian Journal of Aquatic Research. 46, 91-95. https://doi.org/10.1016/j.ejar.2019.11.010

Christensen, V., Pauly, D., 1993. Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. WorldFish, pp. 390

Christensen, V., Pauly, D., 2004. Placing fisheries in their ecosystem context, an introduction. Ecol. Model. 172, 103-107. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.002

Christensen, V., Walters, C.J., 2024. Ecosystem modelling with EwE. University of British Columbia. https://doi.org/10.14288/24d7-ab68

Christensen, V., Walters, C.J., Pauly, D., 2005. Ecopath with Ecosim: a user's guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver

Christensen, V., Steenbeek, J., Walters, C.J., 2024. User Guide for Ecopath with Ecosim (EwE). University of British Columbia, Vancouver, BC. https://pressbooks.bccampus.ca/eweguide/

Colle, D.E., Shireman, J.V., Rottmann, R.W., 1978. Food selection by grass carp fingerlings in a vegetated pond. Trans. Am. Fish. Soc. 107, 149-152. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1978)107%3C149:FSBGCF%3E2.0.CO;2

Colvin, M.E., Pierce, C.L., Stewart, T.W., 2015. A food web modeling analysis of a midwestern, USA eutrophic lake dominated by non-native common carp and zebra mussels. Ecol. Model. 312, 26-40. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.05.016

Coniza, E.B., Catacutan, M.R., Tan-Fermin, J.D., 2003. Growth And Yield Of Asian Catfish *Clarias Macrocephalus* (Gunther) Fed Different Growth-Out Diets. Israeli Journal of Aquaculture-Bamidgeh. 55. http://hdl.handle.net/10524/19064

Cossey, H.L., Anwar, M.N., Kuznetsov, P.V., Ulrich, A.C., 2021. Biofilms for turbidity mitigation in oil sands end pit lakes. Microorganisms. 9. https://doi.org/10.3390/microorganisms9071443

Costa-Pierce, B.A., 2013. Aquaculture, ecological. P. Christou, R. Savin, BA Costa-Pierce, I. Misztal, I., CBA Whitelaw (Eds.) Sustainable Food Production. Springer, New York, NY. DOI. 10, 978-971

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, 119-127. https://doi.org/10.2307/1313537

Cowx, I.G., 1989. Interaction between the roach, *Rutilus rutilus*, and dace, *Leuciscus leuciscus,* populations in a river catchment in south west England. J. Fish Biol. 35, 279-284. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03071.x

Craig, S.R., Helfrich, L.A., Kuhn, D., Schwarz, M.H., 2017. Understanding fish nutrition, feeds, and feeding.

Cristofor, S., Vadineanu, A., Sarbu, A., Postolache, C., Dobre, R., Adamescu, M., 2003. Long-term changes of submerged macrophytes in the Lower Danube Wetland System. Hydrobiologia. 506, 625-634. https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008601.16757.35

Cruz, P.S., Andalecio, M.N., Bolivar, R.B., Fitzsimmons, K., 2008. Tilapia–Shrimp Polyculture in Negros Island, Philippines: A Review. J. World Aquacult. Soc. 39, 713-725. https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2008.00207.x

Dadebo, E., Eyayu, A., Sorsa, S., Tilahun, G., 2015. Food and feeding habits of the common carp (*Cyprinus carpio* L. 1758)(Pisces: Cyprinidae) in Lake Koka, Ethiopia. Momona Ethiop. j. sci. 7, 16-31. https://doi.org/10.4314/mejs.v7i1.117233

Dadzie, S., 1992. An overview of aquaculture in eastern Africa. Hydrobiologia. 232, 99-110. https://doi.org/10.1007/bf00014618

Dai, L., Liu, C., Peng, L., Song, C., Li, X., Tao, L., Li, G., 2021. Different distribution patterns of microorganisms between aquaculture pond sediment and water. Journal of Microbiology. 59, 376-388. https://doi.org/10.1007/s12275-021-0635-5

Dalsgaard, J., John, M.S., Kattner, G., Müller-Navarra, D., Hagen, W., 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)46005-7

Dauda, A.B., Ajadi, A., Tola-Fabunmi, A.S., Akinwole, A.O., 2019. Waste production in aquaculture: Sources, components and managements in different culture systems. Aquaculture and Fisheries. 4, 81-88

David, L.H., Pinho, S.M., Romera, D.M., Campos, D.W.J., Franchini, A.C., Garcia, F., 2022. Tilapia farming based on periphyton as a natural food source. Aquaculture. 547, 737544. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737544

De Carvalho, C.C., Caramujo, M.-J., 2014. Fatty acids as a tool to understand microbial diversity and their role in food webs of Mediterranean temporary ponds. Molecules. 19, 5570-5598. https://doi.org/10.3390/molecules19055570

de Carvalho, D.R., de Castro, D.M.P., Callisto, M., Chaves, A.J.d.M., Moreira, M.Z., Pompeu, P.S., 2019. Stable isotopes and stomach content analyses indicate omnivorous habits and opportunistic feeding behavior of an invasive fish. Aquat. Ecol. 53, 365-381. https://doi.org/10.1007/s10452-019-09695-3

De Senerpont Domis, L.N., Elser, J.J., Gsell, A.S., Huszar, V.L.M., Ibelings, B.W., Jeppesen, E., Kosten, S., Mooij, W.M., Roland, F., Sommer, U., Van Donk, E., Winder, M., LÜRling, M., 2013. Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time. Freshwat. Biol. 58, 463-482. https://doi.org/10.1111/fwb.12053

De Silva, S.S., Ingram, B.A., Nguyen, P.T., Bui, T.M., Gooley, G.J., Turchini, G.M., 2010. Estimation of nitrogen and phosphorus in effluent from the striped catfish farming sector in the Mekong Delta, Vietnam. Ambio. 39, 504-514. https://doi.org/10.1007/s13280-010-0072-x

Deehr, R.A., Luczkovich, J.J., Hart, K.J., Clough, L.M., Johnson, B.J., Johnson, J.C., 2014. Using stable isotope analysis to validate effective trophic levels from Ecopath models of areas closed and open to shrimp trawling in Core Sound, NC, USA. Ecol. Model. 282, 1-17. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.03.005

DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim. Cosmochim. Acta. 42, 495-506. https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0

Desvilettes, C., Bourdier, G., Breton, J.C., Combrouze, P., 1994. Fatty acids as organic markers for the study of trophic relationships in littoral cladoceran communities of a pond. J. Plankton Res. 16, 643-659. https://doi.org/10.1093/plankt/16.6.643

Dettmers, J.M., Wahl, D.H., 1999. Evidence for zooplankton compensation and reduced fish growth in response to increased juvenile fish density. Hydrobiologia. 400, 115-121. https://doi.org/10.1023/A:1003767331606

Diana, J.S., Egna, H.S., Chopin, T., Peterson, M.S., Cao, L., Pomeroy, R., Verdegem, M., Slack, W.T., Bondad-Reantaso, M.G., Cabello, F., 2013. Responsible aquaculture in 2050: valuing local conditions and human innovations will be key to success. Bioscience. 63, 255-262. https://doi.org/10.1525/bio.2013.63.4.5

Djurhuus, A., Closek, C.J., Kelly, R.P., Pitz, K.J., Michisaki, R.P., Starks, H.A., Walz, K.R., Andruszkiewicz, E.A., Olesin, E., Hubbard, K., Montes, E., Otis, D., Muller-Karger, F.E., Chavez, F.P., Boehm, A.B., Breitbart, M., 2020. Environmental DNA reveals seasonal shifts and potential interactions in a marine community. Nature Communications. 11, 254. https://doi.org/10.1038/s41467-019-14105-1

Dong, A., Yu, X., Yin, Y., Zhao, K., 2022a. Seasonal variation characteristics and the factors affecting plankton community structure in the Yitong River, China. Int. J. Env. Res. Public Health. 19, 17030. https://doi.org/10.3390/ijerph192417030

Dong, S., Gao, Y., Gao, Y., He, M., Liu, F., Yan, F., Wang, F., 2021a. Evaluation of the trophic structure and energy flow of a rice-crayfish integrated farming ecosystem based on the Ecopath model. Aquaculture. 539, 736626. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.736626

Dong, S.P., Shan, H.W., Yu, L.Y., Liu, X.B., Ren, Z.W., Wang, F., 2022b. An ecosystem approach for integrated pond aquaculture practice: Application of food web models and ecosystem indices. Ecol. Indic. 141, 9. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109154

Dong, S.P., Wang, F., Zhang, D.X., Yu, L.Y., Pu, W.J., Xu, X., Xie, Y.C., 2021b. Assessment of the Carrying Capacity of Integrated Pond Aquaculture of Portunus trituberculatus at the Ecosystem Level. Front. Mar. Sci. 8, 10. https://doi.org/10.3389/fmars.2021.747891

Dörner, H., Wagner, A., 2003. Size-dependent predator–prey relationships between perch and their fish prey. J. Fish Biol. 62, 1021-1032. https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00092.x

Dörner, H., Hülsmann, S., Hölker, F., Skov, C., Wagner, A., 2007. Size-dependent predator–prey relationships between pikeperch and their prey fish. Ecol. Freshwat. Fish. 16, 307-314. https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00223.x

Dumas, A., France, J., Bureau, D., 2010. Modelling growth and body composition in fish nutrition: where have we been and where are we going? Aquacult. Res. 41, 161-181. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02323.x

Edwards, P., 2015. Aquaculture environment interactions: past, present and likely future trends. Aquaculture. 447, 2-14. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.02.001

Egna, H.S., Boyd, C.E., 1997. Dynamics of pond aquaculture. CRC press

Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., Norberg, J., 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. Front. Ecol. Environ. 1, 488-494. https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0488:RDECAR]2.0.CO;2

Eloranta, A.P., Kahilainen, K.K., Amundsen, P.A., Knudsen, R., Harrod, C., Jones, R.I., 2015. Lake size and fish diversity determine resource use and trophic position of a top predator in high-latitude lakes. Ecol. Evol. 5, 1664-1675. https://doi.org/10.1002/ece3.1464

Engle, C., Kumar, G., van Senten, J., 2021. Resource-use efficiency in US aquaculture: farm-level comparisons across fish species and production systems. Aquac. Environ. Interact. 13, 259-275. https://doi.org/10.3354/aei00405

FAO, 2024. The state of world fisheries and aquaculture 2024 blue transformation in action, Rome, Italy, pp. 264. https://doi.org/10.4060/cd0683en

FAO FishStat, 2024. Global Production. In: Fisheries and Aquaculture. https://www.fao.org/fishery/en/collection/global_production

Fath, B.D., Asmus, H., Asmus, R., Baird, D., Borrett, S.R., de Jonge, V.N., Ludovisi, A., Niquil, N., Scharler, U.M., Schückel, U., 2019. Ecological network analysis metrics: the need for an entire ecosystem approach in management and policy. Ocean Coast. Manage. 174, 1-14. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.03.007

Fedorcák, J., Vesely, L., Kosco, J., Mari, S., Kainz, M.J., Závorka, L., 2025. Dietary overlap of invasive cyprinids and common carp in fishponds of Central Europe. Aquaculture. 595. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.741677

Feng, J., Tian, X.-L., Dong, S.-L., He, R.-P., Zhang, K., Zhang, D.-X., Zhang, Q.-Q., 2017. Model-based analysis of the energy fluxes and trophic structure of a *Portunus trituberculatus* polyculture ecosystem. Aquac. Environ. Interact. 9, 479-490. https://doi.org/10.3354/aei00247

Feng, J., Tian, X.-L., Dong, S.-L., He, R.-P., Zhang, K., Zhang, D.-X., Li, L., Zhang, Q.-Q., Zhang, T., 2018. Comparative analysis of the energy fluxes and trophic structure of polyculture ecosystems of *Portunus trituberculatus* based on Ecopath model. Aquaculture. 496, 185-196. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.07.020

Feng, J., Zhang, T., Song, H., Yu, Z.L., Yang, M.J., Hu, Z., Zhou, C., Shi, P., Zhao, W., Zhao, L., Hu, P.P., Ma, P.Z., Tian, X.L., Liang, J., Guo, Y.J., Li, H.Z., Li, W.D., Bai, T., 2022. Assessing the carrying capacity of Mercenaria mercenaria using a steady linear food web model in two pond-culture ecosystems. Aquacult. Res., 17. https://doi.org/10.1111/are.16142

Ferreira, J.G., Grant, J., Verner-Jeffreys, D.W., Taylor, N.G., 2013. Carrying capacity for aquaculture, modeling frameworks for determination of. In: Christou, P., Savin, R., Costa-Pierce, B.A., Misztal, I., Whitelaw, C.B.A. (eds) Sustainable Food Production. Springer, New York, NY. , Sustainable food production. Springer, pp. 417-448. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-5797-8_904

Finn, J.T., 1980. Flow analysis of models of the Hubbard Brook ecosystem. Ecology. 61, 562-571. https://doi.org/10.2307/1937422

Flood, P.J., Loftus, W.F., Trexler, J.C., 2023. Fishes in a seasonally pulsed wetland show spatiotemporal shifts in diet and trophic niche but not shifts in trophic position. Food Webs. 34, e00265. https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2022.e00265

Francová, K., Šumberová, K., Janauer, G.A., Adámek, Z., 2019. Effects of fish farming on macrophytes in temperate carp ponds. Aquacult. Int. 27, 413-436. https://doi.org/10.1007/s10499-018-0331-6

Froese, R., Pauly, D., 2025. FishBase. https://www.fishbase.org

Fry, B., Sherr, E.B., 1989. δ13C Measurements as Indicators of Carbon Flow in Marine and Freshwater Ecosystems. in: Rundel, P.W., Ehleringer, J.R., Nagy, K.A. (Eds.), Stable Isotopes in Ecological Research. Springer New York, New York, NY, pp. 196-229. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3498-2_12

Gamito, S., 1994. The benthic ecology of some Ria Formosa lagoons, with reference to the potential for production of the gilthead seabream (*Sparua aurata* L.). Ph.D. Thesis. Universidade do Algarve (Portugal)

Gamito, S., Quental-Ferreira, H., Parejo, A., Aubin, J., Christensen, V., Cunha, M.E., 2020. Integrated multi-trophic aquaculture systems: energy transfers and food web organization in coastal earthen ponds. Aquac. Environ. Interact. 12, 457-470. https://doi.org/10.3354/aei0037

Gan, L., Liu, Y.J., Tian, L.X., Yue, Y.R., Yang, H.J., Liu, F.J., Chen, Y.J., Liang, G.Y., 2013. Effects of dissolved oxygen and dietary lysine levels on growth performance, feed conversion ratio and body composition of grass carp, *Ctenopharyngodon idella*. Aquacult. Nutr. 19, 860-869. https://doi.org/10.1111/anu.12030

Garlock, T.M., Asche, F., Anderson, J.L., Eggert, H., Anderson, T.M., Che, B., Chávez, C.A., Chu, J., Chukwuone, N., Dey, M.M., Fitzsimmons, K., Flores, J., Guillen, J., Kumar, G., Liu, L., Llorente, I., Nguyen, L., Nielsen, R., Pincinato, R.B.M., Sudhakaran, P.O., Tibesigwa, B., Tveteras, R., 2024. Environmental, economic, and social sustainability in aquaculture: the aquaculture performance indicators. Nature Communications. 15, 5274. https://doi.org/10.1038/s41467-024-49556-8

Ghersa, C.M., 2013. Agroecological basis for managing biotic constraints. P. Christou, R. Savin, BA Costa-Pierce, I. Misztal, and CBA Whitelaw (New York, NY: Springer)

Ghosh, A.K., Hasanuzzaman, A.F.M., Islam, S.S., Sarower, M.G., Mistry, S.K., Arafat, S.T., Huq, K.A., 2025. Integrated multi-trophic aquaculture (IMTA): enhancing growth, production, immunological responses, and environmental management in aquaculture. Aquacult. Int. 33, 336. https://doi.org/10.1007/s10499-025-02021-9

Giles, N., Street, M., Wright, R., 1990. Diet composition and prey preference of tench, *Tinca tinca* (L.), common bream, *Abramis brama* (L.), perch, *Perca fluviatilis* L. and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in two contrasting gravel pit lakes: potential trophic overlap with wildfowl. J. Fish Biol. 37, 945-957. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb03598.x

Girard, L., Wezel, A., Robin, J., 2024. Drying out fish ponds, for an entire growth season, as an agroecological practice: maintaining primary producers for fish production and biodiversity conservation. ORE. 3, 125. https://doi.org/10.12688/openreseurope.16363.2

Goddek, S., Delaide, B., Mankasingh, U., Ragnarsdottir, K.V., Jijakli, H., Thorarinsdottir, R., 2015. Challenges of sustainable and commercial aquaponics. Sustainability. 7, 4199-4224. https://doi.org/10.3390/su7044199

González-Bergonzoni, I., Jeppesen, E., Vidal, N., Teixeira-de Mello, F., Goyenola, G., López-Rodríguez, A., Meerhoff, M., 2016. Potential drivers of seasonal shifts in fish omnivory in a subtropical stream. Hydrobiologia. 768, 183-196. https://doi.org/10.1007/s10750-015-2546-0

Gonzalez-Pestana, A., Alfaro-Shigueto, J., Mangel, J.C., 2022. A review of high trophic predator-prey relationships in the pelagic Northern Humboldt system, with a focus on anchovetas. Fisheries Research. 253, 106386

Gonzalez Sagrario, M.d.l.A., Balseiro, E., 2010. The role of macroinvertebrates and fish in regulating the provision by macrophytes of refugia for zooplankton in a warm temperate

shallow lake. Freshwat. Biol. 55, 2153-2166. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02475.x

Gonzalez Sagrario, M.d.l.A., Balseiro, E., Ituarte, R., Spivak, E., 2009. Macrophytes as refuge or risky area for zooplankton: a balance set by littoral predacious macroinvertebrates. Freshwat. Biol. 54, 1042-1053. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02152.x

Gosch, N.J., Pope, K.L., 2011. Using consumption rate to assess potential predators for biological control of white perch. Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst., 02. https://doi.org/10.1051/kmae/2011028

Gredelj, A., Barausse, A., Grechi, L., Palmeri, L., 2018. Deriving predicted no-effect concentrations (PNECs) for emerging contaminants in the river Po, Italy, using three approaches: Assessment factor, species sensitivity distribution and AQUATOX ecosystem modelling. Environ. Int. 119, 66-78. https://doi.org/10.1016/j.envint.2018.06.017

Guillemot, N., Kulbicki, M., Chabanet, P., Vigliola, L., 2011. Functional redundancy patterns reveal non-random assembly rules in a species-rich marine assemblage. PLOS ONE. 6, e26735. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026735

Guo, K., Zhao, W., Jiang, Z.Q., Dong, S.L., 2017. A study of organic carbon, nitrogen and phosphorus budget in jellyfish-shellfish-fish-prawn polyculture ponds. Aquacult. Res. 48, 68-76. https://doi.org/10.1111/are.12861

Gupta, M.V., Acosta, B.O., 2004. A review of global tilapia farming practices. https://doi.org/10.3109/9780203308905-5

Halder, P., Ali, H., 2015. Temporal changes in body composition of striped catfish (*Pangasius hypophthalmus,* Sauvage, 1878) during starvation. International Journal of Fisheries and Aquatic Studies. 3, 132-135

Halwart, M., 1998. Trends in rice-fish farming. FAO Aquacult. Newsl. 18, C11

Hamby, D.M., 1994. A review of techniques for parameter sensitivity analysis of environmental models. Environ. Monit. Assess. 32, 135-154. https://doi.org/10.1007/BF00547132

Hao-Ren, L., 1982. Polycultural system of freshwater fish in China. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39, 143-150. https://doi.org/10.1139/f82-015

Haque, M.M., Alam, M.R., Alam, M.M., Basak, B., Sumi, K.R., Belton, B., Jahan, K.M.-E., 2015. Integrated floating cage aquageoponics system (IFCAS): An innovation in fish and vegetable production for shaded ponds in Bangladesh. Aquaculture Reports. 2, 1-9. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2015.04.002

Hasibuan, S., Syafriadiman, S., Aryani, N., Fadhli, M., Hasibuan, M., 2023. The age and quality of pond bottom soil affect water quality and production of *Pangasius hypophthalmus* in the tropical environment. Aquaculture and Fisheries. 8, 296-304. https://doi.org/10.1016/j.aaf.2021.11.006

