

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Rôle du régime de perturbations sur la biodiversité et le fonctionnement des
écosystèmes marins**

Thèse présentée

dans le cadre du programme de doctorat en océanographie

en vue de l'obtention du grade de docteur ès sciences

PAR

© **Annie Séguin**

Juillet 2014

Composition du jury :

Émilien Pelletier président du jury, Université du Québec à Rimouski

Philippe Archambault, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Dominique Gravel, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Paul Snelgrove, examinateur externe, Memorial University of Newfoundland

Dépôt initial le 24 juillet 2014

Dépôt final le 17 décembre 2014

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

« Je crois que l'avenir de
l'humanité est dans le progrès de la
raison par la science. »

(**Émile Zola** - Le Docteur Pascal,
1893)

REMERCIEMENTS

Que de chemin parcouru!

J'ai fait mon entrée dans le labo de Phil à l'été 2006 à titre de stagiaire d'été. Et oui, 8 ans de collaboration entre toi et moi, Phil. De tout ce que tu m'as apporté, c'est de ta confiance dont je suis la plus reconnaissante. Dès le départ, encore étudiante au bacc, j'ai été en charge de mon propre projet, qui incluait une sortie en mer, des incubations et la maintenance d'espèces en bassin. Bon, inutile de rappeler que j'ai échoué sur ce dernier aspect... Plus de 600 échinodermes ont trouvé mon inexpérience disons difficile à supporter! Tu m'as aussi donné carte blanche pour recruter mes stagiaires d'été (j'ai choisi les meilleures d'ailleurs, hein Pauline et Marie-France!). Merci pour l'autonomie que j'ai pu développer, tu as toujours cru en mon potentiel. Grâce à toi, j'ai maintenant de solides connaissances en plomberie et en structure de béton. Merci de m'avoir transmis ton intérêt pour les stats et de m'avoir offert autant de latitude comme auxiliaire d'enseignement. Je retiendrai aussi toutes nos conversations, nos débats, dont un particulièrement mémorable, quelque part sur une route de la Toscane. Que dire du Brunello offert pour mon mariage, qui vieillit sagement dans mon sous-sol. Sois sûr que j'aurai une pensée pour toi lorsque je l'ouvrirai dans quelques années!

Dominique, tu as accepté de te joindre à moi à titre de codirecteur, rôle que tu as su assumer à la perfection. Tu as été un mentor pour moi. Ton esprit d'analyse et la vitesse grand V à laquelle fonctionnent tes neurones m'auront donné du fil à retordre lors de nos discussions, mais m'auront assurément permis de repousser mes limites et de m'ouvrir à d'autres facettes de l'écologie. Je suis reconnaissante de ta grande générosité, de ton temps et de ton écoute. Merci pour le coaching de rédaction. Ce sont des aptitudes qui me suivront toute ma vie.

Je vous remercie tous les deux pour votre ouverture face à mes projets et obligations familiales. Jamais je ne me suis sentie jugée. Votre support a eu des répercussions importantes et positives sur mon travail, mon quotidien et les personnes qui m'entourent.

Merci à Émilien Pelletier d'avoir fait parti de mon jury à titre de membre interne. Tu avais le recul nécessaire pour me questionner et me suggérer des idées nouvelles, toujours pertinentes. Tu as aussi été très généreux de bien vouloir partager les locaux de la station pour la réalisation d'un de mes projets et même de m'avoir présentée à l'équipe de *Découverte*.

Paul, thank you for having accepted to be part of the jury as external member. I have a great respect for your work and your contribution to the oceanography. Thank you for being such a great leader within CHONe.

Je veux évidemment remercier le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG) et le Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT). Ils ont financé la quasi-totalité de mes études, du bacc à ma dernière année de doc. Je remercie Québec Océan qui m'a permis de passer 5 mois à Pise en Italie dans le laboratoire du professeur Lisandro Benedetti-Cecchi. J'ai aussi pu bénéficier d'une expérience enrichissante en siégeant à leur conseil d'administration. Merci à CHONe pour le dynamisme du réseau, qui a encouragé les échanges entre étudiants et chercheurs de partout au Canada.

Grazie mille à Lisandro Benedetti-Cecchi et particulièrement à Elena Maggi qui m'ont accueillie à l'université de Pise, qui ont partagé avec moi leurs techniques de travail et leur vision de la science. J'ai eu la chance d'échantillonner en apnée sur un site paradisiaque avec une super équipe. Un merci particulier à Rosanna, ma maman italienne. Grande bacione a te cara Rosanna! A presto! Je tiens à remercier Éric Harvey, pour la super équipe que nous avons formé. Je collaborerais avec toi à nouveau à tout moment. Merci aussi à Isabelle Gounand et Timothée Poisot pour votre importante contribution à mon travail et pour m'avoir aidé à apprivoiser (et je pourrais même dire aimer!) la modélisation.

Merci à Pauline Robert, pour ton travail sur le terrain, mais avant tout, pour être ma meilleure amie depuis maintenant près de 6 ans. Tu es présente à toutes les grandes étapes de ma vie avec la même générosité. Marie-France, j'ai eu énormément de plaisir à travailler avec toi. Je garde en mémoire nos captures de crabes dans le barachois de Carleton! Tu m'as épatée par ton efficacité sur le terrain. Merci à Val, pour tes diners paninis, tes desserts loufoques et ta bonne humeur. Tu ajoutais du soleil à l'ISMER. Ton amitié m'est précieuse. Je veux remercier aussi Adeline et Virginie, pour nos discussions de bureau, pour votre soutien et nos mille fous rires. Vous allez me manquer. Sois prudente Virginie à l'autre bout du monde! Cindy, merci à toi de m'avoir fait une petite place dans ta vie et dans ta maison. J'admire toujours ton sens critique sans pareil. Laure, Lisa, Heike, Mariève, Katrine, Jesi, j'ai eu tant de plaisir à vous côtoyer, et j'ai appris beaucoup de votre professionnalisme. Merci à Mel, Mylène et Rénald, mes amis qui étiez là à mon arrivée dans le labo. Vous m'avez servi de modèles, de références. La barre était haute. Mel, sache que je veillerai à ne pas être « trop gentille » dans le futur! Merci à Vanessa Pencalet pour le coup de main avec mes analyses de laboratoire.

Merci papa d'avoir partagé avec moi ton amour pour la nature. Une part importante de mon intérêt pour l'écologie benthique vient de ces journées à attraper les écrevisses dans le *creek*. Merci maman, ma fan numéro un, pour qui tout ce que je fais est plus que fantastique. Ça fait longtemps que j'ai appris à être plus critique de mes accomplissements que ce que tu m'en dis, mais saches que c'est rassurant de te savoir derrière moi peu importe ce qui peut arriver. Je te dois ma passion pour l'eau. Le sprint final de rédaction n'aurait jamais été possible sans ta générosité et tes fidèles services de gardiennage.

Claude, tu as LA source d'inspiration. Je sais que ta curiosité pour les questions scientifiques est supérieure à la mienne, et sans cette satanée maladie, tu serais à ma place, le doc en poche et une super carrière devant toi. Tu m'as appris la persévérance et le courage. Tu m'as permis de voir certaines embuches avec de la perspective, de comprendre qu'une journée pluvieuse à 4°C sur la côte à compter des moules, c'est drôlement

désagréable, mais ce n'est pas une raison valable pour perdre le sourire. Je suis choyée de t'avoir à mes côtés à Québec.

Merci à mon mari, mon stagiaire bénévole préféré, Francis. Toi, qui as pris des vacances pour m'aider sur le terrain, as compilé des données aux petites heures de la nuit, sans compter tous les textes que je t'ai fait relire. Tu as toujours été là pour m'épauler et me soutenir dans ce long périple. Merci d'avoir rendu ma vie aussi belle avec nos « *deux garçons* » et de nous avoir bâti un nid réconfortant, dans lequel je pouvais me réfugier dans les passes plus difficiles. Je t'aime et je ne te remercierai jamais assez pour les sacrifices que tu as faits, de même que pour toutes ces sautes d'humeur que tu as dû endurer.

Louis-Félix et Clément, dur de croire que je veux vous remercier pour l'aboutissement de mon doctorat. Vous avez plutôt contribué à me couper une quantité innombrable d'heures de sommeil (Clément, on fait ses nuits S.V.P.!) et à m'empêcher de travailler avec vos rhumes et autres petits microbes. Pourtant, merci pour votre amour inconditionnel qui me donne envie de mordre à la vie et d'entrevoir mon avenir sur une note si positive.

AVANT-PROPOS

Je me suis intéressée à l'écologie des perturbations en constatant à quel point l'homme applique une pression énorme sur les écosystèmes marins. Les stocks de plusieurs espèces de poissons sont en chute libre, les eaux s'eutrophisent et s'acidifient, l'oxygène diminue, sans parler de la taille démesurée de ces « continents de plastique ». On ne peut assurément pas s'opposer et empêcher le développement économique impactant directement et indirectement le milieu marin. Je me suis donc questionnée à savoir comment on pouvait au mieux s'outiller pour détecter et prédire efficacement les effets de ces perturbations sur la biodiversité marine et le fonctionnement des écosystèmes qui lui sont associés, afin de limiter les impacts négatifs qui peuvent en découler. Cette thèse s'est principalement basée sur la comparaison d'approches. De cette façon, j'espérais pouvoir proposer une ou des approches à privilégier, et ainsi contribuer à faire progresser nos connaissances de la gestion et de la conservation des ressources marines.

Cette thèse est intitulée « Rôle du régime de perturbations sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes marins ». Elle fait partie de l'axe de recherche *Effects of biodiversity changes due to anthropogenic activities on intertidal ecosystem services* au sein du réseau stratégique canadien *Canadian Healthy Oceans Network* (CHONe). Les projets ont été financés par CHONe et le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie (CRSNG). Ils s'insèrent également dans le programme de recherche du groupe interinstitutionnel de recherches océanographiques du Québec Québec-Océan

LISTE DES PUBLICATIONS REALISEES DANS LE CADRE DE LA THESE

Séguin A, Gravel D, Archambault P (2014) Effect of disturbance regime on alpha and beta diversity of rock pools. *Diversity* 6, 1-17 (chapitre 1)

Séguin A, Maggi E, Benedetti-Cecchi L, Gravel D, Archambault, P (À soumettre) Role of disturbance frequency and intensity on the beta diversity of benthic rock pool communities. Sera soumis à *Marine Ecology Progress Series* (chapitre 2)

Séguin, A, Harvey É, Archambault P, Nozais C, Gravel D (2014) Body size as a predictor of species loss effect on ecosystem functioning. *Scientific Reports*, 4:4616 (chapitre 3)

Harvey É, **Séguin A**, Nozais C, Archambault P, Gravel D (2013) Identity effects dominate the impacts of multiple species extinctions on the functioning of complex food webs. *Ecology* 94, 169-179 (annexe)

J'ai travaillé, durant mon doctorat, à l'élaboration de l'étude *Identity effects dominate the impacts of multiple species extinctions on the functioning of complex food webs*, publié dans la revue scientifique *Ecology*. Je n'ai pu inclure cet article en tant que chapitre au sein de la thèse, n'étant pas la première auteure. J'ai contribué à sa réalisation à hauteur de 40 à 50 %, en m'impliquant autant au niveau de la planification, de la réalisation, des analyses et de la rédaction. Cette étude est en lien direct avec la problématique abordée dans ma thèse. C'est une étude expérimentale réalisée en parallèle à la fois dans un système marin et un système lacustre. Elle suggère que l'identité fonctionnelle serait plus importante que la richesse spécifique pour expliquer les variations observées dans le fonctionnement des écosystèmes. Il s'agissait de la première étude expérimentale à tester l'effet de l'identité fonctionnelle au sein de systèmes multitrophiques. J'ai donc décidé de l'inclure à la thèse, en l'insérant en annexe.

LISTE DES PRESENTATIONS REALISEES DANS LE CADRE DE LA THESE

Séguin A, Gounand I, Poisot T, Gravel D, Archambault P (2013) Impact de la perte d'espèces connectrices des réseaux pélagiques et benthiques sur le fonctionnement des écosystèmes marins. Assemblée générale annuelle de Québec-Océan, Rivière-du-Loup, Canada 13-15 novembre 2013 (affiche; **prix de la meilleure affiche**)

Séguin A, Gravel D, Archambault P (2012) Effet de la fréquence de perturbations sur la variabilité spatiale. Assemblée générale annuelle de Québec-Océan, Montréal, Canada, 7-9 novembre (affiche ; **prix de la meilleure affiche**)

Séguin A, Harvey É, Archambault P, Nozais C, Gravel D (2012) Use of body size as biological indicator of species loss effect. Assemblée annuelle de CHONe, Ottawa, Canada, 24-27 octobre (affiche)

Séguin A, Harvey É, Archambault P, Gravel D (2011). Effet des extinctions sur le fonctionnement d'un système multitrophique. Assemblée générale annuelle de Québec-Océan, Lac-Delage, Canada, 17-18 novembre (affiche)

Séguin A, Harvey É, Archambault P, Gravel D (2011) Body size as impact predictor of biodiversity loss on ecosystem functioning. World Conference on Marine Biodiversity, Aberdeen, Écosse, Royaume-Uni, 26-30 septembre (oral)

Séguin A, Harvey É, Archambault P, Gravel D (2011) Species identity and richness efficiently predict the impact of biodiversity loss on ecosystem functioning in complex marine food webs. Assemblée annuelle de CHONe, Montréal, Canada, 28-30 avril (oral; **mention**)

Séguin A, Harvey É, Archambault P, Gravel D (2010) Et si être gros était bon pour la santé des écosystèmes ? Étude de l'effet de taille sur le fonctionnement des écosystèmes marins. Assemblée annuelle de Québec-Océan, Lac-Beauport, Canada, 11-12 novembre (affiche)

Séguin A, Archambault P (2010) Plus ça change plus c'est pareil : Diminution de la variabilité spatiale d'un assemblage des suites d'une perturbation chronique. Assemblée annuelle de la Société Canadienne d'Écologie et d'Évolution, Québec, Canada, 9-12 mai (oral)

Séguin A, Archambault P (2009) The effect of disturbance frequency on spatial variability of benthic community as a management tool. European Marine Biology Symposium, Liverpool, Royaume-Uni, 7-11 septembre (oral)

Séguin A, Archambault P (2009) La fréquence favorise la performance. Colloque de vulgarisation scientifique *La Biologie dans tous ces états*, Rimouski, Canada, 13 mars (oral)

Séguin A, Archambault P (2008) Did disturbances increase spatial variability? 2008 Assemblée annuelle de Québec-Océan, Rivière-du-Loup, Canada, 27-28 novembre (affiche)

Séguin A, Archambault P (2008) *In situ* determination of the impact of press and pulse disturbances on spatial variability of a St. Lawrence rocky intertidal ecosystem assemblage. Conférence annuelle du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, Halifax, Canada, 22-26 septembre (affiche)

RÉSUMÉ

Les perturbations naturelles et anthropiques jouent un rôle déterminant dans la structure des communautés naturelles. Sous l'effet des changements climatiques, le régime de ces perturbations est appelé à se modifier. Les perturbations seront ainsi plus fréquentes et de plus forte intensité. Il est essentiel d'être en mesure de détecter et de prédire efficacement l'effet des changements actuels et anticipés des régimes de perturbations sur la biodiversité, alors que le taux d'extinction des espèces serait présentement de 100 à 1000 fois plus élevé que les taux estimés dans le registre fossile. L'objectif principal de cette thèse était donc d'estimer expérimentalement les effets du régime de perturbations sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes marins. La chaîne d'impact entre le régime des perturbations, la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes a été étudiée en deux temps. D'abord, nous avons testé l'effet combiné (chapitre 1) et indépendant (chapitre 2) des régimes de perturbations (fréquence et intensité) sur la biodiversité. Puis, alors qu'il a été suggéré que l'identité fonctionnelle, une composante de la biodiversité, dominerait les effets d'extinctions sur le fonctionnement des écosystèmes, nous avons testé le potentiel prédictif de la taille des espèces au sein de systèmes multitrophiques (chapitre 3). Nous avons étudié le rôle des perturbations sur des communautés benthiques sessiles qui colonisent les cuvettes marines en zone intertidale. Ces espèces sont reconnues comme étant d'excellentes espèces sentinelles, qui nous aident à détecter des changements de biodiversité au sein d'autres systèmes, moins facilement accessibles et plus coûteux à échantillonner. Les chapitres 1 et 2 ont été réalisés directement sur le terrain au sein de cuvettes marines naturelles. Le chapitre 3 a été divisé en deux expérimentations, réalisé en parallèle dans des mésocosmes marins et lacustres.

Notre premier objectif était de vérifier si une augmentation de l'hétérogénéité spatiale de la structure d'une communauté sessile benthique (diversité bêta) était indicative d'un environnement perturbé (chapitre 1 et 2). L'effet des perturbations sur l'hétérogénéité spatiale s'est avéré beaucoup plus complexe. La réponse des communautés serait modulée par le régime (fréquence et intensité) associé à la perturbation. Selon qu'elle survienne à faible ou fort régime, une perturbation aurait des effets opposés sur l'hétérogénéité spatiale. La forme de la relation, à savoir si l'hétérogénéité augmente, diminue, linéairement ou non, a différé en fonction de la source de la perturbation appliquée. La fréquence et l'intensité de perturbations agiraient aussi indépendamment l'une de l'autre et n'affecteraient pas les mêmes composantes de la structure de la communauté. La fréquence d'une perturbation influence la composition, alors que l'intensité affecte plutôt le recouvrement des espèces. Les chapitres 1 et 2 ont aussi mis en évidence que l'hétérogénéité spatiale était une mesure

de la biodiversité autant, sinon plus importante que la richesse spécifique (diversité alpha) pour évaluer l'effet des régimes de perturbations.

Dans le chapitre 3, nous avons testé le potentiel de la taille des espèces, un trait fonctionnel facile à mesurer, relié aux taux d'extinctions et à plusieurs taux biologiques, à prédire les effets de la perte d'espèces sur le fonctionnement de systèmes multitrophiques. Nous avons montré un effet fort de la taille des espèces sur le fonctionnement. Cet effet serait toutefois plus important lorsque combiné à la position trophique, puisque conjointement, ces deux traits fonctionnels ont expliqué une large proportion de la variation observée dans le fonctionnement des écosystèmes. La taille fut un meilleur prédicteur de l'effet d'extinctions sur les fonctions reliées à la consommation. Nos résultats suggèrent également que l'étude de séquences d'extinction aléatoire sous-estime les effets de la perte d'espèces, comparativement à une séquence d'extinctions ordonnée en fonction de la taille, plus représentative des extinctions en milieu naturel.

Cette thèse propose des approches à privilégier afin de détecter et prédire plus efficacement l'effet des perturbations. Les résultats obtenus se sont appuyés sur des plans expérimentaux souvent plus réalistes que ce qui avait été réalisé jusqu'à présent. Nous suggérons, sur la base de nos observations, qu'il serait plus facile qu'anticipé de prédire les effets des perturbations et de la perte de biodiversité associée sur le fonctionnement des écosystèmes.

Mots clés : Perturbation, biodiversité, fonctionnement de l'écosystème, régime, cuvette marine, hétérogénéité spatiale, extinction, communauté benthique

ABSTRACT

Natural and anthropogenic disturbances play a key role in structuring natural communities. With climate change, the regime of these disturbances is expected to change. Disturbances will be more frequent and more intense. It is essential to be able to detect and predict efficiently the effects of current and anticipated changes of disturbance regimes on biodiversity, while the rate of species extinction is now 100 to 1000 times higher than the estimated rates in the fossil record. The main objective of this thesis was to estimate experimentally the effects of disturbance regime on biodiversity and the marine ecosystem functioning. The cascade of impacts between disturbance regimes, biodiversity, and ecosystem functioning was studied in two phases. First, we tested the combined (Chapter 1) and independent (Chapter 2) effects of disturbance regimes (frequency and intensity) on biodiversity. Then, while suggested that the functional identity, a component of biodiversity, dominates extinction effects on ecosystem functioning, we tested the predictive capacity of species body size in multitrophic systems (Chapter 3). We studied the role of disturbances on benthic sessile communities colonizing rock pools. These species are often considered as excellent sentinels for estimating changes in biodiversity in other systems, less accessible and more expensive to sample. Chapters 1 and 2 were conducted *in situ* in marine rock pools and Chapter 3 was carried out in parallel both in marine and freshwater mesocosms.

Our first objective was to determine whether an increase in the spatial heterogeneity of a sessile benthic community structure (beta diversity) was diagnostic of disturbed environments (Chapter 1 and 2). We found that the effect of disturbances on spatial heterogeneity was actually much more complex, since the regime (frequency and intensity) associated to the disturbance modulated the response of communities. A disturbance could have opposite effects on spatial heterogeneity, depending on whether it occurs at low or high regimes. The form of the relationship, whether the heterogeneity is increasing, decreasing, linearly or not, depends on the source of the disturbance. The disturbance frequency and intensity also act independently and do not affect the same component of community structure. Disturbance frequency influences species composition, whereas intensity instead affects species cover. Chapters 1 and 2 also showed that spatial heterogeneity is a biodiversity measure as much, if not more important than species richness (alpha diversity) in evaluating the effect of disturbance regimes.

In Chapter 3, we tested the potential of species body size to predict the effects of species loss on ecosystem functioning. This functional trait is easily measured and linked to extinction rates and several biological rates. We showed a strong effect of species body size

on the functioning. However, this effect was stronger when combined with trophic position. Together, these two functional traits explained a large proportion of the variation observed in functioning. Species body size was a better predictor of species loss effects on functions directly related to consumption. Our results also suggest that the study of random multispecies sequential extinctions underestimates the effects of species loss, when compared to non-random sequential extinctions, ordered by body size, more representative of extinction in natural ecosystems.