Hassan, S., Edwards, P., Little, D.C., 1997. Comparison of tilapia monoculture and carp polyculture in fertilized earthen ponds. J. World Aquacult. Soc. 28, 268-274. https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.1997.tb00642.x

Heng, K., Chevalier, M., Lek, S., Laffaille, P., 2018. Seasonal variations in diet composition, diet breadth and dietary overlap between three commercially important fish species within a flood-pulse system: The Tonle Sap Lake (Cambodia). PLOS ONE. 13, e0198848. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198848

Henriksson, P.J.G., Belton, B., Jahan, K.M.-e.-., Rico, A., 2018. Measuring the potential for sustainable intensification of aquaculture in Bangladesh using life cycle assessment. Proceedings of the National Academy of Sciences. 115, 2958-2963

Henriksson, P.J.G., Troell, M., Banks, L.K., Belton, B., Beveridge, M.C.M., Klinger, D.H., Pelletier, N., Phillips, M.J., Tran, N., 2021. Interventions for improving the productivity and environmental performance of global aquaculture for future food security. One Earth. 4, 1220-1232

Henry-Silva, G.G., Maia, C.S.P., Moura, R.S.T., Bessa, A.P., Valenti, W.C., 2015. Integrated multi-trophic culture of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) and Amazon river prawn (*Macrobrachium amazonicum*) in brackish water. Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinaria e Zootecnia. 67, 265-273. https://doi.org/10.1590/1678-6788

Hernández, M., Gasca-Leyva, E., Milstein, A., 2014. Polyculture of mixed-sex and male populations of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) with the Mayan cichlid (*Cichlasoma urophthalmus*). Aquaculture. 418, 26-31. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.09.035

Heymans, J.J., Coll, M., Link, J.S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C., Christensen, V., 2016. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. Ecol. Model. 331, 173-184. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.12.007

Hill, M.J., Greaves, H.M., Sayer, C.D., Hassall, C., Milin, M., Milner, V.S., Marazzi, L., Hall, R., Harper, L.R., Thornhill, I., Walton, R., Biggs, J., Ewald, N., Law, A., Willby, N., White, J.C., Briers, R.A., Mathers, K.L., Jeffries, M.J., Wood, P.J., 2021. Pond ecology and conservation: research priorities and knowledge gaps. Ecosphere. 12, e03853. https://doi.org/10.1002/ecs2.3853

Hjelm, J., van de Weerd, G.H., Sibbing, F.A., 2003. Functional link between foraging performance, functional morphology, and diet shift in roach (*Rutilus rutilus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60, 700-709. https://doi.org/10.1139/f03-058

Hlaváč, D., Adámek, Z., Hartman, P., Másílko, J., 2014. Effects of supplementary feeding in carp ponds on discharge water quality: a review. Aquacult. Int. 22, 299-320. https://doi.org/10.1007/s10499-013-9718-6

Hoerterer, C., Petereit, J., Lannig, G., Johansen, J., Conceição, L.E.C., Buck, B.H., 2022. Effects of dietary plant and animal protein sources and replacement levels on growth and feed performance and nutritional status of market-sized turbot (*Scophthalmus maximus*) in RAS. Front. Mar. Sci. Volume 9 - 2022. https://doi.org/10.3389/fmars.2022.1023001

Honzlova, A., Curdova, H., Schebestova, L., Stara, A., Priborsky, J., Koubova, A., Svobodova, Z., Velisek, J., 2021. A nitrogen factor for European pike-perch (*Sander lucioperca*), northern pike (*Esox lucius*), and sheatfish (*Silurus glanis*) fillets. Acta Ichthyol. Pisc. 51, 119-129. https://doi.org/10.3897/aiep.51.63281

Horváth, L., Tamás, G., Seagrave, C., 1992. Carp and pond fish culture including Chinese herbivorous species, pike, tench, zander, wels catfish and goldfish, Wiley, pp. 158

Huazhu, Y., Yingxue, F., Zhiyun, L., 1994. The biological effects of grass carp *Ctenopharyngodon idellus* on filter-feeding and omnivorous fish in polyculture. Research papers, The Symposium of Basic Theory of Integrated Farming and Fisheries Biology and Economic Study, Freshwater Research Center of Chinese Academy of Fisheries Sciences, Shangai, China, pp. 205-212

Huryn, A.D., 1996. An appraisal of the Allen paradox in a New Zealand trout stream. Limnol. Oceanogr. 41, 243-252. https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.2.0243

Husen, M.A., Yadav, C.N.R., Shreshtha, M., Bista, J.D., 2012. Growth and production of planktivorous fish species in cages stocked as monoculture and polyculture at Khapuadi in Phewa Lake, Nepal. Asian Fish. Sci. 25, 218-231

Ibrahim, N., Naggar, G.E., 2010. Water Quality, Fish Production and Economics of Nile Tilapia, *Oreochromis niloticus*, and African Catfish, *Clarias gariepinus*, Monoculture and Polycultures. J. World Aquacult. Soc. 41, 574-582. https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2010.00397.x

Islam, M.S., Huq, K.A., Rahman, M.A., 2008. Polyculture of Thai pangus (*Pangasius hypophthalmus*, Sauvage 1878) with carps and prawn: a new approach in polyculture technology regarding growth performance and economic return. Aquacult. Res. 39, 1620-1627. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02035.x

ISO, 1998. ISO 7890-3:1988 - Water Quality — Determination of Nitrate — Part 3: Spectrometric Method Using Sulfosalicylic Acid. ISO, Geneva

Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. J. Anim. Ecol. 80, 595-602. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x

Jackson, M.C., Donohue, I., Jackson, A.L., Britton, J.R., Harper, D.M., Grey, J., 2012. Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their

application to invasion ecology. PloS one. 7, e31757. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031757

Jaeger, C., Aubin, J., 2018. Ecological intensification in multi-trophic aquaculture ponds: an experimental approach. Aquat. Living Resour. 31, 36. https://doi.org/10.1051/alr/2018021

Jaeger, C., Roucaute, M., Nahon, S., 2021. Effects of a lagoon on performances of a freshwater fishpond in a multi-trophic aquaculture system. Aquat. Living Resour. 34, 4. https://doi.org/10.1051/alr/2021004

Jakubavičiūtė, E., Arula, T., Dainys, J., Deweber, J.T., Gorfine, H., Härkönen, L.S., Hyvärinen, P., Hommik, K., Kubečka, J., Ložys, L., Mustamäki, N., Naddafi, R., Olin, M., Pūtys, Ž., Sepp, E., Souza, A.T., Šiaulys, A., Vaino, V., Audzijonyte, A., 2024. Status and perspectives for pikeperch (*Sander lucioperca*) stocks in the Baltic Sea region and central Europe. Estuar. Coast. Shelf Sci. 303, 108801. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.108801

Jan, R.-Q., Kao, S.-J., Dai, C.-F., Ho, C.-T., 2014. Assessment of the effects of cage fish-farming on damselfish-associated food chains using stable-isotope analyses. Mar. Pollut. Bull. 86, 111-121. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.07.035

Janjua, M.Y., Gerdeaux, D., 2009. Preliminary trophic network analysis of subalpine Lake Annecy (France) using an Ecopath model. Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst., 02. https://doi.org/10.1051/kmae/2009008

Janssen, A.B.G., Teurlincx, S., Beusen, A.H.W., Huijbregts, M.A.J., Rost, J., Schipper, A.M., Seelen, L.M.S., Mooij, W.M., Janse, J.H., 2019. PCLake+: A process-based ecological model to assess the trophic state of stratified and non-stratified freshwater lakes worldwide. Ecol. Model. 396, 23-32. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.01.006

Jasmine, S., Ahamed, F., Rahman, S., Jewel, M., Hossain, M., 2011. Effects of organic and inorganic fertilizers on the growth performance of carps in earthen ponds through polyculture system. Our Nature. 9, 16-20. https://doi.org/10.3126/on.v9i1.5727

Jena, J., Chandra Das, P., Mondal, S., Das, R., 2007. Compatibility of silver barb *Puntius gonionotus* (Bleeker) with Indian major carps in a grow-out polyculture. Aquacult. Res. 38, 1061-1065. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01768.x

Jobling, M., 2003. The thermal growth coefficient (TGC) model of fish growth: a cautionary note. https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2003.00859.x

Ju, Y.-R., Chen, W.-Y., Liao, C.-M., 2014. Model-based risk assessment for milkfish and tilapia exposed to arsenic in a traditional polyculture system with seasonal variations. Aquacult. Eng. 62, 1-8. https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2014.07.001

Jůza, T., Duras, J., Blabolil, P., Sajdlová, Z., Hess, J., Chocholoušková, Z., Kubečka, J., 2019. Recovery of the Velky Bolevecky pond (Plzen, Czech Republic) via biomanipulation–key study for management. Ecol. Eng. 136, 167-176. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.06.025

Kabir, A., Hossain, M.A., Rahman, M.S., 2010. Use of duckweed as feed for fishes in polyculture. Journal of Agriculture & Rural Development. 7, 157-160. https://doi.org/10.3329/jard.v7i1.4437

Kabir, K., Schrama, J., Verreth, J., Phillips, M., Verdegem, M., 2019. Effect of dietary protein to energy ratio on performance of nile tilapia and food web enhancement in semi-intensive pond aquaculture. Aquaculture. 499, 235-242. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.09.038

Kabir, K.A., Verdegem, M.C., Verreth, J.A., Phillips, M.J., Schrama, J.W., 2020. Effect of dietary carbohydrate to lipid ratio on performance of Nile tilapia and enhancement of natural food in pond aquaculture. Aquacult. Res. 51, 1942-1954. https://doi.org/10.1111/are.14546

Kajgrová, L., Pecha, O., Roy, K., Dvořák, J., Let, M., Potužák, J., Vrba, J., Bláha, M., 2024. Pond cascades as a tool for ecological aquaculture allowing natural zooplankton succession, nutrient retention, and multiple stocking–harvesting cycles. Aquacult. Eng. 104, 102374. https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2023.102374

Kaminski, A.M., Cole, S.M., Johnson, J., Thilsted, S.H., Lundeba, M., Genschick, S., Little, D.C., 2024. Smallholder aquaculture diversifies livelihoods and diets thus improving food security status: evidence from northern Zambia. Agriculture & Food Security. 13, 1. https://doi.org/10.1186/s40066-023-00452-2

Karlsson, R., Luttropp, C., 2006. EcoDesign: what's happening? An overview of the subject area of EcoDesign and of the papers in this special issue. Journal of Cleaner Production. 14, 1291-1298. https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2005.11.010

Kassambara, A., Mundt, F., 2020. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7.

Keast, A., 1985. Development of dietary specializations in a summer community of juvenile fishes. Environ. Biol. Fishes. 13, 211-224. https://doi.org/10.1007/BF00000933

Kéfi, S., Berlow, E.L., Wieters, E.A., Navarrete, S.A., Petchey, O.L., Wood, S.A., Boit, A., Joppa, L.N., Lafferty, K.D., Williams, R.J., 2012. More than a meal… integrating non-feeding interactions into food webs. Ecol. Lett. 15, 291-300. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01732.x

Kestemont, P., 1995. Different systems of carp production and their impacts on the environment. Aquaculture. 129, 347-372. https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)00292-V

Khan, M.F., Panikkar, P., 2009. Assessment of impacts of invasive fishes on the food web structure and ecosystem properties of a tropical reservoir in India. Ecol. Model. 220, 2281-2290. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.05.020

Khan, M.F., Panikkar, P., Mol, S.S., Ramya, V., Das, B., Sarkar, U., Vijayakumar, M., 2024. Evaluating energy flow, trophic structure, and network indices of a tropical reservoir ecosystem in Southern India. Aquat. Ecosyst. Health Manage. 27, 43-51. https://doi.org/10.14321/aehm.027.03.43

Khan, S., Hossain, M., Haque, M., 2009. Effects of feeding schedule on growth, production and economics of pangasiid catfish (*Pangasius hypophthalmus*) and silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) polyculture. Journal of the Bangladesh Agricultural University. 7. https://doi.org/10.22004/ag.econ.208357

Khan, S., Hossain, M.S., Haque, M.M., 2010. Effects of feeding schedule on growth, production and economics of pangasiid catfish (*Pangasius hypophthalmus*) and silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) polyculture. Journal of the Bangladesh Agricultural University. 7, 175-181. https://doi.org/10.3329/jbau.v7i1.4982

Kırkağaç, M., Demir, N., 2004. The effects of grass carp on aquatic plants, plankton and benthos in ponds. J. Aquat. Plant Manage. 42, 32-39. http://hdl.handle.net/1834/19542

Kluts, I.N., Potting, J., Bosma, R.H., Phong, L.T., Udo, H.M., 2012. Environmental comparison of intensive and integrated agriculture–aquaculture systems for striped catfish production in the Mekong Delta, Vietnam, based on two existing case studies using life cycle assessment. Rev. Aquac. 4, 195-208. https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2012.01072.x

Kopp, D., Cucherousset, J., Syväranta, J., Martino, A., Céréghino, R., Santoul, F., 2009. Trophic ecology of the pikeperch *(Sander lucioperca*) in its introduced areas: a stable isotope approach in southwestern France. C. R. Biol. 332, 741-746. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2009.04.001

Kozłowski, M., Piotrowska, I., 2022. Effect of size grading on growth, survival, and cannibalism in larval and juvenile pike, *Esox lucius* (L.), reared in recirculating systems. Aquacult. Int. 30, 2231-2244. https://doi.org/10.1007/s10499-022-00899-3

Kuczyńska-Kippen, N., Pronin, M., 2018. Diversity and zooplankton species associated with certain hydroperiods and fish state in field ponds. Ecol. Indic. 90, 171-178. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.016

Kumar, M.S., Burgess, S.N., Luu, L.T., 2005a. Review of nutrient management in freshwater polyculture. J. Appl. Aquacult. 16, 17-44. https://doi.org/10.1300/J028v16n03_02

Kumar, M.S., Binh, T.T., Luu, L.T., Clarke, S.M., 2005b. Evaluation of fish production using organic and inorganic fertilizer: application to grass carp polyculture. J. Appl. Aquacult. 17, 19-34. https://doi.org/10.1300/J028v17n01_02

Kumar, M.S., Binh, T.T., Burgess, S.N., Luu, L.T., 2005c. Evaluation of optimal species ratio to maximize fish polyculture production. J. Appl. Aquacult. 17, 35-49. https://doi.org/10.1300/J028v17n01_03

Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G., Post, D.M., 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Ecology. 88, 42-48. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2

Layman, C.A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud, Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L.A., 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. Biol. Rev. 87, 545-562. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x

Lazard, J., Dabbadie, L., 2009. Freshwater aquaculture and polyculture. Fisheries and Aquaculture. 4, 55

Lazzaro, X., 1987. A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts. Hydrobiologia. 146, 97-167. https://doi.org/10.1007/BF00008764

Le Bihan, J., Font, M., 2008. Synthèse sur les zones humides françaises, à destination des gestionnaires, élus et acteurs de terrain-Les étangs, Vers une gestion intégrée des lagunes méditerranéennes, pp. 64

Le Féon, S., Dubois, T., Jaeger, C., Wilfart, A., Akkal-Corfini, N., Bacenetti, J., Costantini, M., Aubin, J., 2021. DEXiAqua, a model to assess the sustainability of aquaculture systems: methodological development and application to a French Salmon Farm. Sustainability. 13, 7779. https://doi.org/10.3390/su13147779

Le Guen, C.M.M.-A., Raoux, A., Tecchio, S., Chauvel, N., Merzi, T., Bellemain, E., Bonin, A., Pezy, J.-P., 2025. Environmental DNA as a method to reconstruct food webs and assess ecosystem health. Ecol. Indic. 173, 113399. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2025.113399

Lecocq, T., Amoussou, N., Aubin, J., Butruille, G., Liarte, S., Pasquet, A., Thomas, M., 2024. Stronger together: A workflow to design new fish polycultures. Rev. Aquac. 16, 1374-1394. https://doi.org/10.1111/raq.12903

Lecocq, T., Benard, A., Pasquet, A., Nahon, S., Ducret, A., Dupont-Marin, K., Lang, I., Thomas, M., 2019. TOFF, a database of traits of fish to promote advances in fish aquaculture. Scientific data. 6, 1-5

Lefevre, S., Wang, T., Jensen, A., Cong, N., Huong, D., Phuong, N., Bayley, M., 2014. Air-breathing fishes in aquaculture. What can we learn from physiology? J. Fish Biol. 84, 705-731. https://doi.org/10.1111/jfb.12302

Lemmens, P., Declerck, S.A.J., Tuytens, K., Vanderstukken, M., De Meester, L., 2018. Bottom-up effects on biomass versus top-down effects on identity: a multiple-lake fish community manipulation experiment. Ecosystems. 21, 166-177. https://doi.org/10.1007/s10021-017-0144-x

Lemmens, P., Mergeay, J., De Bie, T., Van Wichelen, J., De Meester, L., Declerck, S.A.J., 2013. How to maximally support local and regional biodiversity in applied conservation? Insights from pond management. PLOS ONE. 8, e72538. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072538

Lenth, R., 2023. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means_. R package version 1.8. 5. https://CRAN.R-project.org/package=emmeans

Lévy, S., Thomas, M., Pétronin, F., Lecomte, M., Mortillaro, J.-M., Carval, D., Lecocq, T., 2025. Predish: a decision support tool for estimating risk of fish predation in aquaculture systems. Aquaculture, 742833. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2025.742833

Li, H., Chen, Y., Li, W., Wang, Q., Duan, Y., Chen, T., 2021a. An adaptive method for fish growth prediction with empirical knowledge extraction. Biosys. Eng. 212, 336-346. https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2021.11.012

Li, L., Shen, Y., Yang, W., Xu, X., Li, J., 2021b. Effect of different stocking densities on fish growth performance: A meta-analysis. Aquaculture. 544, 737152. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737152

Lima, A.F., Aubin, J., Valenti, W.C., 2026. Reducing environmental impacts in tambaqui aquaculture: a life cycle assessment of integrated multitrophic aquaculture with curimba. Aquaculture. 612, 743144. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2025.743144

Lin, H.-J., Kao, W.-Y., Wang, Y.-T., 2007. Analyses of stomach contents and stable isotopes reveal food sources of estuarine detritivorous fish in tropical/subtropical Taiwan. Estuar. Coast. Shelf Sci. 73, 527-537. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.02.013

Liu, J., Pemberton, B., Lewis, J., Scales, P.J., Martin, G.J.O., 2020. Wastewater treatment using filamentous algae – A review. Bioresour. Technol. 298, 122556. https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122556

Livne, L., Grossowicz, M., Tchernov, D., Ayalon, O., 2020. Predicting Impacts of Offshore Monoculture Farm Expansion in Ultra-Oligotrophic Waters of the Levantine Basin. Front. Mar. Sci. 7, 9. https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00556

Lombardo, A., Franco, A., Pivato, A., Barausse, A., 2015. Food web modeling of a river ecosystem for risk assessment of down-the-drain chemicals: A case study with AQUATOX. Sci. Total Environ. 508, 214-227. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.11.038

Lorenzen, C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations. Limnol. Oceanogr. 12, 343-346. https://www.jstor.org/stable/2833053

Lorenzen, K., 1996. The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: a comparison of natural ecosystems and aquaculture. J. Fish Biol. 49, 627-642. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb00060.x

Lucey, S.M., Gaichas, S.K., Aydin, K.Y., 2020. Conducting reproducible ecosystem modeling using the open source mass balance model Rpath. Ecol. Model. 427, 109057. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109057

Lukowicz, M.V., 1982. Intensive carp Cyprinus carpio (L.) rearing in a farm pond in southern Germany and its effects on water quality. Aquacult. Eng. 1, 121-137. https://doi.org/10.1016/0144-8609(82)90004-8

Luong, V.C., Yi, Y., Kwei Lin, C., 2005. Cove culture of marble goby (*Oxyeleotris marmorata* Bleeker) and carps in Tri An Reservoir of Vietnam. Aquaculture. 244, 97-107. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.10.027

Ma, Q.Q., Kazanci, C., 2014. How much of the storage in the ecosystem is due to cycling? J. Theor. Biol. 357, 134-142. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2014.05.014