This thesis suggested approaches to detect and predict the disturbance effects more efficiently. Results were based on more realistic experimental designs. Our observations suggest that it may be easier than expected to predict disturbance effects and associated species loss on ecosystem functioning.

Keywords : Disturbance, biodiversity, ecosystem functioning, regime, rock pool, spatial heterogeneity, extinction, benthic community

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	IX
AVANT-PROPOS	XIII
RÉSUMÉ	XVII
ABSTRACT	XIX
TABLE DES MATIÈRES	XXI
LISTE DES TABLEAUX	XXV
LISTE DES FIGURES	XXVII
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
BIODIVERSITE	1
PERTURBATIONS	2
REGIME DE PERTURBATIONS	6
DES REGIMES DE PERTURBATIONS EN CHANGEMENT	8
FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES	9
MEILLEUR PREDICTEUR : DIVERSITE SPECIFIQUE OU FONCTIONNELLE?	14
OBJECTIF PRINCIPAL	17
OBJECTIFS SPECIFIQUES	19
Chapitre 1	19
Chapitre 2	21
Chapitre 3	23

CHAPITRE 1 EFFET DU RÉGIME DE PERTURBATIONS SUR LA DIVERSITÉ ALPHA ET BETA DES CUVETTES MARINES	25
RESUME	25
ABSTRACT	27
INTRODUCTION.....	28
MATERIALS AND METHODS.....	31
RESULTS	35
DISCUSSION.....	41
CHAPITRE 2 EFFETS INDEPENDANTS DE LA FRÉQUENCE ET DE L'INTENSITÉ DE PERTURBATION SUR LA DIVERSITE BETA DE CUVETTES MARINES	49
RESUME	49
ABSTRACT.....	51
MATERIALS AND METHODS.....	54
RESULTS	58
DISCUSSION.....	61
CHAPITRE 3 LA TAILLE DES ESPECES COMME PREDICTEUR DE L'EFFET DE LA PERTE D'ESPECES SUR LE FONCTIONNEMENT DE L'ECOSYSTEME	69
RESUME	69
BODY SIZE AS PREDICTOR OF SPECIES LOSS ON ECOSYSTEM FUNCTIONING	71
ABSTRACT.....	71
INTRODUCTION.....	72
MATERIALS AND METHODS.....	73
RESULTS	77
DISCUSSION.....	78
CONCLUSION GENERALE	85

CONTRIBUTION DE L'ETUDE.....	86
PERSPECTIVES.....	92
CONCLUSION FINALE	97
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	99
ANNEXE IDENTITY EFFECTS DOMINATE THE IMPACTS OF MULTIPLE SPECIES EXTINCTIONS ON THE FUNCTIONING OF COMPLEX FOOD WEBS	113
ABSTRACT	113
INTRODUCTION	114
MATERIALS AND METHODS	116
RESULTS.....	123
DISCUSSION	129

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE 1

Table 1: List of the 24 taxa identified within the rock pools	36
Table 2: Univariate analysis performed with a four-way partially hierarchical ANOVA for differences in taxa richness, Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index among regimes, rock pools, periods and times through nutrient enrichment disturbances. Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index were power transformed (x^2)	37
Table 3: Univariate analysis performed with a four-way partially hierarchical ANOVA for differences in taxa richness, Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness following draining disturbances.....	40

CHAPITRE 2

Table 4: List of the 38 sessile taxa sampled	59
Table 5: Univariate analysis performed with an asymmetrical ANOVA for differences in mean Euclidean distances (based on the percentage cover of benthic sessile taxa) in controls versus disturbed rock pools Disturbances were performed by the addition of boulders at two frequency (pulse, press) and intensity (low, high) levels.....	60
Table 6: Univariate analysis performed with an asymmetrical ANOVA for differences in mean Euclidean distances (based on the taxa composition of benthic sessile taxa) in controls versus disturbed rock pools. Disturbances were performed by the addition of boulders at two frequency (pulse, press) and intensity (low, high) levels	60

CHAPITRE 3

Table 7: PCA output for (1) marine and (2) freshwater mesocosms.....	77
Table 8: Statistical results for the marine system. a) linear regression, b) ANCOVA with trophic position as predictor and c) asymmetrical two-way crossed ANOVA for the marine system with Number of taxa removed (no) and Sequence as main factors. The variability of the factor Sequence was then divided between 1) random versus non-random extinction sequence (R vs NR) and 2) differences among random extinctions sequences (among random). P values in bold correspond to significant results	80
Table 9: Statistical results for the freshwater system. a) linear regression, b) ANCOVA with trophic position as predictor and c) asymmetrical two-way crossed ANOVA for the freshwater system with Number of taxa removed (no) and Sequence as main factors. The variability of the factor Sequence was then divided between 1) random versus non-random extinction sequence (R vs NR) and 2) differences among random extinctions sequences (among random). P values in bold correspond to significant results.	81

ANNEXE

Table 10: Summary table of the effect of functional group richness on the different ecosystem functions studied.....	125
Table 11: Linear models partitioning the variance between linear group richness, nonlinear group richness, identity effects and composition effects.	126
Table 12: Functional group contribution to ecosystem functions. A positive coefficient indicates that a species is contributing more to the given function than the average species, while a negative coefficient indicates it is contributing less than average. Although global identity effect is significant for each functions (see table 2), bold values indicate significant coefficients inside each linear model at $P < 0.05$ level	127

LISTE DES FIGURES

INTRODUCTION

- Figure 1 : Représentation du rôle des perturbations dans l'assemblage de la structure des communautés (tiré de HilleRisLambers et al., 2012). Les perturbations agissent à titre de filtres environnementaux, déterminant l'importance relative des processus stochastiques (dispersion, chance) et déterministes (filtres environnementaux et biotiques). Chaque lettre correspond à une espèce différente.....3
- Figure 2 : Changements anticipés dans la probabilité d'occurrence d'événements météorologiques extrêmes sous l'influence des changements climatiques. Du scénario A (ligne pointillée ; condition actuelle) au scénario B (ligne pleine ; prédiction pour 2050), la valeur moyenne (\bar{x}_1 à \bar{x}_2) et la variabilité (écart-type ou largeur des courbes) des probabilités d'occurrences augmentent. (Tiré de Jentsch et al., 2007).....8
- Figure 3 : Relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes au sein d'écosystèmes (i) expérimentaux et (ii) naturels. Les zones ombragées représentent l'intervalle de confiance de 95% (tiré de Mora et al. 2014)11
- Figure 4 : Changement de dominance au sein des écosystèmes marins perturbés. Les organismes de grandes tailles sont remplacés par des organismes de plus petites tailles (tiré de Pauly and Chuenpagdee, 2002)14
- Figure 5 : Schéma conceptuel illustrant la chaîne d'impacts entre le régime des perturbations, la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème. Les composantes en gris représentent les thèmes qui ne sont pas abordés dans cette thèse.18

Figure 6 : Représentation graphique des hypothèses testées au chapitre 2..... 22

CHAPITRE 1

Figure 7: Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordinations. nMDS were plotted for each regime before and after the beginning of disturbances by (a) nutrient enrichment and (b) draining. High = black triangle; Low = red square; Reference = green circle 39

Figure 8: Within-group dissimilarity in rock pools disturbed by nutrient enrichment. The black vertical line represents the beginning of the disturbances. High = nutrients added every diurnal low tide; Low = nutrients added six times during the period, Reference = no nutrient added. Note that high within-group dissimilarity is associated with high beta diversity..... 41

Figure 9: Mean taxa richness (mean \pm SE) before and after the beginning of disturbances by draining. Before = black; After = cyan; High = nutrients added every diurnal low tide; Low = nutrients added six times during the period; Reference = no nutrient added. Different letters indicate statistically significant difference between regimes..... 42

Figure 10: Within-group dissimilarity in rock pools disturbed by draining. The black vertical line represents the beginning of the disturbances. High = draining every diurnal low tide; Low = draining six times during the period, Reference = no draining. Note that high within-group dissimilarity is associated with high beta diversity 44

Figure 11: Between-group dissimilarity in rock pools disturbed by draining. The black vertical line represents the beginning of the disturbances. High = draining every diurnal low tide; Low = draining six times during the period; Reference = no draining 45

CHAPITRE 2

Figure 12: Mean Euclidean distances (beta diversity; +/- SE) of the total percentage cover observed in controls (white bars) and in rock pools disturbed at pulse (grey bars) and press frequency regime (black bars). Differences among regimes are shown for the entire community, then for the entire community in which we removed the canopy-forming taxa, the erected taxa, the turf-forming taxa, the encrusting taxa and the sessile animal taxa. Greater mean Euclidean distances refer to greater beta diversity. Different letters indicate statistically significant difference between regimes62

Figure 13: Mean Euclidean distances (beta diversity; +/- SE) of the taxa composition observed in controls (white bars) and in rock pools disturbed at pulse (grey bars) and press frequency regime (black bars). Differences among regimes are shown for the entire community, then for the entire community in which we removed the canopy-forming taxa, the erected taxa, the turf-forming taxa, the encrusting taxa and the sessile animal taxa. Greater mean Euclidean distances refer to greater beta diversity. Different letters indicate statistically significant difference between regimes63

CHAPITRE 3

Figure 14: Schematic representation of the experimental design for the marine ecosystem. Note that the experimental design for the freshwater ecosystem was identical, except for the number of species we removed (0, 1, 2 and 4) and the number of independent combinations of random sequences reproduced at each level of species richness (10 in the freshwater ecosystem).....74

Figure 15: Effects of body size on ecosystem functioning. The proxies of ecosystem functioning illustrated here are a) marine multifunctioning, b) freshwater phytoplankton biomass and c) marine encrusting algae net production. ● indicate grazers and ○ indicate non-grazers. The y-axis refer to the effect size between values of functioning recorded in mesocoms with removals and values of functioning recorded in reference mesocoms (no removal).....79

Figure 16: Effects of taxa removal on ecosystem functioning according to random and non-random extinction sequences. The proxies of ecosystem functioning illustrated here are a) periphyton dry mass b) marine multifunctioning and c) freshwater phytoplankton biomass. White boxplots indicate non-random extinction sequences and grey boxplots indicate random extinction sequences. The y-axis refer to the effect size between values of functioning recorded in mesocosms with removals and values of functioning recorded in reference mesocosms (no removal) 82

Figure 17 : Différentes hypothèses quant aux processus (stochastiques vs déterministes) dominants qui sous-tendent la relation entre le régime de perturbations et la diversité bêta 93

ANNEXE

Figure 18: Simplified schematic representation of the a) marine and b) freshwater ecosystems studied 119

Figure 19: Response of a) freshwater and b) marine ecosystem functions to functional group richness. Boxplots indicated interquartile variance amongst richness treatments with black bold line indicated the median. Only significant functions are shown..... 124

Figure 20: Relationships between functional group individual contribution and ecosystem multifunctionality for a) freshwater and b) marine ecosystem (first and second axes of the principal component analysis – PC1 and PC2 respectively). Groups are shown in dark and ecosystem functions in darkgray 128

INTRODUCTION GÉNÉRALE

BIODIVERSITE

On a identifié près de 1,2 million d'espèces sur Terre. C'est bien peu lorsqu'on estime que le nombre total d'espèces peuplant la planète s'élèverait à 8,7 millions. La grande majorité d'entre elles resterait donc toujours à être répertoriées. En milieu marin uniquement, 91% des espèces n'auraient toujours pas été découvertes, ce qui représente plus de 2 millions d'espèces (Mora et al., 2011).

C'est très souvent en ces termes, c'est-à-dire en nombre d'espèces, que la communauté scientifique discute de biodiversité. En réalité, la signification du mot biodiversité est beaucoup plus large. Elle réfère à la diversité du vivant et inclut la diversité des espèces, la diversité des gènes et la diversité des traits fonctionnels (Cardinale et al., 2012). Notons que les traits fonctionnels sont des traits morphologiques, physiologiques ou phénologiques propres à l'espèce (p.ex. taille, rôle trophique), qui influencent sa réponse aux conditions environnementales (Hooper et al., 2005). La biodiversité peut être décrite en termes de richesse (nombre d'unités vivantes), mais également en terme d'équitabilité (dominance) et d'hétérogénéité (dissimilarité) entre les unités vivantes (Magurran, 2004; Hooper et al., 2005; Cardinale et al., 2012).

En milieu naturel, la diversité des espèces se décline en différents niveaux d'organisation. D'abord, on appelle population un ensemble d'individus d'une même espèce dans un environnement donné. Une communauté est formée lorsque plus d'une population d'espèces différentes s'associe, cohabite et interagit entre elles. Les interactions sont dites intraspécifiques si elles surviennent entre deux individus ou plus à l'intérieur d'une même population, alors que les interactions sont interspécifiques lorsqu'elles surviennent entre au moins deux espèces. Il existe plusieurs types d'interactions

interspécifiques. Les interactions élémentaires directes incluent le mutualisme, la compétition et la prédation (Morin, 2011). Les communautés interagissent également avec un ensemble de facteurs abiotiques, tels que la lumière, la température, la pression, les sédiments et les nutriments. Un écosystème englobe l'ensemble des interactions biotiques et abiotiques dans un environnement donné (Thurman et Trujillo, 2004; Morin, 2011).

Au sein des écosystèmes, la structure des communautés (composition, abondance relative, biomasse ou recouvrement des espèces) n'est pas statique dans l'espace et le temps. Cette variation émerge de la combinaison de plusieurs mécanismes d'assemblages des communautés (Gravel et al., 2011). La composition des communautés serait en fait déterminée par un ensemble de processus stochastiques et déterministes qui surviennent simultanément dans un système (Lepori et Malmqvist, 2009; Chase et Myers 2011). Brièvement, tel que résumé par Chase et Myers (2011), les théories stochastiques suggèrent que les chances de colonisation, les extinctions aléatoires et la dérive écologique détermineraient largement les patrons de biodiversité (Hubbell, 2001), alors que les théories déterministes soulèvent l'importance des processus locaux, à la base du modèle de niche, tels que les interactions biotiques, abiotiques et les compromis interspécifiques. L'importance relative des processus stochastiques et déterministes dépendrait des perturbations, qui selon leur sévérité, agiraient à titre de filtres environnementaux (Fig. 1). Les processus stochastiques tendraient à dominer au sein d'environnements non perturbés, alors que les processus déterministes prévaudraient en milieux perturbés (Chase, 2007; Lepori and Malmqvist, 2009). Les perturbations, partie intégrante des écosystèmes naturels, sont donc une source majeure d'hétérogénéité spatiale et temporelle dans la structure et la dynamique des communautés naturelles (Sousa, 1984).

PERTURBATIONS

Plusieurs définitions du terme perturbation ont été proposées dans la littérature (Grime, 1977; Bender, 1984; Sousa, 1984 ; White et Pickett, 1985). Ici, une perturbation

réfère à « tout événement, défini dans le temps, qui peut altérer la structure d'un écosystème, d'une communauté ou d'une population et modifier les ressources, la disponibilité du substrat ou encore l'environnement physique » (White et Pickett, 1985). Une perturbation peut être biologique (p.ex. prédation) ou physique (p.ex. tempête), naturelle (p.ex. inondation, glace) ou anthropique (p.ex. rejet d'égout, destruction de l'habitat, surpêche, introduction d'espèces invasives).

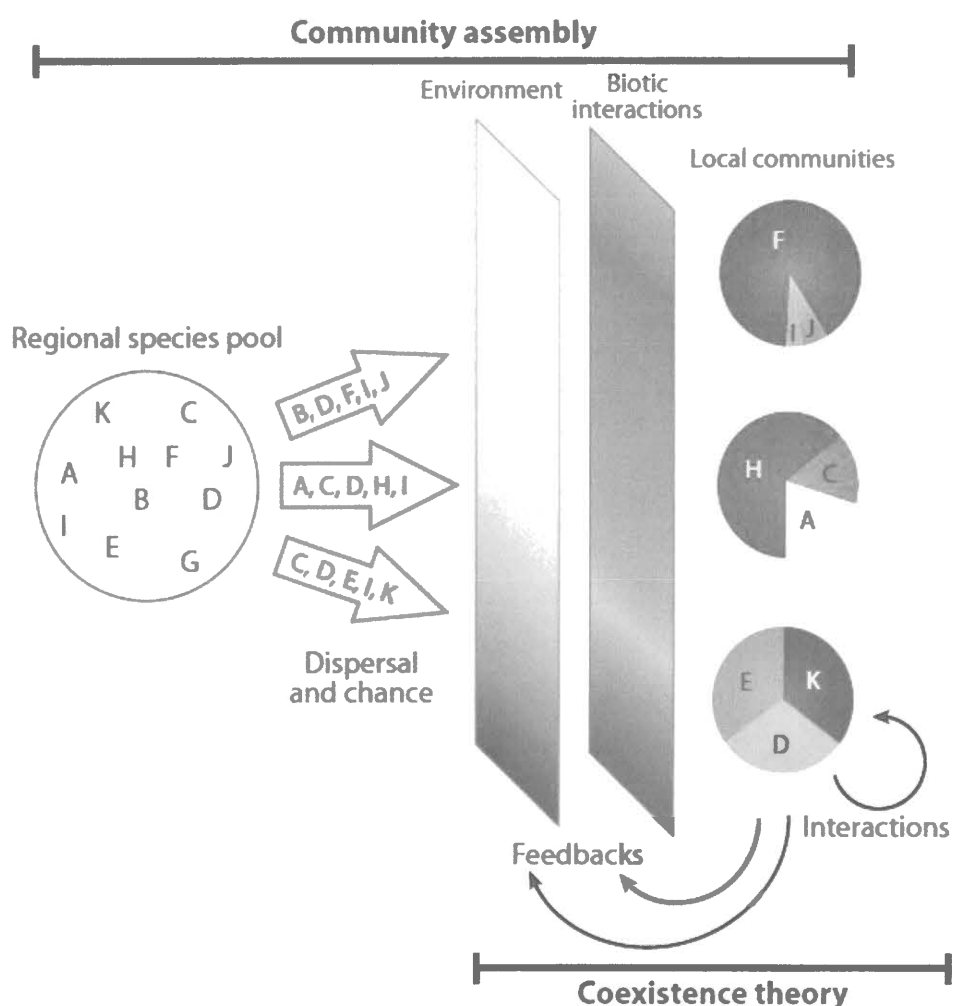


Figure 1 : Représentation du rôle des perturbations dans l'assemblage de la structure des communautés (tiré de HilleRisLambers et al., 2012). Les perturbations agissent à titre de filtres environnementaux, déterminant l'importance relative des processus stochastiques (dispersion, chance) et déterministes (filtres environnementaux et biotiques). Chaque lettre correspond à une espèce différente.

Les perturbations affectent les communautés autant positivement que négativement. D'une part, les perturbations peuvent favoriser la coexistence des espèces au sein des communautés par divers mécanismes. Par exemple, une perturbation par prédation peut prévenir la monopolisation des ressources environnementales par une seule et unique espèce (Paine 1966; 1971 ; Dayton, 1971). La coexistence est aussi possible via un compromis interspécifique colonisation-compétition. D'après l'hypothèse de la perturbation intermédiaire, un niveau modéré de perturbations optimiserait ce compromis, maximisant la diversité (Grime, 1973; Connell, 1978). À la base de cette hypothèse, Connell (1978) stipule qu'à trop faible fréquence ou intensité de perturbations, les meilleurs compétiteurs du milieu supplantent les espèces aux capacités de compétition moindre. L'effet se traduit alors par un système à l'équilibre, peu diversifié. À l'opposé, une perturbation trop fréquente et/ou intense laisse plusieurs espaces dénudés, n'avantageant que les espèces colonisatrices, qui ont un meilleur taux de croissance intrinsèque et une capacité de dispersion supérieure. Une fréquence ou une intensité de perturbations intermédiaires favoriseraient alors la coexistence entre les espèces colonisatrices et compétitrices, en perturbant la hiérarchie de compétition, augmentant le taux de mortalité et laissant des espaces disponibles pour le recrutement des espèces moins compétitives (Svensson et al., 2007).

Les perturbations peuvent aussi modifier négativement les paramètres physiques de l'environnement, ne permettant qu'à certaines espèces particulières de survivre. Par exemple, le paradigme proposé par Pearson et Rosenberg (1978) décrit les étapes successives de la distribution d'espèces benthiques vivant dans des sédiments meubles de plus en plus riches en matière organique. D'abord diversifiées, les communautés se transforment peu à peu, pour n'être représentées que par quelques espèces seulement, très abondantes et capables de tolérer un enrichissement important en matière organique. Les perturbations anthropiques seraient, de plus, en grande partie responsables de la perte d'espèces observée actuellement, dont le taux d'extinction serait de 100 à 1000 fois plus élevé que ceux estimés dans le registre fossile (Pimm et al., 1995). Une évaluation efficace

de l'effet de la perte de biodiversité suite à l'occurrence de perturbations est importante si on veut, ultimement, pouvoir en minimiser les impacts négatifs associés.

L'évaluation des effets des perturbations sur la biodiversité est, la plupart du temps, étudiée en comparant le nombre d'espèces contenues dans un échantillon, c'est-à-dire la diversité alpha (Whittaker, 1960), entre sites perturbés et sites témoins (non perturbés). Cette approche soulève deux problèmes fondamentaux (Underwood, 1994). D'abord, le nombre moyen d'espèces dans une communauté varie naturellement dans le temps. Ce «bruit de fond» rend souvent impossible la détection des perturbations anthropiques uniquement sur la base du nombre d'espèces observées. Deuxièmement, les patrons temporels de la richesse spécifique d'une communauté varient énormément d'un endroit à l'autre. Statistiquement, il y aura donc interaction entre les variations temporelles et spatiales du nombre d'espèces dans la communauté, ce qui augmente d'autant plus la difficulté à déceler la présence de perturbations à partir des patrons de richesse spécifique. Il n'existe aucun raisonnement scientifique de considérer seulement une diminution dans le nombre d'organismes comme effet néfaste des perturbations sur la biodiversité (Underwood, 1991). Rappelons que la biodiversité peut non seulement être décrite en terme de nombre d'espèces, mais également en terme d'équitabilité et d'hétérogénéité entre les espèces (Magurran, 2004 ; Hooper et al., 2005; Cardinale et al., 2012).