Majumder, T., Chowdhury, P., Shahjahan, M., Rahman, M., 2017. Effects of population density on growth and production of tilapia in monoculture. International Journal of Agricultural Research, Innovation and Technology (IJARIT). 7, 49-56. https://doi.org/10.22004/AG.ECON.3054

Mandal, R.B., Jha, D.K., Shrestha, M.K., Pant, J., Rai, S., Pandit, N.P., 2014. Cage-pond integration of A frican catfish (C larias gariepinus) and N ile tilapia (O reochromis niloticus) with carps. Aquacult. Res. 45, 1311-1318. https://doi.org/10.1111/are.12075

Manju Lekshmi, N., Sreekanth, G., Singh, N.P., Vennila, A., Ratheesh Kumar, R., Pandey, P., 2020. Ecopath modelling approach for the impact assessment of a small-scale coastal aquaculture system in Goa, India. Indian J. Fish. 67, 39-51. https://doi.org/10.21077/ijf.2020.67.3.88300-05

Mansour, A.T., Allam, B.W., Srour, T.M., Omar, E.A., Nour, A.A.M., Khalil, H.S., 2021. The feasibility of monoculture and polyculture of striped catfish and Nile tilapia in different proportions and their effects on growth performance, productivity, and financial revenue. J. mar. sci. eng. 9, 586. https://doi.org/10.3390/jmse9060586

Mao, Z.G., Gu, X.H., Zeng, Q.F., Chen, H.H., 2016. Carbon sources and trophic structure in a macrophyte-dominated polyculture pond assessed by stable-isotope analysis. Freshwat. Biol. 61, 1862-1873. https://doi.org/10.1111/fwb.12821

Marsella, A., Pretto, T., Abbadi, M., Quartesan, R., Cortinovis, L., Fiocchi, E., Manfrin, A., Toffan, A., 2021. Carp edema virus-related mortality in wild adult common carp (*Cyprinus carpio*) in Italy. J. Fish Dis. 44, 939-947. https://doi.org/10.1111/jfd.13353

Maruyama, A., Yamada, Y., Rusuwa, B., Yuma, M., 2001. Change in stable nitrogen isotope ratio in the muscle tissue of a migratory goby, Rhinogobius sp., in a natural setting. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58, 2125-2128. https://doi.org/10.1139/f01-147

McGregor, A.M., 2014. Using Ecopath modeling to describe historical conditions for a large, boreal lake ecosystem prior to European settlement. N. Am. J. Fish. Manage. 34, 16-29. https://doi.org/10.1080/02755947.2013.833559

Medeiros, M.V., Aubin, J., Camargo, A.F.M., 2017. Life cycle assessment of fish and prawn production: Comparison of monoculture and polyculture freshwater systems in Brazil. Journal of Cleaner Production. 156, 528-537. https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2017.04.059

Medo, A., Ohte, N., Doi, H., Kamdee, K., Koba, K., Arai, N., Mitsunaga, Y., Kume, M., Kojima, D., Nose, T., Yokoyama, A., Viputhanumas, T., Mitamura, H., 2024. Trophic niche partitioning and intraspecific variation in food resource use in the genus Pangasianodon in a reservoir revealed by stable isotope analysis of multiple tissues. J. Fish Biol. 105, 814-824. https://doi.org/10.1111/jfb.15842

Medo, A., Ohte, N., Kajitani, H., Nose, T., Manabe, Y., Sugawara, T., Onishi, Y., Goto, A.S., Koba, K., Arai, N., Mitsunaga, Y., Kume, M., Nishizawa, H., Kojima, D., Yokoyama, A., Yamanaka, T., Viputhanumas, T., Mitamura, H., 2023. Striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*) exploit food sources across anaerobic decomposition- and primary photosynthetic production-based food chains. Scientific Reports. 13, 13992. https://doi.org/10.1038/s41598-023-41209-y

Michel, P., Oberdorff, T., 1995. Feeding habits of fourteen European freshwater fish species. Cybium. 19, 5-46. https://doi.org/10.26028/cybium/1995-191-001

Mieczan, T., Tarkowska-Kukuryk, M., Ârva, D., Berzni-Nagy, L., Novak, Z., Vajda, C., 2018. The effect of epiphytic macroinvertebrates on microbial communities in different types of macrophyte-dominated shallow lakes. Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst., 13. https://doi.org/10.1051/kmae/2017060

Miele, V., Guill, C., Ramos-Jiliberto, R., Kéfi, S., 2019. Non-trophic interactions strengthen the diversity—functioning relationship in an ecological bioenergetic network model. PLoS Comp. Biol. 15, e1007269. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1007269

Milessi, A.C., Danilo, C., Laura, R.-G., Daniel, C., Javier, S., Rodríguez-Gallego, L., 2010. Trophic mass-balance model of a subtropical coastal lagoon, including a comparison with a stable isotope analysis of the food-web. Ecol. Model. 221, 2859-2869. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.037

Milstein, A., 1992. Ecological aspects of fish species interactions in polyculture ponds. Hydrobiologia. 231, 177-186. https://doi.org/10.1007/BF00018201

Milstein, A., 2005. Polyculture in aquaculture. https://doi.org/10.1079/cabireviews20053207372

Milstein, A., 2012. Pond Ecology, Aquaculture Pond Fertilization, pp. 23-32. https://doi.org/10.1002/9781118329443.ch2

Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of 15N along food chains: Further evidence and the relation between δ15N and animal age. Geochim. Cosmochim. Acta. 48, 1135-1140. https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7

Mo, W.Y., Cheng, Z., Choi, W.M., Man, Y.B., Liu, Y., Wong, M.H., 2014. Application of food waste based diets in polyculture of low trophic level fish: Effects on fish growth, water quality and plankton density. Mar. Pollut. Bull. 85, 803-809. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.01.020

Moav, R., Wohlfarth, G., Schroeder, G.L., Hulata, G., Barash, H., 1977. Intensive polyculture of fish in freshwater ponds. I. Substitution of expensive feeds by liquid cow manure. Aquaculture. 10, 25-43. https://doi.org/10.1016/0044-8486(77)90030-8

Mohan Dey, M., Javien Paraguas, F., Srichantuk, N., Xinhua, Y., Bhatta, R., Thi Chau Dung, L., 2005. Technical efficiency of freshwater pond polyculture production in selected Asian countries: estimation and implication. Aquacult. Econ. Manage. 9, 39-63

Mondal, M.N., Shahin, J., Wahab, M., Asaduzzaman, M., Yang, Y., 2010. Comparison between cage and pond production of Thai Climbing Perch (*Anabas testudineus*) and

Tilapia (*Oreochromis niloticus*) under three management systems. Journal of the Bangladesh Agricultural University. 8. https://doi.org/10.22004/ag.econ.208608

Montaña, C.G., Silva, S.D., Hagyari, D., Wager, J., Tiegs, L., Sadeghian, C., Schriever, T.A., Schalk, C.M., 2019. Revisiting "what do tadpoles really eat?" A 10-year perspective. Freshwat. Biol. 64, 2269-2282. https://doi.org/10.1111/fwb.13397

Moraes, C.R.F.d., Attayde, J.L.d., Henry-Silva, G.G., 2020. Stable isotopes of C and N as dietary indicators of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) cultivated in net cages in a tropical reservoir. Aquaculture Reports. 18, 100458. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100458

Moreno-Ostos, E., Cruz-Pizarro, L., Basanta, A., George, D.G., 2009. The influence of wind-induced mixing on the vertical distribution of buoyant and sinking phytoplankton species. Aquat. Ecol. 43, 271-284. https://doi.org/10.1007/s10452-008-9167-x

Moreno Osorio, J.H., Pollio, A., Frunzo, L., Lens, P.N.L., Esposito, G., 2021. A review of microalgal biofilm technologies: definition, applications, settings and analysis. Frontiers in Chemical Engineering. 3, 737710. https://doi.org/10.3389/fceng.2021.737710

Moriarty, D.J., 1997. The role of microorganisms in aquaculture ponds. Aquaculture. 151, 333-349. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01487-1

Morin, A., Dumont, P., 1994. A simple model to estimate growth rate of lotic insect larvae and its value for estimating population and community production. J. N. Am. Benthol. Soc. 13, 357-367. https://doi.org/10.2307/1467365

Mortillaro, J.-M., Dabbadie, L., Raminoharisoa, A.E., Paradis, A., Martel, P., Andriamarolaza, R., Raliniaina, M., Mikolasek, O., Aubin, J., 2022. Trophic functioning of integrated rice-fish farming in Madagascar: Insights from stable isotopes (δ13C & δ15N). Aquaculture. 555, 738240

Nahon, S., Roussel, J.-M., Jaeger, C., Menniti, C., Kerhervé, P., Mortillaro, J.-M., Aubin, J., 2020. Characterization of trophic niche partitioning between carp (*Cyprinus carpio*) and roach (*Rutilus rutilus*) in experimental polyculture ponds using carbon (δ13C) and nitrogen (δ15N) stable isotopes. Aquaculture. 522, 735162. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735162

Nahon, S., Jaeger, C., Menniti, C., Roucaute, M., Kerherve, P., Mortillaro, J.M., Aubin, J., 2024. Food preferences of fish in integrated multi-trophic aquaculture freshwater ponds based on fatty acids and stable isotopes. Aquat. Living Resour. 37. https://doi.org/10.1051/alr/2024015

Nahon, S., de Brito, G.V., Quental-Ferreira, H., Aubin, J., Jaeger, C., Menniti, C., Kerhervé, P., Larroquet, L., Cunha, M.E., 2023. Food web in Mediterranean coastal integrated multi-trophic aquaculture ponds: Learnings from fatty acids and stable isotope tracers. Aquaculture. 567, 739292. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.739292

Naylor, R.L., Hardy, R.W., Buschmann, A.H., Bush, S.R., Cao, L., Klinger, D.H., Little, D.C., Lubchenco, J., Shumway, S.E., Troell, M., 2021. A 20-year retrospective review of global aquaculture. Nature. 591, 551-563

Neves, M.P., Delariva, R.L., Perkins, D.M., Fialho, C.B., Kratina, P., 2024. Trophic plasticity of omnivorous fishes in natural and human-dominated landscapes. Limnol. Oceanogr. 69, 189-202. https://doi.org/10.1002/lno.12467

Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., Phillips, D.L., 2007. A niche for isotopic ecology. Front. Ecol. Environ. 5, 429-436. https://doi.org/10.1890/060150.01

Nguyen, T.A.T., Jolly, C.M., 2018. Macro-economic and product challenges facing Vietnamese the Pangasius industry. Rev. Fish. Sci. Aquac. 26, 183-194. https://doi.org/10.1080/23308249.2017.1379948

Nhan, D.K., Milstein, A., Verdegem, M.C.J., Verreth, J.A.V., 2006. Food inputs, water quality and nutrient accumulation in integrated pond systems: A multivariate approach. Aquaculture. 261, 160-173. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.07.015

Nhan, D.K., Verdegem, M.C.J., Milstein, A., Verreth, J.A.V., 2008. Water and nutrient budgets of ponds in integrated agriculture–aquaculture systems in the Mekong Delta, Vietnam. Aquacult. Res. 39, 1216-1228. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.01986.x

Nhut, N., Hao, N., Bosma, R., Verreth, J., Verdegem, M., Eding, E., 2017. Quantifying sustainability indicators in striped catfish *Pangasianodon hypophthalmus* downstream and upstream ponds. Aquac. Environ. Interact. 9, 293-309. https://doi.org/10.3354/aei00231

Ni, D.V., Phat, T.D., Lu, T., Tung, P.B.V., Ben, D.C., Vu, D.H., Thai, P.H., Giang, P.H., Tuong, T.P., 2010. Diversified cropping systems in a coastal province of the Mekong Delta, Vietnam: From testing to outscaling, Tropical Deltas and Coastal Zones: Food Production, Communities and Environment at the Land-Water Interface, pp. 223-238. https://doi.org/10.1079/9781845936181.02

Nithirojpakdee, P., Beamish, F.W.H., Boonphakdee, T., 2014. Diet diversity among five co-existing fish species in a tropical river: integration of dietary and stable isotope data. Limnology. 15, 99-107. https://doi.org/10.1007/s10201-013-0418-8

Nurfadillah, N., Hasri, I., Fahma, F., 2022. Polyculture of tilapia (*Oreochromis niloticus*) and lemeduk (*Barbonymus schwanenfeldii*) in floating net cages as a strategy for utilizing natural food, E3S Web of Conferences. EDP Sciences, pp. 01008. https://doi.org/10.1051/e3sconf/202233901008

Odum, W.E., Heald, E.J., 1972. Trophic analyses of an estuarine mangrove community. Bull. Mar. Sci. 22, 671-738

Oertli, B., Frossard, P.-A., 2013. Mares et étangs: Ecologie, conservation, gestion, valorisation. EPFL Press

Oertli, B., Biggs, J., Céréghino, R., Grillas, P., Joly, P., Lachavanne, J.b., 2005. Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction. Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst. 15, 535-540

Omarov, O., Popova, O., 1985. Feeding behavior of pike, *Esox lucius*, and catfish, *Silurus glanis*, in the Arakum Reservoirs of Dagestan. J. Ichthyol. 25, 25-36

Palomares, M., Pauly, D., 1989. A multiple regression model for prediction the food consumption of marine fish populations. Mar. Freshw. Res. 40, 259-273. https://doi.org/10.1071/MF9890259

Panikkar, P., Khan, M.F., Desai, V.R., Shrivastava, N.P., Sharma, A.P., 2015. Characterizing trophic interactions of a catfish dominated tropical reservoir ecosystem to assess the effects of management practices. Environ. Biol. Fishes. 98, 237-247. https://doi.org/10.1007/s10641-014-0255-6

Park, M., Shin, S.K., Do, Y.H., Yarish, C., Kim, J.K., 2018. Application of open water integrated multi-trophic aquaculture to intensive monoculture: A review of the current status and challenges in Korea. Aquaculture. 497, 174-183. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.07.051

Park, R.A., Clough, J.S., Wellman, M.C., 2008. AQUATOX: Modeling environmental fate and ecological effects in aquatic ecosystems. Ecol. Model. 213, 1-15. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.01.015

Parnell, A., Inger, R., 2016. Stable isotope mixing models in R with simmr. URL https://cran. r-project. org/web/packages/simmr/vignettes/simmr. html

Parnell, A.C., Phillips, D.L., Bearhop, S., Semmens, B.X., Ward, E.J., Moore, J.W., Jackson, A.L., Grey, J., Kelly, D.J., Inger, R., 2013. Bayesian stable isotope mixing models. Environmetrics. 24, 387-399. https://doi.org/10.1002/env.2221

Patriche, N., Pecheanu, C., Vasile, M., Talpes, M., Mirea, D., Fetecau, M., Cristea, V., Billard, R., 2002. Rearing the Stellate Sturgeon *Acipenser stellatus* in Mono-and Polyculture with Chinese and Common Carps in Ponds. Internat. Rev. Hydrobiol. 87, 561-568. https://doi.org/10.1002/1522-2632%28200211%2987%3A5%2F6%3C561%3A%3AAID-IROH561%3E3.0.CO%3B2-W

Patricio, J., Ulanowicz, R., Pardal, M., Marques, J., 2006. Ascendency as ecological indicator for environmental quality assessment at the ecosystem level: a case study. Hydrobiologia. 555, 19-30. https://doi.org/10.1007/s10750-005-1102-8

Pěnka, T., Roy, K., Malinovskyi, O., Tomčala, A., Kučera, V., Mráz, J., Policar, T., 2024. Polyculture of pikeperch (*Sander lucioperca*) and Russian sturgeon (*Acipenser*

gueldenstaedtii) using an artificial common pellet – Implications on feed to fish nutrient transfers in recirculating aquaculture system (RAS). Aquaculture Reports. 38, 102288. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2024.102288

Pereira, F.A., Ha, N., Gonçalves, A.F.N., Antunes, H., Valenti, W.C., El Hadi Perez Fabregat, T., 2018. Can the polyculture with South American catfish improve the feeding efficiency of rainbow trout culture? Aquacult. Int. 26, 487-493. https://doi.org/10.1007/s10499-017-0234-y

Persic, A., Roche, H., Ramade, F., 2004. Stable carbon and nitrogen isotope quantitative structural assessment of dominant species from the Vaccarès Lagoon trophic web (Camargue Biosphere Reserve, France). Estuar. Coast. Shelf Sci. 60, 261-272. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.01.009

Perveen, S., Khan, N., Yin, F., Rasool, F., Wang, C., Butt, M., Irm, M., 2023. Development of *Pangasius hypophthalmus* polyculture production in Pakistan when cultured with freshwater and Chinese carps. Aquacult. Int. 31, 2727-2741. https://doi.org/10.1007/s10499-023-01102-

Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. Annu. Rev. Ecol. Syst., 293-320. https://www.jstor.org/stable/2097134

Petta, J.C., Shipley, O.N., Wintner, S.P., Cliff, G., Dicken, M.L., Hussey, N.E., 2020. Are you really what you eat? Stomach content analysis and stable isotope ratios do not uniformly estimate dietary niche characteristics in three marine predators. Oecologia. 192, 1111-1126. https://doi.org/10.1007/s00442-020-04628-6

Phan, L.T.T., Kals, J., Masagounder, K., Mas-Muñoz, J., Schrama, J.W., 2021. Energy utilisation efficiencies of digested protein, fat and carbohydrates in striped catfish (*Pangasius hypophthalmus*) for whole body and fillet growth. Aquaculture. 544, 737083. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737083

Phillips, D.L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., Moore, J.W., Parnell, A.C., Semmens, B.X., Ward, E.J., 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. Canadian Journal of Zoology. 92, 823-835.

https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127

Phong, L.T., van Dam, A.A., Udo, H.M.J., van Mensvoort, M.E.F., Tri, L.Q., Steenstra, F.A., van der Zijpp, A.J., 2010. An agro-ecological evaluation of aquaculture integration into farming systems of the Mekong Delta. Agric., Ecosyst. Environ. 138, 232-241. https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.05.004

Phuong, N.T., Oanh, D.T.H., 2010. Striped catfish aquaculture in Vietnam: a decade of unprecedented development, Success stories in Asian aquaculture. Springer, pp. 131-147. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3087-0_7

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Team, R.C., 2007. Linear and nonlinear mixed effects models. R package version. 3, 1-89. https://rdrr.io/cran/nlme/

Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., 1999. Differential fractionation of δ13C and δ15N among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. Funct. Ecol. 13, 225-231. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00301.x

Policar, T., Stejskal, V., Kristan, J., Podhorec, P., Svinger, V., Blaha, M., 2013. The effect of fish size and stocking density on the weaning success of pond-cultured pikeperch Sander lucioperca L. juveniles. Aquacult. Int. 21, 869-882. https://doi.org/10.1007/s10499-012-9563-z

Polovina, J.J., 1984. Model of a coral reef ecosystem. Coral Reefs. 3, 1-11. https://doi.org/10.1007/BF00306135

Pool, T., Holtgrieve, G., Elliott, V., McCann, K., McMeans, B., Rooney, N., Smits, A., Phanara, T., Cooperman, M., Clark, S., Phen, C., Chhuoy, S., 2017. Seasonal increases in fish trophic niche plasticity within a flood-pulse river ecosystem (Tonle Sap Lake, Cambodia). Ecosphere. 8, e01881. https://doi.org/10.1002/ecs2.1881

Post, D.M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. Ecology. 83, 703-718. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2

Pratiwy, F.M., Haetami, K., Sinaga, J.A., 2023. Exploring fish eating habits: Factors influencing feeding behavior in tropical fish. Asian J. Fish. Aquat. Res. 23, 1-7

Prein, M., 2007. Comparative analysis of material flows in low input carp and poultry farming: an overview of concepts and methodology. in: Bartley, D.M., Brugère, C., Soto, D., Gerber, P., Harvey, B. (Eds.), Comparative assessment of the environmental costs of aquaculture and other food production sectors: methods for meaningful comparisons. FAO, Rome, pp. 183-200

Qian, J., Wan, T., Ye, Y., Li, J., Toda, T., Li, H., Sekine, M., Takayama, Y., Koga, S., Shao, S., Fan, L., Xu, P., Zhou, W., 2023. Insight into the formation mechanism of algal biofilm in soy sauce wastewater. Journal of Cleaner Production. 394, 136179. https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2023.136179

R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rahman, M., Verdegem, M., Nagelkerke, L., Wahab, M., Milstein, A., Verreth, J., 2006. Growth, production and food preference of rohu *Labeo rohita* (H.) in monoculture and in polyculture with common carp *Cyprinus carpio* (L.) under fed and non-fed ponds. Aquaculture. 257, 359-372. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.03.020

Rahman, M.M., 2015a. Effects of co-cultured common carp on nutrients and food web dynamics in rohu aquaculture ponds. Aquac. Environ. Interact. 6, 223-232. https://doi.org/10.3354/aei00127

Rahman, M.M., 2015b. Role of common carp (*Cyprinus carpio)* in aquaculture production systems. Front. Life Sci. 8, 399-410. https://doi.org/10.1080/21553769.2015.1045629

Rahman, M.M., Verdegem, M.C.J., 2007. Multi-species fishpond and nutrient balance, Fishponds in Farming Systems, pp. 79-88. https://doi.org/10.3920/978-90-8686-596-3

Rahman, M.M., Kadowaki, S., Balcombe, S.R., Wahab, M.A., 2010. Common carp (*Cyprinus carpio* L.) alters its feeding niche in response to changing food resources: direct observations in simulated ponds. Ecol. Res. 25, 303-309. https://doi.org/10.1007/s11284-009-0657-7

Rahman, M.M., Jo, Q., Gong, Y.G., Miller, S.A., Hossain, M.Y., 2008a. A comparative study of common carp (*Cyprinus carpio* L.) and calbasu (*Labeo calbasu* Hamilton) on bottom soil resuspension, water quality, nutrient accumulations, food intake and growth of fish in simulated rohu (*Labeo rohita* Hamilton) ponds. Aquaculture. 285, 78-83. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.08.002

Rahman, M.M., Nagelkerke, L.A.J., Verdegem, M.C.J., Wahab, M.A., Verreth, J.A.J., 2008b. Relationships among water quality, food resources, fish diet and fish growth in polyculture ponds: A multivariate approach. Aquaculture. 275, 108-115. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.01.027

Rahman, M.M., Verdegem, M.C.J., Nagelkerke, L.A.J., Wahab, M.A., Verreth, J.A.J., 2008c. Swimming, grazing and social behaviour of rohu *Labeo rohita* (Hamilton) and common carp *Cyprinus carpio* (L.) in tanks under fed and non-fed conditions. Appl. Anim. Behav. Sci. 113, 255-264. https://doi.org/10.1016/j.applanim.2007.09.008

Reid, C.H., Patrick, P.H., Rytwinski, T., Taylor, J.J., Willmore, W.G., Reesor, B., Cooke, S.J., 2022. An updated review of cold shock and cold stress in fish. J. Fish Biol. 100, 1102-1137. https://doi.org/10.1111/jfb.15037

Reynolds, C.S., 2006. The ecology of phytoplankton. Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511542145

Richardson, D.C., Holgerson, M.A., Farragher, M.J., Hoffman, K.K., King, K.B.S., Alfonso, M.B., Andersen, M.R., Cheruveil, K.S., Coleman, K.A., Farruggia, M.J., Fernandez, R.L., Hondula, K.L., López Moreira Mazacotte, G.A., Paul, K., Peierls, B.L., Rabaey, J.S., Sadro, S., Sánchez, M.L., Smyth, R.L., Sweetman, J.N., 2022. A functional definition to distinguish ponds from lakes and wetlands. Scientific Reports. 12, 10472. https://doi.org/10.1038/s41598-022-14569-0

Richardson, J.S., 1993. Limits to productivity in streams: evidence from studies of macroinvertebrates. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 9-15

Robinson, K.F., DuFour, M., Jones, M., Herbst, S., Newcomb, T., Boase, J., Brenden, T., Chapman, D., Dettmers, J., Francis, J., Hartman, T., Kočovský, P., Locke, B., Mayer, C., Tyson, J., 2021. Using decision analysis to collaboratively respond to invasive species threats: A case study of Lake Erie grass carp (*Ctenopharyngodon idella*). J. Great Lakes Res. 47, 108-119. https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.03.018

Rodde, C., De Verdal, H., Lefebvre, S.b., Menniti, C., Vandeputte, M., Clota, F., Allal, F., McKenzie, D.J., Benzie, J.A., Nahon, S., 2020. Variations in isotope incorporation rates and trophic discrimination factors of carbon and nitrogen stable isotopes in scales from three European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) populations. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 533, 151468. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151468

Ross, L., Telfer, T., Falconer, L., Soto, D., Aguilar-Manjarrez, J., Asmah, R., Bermúdez, J., Beveridge, M., Byron, C., Clément, A., 2013. Carrying capacities and site selection within the ecosystem approach to aquaculture. Site selection and carrying capacities for inland and coastal aquaculture. 19

Rothuis, A.J., Duong, L.T., Richter, C.J.J., Ollevier, F., 1998. Polyculture of silver barb, *Puntius gonionotus* (Bleeker), Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.), and common carp, *Cyprinus carpio* L., in Vietnamese ricefields: Feeding ecology and impact on rice and ricefield environment. Aquacult. Res. 29, 649-660. https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.1998.00255.x

Roucaute, M., Aubin, J., Nahon, S., Jaeger, C., 2024. Influence of a new fishpond design on invertebrate community biodiversity and secondary production. Aquat. Living Resour. 37, 15. https://doi.org/10.1051/alr/2024013

Roy, M., Salam, M., Hossain, M.B., Shamsuddin, M., 2013. Feasibility study of aquaponics in polyculture pond. World Applied Sciences Journal. 23, 588-592. https://doi.org/10.5829/idosi.wasj.2013.23.05.74168

Roy, N., Kohinoor, A., Wahab, M., Thilsted, S., 2002. Evaluation of performance of carp-SIS polyculture technology in the rural farmers' pond. Asian Fish. Sci. 15, 41-50. https://doi.org/10.33997/j.afs.2002.15.1.005

Ruddle, K., Christensen, V., 1993. An energy flow model of the mulberry dike-carp pond farming system of the Zhujiang Delta, Guangdong Province, China, Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM, Manila, pp. 48-55

Ryther, J.H., Yentsch, C.S., 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data 1. Limnol. Oceanogr. 2, 281-286. https://doi.org/10.1002/lno.1957.2.3.0281

Sadras, V.O., Villalobos, F.J., Fereres, E., 2016. Radiation interception, radiation use efficiency and crop productivity. in: Villalobos, F., Fereres, E. (Ed.), Principles of agronomy for sustainable agriculture. Springer, Cham. , pp. 169-188. https://doi.org/10.1007/978-3-319-46116-8_13

Sahu, P.K., Jena, J.K., Das, P.C., Mondal, S., Das, R., 2007. Production performance of *Labeo calbasu* (Hamilton) in polyculture with three Indian major carps *Catla catla* (Hamilton), *Labeo rohita* (Hamilton) and *Cirrhinus mrigala* (Hamilton) with provision of fertilizers, feed and periphytic substrate as varied inputs. Aquaculture. 262, 333-339. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.11.016

Sarkar, M., Khan, S., Haque, M., Haq, M., 2006. Evaluation of growth and water quality in pangasiid catfish (*Pangasius hypophthalmus*) monoculture and polyculture with silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*). Journal of the Bangladesh Agricultural University. 4, 339-346. https://doi.org/10.22004/ag.econ.276565

Sayer, C.D., Davidson, T.A., Jones, J.I., 2010. Seasonal dynamics of macrophytes and phytoplankton in shallow lakes: a eutrophication-driven pathway from plants to plankton? Freshwat. Biol. 55, 500-513. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02365.x

Schreckenbach, K., Knosche, R., Ebert, K., 2001. Nutrient and energy content of freshwater fishes. J. Appl. Ichthyol. 17, 142-144. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2001.00295.x

Schroeder, G.L., 1983. Stable isotope ratios as naturally occurring tracers in the aquaculture food web. Aquaculture. 30, 203-210. https://doi.org/10.1016/0044-8486(83)90162-X

Schultz, S., Vallant, B., Kainz, M.J., 2012. Preferential feeding on high quality diets decreases methyl mercury of farm-raised common carp (*Cyprinus carpio* L.). Aquaculture. 338-341, 105-110. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.01.006

Seaburg, K.G., Moyle, J.B., 1964. Feeding habits, digestive rates, and growth of some Minnesota warmwater fishes. Trans. Am. Fish. Soc. 93, 269-285. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1964)93[269:FHDRAG]2.0.CO;2

Seshagiri, B., Mishra, S.S., Swain, S.K., Pillai, B.R., Satyavati, C., Sravanti, Y., Rangacharyulu, P., Rathod, R., Ratnaprakash, V., 2013. Sustainability of striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*, Sauvage, 1878) culture in Andhra Pradesh, India. Methods. 9, 168-179. https://doi.org/10.22271/fish.2021.v9.i2c.2443

Šetlíková, I., Bláha, M., Edwards-Jonášová, M., Dvořák, J., Burianová, K., 2016. Diversity of phytophilous macroinvertebrates in polycultures of semi-intensively managed fishponds. Limnologica. 60, 59-67. https://doi.org/10.1016/j.limno.2016.07.001

Shafiullah, M., Siddique, M.A.B., Rahman, M.S., Mahalder, B., Ali, A., Rahmatullah, S., 2019. Effect of different stocking ratios on the production and survival of indigenous carps and pangas (*Pangasius hypophthalmus*) in a pond system. Int. J. Fish. Aquat. Stud. 7, 19-24

Sharma, K.R., Leung, P., Chen, H., Peterson, A., 1999. Economic efficiency and optimum stocking densities in fish polyculture: an application of data envelopment analysis (DEA) to Chinese fish farms. Aquaculture. 180, 207-221. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00202-1

Sharma, P., Gyalog, G., Varga, M., 2025. Unified process model-based assessment of environmental interactions and ecosystem services of a managed fishpond-reed agroecosystem. Ecol. Model. 506, 111151. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2025.111151

Shurin, J.B., Clasen, J.L., Greig, H.S., Kratina, P., Thompson, P.L., 2012. Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function. Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci. 367, 3008-3017. https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0243

Søndergaard, M., Liboriussen, L., Pedersen, A.R., Jeppesen, E., 2008. Lake Restoration by Fish Removal: Short- and Long-Term Effects in 36 Danish Lakes. Ecosystems. 11, 1291-1305. https://doi.org/10.1007/s10021-008-9193-5

Souma, R., Katano, I., Doi, H., Takahara, T., Minamoto, T., 2023. Comparing environmental DNA with whole pond survey to estimate the total biomass of fish species in ponds. Freshwat. Biol. 68, 727-736. https://doi.org/10.1111/fwb.14059

Spataru, P., Wohlfarth, G.W., Hulata, G., 1983. Studies on the natural food of different fish species in intensively manured polyculture ponds. Aquaculture. 35, 283-298. https://doi.org/10.1016/0044-8486(83)90101-1

Sreekanth, G.B., Mujawar, S., Lal, D.M., Mayekar, T., Stephen, J., Raghavan, R., Kumar, A.B., Ingole, B.S., 2022. Modelling the mixed impacts of multiple invasive alien fish species in a closed freshwater ecosystem in India. Environ. Sci. Pollut. Res. 29, 58278-58296. https://doi.org/10.1007/s11356-022-19794-8

Srithong, N., Jensen, K.R., Jarernpornnipat, A., 2021. Application of the Ecopath model for evaluation of ecological structure and function for fisheries management: A case study from fisheries in coastal Andaman Sea, Thailand. Regional Studies in Marine Science. 47, 101972. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101972

Stanivuk, J., Berzi-Nagy, L., Gyalog, G., Ardó, L., Vitál, Z., Plavša, N., Krstović, S., Fazekas, G.L., Horváth, Á., Ljubobratović, U., 2024. The rank of intensification factors strength in intensive pond production of common carp (Cyprinus carpio L.). Aquaculture. 583, 740584. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.740584

Stanković, V., Marković, A., Pantović, J., Mesaroš, G., Batrićević, A., 2023. The need for unique international legal protection of pond habitats. Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst. 33, 1369-1386. https://doi.org/10.1002/aqc.4008

Steffens, W., 2011. Great cormorant *Phalacrocorax carbo* is threatening fish populations and sustainable fishing in Europe, Am. Fish. Soc. Symp., pp. 189-200

Stickney, R.R., 2013. Polyculture in aquaculture, Sustainable Food Production. Springer, pp. 1366-1368. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0851-3_176

Stock, B.C., Jackson, A.L., Ward, E.J., Parnell, A.C., Phillips, D.L., Semmens, B.X., 2018. Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. PeerJ. 6, e5096

Sultana, S., Rahman, M., Jackshay, K., Hasan, K., 2020. Effect of different amounts of feeds on growth and production of fishes in pond polyculture. International Journal of Agricultural Research, Innovation and Technology. 10, 128-136. https://doi.org/10.3329/ijarit.v10i2.51586

Svanbäck, R., Persson, L., 2004. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. J. Anim. Ecol. 73, 973-982. https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00868.x

Szczepkowski, M., Szczepkowska, B., 2006. Effects of the polyculture of juvenile stages of northern pike (*Esox lucius* L.) and sturgeon in recirculating systems. 9 (1), 25. http://www.ejpau.media.pl/volume9/issue1/art-25.html

Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., Usseglio-Polatera, P., 2010. Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie. CNRS éditions Paris

Tacon, A.G., 2020. Trends in global aquaculture and aquafeed production: 2000–2017. Rev. Fish. Sci. Aquac. 28, 43-56

Talde, C.M., Mamaril SR, A.C., Palomares, M.L.D., 2004. The diet composition of some economically important fishes in the three floodplain lakes in Agusan Marsh wildlife sanctuary in the Philippines. Sri Lanka J. Aquat. Sci. 9. https://doi.org/10.4038/sljas.v9i1.7465

Tarigan, N.B., Verdegem, M., Ekasari, J., Keesman, K.J., 2025. Natural food web in farm scale models in fish aquaculture. Rev. Aquac. 17, e70044. https://doi.org/10.1111/raq.70044

Teichert-Coddington, D.R., 1996. Effect of stocking ratio on semi-intensive polyculture of *Colossoma macropomum* and *Oreochromis niloticus* in Honduras, Central America. Aquaculture. 143, 291-302. https://doi.org/10.1016/0044-8486(96)01271-9

Tesfaye, A., Getahun, A., Fetahi, T., 2020. Food and feeding habits of the juvenile and adult Common carp (*Cyprinus carpio*) in Lake Ziway, Ethiopia. Ethiop. J. Sci. 43, 77-87

Tezzo, X., Bush, S.R., Oosterveer, P., Belton, B., 2021. Food system perspective on fisheries and aquaculture development in Asia. Agriculture and Human Values. 38, 73-90. https://doi.org/10.1007/s10460-020-10037-5

Thilsted, S.H., Thorne-Lyman, A., Webb, P., Bogard, J.R., Subasinghe, R., Phillips, M.J., Allison, E.H., 2016. Sustaining healthy diets: The role of capture fisheries and aquaculture for improving nutrition in the post-2015 era. Food Policy. 61, 126-131. https://doi.org/10.1016/j.foodpol.2016.02.005

Thomas, K., Nielsen, T.G., 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 1. Copepods. Limnol. Oceanogr. 39, 493-507. https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.3.0493

Thomas, M., Pasquet, A., Aubin, J., Nahon, S., Lecocq, T., 2021. When more is more: taking advantage of species diversity to move towards sustainable aquaculture. Biol. Rev. 96, 767-784. https://doi.org/10.1111/brv.12677

Thomas, M., Lecocq, T., Abregal, C., Nahon, S., Aubin, J., Jaeger, C., Wilfart, A., Schaeffer, L., Ledoré, Y., Puillet, L., Pasquet, A., 2020. The effects of polyculture on behaviour and production of pikeperch in recirculation systems. Aquaculture Reports. 17, 100333. https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100333

Thomaz, S.M., Cardozo, A.L.P., Quirino, B.A., Yofukuji, K.Y., Aleixo, M.H.F., Fugi, R., 2025. A review of the ecological role of aquatic macrophytes on freshwater fish. Hydrobiologia. 852, 3257-3290. https://doi.org/10.1007/s10750-025-05819-z

Toruan, R.L., Dina, R., Coggins, L.X., Ghadouani, A., 2022. Hydrological regime and fish predation regulate the zooplankton community size structure in a tropical floodplain lake. Water. 14, 2518. https://doi.org/10.3390/w14162518

Tran, V.L.T., Barnes, A.C., Samsing, F., Vu, U.N., Wiley, K., 2025. Striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*) farmers' perspectives on challenges and health management practices in the Mekong Delta, Vietnam: A qualitative study. Preventive Veterinary Medicine. 239, 106527. https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2025.106527

Tripp-Valdez, A., Arreguín-Sánchez, F., 2009. The use of stable isotopes and stomach contents to identify dietary components of the spotted rose snapper, *Lutjanus guttatus* (steindachner, 1869), off the eastern coast of the southern Gulf of California. Journal of Fisheries and Aquatic Science. 4, 274-284. https://doi.org/10.3923/jfas.2009.274.284

Troell, M., Naylor, R.L., Metian, M., Beveridge, M., Tyedmers, P.H., Folke, C., Arrow, K.J., Barrett, S., Crépin, A.-S., Ehrlich, P.R., 2014. Does aquaculture add resilience to the global food system? Proceedings of the National Academy of Sciences. 111, 13257-13263

Tronstad, L.M., Hall, R.O., Jr., Koel, T.M., Gerow, K.G., 2010. Introduced Lake Trout Produced a Four-Level Trophic Cascade in Yellowstone Lake. Trans. Am. Fish. Soc. 139, 1536-1550. https://doi.org/10.1577/t09-151.1

Trueman, C.N., Moore, A., 2007. Use of the stable isotope composition of fish scales for monitoring aquatic ecosystems, Terrestrial Ecology. Elsevier, pp. 145-161. https://doi.org/10.1016/S1936-7961(07)01010-X

Tumolo, B.B., Flinn, M.B., 2019. Diet of invasive silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in a mainstem reservoir ecosystem. J. Ky. Acad. Sci. 79, 3-11. https://doi.org/10.3101/1098-7096-79.1.3

Ulikowski, D., Szczepkowski, M., Szczepkowska, B., 2003. Preliminary studies of intensive wels catfish (*Silurus glanis* L.) and sturgeon (*Acipenser* sp.) pond cultivation. Arch. Pol. Fish. 11, 295-300

Vaishali, Mandal, A., Holeyappa, S.A., Khairnar, S.O., Barik, S., Tyagi, A., Surasani, V.K.R., 2024. Growth performance, health status and flesh quality of striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*) reared in variable stocking densities in biofloc system. Aquaculture. 590. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.741047

Valenti, W.C., Kimpara, J.M., Preto, B.d.L., Moraes-Valenti, P., 2018. Indicators of sustainability to assess aquaculture systems. Ecol. Indic. 88, 402-413. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.068

Vallet, F., Eynard, B., Millet, D., Mahut, S.G., Tyl, B., Bertoluci, G., 2013. Using eco-design tools: An overview of experts' practices. Design Studies. 34, 345-377. https://doi.org/10.1016/j.destud.2012.10.001

van der Veer, G., Nentwig, W., 2015. Environmental and economic impact assessment of alien and invasive fish species in Europe using the generic impact scoring system. Ecol. Freshwat. Fish. 24, 646-656. https://doi.org/10.1111/eff.12181

van Riel, A.-J., Nederlof, M.A.J., Chary, K., Wiegertjes, G.F., de Boer, I.J.M., 2023. Feed-food competition in global aquaculture: Current trends and prospects. Rev. Aquac. 15, 1142-1158. https://doi.org/10.1111/raq.12804

Van Viet, T., Van Hoa, A., Giang, H.T., Ut, V.N., 2023. Variation of water quality in intensive aquaculture areas of the Mekong Delta, Vietnam. Asian Fish. Sci. 36. https://doi/10.33997/j.afs.2023.36.2.005

Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B., 1999. Primary consumer $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ and the trophic position of aquatic consumers. Ecology. 80, 1395-1404. http://www.jstor.org/stable/177083

Vander Zanden, M.J., Clayton, M.K., Moody, E.K., Solomon, C.T., Weidel, B.C., 2015. Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: a literature synthesis. PLOS ONE. 10, e0116182. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116182

Vanovac, S., Howard, D., Monk, C.T., Arlinghaus, R., Giabbanelli, P.J., 2021. Network analysis of intra-and interspecific freshwater fish interactions using year-around tracking. J. R. Soc. Interface. 18, 20210445. https://doi.org/10.1098/rsif.2021.0445