En réalité, les perturbations affecteraient autant l'hétérogénéité que le nombre d'espèces lui-même (Underwood, 1991; 1992; 1994; Chapman et al., 1995; Bertocci et al., 2005). Une des approches privilégiées afin d'estimer l'impact de perturbations sur l'hétérogénéité consiste à comparer la diversité bêta entre communautés perturbées et non perturbées. Anderson et al. (2011) différencient deux types de diversité bêta. Premièrement, la diversité bêta peut référer à un changement directionnel dans la structure de la communauté d'une unité d'échantillonnage à l'autre le long d'un gradient spatial, temporel ou environnemental. La diversité bêta peut aussi référer à une notion de variation, non directionnelle, de la structure de la communauté parmi un ensemble d'unités d'échantillonnage. C'est cette définition qui sera retenue ici. Une différence dans la

diversité bêta d'une communauté peut être attribuable à i) une modification de l'abondance totale des individus à un endroit donné, ii) une modification du nombre total d'espèces, iii) un changement dans le ratio variance/moyenne pour des espèces particulières ou encore à iv) un changement dans l'identité des espèces présentes au sein d'une communauté (Warwick et Clarke, 1993 ; Chapman et al. 1995).

Les tests basés sur les changements de l'hétérogénéité spatiale et temporelle seraient plus sensibles et plus appropriés pour estimer les impacts environnementaux que les tests basés sur des comparaisons de moyennes (p. ex. diversité alpha) ou de centroïdes (Lindgarth et al. 2000). Les variations de la structure d'une communauté révèlent aussi beaucoup d'informations (Benedetti-Cecchi, 2003). Elles peuvent fournir des indices quant aux processus qui structurent les écosystèmes à plusieurs échelles spatiales. Elles permettraient aussi de prédire des changements d'état à venir dans la dynamique des écosystèmes sous l'influence des perturbations, alors que les communautés tendraient vers une plus grande hétérogénéité spatiale à l'approche d'un point de transition (Fraterrigo et Rusak, 2008; Scheffer et al., 2009).

REGIME DE PERTURBATIONS

Une perturbation peut être décrite, en fonction de ses différentes caractéristiques appelées régimes de perturbations. On y précisera alors la magnitude (intensité et sévérité) de même que les composantes temporelle (p. ex., fréquence) et spatiale (p. ex., taille d'une zone perturbée) de cette perturbation. La définition de chacun des termes peut être retrouvée dans l'ouvrage de Minchinton (2007). Toutefois, pour faciliter la compréhension de ce document, la fréquence et l'intensité de perturbations seront définies ici. D'abord, la fréquence peut référer quantitativement aux nombres d'événements perturbateurs par unité de temps. Sinon, on la présente qualitativement en deux catégories distinctes: les perturbations chroniques, c'est-à-dire continues à travers le temps, et les perturbations sporadiques, c'est-à-dire de courtes durées. Cette dernière définition est relative,

puisque'une perturbation d'une durée d'une semaine pour une moule sera ressentie comme une perturbation sporadique, alors que pour la bactérie, qui a une espérance de vie beaucoup plus courte, elle sera considérée chronique. Le temps de génération des organismes étudiés doit donc être considéré dans l'établissement de la catégorie de fréquence de perturbations (Glasby et Underwood, 1996). Le terme intensité correspond quant à lui à la force exercée par tout type de perturbations sur une superficie donnée (Minchinton, 2007).

Caswell et Cohen (1991) ont prédit une relation positive entre les régimes de perturbations, particulièrement la fréquence, et l'hétérogénéité spatiale de la structure de communautés. L'hétérogénéité spatiale fut estimée par la mesure de la diversité bêta. Leur modèle était basé sur un ensemble infini de parcelles identiques occupées par des communautés modulées par les interactions interspécifiques, la colonisation et les perturbations, à différents taux de dispersion. Quelques années plus tard, Warwick et Clarke (1993) ont testé expérimentalement la relation perturbation-diversité bêta. Ils ont observé une plus forte diversité bêta au sein de sites perturbés comparativement à la diversité bêta enregistrée au sein de sites témoins. Ils ont conclu qu'une forte diversité bêta par rapport à des sites témoins pourrait être utilisée comme outil de détection de la présence de perturbations dans un environnement donné. Des études subséquentes ont montré des effets mitigés des perturbations sur la diversité bêta. D'une part, plusieurs ont corroboré les conclusions de Warwick et Clarke (1993) (Cervin et al., 2004; Terlizzi et al., 2005; Dye, 2006; Garpe et al., 2006; Wildsmith et al., 2009). Toutefois, d'autres études n'ont pu supporter leur théorie (Chapman et al., 1995; Bishop et al., 2000; Archambault et al., 2001; Fraschetti et al., 2001 ; Chase, 2007). En examinant les facteurs qui pourraient expliquer les différences observées entre les études, on se rend compte que l'étude de Warwick et Clarke (1993) n'a pas considéré les effets individuels, potentiellement divergents, des régimes de perturbations (par ex. fréquence, intensité) sur la variation de la structure des communautés. Les effets différentiels des régimes de perturbations sur la structure des communautés ont plus d'une fois été observés en milieu naturel (Collins, 2000; Fraschetti et al., 2001; Elmqvist et al., 2003; Tewfik et al., 2007).

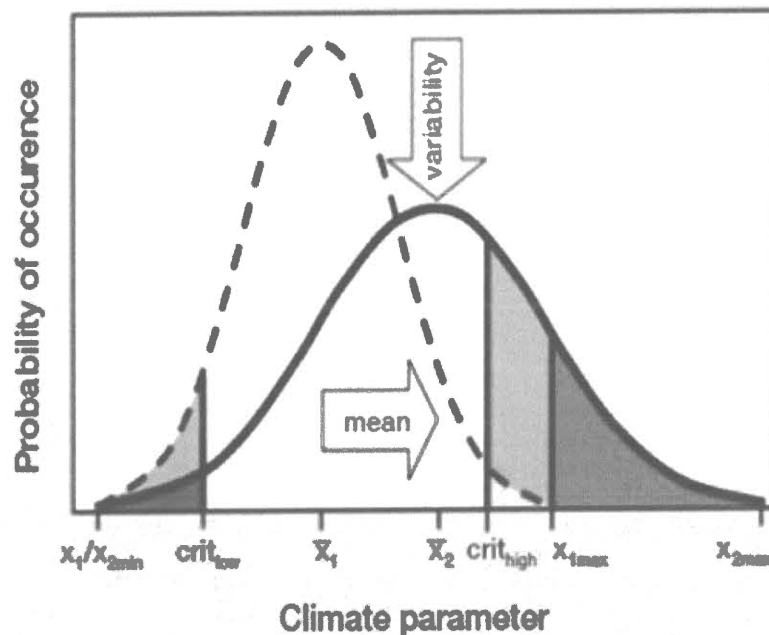


Figure 2 : Changements anticipés dans la probabilité d'occurrence d'événements météorologiques extrêmes sous l'influence des changements climatiques. Du scénario A (ligne pointillée ; condition actuelle) au scénario B (ligne pleine ; prédiction pour 2050), la valeur moyenne (\bar{x}_1 à \bar{x}_2) et la variabilité (écart-type ou largeur des courbes) des probabilités d'occurrences augmentent. (Tiré de Jentsch et al., 2007)

DES REGIMES DE PERTURBATIONS EN CHANGEMENT

Le régime de plusieurs perturbations est amené à se modifier, au cours des prochaines décennies, sous l'influence des changements climatiques et des activités anthropiques. Les changements climatiques devraient favoriser l'occurrence d'événements météorologiques extrêmes (Jentsch et al., 2007 ; Bender et al., 2010). Cela veut dire qu'on pourrait observer plus de perturbations à fréquences sporadiques telles que de fortes précipitations, période de sécheresse, record de température, et ce, à une plus grande intensité (IPCC, 2007; Jentsch et al., 2007) (Fig. 2). Une augmentation de la fréquence d'événements extrêmes modifierait grandement la structure des communautés (Walther et al., 2002 ; Hughes et al., 2003). En milieu intertidal rocheux, un des changements anticipés sur les côtes du nord de l'Europe (Hawkins et al., 2008) consiste en une diminution de la production de fucoides au

bénéfice de nouvelles espèces de brouteurs. Plus généralement, une modification du régime des perturbations sous l'influence des changements climatiques résulterait en une perte importante de la biodiversité à l'échelle globale (Thuiller et al., 2011 ; Bellard et al., 2012), alors que le scénario le plus pessimiste prédit des taux d'extinction d'espèces qui pourraient engendrer la sixième extinction de masse de l'histoire de notre planète (Barnosky et al., 2011).

Les activités anthropiques engendreraient des perturbations à fréquence plus élevée que les perturbations auxquelles les écosystèmes naturels ont l'habitude de faire face (Nyström et al., 2000). Au sein des récifs coralliens par exemple, la déforestation des forêts côtières larguerait du sédiment et des nutriments en suspension, menant à une augmentation persistante de la sédimentation dans les récifs (Nyström et al., 2000). Les perturbations sporadiques seraient souhaitables au maintien d'une diversité spécifique élevée et d'un écosystème en santé, alors qu'elles soumettraient les populations à des mortalités périodiques, par exemple via le broutage, le parasitisme et les inondations, diminuant par conséquent les probabilités que les assemblages soient représentés par un faible nombre d'espèces dominantes (Grime, 1973; Connell, 1978; Lundberg et Moberg, 2003). La présence de perturbations davantage continues et persistantes modifierait cet équilibre naturel.

La modification de la structure des communautés sous l'effet d'un changement dans les régimes de perturbations réduira les capacités de résilience du système, le faisant basculer vers des états moins désirables d'un point de vue fonctionnel (Elmqvist et al., 2003; Folke et al., 2004).

FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES

Afin d'adopter une approche globale qui permettrait d'estimer adéquatement les effets d'une perte d'espèces suite aux changements anticipés dans le régime des perturbations, il faut non seulement estimer l'effet des régimes de perturbations sur la

biodiversité, mais également comprendre comment cette perte de biodiversité affecte et affectera les fonctions de l'écosystème. Par exemple, la perte anticipée de fucoides dans le nord de l'Europe, suite à l'accélération du réchauffement climatique entrainerait une diminution de la production primaire, secondaire et une baisse des exportations de détritus algal au sein des écosystèmes côtiers (Hawkins et al., 2008). Les perturbations agissent ainsi à titre de facteur clé, en limitant la relation entre la biodiversité et les fonctions de l'écosystème (Hooper et al., 2005).