Varga, M., Berzi-Nagy, L., Csukas, B., Gyalog, G., 2020. Long-term dynamic simulation of environmental impacts on ecosystem-based pond aquaculture. Environ. Model. Software. 134, 17. https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2020.104755

Verdegem, M., Kabir, K., Phillips, M., 2023. Nutritious pond: enhancing protein use efficiency in aquaculture systems, Our future proteins. VU University Press, pp. 163-173

Von Bertalanffy, L., 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). Human biology. 10, 181-213. https://www.jstor.org/stable/41447359

Vromant, N., Chau, N.T.H., Ollevier, F., 2001. The effect of rice seeding rate and fish stocking on the floodwater ecology of the rice field in direct-seeded, concurrent rice-fish systems. Hydrobiologia. 445, 151-164. https://doi.org/10.1023/A:1017509514555

Wahab, M., Ahmed, Z., Islam, M.A., Haq, M., Rahmatullah, S., 1995. Effects of introduction of common carp, Cyprinus carpio (L.), on the pond ecology and growth of fish in polyculture. Aquacult. Res. 26, 619-628

Wahl, D.H., Wolfe, M.D., Santucci, V.J., Freedman, J.A., 2011. Invasive carp and prey community composition disrupt trophic cascades in eutrophic ponds. Hydrobiologia. 678, 49-63. https://doi.org/10.1007/s10750-011-0820-3

Wang, H., Tang, C., Zhang, S., Wu, C., Zhang, H., 2025. Structural characterization and comparative analysis of the food web in China's largest freshwater Lake. Ecol. Indic. 178, 113970. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2025.113970

Wang, M., Lu, M., 2016. Tilapia polyculture: a global review. Aquacult. Res. 47, 2363-2374. https://doi.org/10.1111/are.12708

Weber, M.J., Brown, M.L., 2009. Effects of common carp on aquatic ecosystems 80 years after "carp as a dominant": ecological insights for fisheries management. Rev. Fish. Sci. 17, 524-537. https://doi.org/10.1080/10641260903189243

Weimin, M., Mengqing, L., 2007. Analysis of feeds and fertilizers for sustainable aquaculture development in China. in: Hasan, M.R., Hecht, T., De Silva, S.S., Tacon, A.G.J. (Eds.), Study and analysis of feeds and fertilizers for sustainable aquaculture development. FAO, Rome, pp. 141-190

Weitzman, J., Filgueira, R., 2020. The evolution and application of carrying capacity in aquaculture: towards a research agenda. Rev. Aquac. 12, 1297-1322. https://doi.org/10.1111/raq.12383

Wentzky, V.C., Tittel, J., Jäger, C.G., Bruggeman, J., Rinke, K., 2020. Seasonal succession of functional traits in phytoplankton communities and their interaction with trophic state. J. Ecol. 108, 1649-1663. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13395

Wezel, A., Robin, J., Guerin, M., Arthaud, F., Vallod, D., 2013. Management effects on water quality, sediments and fish production in extensive fish ponds in the Dombes region, France. Limnologica. 43, 210-218. https://doi.org/10.1016/j.limno.2012.11.003

Whiles, M.R., Gladyshev, M.I., Sushchik, N.N., Makhutova, O.N., Kalachova, G.S., Peterson, S.D., Regester, K.J., 2010. Fatty acid analyses reveal high degrees of omnivory and dietary plasticity in pond-dwelling tadpoles. Freshwat. Biol. 55, 1533-1547. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02364.x

Whitehouse, G.A., Aydin, K.Y., 2020. Assessing the sensitivity of three Alaska marine food webs to perturbations: an example of Ecosim simulations using Rpath. Ecol. Model. 429, 109074. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109074

Whitehouse, G.A., Aydin, K.Y., Hollowed, A.B., Holsman, K.K., Cheng, W., Faig, A., Haynie, A.C., Hermann, A.J., Kearney, K.A., Punt, A.E., Essington, T.E., 2021. Bottom–up impacts of forecasted climate change on the eastern Bering Sea food web. Front. Mar. Sci. 8. https://doi.org/10.3389/fmars.2021.624301

Woynarovich, A., Moth-Poulsen, T., Péteri, A., 2010. Carp polyculture in Central and Eastern Europe, the Caucasus and Central Asia: a manual, FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper. No. 554. Rome, FAO., pp. 73

Xia, B., Gao, Q.-F., Dong, S., Shin, P.K., Wang, F., 2013. Uptake of farming wastes by silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* in polyculture ponds of grass carp

Ctenopharyngodon idella: Evidence from C and N stable isotopic analysis. Aquaculture. 404, 8-14. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.04.012

Xiao, S., Liu, X., Zhou, R., Zhao, Y., Sun, Z., 2024. Energy flow analysis of grass carp pond system based on Ecopath model. Environ. Sci. Pollut. Res. 31, 10184-10197. https://doi.org/10.1007/s11356-023-27154-3

Xu, S., Chen, Z., Li, S., He, P., 2011a. Modeling trophic structure and energy flows in a coastal artificial ecosystem using mass-balance Ecopath model. Estuar. Coast. 34, 351-363. https://doi.org/10.1007/s12237-010-9323-0

Xu, S., Chen, Z., Li, C., Huang, X., Li, S., 2011b. Assessing the carrying capacity of tilapia in an intertidal mangrove-based polyculture system of Pearl River Delta, China. Ecol. Model. 222, 846-856. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.11.014

Yang, T., Li, D., Xu, Q., Zhu, Y., Zhu, Z., Leng, X., Zhao, D., An, S., 2024. Effects of a fishing ban on the ecosystem stability and water quality of a plateau lake: A case study of caohai lake, China. Water. 16, 782. https://doi.org/10.3390/w16050782

Yao, X., Huang, G., Xie, P., Xu, J., 2016. Trophic niche differences between coexisting omnivores silver carp and bighead carp in a pelagic food web. Ecol. Res. 31, 831-839. https://doi.org/10.1007/s11284-016-1393-4

Yep, B., Zheng, Y., 2019. Aquaponic trends and challenges–A review. Journal of Cleaner Production. 228, 1586-1599

Yin, C., He, W., Guo, L., Gong, L., Yang, Y., Yang, J., Ni, L., Chen, Y., Jeppesen, E., 2022. Can top-down effects of planktivorous fish removal be used to mitigate cyanobacterial blooms in large subtropical highland lakes? Water Res. 218, 118483. https://doi.org/10.1016/j.watres.2022.118483

Yuan, Y., Feng, J., Xian, W., Zhang, H., 2022. Analysis of the ecosystem characteristics and ecological carrying capacity of the main commercial fish in the artificial reef ecosystem in Laizhou bay using the Ecopath model. Sustainability. 14, 13933. https://doi.org/10.3390/su142113933

Zannat, M.M., Hossain, F., Rahman, U.O., Rohani, M.F., Shahjahan, M., 2023. An overview of climate-driven stress responses in striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*) – prospects in aquaculture. Asian J. Med. Biol. Res. 9, 70-88. https://doi.org/10.3329/ajmbr.v9i3.66474

Zapletal, T.s., Mareš, J., Jurajda, P., Všetičková, L., 2014. The food of roach, *Rutilus rutilus* (Actinopterygii: Cypriniformes: Cyprinidae), in a biomanipulated water supply reservoir. Acta Ichthyol. Pisc. 44, 15-22. https://doi.org/10.3750/AIP2014.44.1.03

Zdenek, R., Lososova, J., Mraz, J., 2025. Long-term trends in the economic viability of pond aquaculture in Central Europe - The example of Czechia. Aquaculture. 598. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.742069

Zelnik, Y.R., Manzoni, S., Bommarco, R., 2022. The coordination of green-brown food webs and their disruption by anthropogenic nutrient inputs. Global Ecol. Biogeogr. 31, 2270-2280. https://doi.org/10.1111/geb.13576

Zhang, C., Zhou, Y., Špoljar, M., Fressl, J., Tomljanović, T., Rama, V., Kuczyńska-Kippen, N., 2023a. How can top-down and bottom-up manipulation be used to mitigate eutrophication? Mesocosm experiment driven modeling zooplankton seasonal dynamic approach in the trophic cascade. Water Res. 243, 120364. https://doi.org/10.1016/j.watres.2023.120364

Zhang, K., Jiang, J., Li, Z., Yu, E., Gong, W., Xia, Y., Tian, J., Li, H., Xie, W., Xie, J., 2024. Evaluating the effects and mechanisms of the eco–substrate in aquaculture environment restoration from an ecosystem perspective via the Ecopath model. Sustainability. 16, 2955. https://doi.org/10.3390/su16072955

Zhang, L., Liu, J., 2014. AQUATOX coupled foodweb model for ecosystem risk assessment of Polybrominated diphenyl ethers (PBDEs) in lake ecosystems. Environ. Pollut. 191, 80-92. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.04.013

Zhang, M., Wang, Y., Gu, B., Li, Y., Zhu, W., Zhang, L., Yang, L., Li, X., 2019. Resources utilization and trophic niche between silver carp and bighead carp in two mesotrophic

deep reservoirs. J. Freshwat. Ecol. 34, 199-212. https://doi.org/10.1080/02705060.2018.1560368

Zhang, S.-Y., Li, G., Wu, H.-B., Liu, X.-G., Yao, Y.-H., Tao, L., Liu, H., 2011. An integrated recirculating aquaculture system (RAS) for land-based fish farming: The effects on water quality and fish production. Aquacult. Eng. 45, 93-102. https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2011.08.001

Zhang, T., Zhang, L., Yin, T., You, J., Liu, R., Huang, Q., Shi, L., Wang, L., Liao, T., Wang, W., Ma, H., 2023b. Recent understanding of stress response on muscle quality of fish: From the perspective of industrial chain. Trends Food Sci. Technol. 140, 104145. https://doi.org/10.1016/j.tifs.2023.104145

Zhou, B., Dong, S., Wang, F., 2015. Trophic structure and energy fluxes in a grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) cultured pond ecosystem. Aquacult. Int. 23, 1313-1324. https://doi.org/10.1007/s10499-015-9886-7

Zhou, M., Carlotti, F., Zhu, Y., 2010. A size-spectrum zooplankton closure model for ecosystem modelling. J. Plankton Res. 32, 1147-1165. https://doi.org/10.1093/plankt/fbq054

Annexes

Annexe I. Matériel supplémentaire du chapitre II

Table SII.1. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) ($cycle^{-1}$), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} $cycle^{-1}$); Q:B ratio of food consumption to the biomass ($cycle^{-1}$); Feed import (g m^{-2} $cycle^{-1}$) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond D01 in Dombes

Functional group	B	P:B	Q:B	BA	Emigration	Feed import	EE
White fish	0.960	0.945	6.027	0.570	0	0	0.628
White fish (juv)	2.274	1.575	6.528	2.541	0	0	0.767
Tench (juv)	0.251	2.478	6.389	0.502	0	0	0.979
Tench	1.347	0.448	5.661	0.171	0	0	0.283
Black bass	0.093	0.967	2.091	0.066	0	0	0.734
Black bass (juv)	0.434	2.490	3.144	0.868	0	0	0.854
Macroinvertebrates	0.893	6.080	20.267	-	0	0	0.903
Zooplankton	0.235	37.170	123.900	-	0	0	0.946
Macrophytes	**111.234**	0.047	-	-	0	0	**0.490**
Phytoplankton	6.896	84.059	-	-	0	0	0.061
Feed	0.101	-	-	-	0	23.407	0.180
Detritus	1.728	-	-	-	0	0	0.039

juv: juvenile; bold values were fixed

Table SII.2. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) ($cycle^{-1}$), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} $cycle^{-1}$); Q:B ratio of food consumption to the biomass ($cycle^{-1}$); Feed import (g m^{-2} $cycle^{-1}$) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond D02 in Dombes

Functional group	B	P:B	Q:B	BA	Emigration	Feed import	EE
White fish	1.669	1.408	6.199	1.792	0	0	0.775
Tench (juv)	0.424	2.546	6.943	0.848	0	0	0.857
Tench	0.842	0.857	5.391	0.522	0	0	0.723
Pike perch (juv)	0.095	2.447	3.078	0.191	0	0	0.822
Pike perch	0.142	0.472	1.995	0.044	0	0	0.656
Sturgeon	0.111	1.125	2.081	-	0.102	0	0.817
Crucian carp	2.610	2.471	6.572	5.219	0	0	0.814
Macroinvertebrates	1.201	5.720	19.067	-	0	0	0.996
Zooplankton	0.851	53.640	178.800	-	0	0	0.680
Macrophytes	**111.234**	0.126	-	-	0	0	**0.490**
Phytoplankton	1.848	188.350	-	-	0	0	0.293
Feed	0.034	-	-	-	0	7.260	0.710
Detritus	0.962	-	-	-	0	0	0.168

juv: juvenile; values in bold were fixed

Table SII.3. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) ($cycle^{-1}$), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} $cycle^{-1}$); Q:B ratio of food consumption to the biomass ($cycle^{-1}$); Feed import (g m^{-2} $cycle^{-1}$) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond D03 in Dombes

Functional group	B	P:B	Q:B	BA	Emigration	Feed import	EE
Common carp	8.772	1.404	5.429	9.331	0	0	0.758
Grass carp	1.161	1.200	5.004	1.100	0	0	0.790
White fish	4.679	2.093	6.856	6.173	0	0	0.652
Tench	0.045	2.536	5.924	0.090	0	0	0.923
Sturgeon	0.748	0.618	2.046	-	0.216	0	0.467
Macroinvertebrates	0.376	3.630	12.100	-	0	0	0.914
Zooplankton	2.443	77.210	257.350	-	0	0	0.923
Macrophytes	**111.234**	2.847	-	-	0	0	**0.490**
Phytoplankton	7.972	93.59	-	-	0	0	0.285
Feed	0.103	-	-	-	0	33.108	0.995
Detritus	1.409	-	-	-	0	0	0.143

juv: juvenile; values in bold were fixed

Table SII.4. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) ($cycle^{-1}$), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} $cycle^{-1}$); Q:B ratio of food consumption to the biomass ($cycle^{-1}$); Feed import (g m^{-2} $cycle^{-1}$) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond D04 in Dombes

Functional group	B	P:B	Q:B	BA	Emigration	Feed import	EE
Common carp (juv)	0.067	2.361	6.318	0.134	0	0	0.847
Common carp	1.936	1.856	5.234	3.217	0	0	0.895
Grass carp	0.591	1.993	5.650	1.035	0	0	0.879
White fish	5.121	1.774	7.062	6.275	0	0	0.705
Tench (juv)	0.088	2.485	6.569	0.176	0	0	0.962
Tench	1.924	1.151	5.912	1.557	0	0	0.703
Pike perch	0.037	1.302	2.296	0.038	0	0	0.789
Black bass (juv)	0.129	2.670	3.426	0.259	0	0	0.767
Black bass	0.183	1.715	2.318	0.252	0	0	0.803
Macroinvertebrates	1.918	6.680	22.267	-	0	0	0.959
Zooplankton	1.851	60.710	202.370	-	0	0	0.921
Macrophytes	**111.234**	1.229	-	-	0	0	**0.490**
Phytoplankton	8.752	134.159	-	-	0	0	0.123
Feed	0.091	-	-	-	0	20.650	0.619
Detritus	2.575	-	-	-	0	0	0.108

juv: juvenile; values in bold were fixed

Table SII.5. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) ($cycle^{-1}$), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} $cycle^{-1}$); Q:B ratio of food consumption to the biomass ($cycle^{-1}$); Feed import (g m^{-2} $cycle^{-1}$) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond D05 in Dombes

Functional group	B	P:B	Q:B	BA	Emigration	Feed import	EE
Common carp	9.783	1.262	6.307	9.189	0	0	0.745
White fish	0.820	1.697	7.566	-	0.849	0	0.797
Tench	0.421	1.308	6.458	0.358	0	0	0.932
Pike perch	0.382	1.770	2.418	0.549	0	0	0.812
Pike	0.107	2.404	3.052	0.214	0	0	0.832
Wels catfish	0.021	2.271	2.958	0.043	0	0	0.902
Macroinvertebrates	1.170	8.325	27.748		0	0	0.941
Zooplankton	2.135	52.616	175.387		0	0	0.704
Macrophytes	**111.234**	0.446	-		-	0	**0.490**
Phytoplankton	20.715	105.968	-		0	0	0.097
Feed	0.070	-	-		0	20.470	0.962
Detritus	1.403	-	-	-	0	0	0.060

juv: juvenile; values in bold were fixed

Table SII.6. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) ($cycle^{-1}$), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} $cycle^{-1}$); Q:B ratio of food consumption to the biomass ($cycle^{-1}$); Feed import (g m^{-2} $cycle^{-1}$) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond L01 in Lorraine

Functional group	B	P:B	Q:B	BA	Emigration	Feed import	EE
Common carp	2.976	1.733	6.798	3.655	0	0	0.710
White fish (juv)	0.489	2.915	8.012	0.978	0	0	0.767
White fish	0.688	1.064	7.107	0.308	0	0	0.422
Tench	0.136	0.535	6.576	0.000	0	0	0.903
European perch	0.125	2.735	3.470	0.251	0	0	0.736
Macroinvertebrates	0.578	4.72	15.73	-	0	0	0.999
Zooplankton	0.482	33.3	111.00	-	0	0	0.893
Macrophytes	**111.234**	0.088	-	-	0	0	**0.490**
Phytoplankton	7.012	98.830	-	-	0	0	0.065
Detritus	1.046	-	-	-	0	0	0.038

juv: juvenile; values in bold were fixed

Table SII.7. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) ($cycle^{-1}$), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} $cycle^{-1}$); Q:B ratio of food consumption to the biomass ($cycle^{-1}$); Feed import (g m^{-2} $cycle^{-1}$) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond L03 in Lorraine

Functional group	B	P:B	Q:B	BA	Emigration	Feed import	EE
Common carp (juv)	3.737	2.736	7.509	7.474	0	0	0.732
Common carp	0.785	0.549	5.255	-	0.284	0	0.659
Grass carp	0.561	0.672	5.065	0.268	0	0	0.711
White fish (juv)	0.346	3.012	8.123	0.692	0	0	0.690
White fish	0.176	2.495	6.780	-	0.347	0	0.790
European perch	0.039	2.666	3.414	0.079	0	0	0.760
Macroinvertebrates	0.252	5.66	18.87	-	0	0	0.983
Zooplankton	0.43	30.19	100.63	-	0	0	1.000
Macrophytes	**111.234**	0.207	-	-	0	0	**0.490**
Phytoplankton	8.68	54.24	-	-	0	0	0.087
Detritus	2.203	-	-	-	0	0	0.043

juv: juvenile; values in bold were fixed

Table SII.8. Ecopath input/outputs biomass (B) as dry weight (g m^{-2}), ratio of production to the biomass (P:B) ($cycle^{-1}$), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}); Emigration (g m^{-2} $cycle^{-1}$); Q:B ratio of food consumption to the biomass ($cycle^{-1}$); Feed import (g m^{-2} $cycle^{-1}$) and ecotrophic efficiency (EE) of polyculture pond L04 in Lorraine

Functional group	B	P:B	Q:B	BA	Emigration	Feed import	EE
Common carp	0.038	2.145	4.680	0.077	0	0	0.947
European perch	0.008	2.409	3.024	0.017	0	0	0.882
Pike perch	0.089	1.700	2.408	-	0.121	0	0.800
White fish (juv)	0.747	2.294	8.918	0.747	0	0	0.463
White fish	1.826	0.965	7.227	0.666	0	0	0.380
Macroinvertebrates	1.303	6.33	21.10	-	0	0	0.907
Zooplankton	5.237	38.99	129.98	-	0	0	0.556
Phytoplankton	30.937	76.07	-	-	0	0	0.166
Detritus	3.385	-	-	-	0	0	0.093

juv: juvenile

Table SII.9. Dry weight content used in Ecopath for the fish species modelled

Species	Dry weight content	Reference
Common carp	0.267	Schreckenbach et al. (2001)
White fish	0.248	Schreckenbach et al. (2001)
Tench	0.191	Schreckenbach et al. (2001)
Pike perch	0.224	Honzlova et al. (2021)
Black bass	0.229	Arruda et al. (2009)
Grass carp	0.262	Gan et al. (2013)
Others	0.270	Gamito (1994)