Le terme fonctions de l'écosystème regroupe l'ensemble des processus écologiques qui contrôlent le flux d'énergie, de nutriments et de matière organique dans un environnement donné (p.ex. production primaire, cycle des nutriments, décomposition; Cardinale et al., 2012). Le maintien des fonctions est primordial puisqu'il sera directement relié à la capacité des écosystèmes à fournir des *bienfaits*, propriétés à valeur marchande directe (p.ex. nourriture, médicaments, tourisme) et *services*, propriétés à valeur marchande indirecte (régulation du climat, maintien des cycles hydrologiques) à l'humanité (Hooper et al., 2005).

Un grand nombre d'études portant sur la compréhension des mécanismes sous-jacents à la relation biodiversité-fonctionnement de l'écosystème a été réalisée peu après le premier sommet de la Terre de Rio de Janeiro de 1992, qui a reconnu la perte de biodiversité comme un enjeu mondial (Cardinale et al., 2012). Depuis, la compilation des résultats extraits de centaines de ces études démontre une relation généralement positive entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème (Balvanera et al., 2006; Cardinale et al., 2012). En d'autres mots, une perte de biodiversité suite à l'occurrence de perturbations naturelles et/ou anthropiques, mènerait à une perte du fonctionnement de l'écosystème. Deux principaux mécanismes sous-tendraient cette relation positive, soient la complémentarité (Loreau, 1998) et l'effet d'échantillonnage (Huston, 1997; Tilman et al., 1997). Le terme complémentarité regroupe lui-même deux mécanismes difficiles à différencier l'un de l'autre (Loreau et Hector, 2001): la différenciation des niches et la facilitation. La différenciation des niches consiste en une utilisation plus complète des

ressources dans un environnement donné, par une diminution de la compétition interspécifique (Tilman et al., 1997). Les espèces se partagent alors différentes ressources ou encore utilisent une même ressource, mais à des moments ou à des endroits différents. La facilitation est une interaction positive par laquelle la présence d'une espèce modifie l'environnement de telle sorte qu'il accroît la croissance, la survie ou la reproduction d'une espèce voisine (Bronstein, 2009). Le rôle de l'étoile de mer prédatrice *Pisaster ochraceus* est probablement le cas de facilitation le plus connu, alors que cette espèce clé, par pression de prédation sur les moules, compétiteurs dominants, permet aux espèces intertidales moins compétitrices de se maintenir (Paine, 1966, 1974). L'effet d'échantillonnage est un mécanisme purement probabiliste, qui suggère qu'avec une augmentation de la biodiversité, dans un système assemblé aléatoirement, les chances que le système contienne au moins une espèce qui contribue fortement et positivement à la fonction étudiée augmentent (Huston, 1997; Tilman et al., 1997).

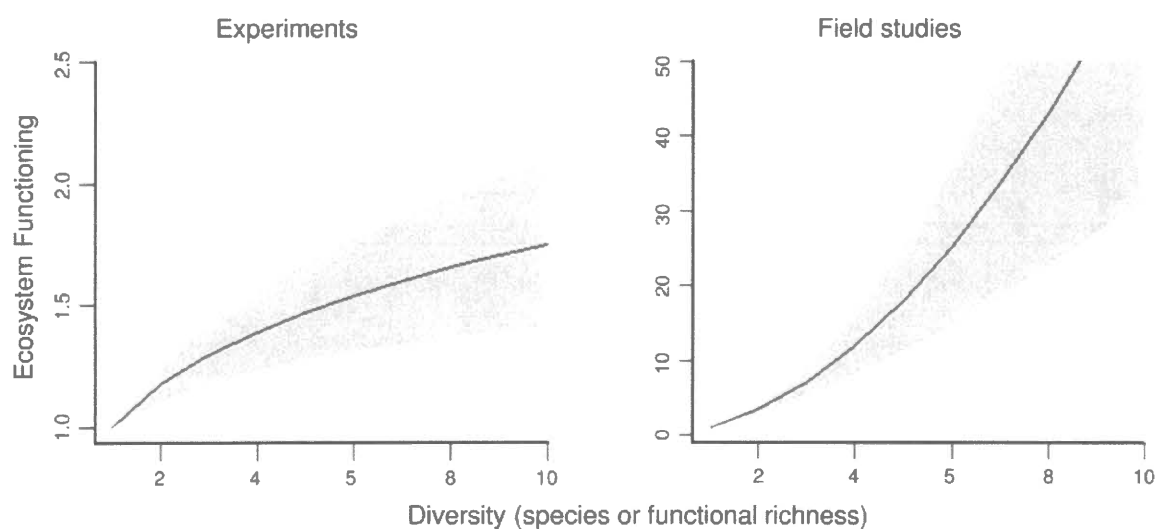


Figure 3 : Relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes au sein d'écosystèmes (i) expérimentaux et (ii) naturels. Les zones ombragées représentent l'intervalle de confiance de 95% (tiré de Mora et al. 2014)

La relation positive entre la biodiversité et une fonction de l'écosystème ne serait pas linéaire, mais plutôt saturante (Tilman 1997 ; Cardinale et al. 2012). Plus un système serait

riche en espèces, plus il serait susceptible de contenir des espèces redondantes, c'est-à-dire occupant le même rôle fonctionnel au sein d'un écosystème. L'effet de la perte d'une espèce pour le fonctionnement de l'écosystème serait donc initialement limité par la présence d'autres espèces au rôle fonctionnel similaire. Par la suite, le taux de perte associée au fonctionnement s'accroît à mesure que le système s'appauvrit en espèces.

Bien que la relation saturante entre la biodiversité et les fonctions de l'écosystème semble être une généralité sur la base d'études empiriques, certains suggèrent qu'elle ne serait en fait qu'un artefact d'expérimentations trop simplifiées et qu'en milieu naturel, la forme de la relation pourrait différer (Duffy et al., 2007; Cardinale et al., 2012; Mora et al., 2014) (Fig. 3). Je mentionnerai ici quatre de ces approches expérimentales qui ne sont pas représentatives des systèmes naturels. D'abord, la plupart des études ayant apporté une contribution importante à la compréhension de la relation biodiversité-fonctionnement ont utilisé un réseau trophique plantes-ressources pour expliquer la relation entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème, à partir d'assemblages aléatoires (p.ex. Tilman et al., 1996; Hooper & Vitousek, 1997; Hector et al., 1999). Les réseaux trophiques, des réseaux basés sur le transfert de matière et d'énergie d'une espèce à l'autre (Morin, 2011), sont en réalité beaucoup plus complexes. Ils sont composés de centaines, voire de milliers d'espèces, reliées entre elles par des liens de différentes forces (Polis et Strong, 1996). Les interactions multitrophiques entraîneraient une plus grande variété de relations biodiversité-fonctions (Duffy et al., 2007; Mora et al., 2014), puisque la forme de la relation dépendrait non seulement du nombre d'espèces retirées, mais aussi de la dominance compétitive ou de la position trophique des espèces perdues, de la force d'interaction entre les espèces, des traits fonctionnels des espèces restantes et perdues, de même que du contrôle de facteurs biotiques et abiotiques sur les fonctions de l'écosystème étudiées (Hooper et al., 2005). Deuxièmement, le rôle des interactions indirectes dans la détermination des relations entre la biodiversité et le fonctionnement est, la plupart du temps, ignoré. Les interactions indirectes, par exemple la compétition apparente et la cascade trophique, seraient très importantes au sein des réseaux. Montoya et al. (2009) ont montré, dans des réseaux très bien décrits, que dans 40% des interactions prédateurs-proies, le prédateur avait un effet net

positif sur sa proie, dû aux interactions indirectes. Troisièmement, les relations biodiversité-fonctions sont étudiées en examinant les effets du retrait d'une seule espèce à la fois dans un système, sans considérer que le retrait d'une espèce peut mener à d'autres extinctions, dites secondaires, si la perte de la première espèce mène à une communauté dynamiquement instable (p. ex. consommateurs sans proie). Les impacts d'extinctions secondaires sur le fonctionnement de l'écosystème ne seraient pas les mêmes, puisqu'une perte importante d'espèces au sein du réseau rendrait impossible toute compensation fonctionnelle par les espèces restantes (Petchey et al., 2008). Peu d'études, toutefois, ont étudié l'effet des extinctions secondaires sur le fonctionnement, laissant des conclusions jusqu'à présent mitigées (Thébault et al., 2007). Finalement, dans la grande majorité des études, l'ordre dans lequel les espèces sont retirées est complètement aléatoire (Srivastava, 2002). En milieu naturel, la perte d'espèces ne serait pas aléatoire, mais bien dirigée, en fonction entre autres de la position trophique, de la connectance, de la diversité fonctionnelle, la spécialisation d'habitat, de la physiologie, de l'histoire de trait ou encore en fonction de la taille des organismes (Purvis et al., 2000; Elmqvist et al., 2003; Petchey et al., 2004; Woodward, 2005; Cadotte et al., 2009; Montoya et al., 2009). Woodward (2009) mentionne l'étude des patrons d'extinctions non aléatoires comme étant un des axes de recherche à approfondir au cours des années futures (Woodward, 2009). Solan (2004) a mené une étude portant sur les impacts d'un retrait d'espèces sur le fonctionnement d'écosystèmes benthiques à un seul niveau trophique, selon deux modes d'extinctions simulés : aléatoire, puis dirigé, en fonction de leur sensibilité aux stress environnementaux, de la taille de la population et de la taille des organismes. L'étude conclut, entre autres, que la capacité de bioturbation des organismes benthiques diminue plus rapidement lorsque les extinctions sont simulées selon la taille des organismes, comparativement à une extinction aléatoire. Aucune étude n'a encore comparé expérimentalement, au sein de systèmes multitrophiques, l'effet d'un retrait d'espèces aléatoire d'un retrait non aléatoire. Des approches plus représentatives de la dynamique naturelle pourraient apporter une vision plus juste de l'effet de la perte d'espèces sur le fonctionnement des écosystèmes et

permettre la mise en place de mesures plus efficaces pour contrer les effets négatifs d'une perte de biodiversité.

MEILLEUR PREDICTEUR : DIVERSITE SPECIFIQUE OU FONCTIONNELLE?

La reconnaissance de l'importance des traits fonctionnels dans la détermination des effets d'une perte d'espèces fait émerger un débat quant aux composantes de la biodiversité qui influencent principalement le fonctionnement de l'écosystème. Sans nier la contribution de la diversité spécifique, il semble que la diversité fonctionnelle, et plus particulièrement l'identité fonctionnelle, jouerait un rôle encore plus déterminant pour le fonctionnement (Ieno et al., 2006; Mouillot et al., 2011; Harvey et al., 2013, voir annexe).