Table SII.10. Mean photosynthetically active radiation (PAR) (kcal m^{-2}) and mean chlorophyll a concentration (µg L^{-1}) during production cycle for each polyculture pond

Pond	PAR	Chlorophyll *a* concentration
D01	2272	34.48
D02	2545	18.48
D03	1897	53.15
D04	2357	67.32
D05	2148	138.10
L01	2404	38.95
L03	2346	27.12
L04	1850	171.87

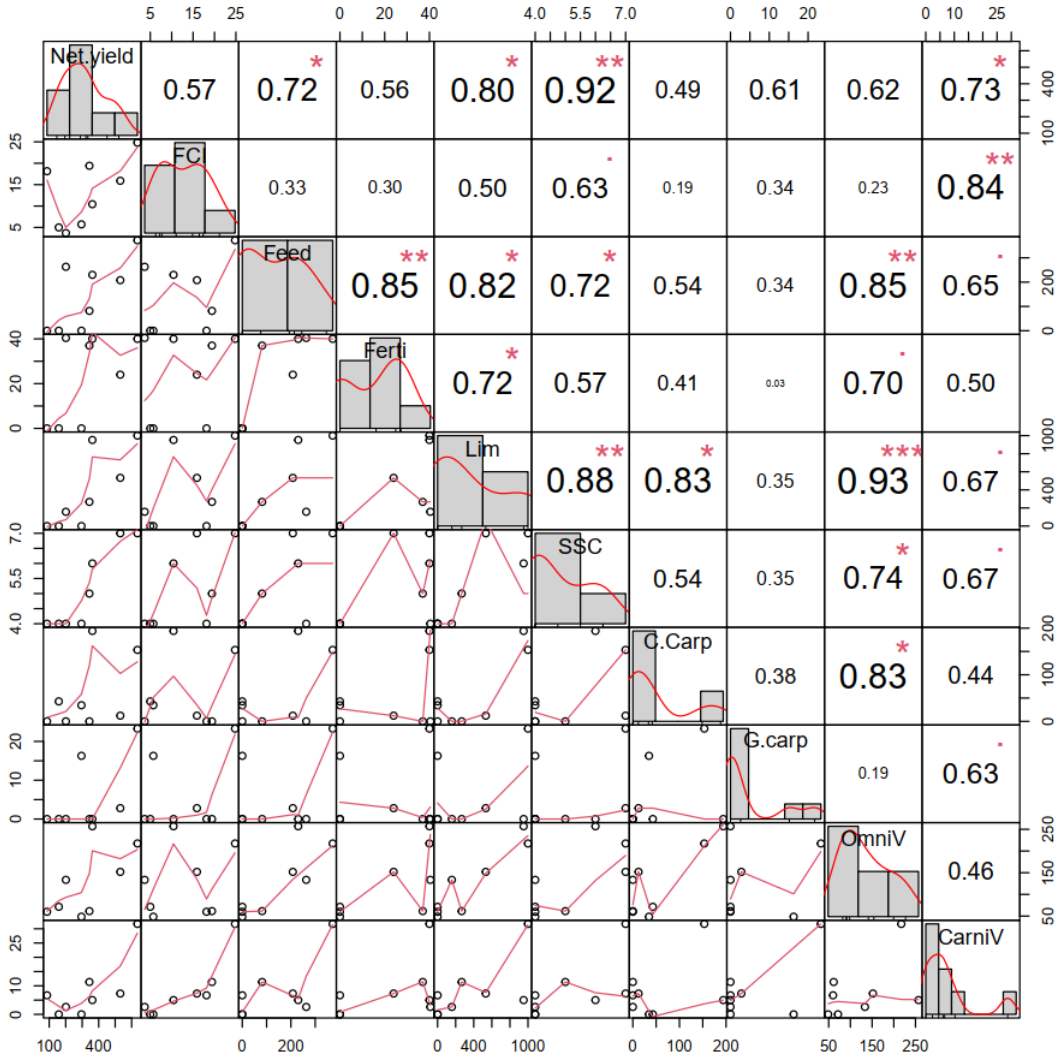


Figure SII.1. Correlation between net fish yield (Net.yield) (kg ha^{-1}); Finn cycling index (FCI); the quantity of additional feed (Feed) (kg ha^{-1}), fertilizer (Ferti) (kg N ha^{-1}) and liming (lim) (kg ha^{-1}); the number of fish species × size classes stocked (SSC) stocked; and the biomass (kg ha^{-1}) of fish species stocked (common carp (C.carp), grass carp (G.carp), omnivore (OmniV) and carnivore (CarniV). Each significance level is indicated with asterisks: p values 0.001 (***), 0.01 (**), 0.05 (*).

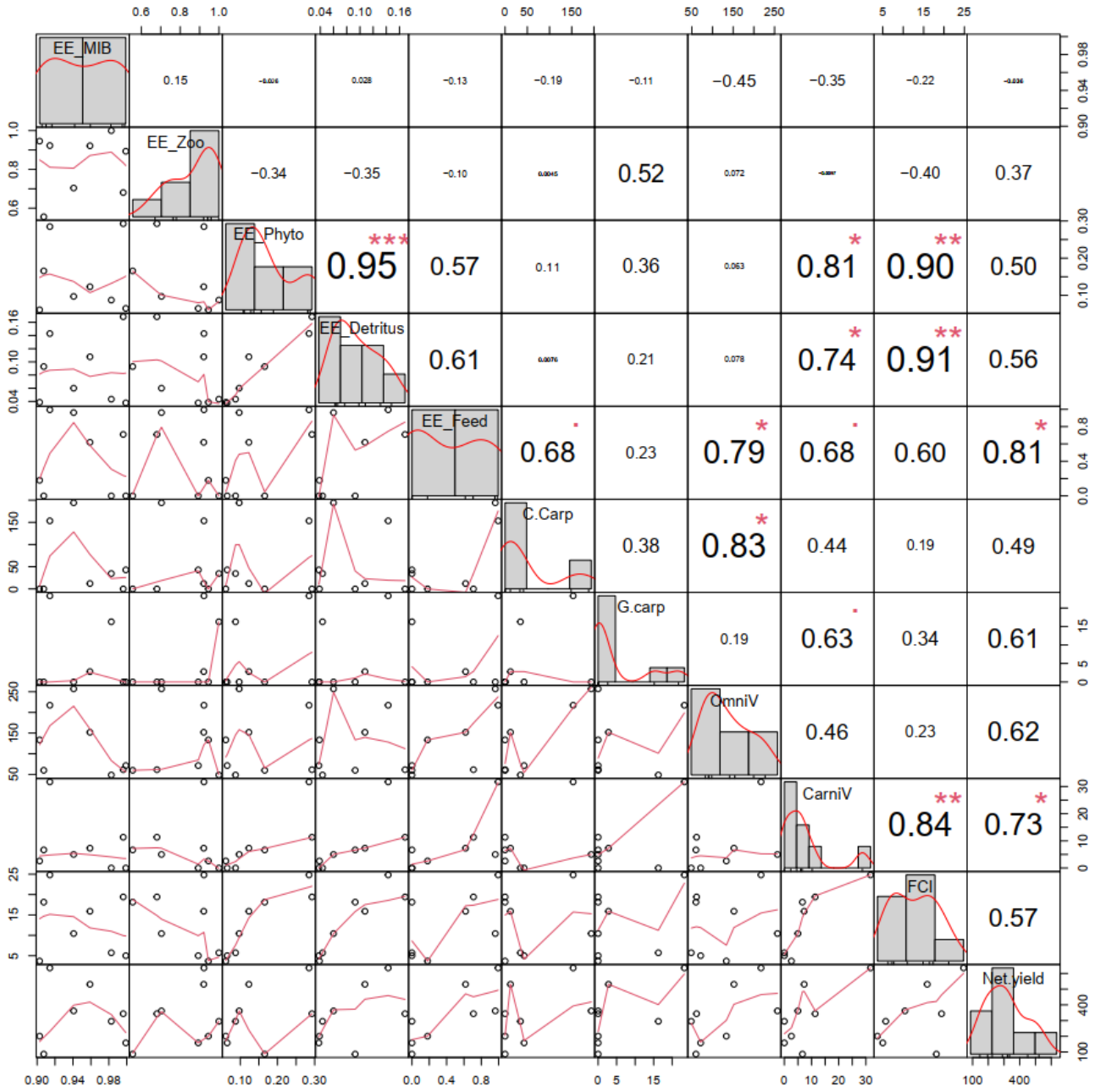


Figure SII.2. Correlation between ecotrophic efficiency of macroinvertebrates (EE_MIB), zooplankton (EE_Zoo), phytoplankton (EE_phyto) and detritus (EE_Detritus); the biomass (kg ha^{-1}) of fish species stocked (common carp (C.carp), grass carp (G.carp), omnivore (OmniV) and carnivore (CarniV); the Finn cycling index (FCI); and net fish yield (Net.yield) (kg ha^{-1}). Each significance level is indicated with asterisks: p values 0.001 (***), 0.01 (**), 0.05 (*).

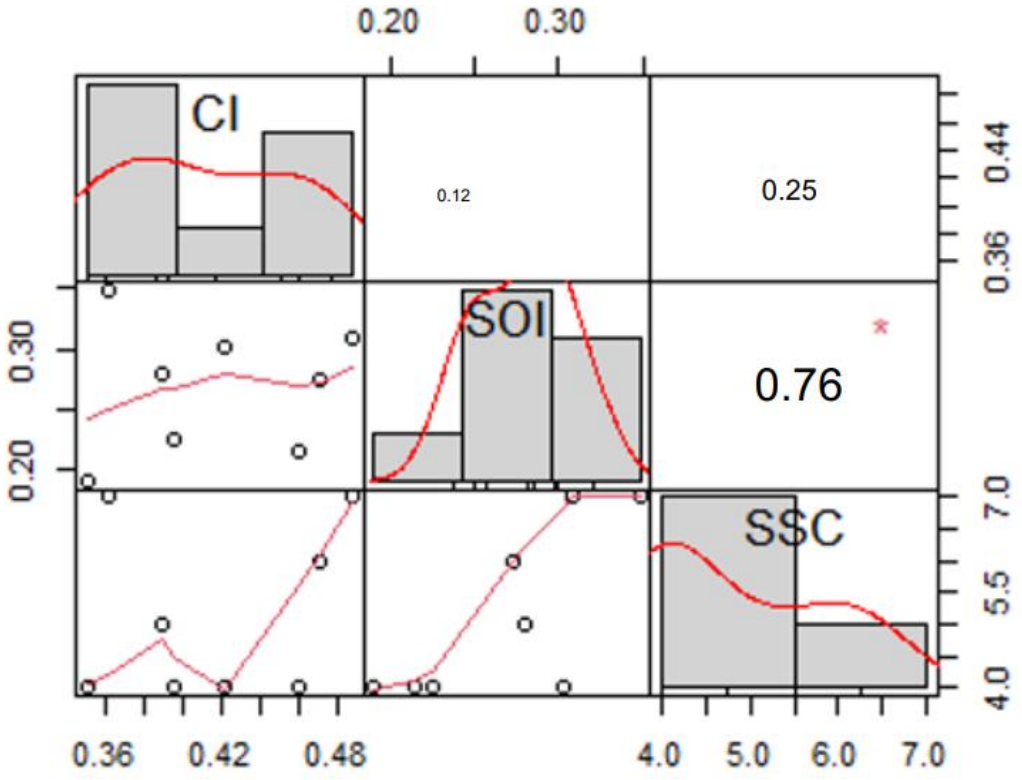


Figure SII.3. Correlation between connectance index (CI), system omnivory index (SOI) and number of fish species × size classes stocked (SSC). Each significance level is indicated with asterisks: p values 0.001 (***), 0.01 (**), 0.05 (*).

TEXT SII.1. Diet matrices for consumers in the ponds

The diet matrix is based on data from FishBase, the literature and expert recommendations. These data were then adjusted according and then adjusted according to a previous study of French pond systems (Aubin et al., 2021), the resources available and the number of consumers. All diet matrices were confirmed by experts in order to assess their relevance.

TEXT SII.1.1. Carnivorous fish (black bass, wels catfish, pike, pike perch, sturgeon and sunfish)

The diet of carnivorous fish species is composed mainly of fry, macroinvertebrates, and zooplankton (Balik et al., 2006; Blanco et al., 2003; Bryazgunova, 1979; Fedorcák et al., 2025; Omarov & Popova, 1985). In this study, fry represented 20-53% of the prey consumed, with the percentage depending on the availability of juveniles in each pond. When fry biomass is low, it contributes less to the diet, and macroinvertebrates become the main dietary component; if macroinvertebrates are also limited, zooplankton is incorporated. In certain ponds, a part of adult fish is included in the diet when they have been stocked at the juvenile stage (e.g., tench in L01; whitefish and tench in D03; common carp, whitefish, and tench in D05; crucian carp and whitefish in D02; and whitefish in D04). For sturgeon, fry represent only 15% of the diet, with 30-47% attributed to additional feed, as sturgeon have been observed to use formulated feed efficiently (Ulikowski et al., 2003). For fry of these carnivore fish species, macroinvertebrates (10-40%) and zooplankton (17-62%) represented the major components of their diet (Keast, 1985).

Table SII.11. Diet composition of black bass in the functional group for all ponds

Functional group	D01	D04
Black bass (juv)	0.07	0.01
White fish	N/A	0.27
White fish (juv)	0.22	0.03
Tench (juv)	0.20	N/A
Macroinvertebrates	0.08	0.27
Zooplankton	0.08	0.18
Feed	0.30	0.20
Detritus	0.05	0.04

Table SII.12. Diet composition of black bass (juv) in the functional group for all ponds

Functional group	D01	D04
White fish (juv)	0.12	N/A
Tench (juv)	0.05	N/A
Black bass (juv)	0.03	N/A
Macroinvertebrates	0.28	0.400
Zooplankton	0.17	0.500
Phytoplankton	0.05	N/A
Feed	0.15	N/A
Detritus	0.15	0.100

Table SII.13. Diet composition of pike perch in the functional group for all ponds

Functional group	D02	D04	D05	L04
Crucian carp	0.10	N/A	N/A	N/A
Black bass (juv)	N/A	0.010	N/A	N/A
White fish	0.10	0.200	0.2	N/A
White fish (juv)	N/A	N/A	N/A	0.19
Tench	N/A	N/A	0.12	N/A
Tench (juv)	0.15	0.030	N/A	N/A
Macroinvertebrates	0.15	0.270	0.32	0.48
Zooplankton	0.20	0.310	0.33	0.23
Feed	0.22	0.160	0.01	N/A
Detritus	0.08	0.020	0.02	0.10

Table SII.14. Diet composition of pike perch (juv) in the functional group for all ponds

Functional group	D02
Macroinvertebrates	0.35
Zooplankton	0.45
Phytoplankton	0.10
Detritus	0.10

Table SII.15. Diet composition of wels catfish in the functional group for all ponds

Functional group	D05
Common carp	0.10
White fish	0.15
Tench	0.08
Macroinvertebrates	0.38
Zooplankton	0.23
Feed	0.01
Detritus	0.05

Table SII.16. Diet composition of sturgeon in the functional group for all ponds

Functional group	D02	D03
White fish	N/A	0.14
Tench	N/A	0.01
Tench (juv)	0.15	N/A
Macroinvertebrates	0.18	0.04
Zooplankton	0.10	0.26
Macrophytes	0.05	0.05
Phytoplankton	N/A	0.03
Feed	0.47	0.30
Detritus	0.05	0.17

Table SII.17. Diet composition of pike in the functional group for all ponds

Functional group	D05
Common carp	0.02
White fish	0.20
Tench	0.12
Macroinvertebrates	0.32
Zooplankton	0.28
Feed	0.01
Detritus	0.05

Table SII.18. Diet composition of sunfish in the functional group for all ponds

Functional group	L01	L03	L04
Common carp (juv)	N/A	0.08	N/A
White fish (juv)	0.26	0.20	0.20
Tench	0.15	N/A	N/A
Tench (juv)	N/A	N/A	N/A
Macroinvertebrates	0.15	0.10	0.36
Zooplankton	0.29	0.46	0.34
Macrophytes	N/A	0.01	N/A
Phytoplankton	0.10	N/A	N/A
Detritus	0.05	0.15	0.10

TEXT SII.1.2. Omnivorous fish (common carp, white fish, tench and crucian carp)

These species were recognised to have plastic dietary preferences and be capable of adjusting their food sources to those available (Fedorcák et al., 2025; Rahman et al., 2010). Their diet, even those of white fish (i.e., roach and rudd) included feed when it is available (Nahon et al., 2020; Nahon et al., 2024), along with macroinvertebrates, macrophytes, zooplankton and detritus (Cowx, 1989; Michel & Oberdorff, 1995; Talde et al., 2004). Macroinvertebrate percentages ranged from 1-10% in the ponds with additional feed and from 3-38% in the ponds without additional feed. The small percentage of macroinvertebrates in the ponds without

additional feed was due to adjustment of insufficient biomass, as well as the presence of other species that consume the same resources. Macrophytes represented 5-30% of the diet, depending on the pond with or without additional feed. Detritus represented 10-30% of the diet. The percentage of zooplankton varied from 9-39%. In pond D05, even with additional feed, zooplankton still represented a large percentage of the diet in order to balance the model. This was explained by the high zooplankton biomass and the relatively high fish stocking density (261 kg ha^{-1}), compared to pond L04, which had abundant available resources in macroinvertebrates and zooplankton but a lower fish stocking density (67 kg ha^{-1}).

Table SII.19. Diet composition of common carp in the functional group for all ponds

Prey	D03	D04	D05	L01	L03	L04
Macroinvertebrates	0.01	0.10	0.10	0.12	0.05	0.38
Zooplankton	0.15	0.10	0.38	0.16	0.21	0.32
Macrophytes	0.20	0.05	0.05	0.15	0.30	N/A
Phytoplankton	0.00	0.04	0.02	0.33	0.14	0.01
Feed	0.54	0.61	0.30	N/A	N/A	N/A
Detritus	0.10	0.10	0.15	0.24	0.30	0.29

Table SII.20. Diet composition of common carp juvenile (juv) in the functional group for all ponds

Prey	D04	L03
Macroinvertebrates	0.17	0.04
Zooplankton	0.18	0.19
Macrophytes	0.10	0.25
Phytoplankton	0.16	0.40
Feed	0.24	N/A
Detritus	0.15	0.12

Table SII.21. Diet composition of white fish in the functional group for all ponds

Prey	D01	D02	D03	D04	D05	L01	L03	L04
Macroinvertebrates	0.11	0.25	0.02	0.14	0.10	N/A	0.05	0.32
Zooplankton	0.07	0.15	0.22	0.30	0.39	0.45	0.29	0.21
Macrophytes	0.12	0.10	0.14	0.04	0.10	0.10	0.15	N/A
Phytoplankton	0.20	0.10	0.13	0.12	0.10	0.17	0.21	0.22
Feed	0.20	0.25	0.20	0.10	0.10	N/A	N/A	N/A
Detritus	0.30	0.15	0.29	0.30	0.21	0.28	0.30	0.25

Table SII.22. Diet composition of white fish juvenile (juv) in the functional group for all ponds

Prey	D01	L01	L03	L04
Macroinvertebrates	0.08	0.05	N/A	0.05
Zooplankton	0.14	0.26	0.26	0.28
Macrophytes	0.04	0.07	0.12	N/A
Phytoplankton	0.38	0.32	0.32	0.40
Feed	0.06	N/A	N/A	N/A
Detritus	0.30	0.30	0.30	0.27

Table SII.23. Diet composition of tench in the functional group for all ponds

Prey	D01	D02	D03	D04	D05	L01
Macroinvertebrates	0.10	0.20	0.04	0.19	0.12	0.04
Zooplankton	0.10	0.25	0.28	0.25	0.15	0.25
Macrophytes	0.10	0.15	0.12	0.10	0.10	0.10
Phytoplankton	0.20	0.05	0.10	0.06	0.20	0.31
Feed	0.25	0.15	0.21	0.20	0.20	N/A
Detritus	0.25	0.20	0.25	0.20	0.23	0.30

Table SII.24. Diet composition of tench juvenile (juv) in the functional group for all ponds

Prey	D01	D02	D04
Macroinvertebrates	0.18	0.2	0.15
Zooplankton	0.17	0.20	0.23
Macrophytes	0.10	0.10	0.17
Phytoplankton	0.25	0.25	0.20
Detritus	0.30	0.25	0.25

Table SII.25. Diet composition of crucian carp in the functional group for all ponds

Prey	D02
Macroinvertebrates	0.15
Zooplankton	0.32
Macrophytes	0.15
Phytoplankton	0.10
Feed	0.10
Detritus	0.18

TEXT SII.1.3. Herbivorous fish (grass carp)

The diet of grass carp consisted mainly of macrophytes (Colle et al., 1978), which were incorporated to 60-88%.