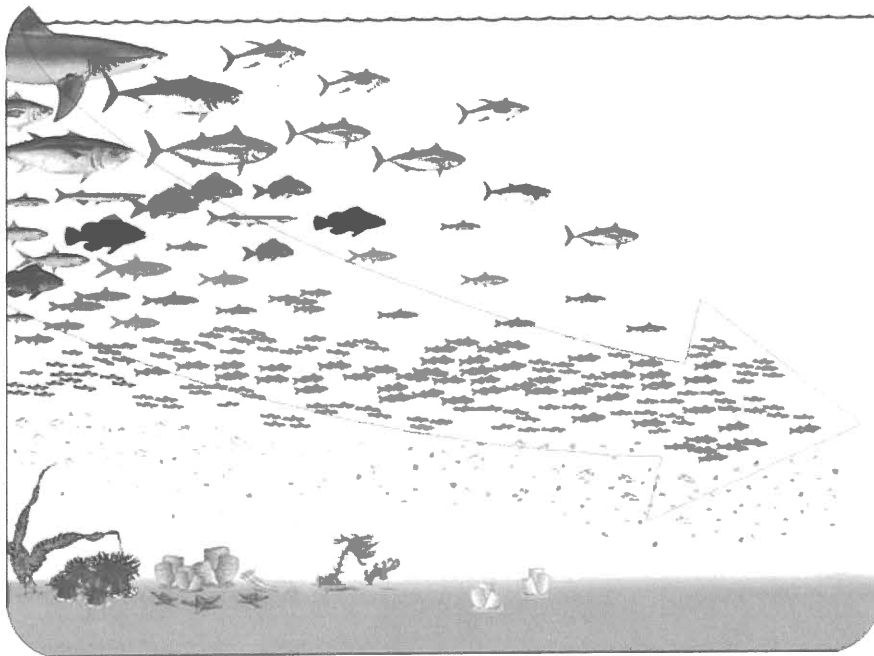


Figure 4 : Changement de dominance au sein des écosystèmes marins perturbés. Les organismes de grandes tailles sont remplacés par des organismes de plus petites tailles (tiré de Pauly and Chuenpagdee, 2002)

Une bonne connaissance de la diversité fonctionnelle et des risques d'extinction associés à chacune des espèces dans un écosystème pourrait mener à l'identification d'indicateurs efficaces et facilement mesurables des effets d'une perte de biodiversité sur le fonctionnement (Solan et al., 2004 ; Cardinale et al., 2012). Malgré l'apparente difficulté de prédiction dans des systèmes aussi complexes, une étude théorique récente suggère qu'il serait possible de prédire efficacement l'effet de la perte d'espèces au sein de réseaux trophiques complexes, sans connaissance approfondie des interactions trophiques (Berlow et al., 2009).

La taille des espèces se démarque en tant que trait fonctionnel potentiellement efficace pour prédire les effets de la perte d'espèces. Il s'agit d'un trait facile à mesurer dans le milieu naturel et il est corrélé au risque d'extinction. En milieu marin par exemple, une plus grande menace d'extinction est dirigée vers les espèces de grande taille, à croissance lente, maturité tardive, rares et situées à un niveau élevé au sein du réseau trophique. La perte des plus grandes espèces mène à des changements de dominance au sein d'écosystèmes marins perturbés, qui s'orientent davantage vers les organismes de plus petite taille (Pauly et al., 1998; Raffaelli, 2004; Woodward, 2009) (Fig. 4). De plus, la taille des organismes est un trait fondamental en écologie (Peters, 1983). Tel que résumé par Woodward (2009), la taille est reliée aux activités physiques (locomotion, dispersion, utilisation de l'espace), aux taux biologiques (croissance, respiration, reproduction, mortalité), aux patrons évolutifs et aux caractéristiques des populations (abondance et rang trophique). La prise en compte de la taille des espèces peut donc offrir une façon pratique de rassembler un ensemble de traits d'espèces covariant les uns avec les autres en une seule dimension, sans nécessairement devoir observer les traits directement (Woodward, 2005).

OBJECTIF PRINCIPAL

L'objectif principal consiste à évaluer l'effet des régimes de perturbations sur la biodiversité et le fonctionnement d'écosystèmes marins.

Cette thèse permettra d'intégrer, au sein d'un même projet, l'écologie des perturbations, les relations entre la biodiversité et les fonctions de l'écosystème, la dynamique des réseaux trophiques et la théorie métabolique, afin de contribuer au développement d'outils de détection et de prédiction efficaces de l'effet des perturbations sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes.

Cette thèse teste l'effet (1) combiné (chapitre 1) et (2) indépendant (chapitre 2) de la fréquence et de l'intensité de perturbations sur la biodiversité, en estimant la biodiversité par le nombre d'espèces (diversité alpha), mais aussi par l'hétérogénéité spatiale dans la structure de la communauté (diversité bêta). Le chapitre 3 oppose l'effet d'une séquence d'extinctions aléatoires (diversité spécifique) à une séquence d'extinctions dirigées en fonction d'un trait fonctionnel (taille des espèces; diversité fonctionnelle) sur le fonctionnement des écosystèmes marins.

RÉGIME DE PERTURBATIONS

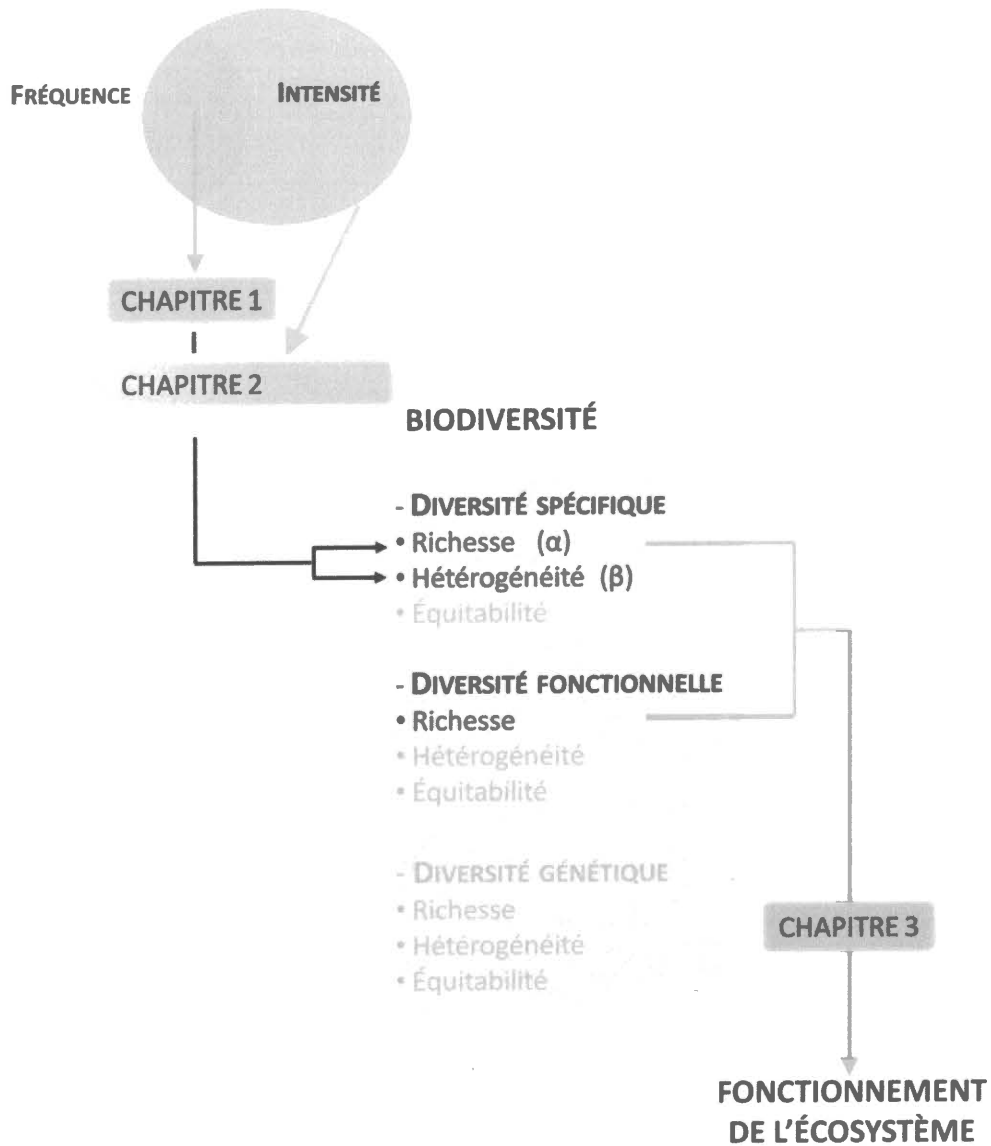


Figure 5 : Schéma conceptuel illustrant la chaîne d'impacts entre le régime des perturbations, la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème. Les composantes en gris représentent les thèmes qui ne sont pas abordés dans cette thèse.

OBJECTIFS SPÉCIFIQUES

CHAPITRE 1

L'objectif du chapitre 1 consiste à tester l'effet combiné des régimes de perturbations sur la biodiversité d'une communauté sessile benthique (Fig. 5).

La plupart des études estiment la diversité spécifique, une composante de la biodiversité, en termes de nombre d'espèces seulement (diversité alpha). Ici, l'effet du régime de perturbation sur la biodiversité sera également testé en termes d'hétérogénéité spatiale (diversité bêta) d'une communauté intertidale sessile benthique. Les tests basés sur les changements de la diversité bêta seraient, en effet, plus sensibles et plus appropriés pour estimer les impacts environnementaux que les tests basés sur la diversité alpha (Lindegarth et al., 2000). Cette étude permet de tester les conclusions de Warwick et Clarke (1993) qui ont suggéré, basées sur l'étude théorique de Caswell & Cohen (1991), qu'une diversité bêta élevée pourrait être indicatrice d'environnements perturbés. Plusieurs études subséquentes n'ont pas soutenu cette théorie (Archambault et al., 2001; Bishop et al., 2002; Chapman et al., 1995; Chase, 2007; Fraschetti et al., 2001). Je suppose que la forme de la relation entre les perturbations et la diversité bêta diffèrera en fonction du régime sous lequel survient une perturbation. La comparaison des effets de régimes de perturbations faibles et élevés sur la diversité bêta pourrait donc permettre de raffiner l'outil diagnostique d'environnements perturbés proposé par Warwick et Clarke (1993).

Il s'agit de la première étude à tester l'effet des régimes de perturbations sur la diversité bêta d'une communauté. Deux sous-objectifs sont associés au chapitre 1:

Sous-objectif 1

Tester l'effet des régimes de perturbations (fréquence et intensité combinées) sur la diversité alpha (richesse spécifique) d'une communauté sessile benthique.

Sous-objectif 2

Tester l'effet des régimes de perturbations (fréquence et intensité combinées) sur la diversité bêta (hétérogénéité spatiale entre échantillons) d'une communauté sessile benthique.

Je prédis donc que:

- Les perturbations affecteront autant la diversité alpha que bêta de la communauté.
- Les régimes de perturbations faibles et élevés auront des effets opposés sur la diversité bêta lorsque comparés au traitement référence. Plus précisément, je pose l'hypothèse qu'un régime faible de perturbations augmentera l'hétérogénéité spatiale (plus forte diversité bêta) de la structure de la communauté. Inversement, une perturbation à régime élevée homogénéisera (plus faible diversité bêta) la structure de la communauté, comparativement à la communauté présente dans les cuvettes références.