Table SII.26. Diet composition of grass carp in the functional group for all ponds

Prey	D03	D04	L03
Macroinvertebrates	0.01	0.05	N/A
Zooplankton	0.06	0.05	0.01
Macrophytes	0.85	0.60	0.88
Phytoplankton	0.02	0.05	0.03
Feed	0.05	0.15	N/A
Detritus	0.01	0.10	0.08

TEXT SII.1.4. Macroinvertebrates and zooplankton

The macroinvertebrate diet was composed of zooplankton (20-46%), phytoplankton (14-43%) and detritus (21-30%). For zooplankton it was phytoplankton (33-67%) and detritus (20-30%) (Tachet et al., 2010).

Table SII.27. Diet composition of macroinvertebrates in the functional group for all ponds

Prey	D01	D02	D03	D04	D05	L01	L03	L04
Macroinvertebrates	0.09	N/A	N/A	0.08	0.05	N/A	N/A	0.10
Zooplankton	0.20	0.30	0.40	0.31	0.46	0.24	0.27	0.24
Macrophytes	0.02	0.10	0.15	0.13	0.05	0.10	N/A	N/A
Phytoplankton	0.39	0.30	0.15	0.18	0.14	0.41	0.43	0.36
Detritus	0.30	0.30	0.30	0.30	0.30	0.25	0.30	0.30

Table SII.28. Diet composition of zooplankton in the functional group for all ponds

Prey	D01	D02	D03	D04	D05	L01	L03	L04
Zooplankton	0.03	0.10	0.25	0.20	0.1	0.10	0.10	0.15
Macrophytes	N/A	N/A	0.22	0.15	0.05	N/A	N/A	N/A
Phytoplankton	0.67	0.6	0.33	0.35	0.55	0.60	0.60	0.55
Detritus	0.30	0.30	0.20	0.30	0.30	0.30	0.30	0.30

Table SII.29. Macrophyte coverage rates for each polyculture pond

Pond	Coverage rate from sampling (%)	Coverage rate used (%)
D01	87	80
D02	89	80
D03	100	80
D04	100	80
D05	94	80
L01	98	80
L03	83	80
L04	0	0

Annexe II. Matériel supplémentaire du chapitre IV

Table SIV.1. Number of macrophyte and benthic macroinvertebrate (BMI) samples collected for isotopic analysis from open and divided ponds in July and October

	July		October	
Taxon	Open	Divided	Open	Divided
Total macrophytes	**13**	**12**	**19**	**17**
Filamentous algae	9	9	9	9
Submerged plants	4	3	7	5
Ceratophyllum	-	1	2	1
Myriophyllum	2	-	2	1
Naïad	2	2	3	3
Floating plants	0	0	3	3
Lemna	-	-	3	3
Total BMI	**35**	**35**	**32**	**32**
Aeshnidae	-	1	3	2
Anax	2	2	-	-
Chaoborus	3	3	3	3
Chironomidae	3	3	9	9
Cloeon dipterum	1	2	-	-
Coenagrionidae	3	3	3	3
Corixidae	3	3	3	3
Dytiscinae	1	-	-	-
Gerris	3	3	-	1
Haliplidae	3	3	-	-
Naucoridae	4	3	3	3
Oligochaeta	3	3	-	-
Physa	3	3	2	2
Ranatra	3	3	3	3
Sphaerium	-	-	-	1
Lymnaea stagnalis	-	-	1	-
Radix	-	-	2	2

Table SIV.2. Percentage of food resources in fish diets estimated using Bayesian stable-isotope mixing models in open and divided ponds in July. SOM: sediment organic matter, BMI: benthic macroinvertebrates

Treatment	Food resource	Pikeperch	Common carp	Roach	Tench
Open	Phytoplankton	–	8%	7%	13%
	Zooplankton	11%	10%	8%	13%
	SOM	–	7%	12%	12%
	Macrophytes	–	24%	36%	15%
	BMI	23%	15%	14%	15%
	Tadpoles	26%	16%	13%	16%
	Fry	39%	20%	10%	15%
Divided	Phytoplankton	–	9%	7%	12%
	Zooplankton	11%	11%	7%	12%
	SOM	–	19%	16%	10%
	Macrophytes	–	19%	33%	17%
	BMI	17%	14%	13%	15%
	Tadpoles	25%	16%	14%	17%
	Fry	47%	12%	10%	17%

Table SIV.3. Percentage of food resources in fish diets estimated using Bayesian stable-isotope mixing models in open and divided ponds in October. SOM: sediment organic matter, BMI: benthic macroinvertebrates

Treatment	Food resource	Pikeperch	Common carp	Roach	Tench
Open	Phytoplankton	–	7%	9%	7%
	Zooplankton	8%	15%	11%	9%
	SOM	–	16%	14%	11%
	Macrophytes	–	17%	29%	17%
	BMI	9%	15%	14%	12%
	Tadpoles	–	–	–	–
	Fry	83%	30%	24%	44%
Divided	Phytoplankton	–	6%	7%	6%
	Zooplankton	7%	8%	8%	8%
	SOM	–	30%	22%	15%
	Macrophytes	–	17%	32%	19%
	BMI	8%	11%	11%	10%
	Tadpoles	–	–	–	–
	Fry	85%	27%	21%	42%

Table SIV.4. Differences in mean isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) of potential food resources for fish between treatments, between periods and among treatment × period interactions. denDF: denominator degrees of freedom, R^2m: marginal R^2, R^2c: conditional R^2, SOM: sediment organic matter, BMI: benthic macroinvertebrates.

			$\delta^{13}C$			$\delta^{15}N$		
Food resource	Fixed-effect variables	denDF	*p*	R^2m	R^2c	*p*	R^2m	R^2c
Phytoplankton	Treatment	4	0.526	-	-	0.617	-	-
	Period	64	0.580	-	-	0.070	-	-
	Treatment × Period	64	0.003	-	-	0.826	-	-
	Model fit	-	-	0.11	0.40	-	0.05	0.05
Zooplankton	Treatment	4	0.431	-	-	0.264	-	-
	Period	25	0.070	-	-	0.356	-	-
	Treatment × Period	25	0.183	-	-	0.038	-	-
	Model fit	-	-	0.14	0.63	-	0.20	0.39
BMI	Treatment	4	0.731	-	-	0.366	-	-
	Period	125	0.000	-	-	0.778	-	-
	Treatment × Period	125	0.240	-	-	0.596	-	-
	Model fit	-	-	0.15	0.20	-	0.03	0.13
Macrophytes	Treatment	4	0.493	-	-	0.996	-	-
	Period	53	0.022	-	-	0.669	-	-
	Treatment × Period	53	0.648	-	-	0.261	-	-
	Model fit	-	-	0.10	0.11	-	0.02	0.11
SOM	Treatment	4	0.647	-	-	0.248	-	-
	Period	28	0.292	-	-	0.875	-	-
	Treatment × Period	28	0.063	-	-	0.953	-	-
	Model fit	-	-	0.07	0.73	-	0.17	0.66
Fry	Treatment	4	0.949	-	-	0.281	-	-
	Period	103	0.660	-	-	0.000	-	-
	Treatment × Period	103	0.623	-	-	0.873	-	-
	Model fit	-	-	0.00	0.40	-	0.26	0.70

Table SIV.5. Percentage of trophic niche overlap from between fish species by treatment and period, calculated with the maxLikOverlap function (*SIBER* package)

Treatment	Fish species		Overlap	
	Species 1	Species 2	July	October
Open	Pikeperch	Common carp	2%	0%
	Pikeperch	Roach	0%	0%
	Pikeperch	Tench	0%	0%
	Tench	Common carp	71%	27%
	Tench	Roach	15%	12%
	Common carp	Roach	14%	33%
Divided	Pikeperch	Common carp	0%	0%
	Pikeperch	Roach	0%	0%
	Pikeperch	Tench	0%	0%
	Tench	Common carp	0%	0%
	Tench	Roach	4%	2%
	Common carp	Roach	29%	32%

Figure SIV.1. Probability that the Bayesian standard ellipse area (SEA_b) of each fish stocked in row (i) was smaller than that in column (j) in July

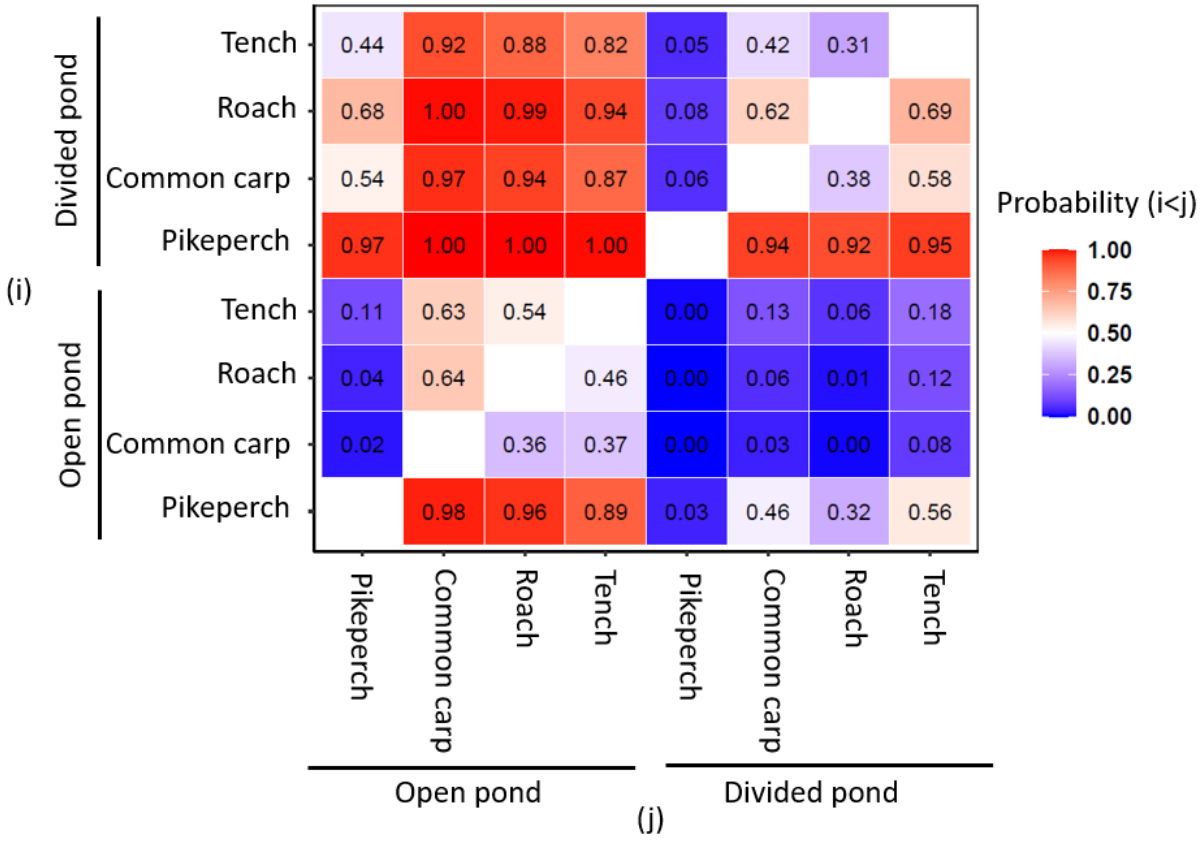
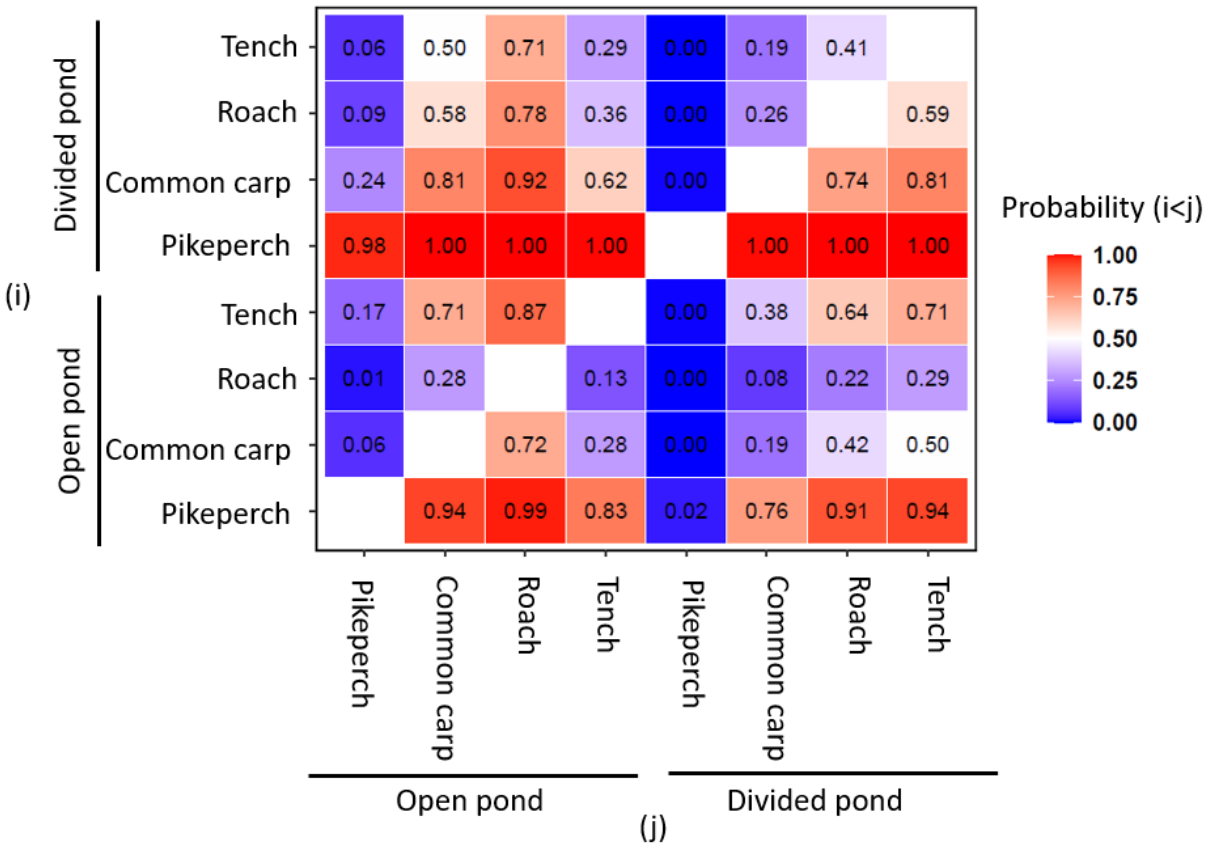


Figure SIV.2. Probability that the Bayesian standard ellipse area (SEA_b) of each fish stocked in row (i) was smaller than that in column (j) in October



Annexe III. Matériel supplémentaire du chapitre V

Table SV.1. Quantity of feed (g day^{-1}) distributed daily per pond, adjusted weekly, in monoculture and polyculture.

Week	Monoculture	Polyculture
1	220	141
2*	-	-
3	154	99
4	154	99
5	188	120
6	228	146
7	279	179
8	340	218
9	414	265
10	505	323

* No feeding due to high fish mortality, which decreased the quantity of feed distributed in later weeks.

Table SV.2. Total quantity of feed distributed per pond and on average per treatment ((M)onoculture or (P)olyculture) over the 70-d rearing period.

Pond	M1	M2	M5	M6	M	P3	P4	P7	P8	P
Total (g)	16 102	16 117	14 643	14 896	15 440	10 896	11 004	11 577	11 773	11 313

Table SV.3. Diet composition of stocked fish, non-stocked fish, benthic macroinvertebrates (BMI), and zooplankton in monoculture (M) and polyculture (P) pond treatments (Treat.)

		Prey						
Treat.	Predator	BMI	Zooplankton	Phytoplankton	Periphyton	Feed	Detritus	Sum
M	BMI	0.00	0.20	0.33	0.00	0.00	0.47	1.00
	Striped catfish	0.06	0.06	0.07	0.23	0.46	0.13	1.00
	Climbing perch	0.11	0.08	0.10	0.14	0.43	0.14	1.00
	Striped flying barb	0.18	0.15	0.20	0.16	0.23	0.08	1.00
	Silver barb	0.13	0.17	0.20	0.07	0.32	0.12	1.00
	Zooplankton	0.00	0.00	0.57	0.00	0.00	0.43	1.00
P	BMI	0.00	0.25	0.25	0.00	0.00	0.50	1.00
	Bighead catfish	0.08	0.05	0.06	0.22	0.48	0.11	1.00
	Common carp	0.06	0.04	0.05	0.09	0.67	0.10	1.00
	Silver carp	0.17	0.10	0.15	0.12	0.34	0.13	1.00
	Striped catfish	0.10	0.06	0.08	0.28	0.38	0.10	1.00
	Rohu	0.19	0.11	0.12	0.39	0.14	0.05	1.00
	Silver barb	0.18	0.13	0.12	0.22	0.27	0.09	1.00
	Tilapia	0.28	0.09	0.09	0.40	0.11	0.04	1.00
	Zooplankton	0.00	0.00	0.59	0.00	0.00	0.41	1.00

Table SV.4. Dry matter (DM) content used in the *Rpath* model to model the fish species

Species	DM content	Source
Striped catfish	0.231	Halder & Ali (2015)
Common carp	0.267	Schreckenbach et al. (2001)
Other fish species	0.270	Gamito (1994)

Table SV.5. *Rpath/enaR* input/outputs of trophic level (TL), biomass (g dry weight m^{-2}), production-to-biomass ratio (P:B) (70 $days^{-1}$), consumption-to-biomass ratio (Q:B) (70 $days^{-1}$), ecotrophic efficiency (EE), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}), feed import (g m^{-2} d^{-1}), total system throughput (TST) and Finn cycling index (FCI) of the four monoculture (M) ponds

		Rpath							*enaR*	
Pond	Functional group	TL	Biomass	P:B	Q:B	EE	BA	Feed import	TST	FCI
M1	Striped catfish	2.132	21.822	1.046	5.454	0.491	11.213	-	2535.6	10.4%
	Striped flying barb	2.366	0.823	2.479	10.024	0.807	1.646	-		
	Silver barb	2.326	2.467	2.223	8.781	0.900	4.933	-		
	BMI	2.200	2.279	35.000	116.667	0.143	-	-		
	Zooplankton	2.000	0.789	160.970	536.567	0.514	-	-		
	Phytoplankton	1.000	7.650	153.146	0.000	0.293	-	-		
	Periphyton	1.000	5.830	9.900	0.000	0.523	-	-		
	Feed	1.000	2.047	70.000	0.000	0.439	-	143.31		
	Detritus	1.000	139.271	10.391	0.000	0.225	-	-		
M2	Striped catfish	2.132	22.277	1.019	5.454	0.450	10.220	-	2497.4	16.2%
	Silver barb	2.326	1.993	2.309	8.781	0.866	3.986	-		
	BMI	2.200	4.063	35.000	116.667	0.067	-	-		
	Zooplankton	2.000	0.783	160.970	536.567	0.834	-	-		
	Phytoplankton	1.000	5.502	153.146	0.000	0.484	-	-		
	Periphyton	1.000	5.830	9.900	0.000	0.505	-	-		
	Feed	1.000	2.049	70.000	0.000	0.424	-	143.44		
	Detritus	1.000	101.696	11.395	0.000	0.363	-	-		
M5	Striped catfish	2.132	23.002	1.015	5.454	0.470	10.975	-	3879.3	24.0%
	Climbing perch	2.212	3.095	2.372	8.997	0.843	6.190	-		
	BMI	2.200	7.373	35.000	116.667	0.041	-	-		
	Zooplankton	2.000	1.590	160.970	536.567	0.710	-	-		
	Phytoplankton	1.000	6.750	153.146	0.000	0.756	-	-		
	Periphyton	1.000	5.830	9.900	0.000	0.567	-	-		
	Feed	1.000	1.862	70.000	0.000	0.530	-	130.32		
	Detritus	1.000	123.596	11.800	0.000	0.542	-	-		
M6	Striped catfish	2.132	25.781	1.181	5.454	0.436	13.263	-	4845.6	28.7%
	Climbing perch	2.212	1.621	2.293	8.997	0.872	3.242	-		
	BMI	2.200	7.710	35.000	116.667	0.037	-	-		
	Zooplankton	2.000	2.632	160.970	536.567	0.447	-	-		

	Phytoplankton	1.000	7.434	153.146	0.000	0.978	-	-
	Periphyton	1.000	5.830	9.900	0.000	0.596	-	-
	Feed	1.000	1.894	70.000	0.000	0.530	-	132.57
	Detritus	1.000	135.517	12.166	0.000	0.637	-	-

Table SV.6. *Rpath/enaR* input/outputs trophic level (TL), biomass (g dry weight m^{-2}), production-to-biomass ratio (P:B) (70 $days^{-1}$), consumption-to-biomass ratio (Q:B) (70 $days^{-1}$), ecotrophic efficiency (EE), biomass accumulation (BA) (g m^{-2}), feed import (g m^{-2} d^{-1}), total system throughput (TST) and Finn cycling index (FCI) of the four polyculture (P) ponds

		Rpath							*enaR*	
Pond	Functional group	TL	Biomass	P:B	Q:B	EE	BA	Feed import	TST	FCI
P3	Striped catfish	2.185	16.561	1.227	5.454	0.461	9.364	-	2816.6	5.4%
	Common carp	2.115	5.235	1.298	8.177	0.952	6.465	-		
	Silver carp	2.313	4.536	1.013	8.818	0.987	4.537	-		
	Bighead catfish	2.150	1.874	2.272	7.630	0.117	0.500	-		
	BMI	2.250	1.402	35.000	116.667	0.398	-	-		
	Zooplankton	2.000	0.570	160.970	536.567	0.575	-	-		
	Phytoplankton	1.000	11.613	153.146	0.000	0.133	-	-		
	Periphyton	1.000	5.830	9.900	0.000	0.643	-	-		
	Feed	1.000	1.385	70.000	0.000	0.856	-	96.97		
	Detritus	1.000	207.398	9.486	0.000	0.115	-	-		
P4	Striped catfish	2.185	16.853	1.203	5.454	0.528	10.705	-	3240.8	10.6%
	Common carp	2.115	4.865	1.257	8.177	0.929	5.681	-		
	Silver carp	2.313	3.792	0.810	8.818	0.992	3.049	-		
	Bighead catfish	2.150	2.401	1.639	7.630	0.204	0.803	-		
	BMI	2.250	2.331	35.000	116.667	0.230	-	-		
	Zooplankton	2.000	1.175	160.970	536.567	0.420	-	-		
	Phytoplankton	1.000	10.353	153.146	0.000	0.287	-	-		
	Periphyton	1.000	5.830	9.900	0.000	0.647	-	-		
	Feed	1.000	1.399	70.000	0.000	0.831	-	97.94		
	Detritus	1.000	185.875	9.855	0.000	0.226	-	-		
P7	Striped catfish	2.185	16.893	1.168	5.454	0.578	11.405	-	2873.2	2.5%
	Common carp	2.115	4.552	1.162	8.177	1.000	5.288	-		
	Silver carp	2.313	6.265	1.391	8.818	0.842	7.334	-		

	Bighead catfish	2.150	2.659	1.210	7.630	0.290	0.934	-		
	Rohu	2.348	1.876	2.168	7.918	0.923	3.752	-		
	BMI	2.250	0.802	35.000	116.667	0.901	-	-		
	Zooplankton	2.000	0.314	160.970	536.567	0.762	-	-		
	Phytoplankton	1.000	13.659	153.146	0.000	0.069	-	-		
	Periphyton	1.000	5.830	9.900	0.000	0.798	-	-		
	Feed	1.000	1.472	70.000	0.000	0.874	-	103.04		
	Detritus	1.000	242.123	9.248	0.000	0.062	-	-		
P8	Striped catfish	2.185	17.344	1.200	5.454	0.544	11.326	-	3031.0	2.8%
	Common carp	2.115	4.612	1.225	8.177	0.946	5.344	-		
	Silver carp	2.313	7.363	1.347	8.818	0.806	7.996	-		
	Bighead catfish	2.150	3.069	1.111	7.630	0.106	0.363	-		
	Rohu	2.348	0.819	2.153	7.918	0.929	1.639	-		
	Tilapia	2.440	1.591	2.313	9.854	0.865	3.182	-		
	BMI	2.250	1.117	35.000	116.667	0.774	-	-		
	Zooplankton	2.000	0.314	160.970	536.567	0.981	-	-		
	Phytoplankton	1.000	14.157	153.146	0.000	0.071	-	-		
	Periphyton	1.000	5.830	9.900	0.000	0.894	-	-		
	Feed	1.000	1.497	70.000	0.000	0.922	-	104.78		
	Detritus	1.000	250.538	9.250	0.000	0.069	-	-		

Table SV.7. Physico-chemical parameters of water per pond ((M)onoculture or (P)olyculture) and their mean (± 1 standard deviation) at stocking and harvest or the entire rearing period

Parameter	Event/period	M1	M2	M5	M6	P3	P4	P7	P8	Monoculture	Polyculture	*p* value
pH	Entire period	6.63	6.69	6.98	7.11	6.57	6.60	6.97	7.04	6.85 ± 0.23	6.80 ± 0.24	0.055
T (°C)	Entire period	27.90	28.16	28.40	28.64	28.19	28.46	28.47	28.66	28.27 ± 0.32	28.45 ± 0.19	0.124
Chl-a	Stocking	84.85	69.55	81.10	97.20	138.55	154.05	169.65	212.25	83.18 ± 11.39	168.63 ± 31.73	0.002
(µg L^{-1})	Harvest	42.65	22.15	31.40	26.70	55.00	18.50	58.00	23.70	30.73 ± 8.80	38.80 ± 20.58	0.510
TSS	Stocking	64.00	48.00	121.60	119.00	116.25	202.00	86.90	32.90	88.15 ± 37.71	109.51 ± 70.66	0.612
(mg L^{-1})	Harvest	109.50	69.50	57.75	56.75	87.00	60.00	57.50	55.00	73.38 ± 24.77	64.88 ± 14.89	0.582
TAN	Stocking	0.28	0.19	1.80	1.11	1.18	0.95	0.12	0.11	0.85 ± 0.76	0.59 ± 0.56	0.608
(mg L^{-1})	Harvest	0.49	0.45	0.34	0.32	0.51	0.48	0.24	0.24	0.40 ± 0.08	0.37 ± 0.15	0.700
Total P	Stocking	0.18	0.22	0.25	0.31	0.15	0.17	0.25	0.28	0.24 ± 0.06	0.21 ± 0.06	0.572
(mg L^{-1})	Harvest	0.23	0.17	0.19	0.20	0.27	0.24	0.15	0.22	0.20 ± 0.02	0.22 ± 0.05	0.430
NO_2^-	Stocking	0.08	0.05	0.03	0.15	0.12	0.21	0.10	0.17	0.08 ± 0.05	0.15 ± 0.05	0.089
(mg L^{-1})	Harvest	0.05	0.04	0.04	0.04	0.05	0.05	0.03	0.03	0.04 ± 0.00	0.04 ± 0.01	0.857
NO_3^-	Stocking	0.25	0.27	0.01	0.07	0.07	0.03	0.33	0.05	0.15 ± 0.13	0.12 ± 0.14	0.748
(mg L^{-1})	Harvest	0.24	0.20	0.21	0.19	0.27	0.21	0.15	0.12	0.21 ± 0.02	0.19 ± 0.06	0.580
PO_4^{3-}	Stocking	0.08	0.10	0.16	0.15	0.65	0.14	0.14	0.10	0.12 ± 0.04	0.26 ± 0.26	0.388
(mg L^{-1})	Harvest	0.15	0.11	0.13	0.10	0.20	0.16	0.11	0.13	0.12 ± 0.02	0.15 ± 0.04	0.280
Total N	Stocking	0.88	0.67	1.35	1.09	1.31	1.10	0.67	0.55	0.99 ± 0.29	0.91 ± 0.36	0.712
(mg L^{-1})	Harvest	0.76	0.67	0.52	0.58	0.79	0.73	0.58	0.49	0.63 ± 0.10	0.65 ± 0.14	0.874

Chl-a: chlorophyll *a*, TSS: total suspended solids, TAN: total ammonia nitrogen, P: phosphorus, NO_2^-: nitrite, NO_3^-: nitrate, PO_4^{3-}: orthophosphate, N: nitrogen, and T: temperature. The *p* values were calculated using Student's t test.

Table SV.8. Chemical parameters of sediment per pond ((M)onoculture or (P)olyculture) and their mean (± 1 standard deviation) at stocking and harvest

Parameter	Event	M1	M2	M5	M6	P3	P4	P7	P8	Monoculture	Polyculture	*p* value
Total organic matter (%)	Stocking	2.90	3.08	2.83	3.59	3.05	3.20	4.52	3.76	3.10 ± 0.34	3.63 ± 0.66	0.219
	Harvest	3.48	2.84	3.65	3.32	3.32	3.52	3.45	3.43	3.32 ± 0.35	3.43 ± 0.08	0.587
Total N (mg kg^{-1})	Stocking	1262	1343	1313	1290	1272	1634	2408	1555	1302.28 ± 34.28	1717.63 ± 486.06	0.185
	Harvest	1915	2612	1845	2348	1763	2444	1892	2191	2180.38 ± 364.20	2072.70 ± 305.71	0.667
Total P (mg kg^{-1})	Stocking	106.05	289.30	229.40	219.65	189.70	175.55	180.65	155.95	211.10 ± 76.50	175.46 ± 14.26	0.423
	Harvest	160.25	162.75	165.50	118.10	178.75	167.95	118.50	153.45	151.65 ± 22.47	154.66 ± 26.24	0.867

N: nitrogen, and P: phosphorus. The *p* values were calculated using Student's t test.

Table SV.9. Net yield and profitability of fish per pond ((M)onoculture or (P)olyculture)

Species	M1	M2	M5	M6	P3	P4	P7	P8
Fish net yield (kg ha^{-1})								
Striped catfish	484.98	442.06	474.68	573.67	405.03	463.00	493.30	489.90
Common carp	-	-	-	-	241.32	212.07	197.38	199.49
Silver carp	-	-	-	-	168.05	112.92	271.63	296.16
Bighead catfish	-	-	-	-	-53.68	-26.16	-5.85	13.43
Climbing perch	-	-	229.27	120.08	-	-	-	-
Rohu	-	-	-	-	-	36.89	138.96	60.69
Striped flying barb	60.95	24.07	0.68	-	-	-	-	-
Plecostomus	0.00	7.14	-	-	-	-	-	-
Silver barb	182.72	147.64	1.88	-	-	-	-	2.26
Goby	6.46	9.09	-	-	-	-	-	-
Tilapia	-	-	-	-	0.78	-	-	117.84
Total stocked fish	484.98	442.06	474.68	573.67	760.72	761.83	956.45	998.99
Total fish	735.10	630.00	706.50	693.75	761.50	798.72	1095.41	1179.78
Profitability (USD ha^{-1})								
Profitability	-238.65	-303.93	-166.56	-33.25	487.31	482.51	740.06	792.10

Table SV.10. Mortality rate, specific growth rate, and relative feed conversion ratio of fish per pond ((M)onoculture or (P)olyculture)

Species	M1	M2	M5	M6	P3	P4	P7	P8
Mortality (%)								
Striped catfish	41.24	42.91	41.58	48.63	48.39	43.33	38.89	42.11
Common carp	-	-	-	-	6.10	8.54	0.00	6.41
Silver carp	-	-	-	-	1.30	0.64	19.76	22.99
Bighead catfish	-	-	-	-	86.54	72.88	57.63	62.96
Total	41.24	42.91	41.58	48.63	29.96	27.04	28.19	31.83
Specific growth rate (% day^{-1})								
Striped catfish	1.50	1.42	1.49	1.81	1.82	1.84	1.78	1.77
Common carp	-	-	-	-	1.95	1.84	1.68	1.81
Silver carp	-	-	-	-	1.43	1.03	2.07	2.19
Bighead catfish	-	-	-	-	1.31	1.03	0.85	1.45
Relative feed conversion ratio								
Striped catfish	3.32	3.65	3.08	2.60	2.69	2.35	2.35	2.40
Total stocked fish	3.32	3.65	3.08	2.60	1.43	1.44	1.21	1.18
Total fish	2.19	2.56	2.07	2.15	1.43	1.38	1.06	1.00

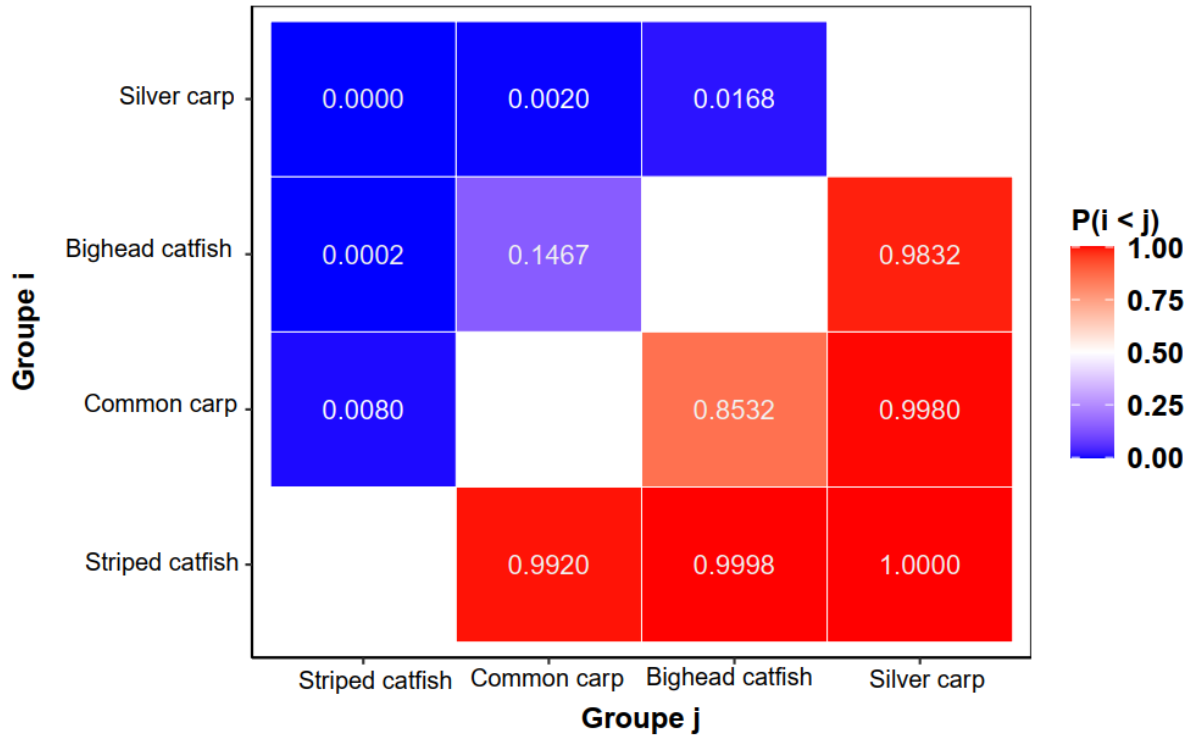
Table SV.11. Differences in mean isotope values of carbon ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) of food resources and striped catfish between treatments, with the treatment as a fixed effect. denDF: denominator degrees of freedom, R^2m: marginal R^2, R^2c: conditional R^2. BMI: benthic macroinvertebrates

Functional group	Fixed-effect variable	denDF	$\delta^{13}C$ (‰)			$\delta^{15}N$ (‰)		
			p value	R^2_m	R^2_c	*p* value	R^2_m	R^2_c
Feed	Treatment	6	1.000	0.00	0.00	1.000	0.00	0.00
Detritus	Treatment	6	0.243	0.09	0.24	0.521	0.02	0.04
Phytoplankton	Treatment	6	0.355	0.11	0.96	0.821	0.00	0.14
Zooplankton	Treatment	6	0.572	0.03	0.41	0.879	0.00	0.54
Periphyton	Treatment	6	0.42	0.03	0.03	0.368	0.09	0.67
BMI	Treatment	6	0.462	0.07	0.73	0.762	0.01	0.42
Striped catfish	Treatment	6	0.467	0.02	0.24	0.132	0.25	0.85

Table SV.12. Percentage of niche overlap of stocked fish in polyculture

Species	Niche overlap (%)
Striped catfish - Silver carp	0.00
Striped catfish - Bighead catfish	0.00
Striped catfish - Common carp	0.00
Bighead catfish - Common carp	15.94
Bighead catfish - Silver carp	0.00
Common carp - Silver carp	0.14

Figure SV.1. Probability that the Bayesian standard ellipse area (SEA_b) of each stocked fish in polyculture in row (i) was smaller than that in column (j)



COLLEGE ECOLOGIE
DOCTORAL GEOSCIENCES
BRETAGNE AGRONOMIE ALIMENTATION

L'INSTITUT agro Rennes Angers

Titre : Modélisation des relations trophiques dans les systèmes de polyculture : démarche d'éco-design pour la pisciculture d'eau douce

Mots clés : modélisation, relation trophique, polyculture de poissons, étang, Ecopath, isotope stable

Résumé : La polyculture de poissons présente des atouts en termes de productivité piscicole et d'efficience écologique, mais sa conception reste souvent empirique. Cette thèse a ainsi visé à développer une méthode de conception d'assemblages de poissons en pisciculture d'étang, pour augmenter le rendement, la valorisation des ressources alimentaires endogènes et exogènes et le recyclage des nutriments, sans accroître les intrants. Un cadre logique a été développé afin d'identifier les espèces à associer et leurs proportions initiales, en s'appuyant sur Ecopath, un modèle de réseaux trophiques. Les analyses ont été conduites pour les polycultures en milieux tropical (Vietnam) et tempéré (France). Les isotopes stables ont été analysés pour évaluer les contributions des ressources alimentaires aux diètes des poissons. Une polyculture semi-intensive de panga *Pangasianodon hypophthalmus* testée au Vietnam a montré un rendement supérieur à sa monoculture, avec un faible recouvrement des niches trophiques des poissons. Malgré les apports en aliment formulé, les ressources endogènes ont été des contributrices importantes des diètes des poissons. Dans les étangs au Vietnam et en France, le phytoplancton et les détritus étaient peu valorisés, alors que les macroinvertébrés et le zooplancton ont été souvent limitants. Les diètes des poissons ont varié dans le temps, liées à la disponibilité de ces ressources trophiques. Certaines limites d'Ecopath ont été relevées, notamment l'influence de sa nature statique sur ses prédictions. Cette thèse ouvre une voie pour concevoir des systèmes piscicoles en étang plus durables, adaptés aux milieux et aux espèces de poisson disponibles.

Title : Modelling trophic relationships in polyculture systems: an eco-design approach for freshwater finfish farming

Keywords : modelling, trophic relationships, finfish polyculture, pond, Ecopath, stable isotope

Abstract : Fish polyculture offers advantages in terms of productivity and ecological efficiency, but its design often remains empirical. This thesis aimed to develop a method for designing fish assemblages in pond aquaculture to increase yield, optimize the use of endogenous and exogenous food resources, and enhance nutrient recycling, without increasing inputs. A logical framework was developed to identify which species to combine and their initial proportions, using Ecopath, a trophic network model. Analyses were conducted for polycultures in both tropical (Vietnam) and temperate (France) environments. Stable isotopes were analysed to assess the contributions of food resources to fish diets. A semi-intensive polyculture of striped catfish *Pangasianodon hypophthalmus* tested in Vietnam showed higher yields than its monoculture, with low trophic niche overlap among the fish species. Despite provision of formulated feed, exogenous food resources contributed greatly to fish diets. In ponds in both Vietnam and France, little of the phytoplankton and detritus was consumed, whereas benthic macroinvertebrates and zooplankton were often limiting. Fish diets varied over time in relation to the availability of these trophic resources. Some limitations of Ecopath were identified, notably the influence of its static nature on predictions. This thesis provides a pathway for designing more sustainable pond aquaculture systems that are adapted to both local environments and the fish species available.