L'étude a été réalisée directement sur le terrain, au sein de cuvettes marines de la zone intertidale. Les cuvettes marines sont reconnues comme étant des systèmes expérimentaux pratiques et efficaces puisqu'elles sont isolées les unes des autres à marée basse, sont facilement manipulables, ont été bien étudiées (Hunt et Scheibling, 1995; Metexas et Scheibling, 1993; O'Connor et Crowe, 2005; Underwood et Skilleter, 1990) et sont structurées par un ensemble complexe de facteurs physiques et biologiques (Benedetti-Cecchi et Cinelli, 1996). Cette approche a permis de tester nos hypothèses *in situ*, intégrant ainsi l'influence des variations des paramètres physicochimiques sur la structure des communautés naturelles. Les espèces présentes en zone intertidale rocheuse sont, depuis longtemps, reconnues comme d'excellentes espèces sentinelles, qui nous aident à détecter des changements de biodiversité au sein d'autres systèmes, moins facilement accessibles et plus coûteux à échantillonner, tels que les systèmes au large des côtes (Hawkins et al., 2008).

CHAPITRE 2

L'étude réalisée dans le chapitre 1 teste les effets combinés des régimes de perturbations. Les régimes de perturbations tendent à se modifier sous l'effet des changements climatiques. Des études prédisent une augmentation des événements climatiques extrêmes, c'est-à-dire une augmentation de la fréquence et de l'intensité des perturbations. Une deuxième étape consiste donc à se questionner quant à l'effet distinct de la fréquence et de l'intensité des perturbations sur la biodiversité pour mieux anticiper l'impact des changements prédits dans le régime des perturbations. Bertocci et al. (2005) ont d'ailleurs montré que la variation temporelle et l'intensité d'une perturbation ne devraient pas être confondu puisque ces deux régimes agiraient de manière indépendante et opposée sur la variance temporelle des communautés intertidales rocheuses. Ces informations pourraient également permettre d'expliquer, par les différentes combinaisons fréquence-intensité de perturbations, la variation de formes des relations perturbations-diversité bêta, pour ultimement proposer une approche de détection efficace et plus complète d'environnements perturbés.

L'objectif du chapitre 2 consiste à évaluer les effets indépendants de la fréquence et de l'intensité de perturbations sur la diversité bêta des communautés sessiles benthiques (Fig. 5).

Aucune étude n'a analysé, au sein d'une même expérience, l'effet isolé de différents régimes de perturbations sur la diversité bêta des assemblages.

Toujours par l'utilisation d'un système de cuvettes marines, je prédis que (Fig. 6) :

- Il n'y aura aucune interaction de la fréquence et de l'intensité de perturbations sur la diversité bêta de la communauté sessile benthique, à l'instar des observations faites par Bertocci et al. (2005).

- J'observerai la plus forte hétérogénéité (diversité bêta élevée) dans la structure de la communauté suite à des perturbations continues, de forte intensité, comparativement à celle observée au sein de cuvettes non perturbées.

- Des perturbations sporadiques de faible intensité induiront une plus grande homogénéisation (faible diversité bêta) dans la structure de la communauté, comparativement aux cuvettes non perturbées.

- Des perturbations continues de faible intensité et des perturbations sporadiques de forte intensité ne modifieront pas la diversité bêta. La diversité bêta, suite à ces régimes de perturbations, sera donc similaire à celle enregistrée au sein des cuvettes non perturbées.

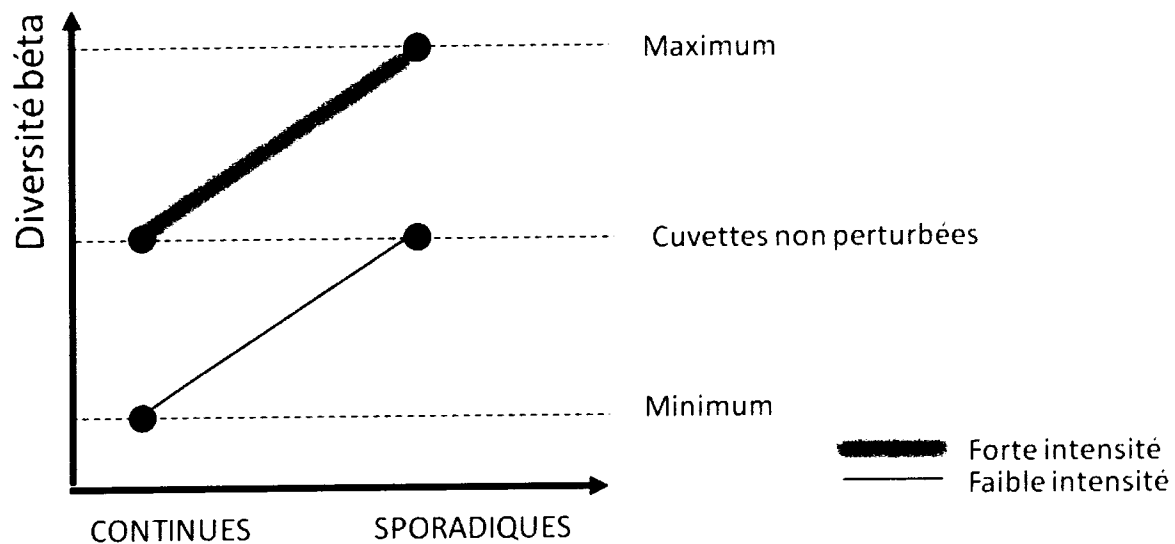


Figure 6 : Représentation graphique des hypothèses testées au chapitre 2

CHAPITRE 3

Nous avons montré (Harvey et al., 2013, voir annexe) que l'identité fonctionnelle serait plus efficace que la richesse spécifique pour expliquer les variations du fonctionnement des écosystèmes associées à une perte d'espèces. Ces résultats apportent des raisons de croire que l'étude des traits fonctionnels pourrait répondre au besoin urgent de développer des indicateurs efficaces et faciles à utiliser des effets associés à la perte d'espèces.

La taille des espèces est un trait fonctionnel qui pourrait s'avérer être un excellent prédicteur, puisque reliée au risque d'extinctions et à plusieurs autres traits fonctionnels (Pauly et al., 1998; Raffaelli, 2004; Woodward, 2009). Le rôle fonctionnel de la taille n'a toutefois été que très rarement étudié.

L'objectif du chapitre 3 est de tester expérimentalement le potentiel de la taille des espèces à prédire l'impact d'une perte de biodiversité sur les fonctions de systèmes multitrophiques marins et lacustres complexes.

Ce chapitre se divise en deux sous-objectifs :

Sous-objectif 1

Tester la relation entre la taille des espèces et le fonctionnement des écosystèmes.

Sous-objectif 2

Comparer les effets d'une séquence d'extinctions dirigée (non aléatoire, ordonnée en fonction de la taille) à une séquence d'extinctions aléatoires pour le fonctionnement des écosystèmes (Fig. 5).

Mes hypothèses sont :

- L'effet du retrait d'une espèce dans le système augmentera avec la taille de l'espèce, tel que suggéré par l'étude théorique de Solan et al. (2004).

- Une séquence d'extinction non aléatoire, ordonnée selon la taille des espèces, aura un effet plus important sur les fonctions de l'écosystème comparativement aux séquences d'extinctions aléatoires. Aucune étude expérimentale n'a, jusqu'à maintenant, mis en lumière la différence entre les deux séquences d'extinctions.

CHAPITRE 1

EFFET DU RÉGIME DE PERTURBATIONS SUR LA DIVERSITÉ ALPHA ET BETA DES CUVETTES MARINES

RESUME

Les changements environnementaux et les répercussions subséquentes sur la biodiversité sont le plus souvent détectés par des mesures de la diversité alpha. Pourtant, les mesures basées sur l'hétérogénéité entre les espèces (diversité bêta) seraient plus appropriées. Une théorie prédit une augmentation de la diversité bêta avec une augmentation de la fréquence de perturbation dans les communautés hétérogènes. Notre objectif était de déterminer expérimentalement l'effet du régime de perturbation, fréquence et intensité confondues, sur la diversité alpha et bêta de communautés benthiques marines. L'expérimentation fut effectuée au sein d'un système de cuvettes marines de l'estuaire du Saint-Laurent, Canada. Les cuvettes marines ont été perturbées par 1) un enrichissement en nutriment et 2) un assèchement, d'après trois régimes de perturbation différents (aucun, faible, fort). Les régimes de perturbations n'ont eu peu ou même parfois aucun effet sur la diversité alpha des algues benthiques et des animaux sessiles. Cependant, un faible enrichissement en nutriment a mené à une plus forte diversité bêta au sein des cuvettes marines comparativement aux cuvettes références, alors qu'un enrichissement à régime élevé a induit une diversité bêta intra-régime égale ou même inférieure aux cuvettes références. Une perturbation par assèchement a mené à un effet opposé sur la diversité bêta, avec une plus grande variabilité de la structure de la communauté à fort régime de perturbation. Nous suggérons que l'étude de l'effet des régimes de perturbations sur la diversité bêta pourrait permettre de développer des outils de détection efficace d'environnements benthiques perturbés.

Ce premier article, intitulé « *Effect of disturbance regime on alpha and beta diversity of rock pools* », fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Philippe Archambaut et Dominique Gravel. Il fut accepté dans sa version finale en 2013 par les éditeurs de la revue *Diversity* et publié en 2014. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche bibliographique, le développement de la méthode et du plan d'expérience, l'exécution de l'expérience sur le terrain, l'analyse des échantillons, l'exécution des tests statistiques et la rédaction de l'article. Le professeur Dominique Gravel, deuxième auteur, a contribué à l'approche statistique et à la révision de l'article. Le professeur Philippe Archambaut, dernier auteur, a contribué à l'idée originale. Il a aidé au développement de la méthode, à l'approche statistique ainsi qu'à la révision de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée aux conférences suivantes : (1) Conférence annuelle du *Conseil International de l'Exploration de la Mer*, à Halifax (Canada), en septembre 2008 (2) *Assemblée générale annuelle de Québec-Océan*, à Rivière-du-Loup, en novembre 2008 (3) *Colloque de vulgarisation scientifique La Biologie dans tous ces états*, à Rimouski (Canada), en mars 2009 (4) *European Marine Biology Symposium*, à Liverpool (Royaume-Uni), en septembre 2009 (5) *Assemblée annuelle de la Société Canadienne d'écologie et d'évolution*, à Québec (Canada), en mai 2010 (6) *Assemblée générale annuelle de Québec-Océan*, à Montréal (Canada), en novembre 2012.

EFFECT OF DISTURBANCE REGIME ON ALPHA AND BETA DIVERSITY OF ROCK POOLS

ABSTRACT

Measures of alpha diversity are more frequently used to detect environmental changes and subsequent impacts on biodiversity, while measures based on variability (beta diversity) are said to be more appropriate for detecting those impacts. Theory predicts that beta diversity should increase with disturbance frequency in patchy communities. Our objective in this study was to experimentally determine the effect of high and low disturbance regimes, frequency and intensity combined, on marine benthic alpha and beta diversity. The experiment was conducted in a rock pool system of the St. Lawrence estuary, Canada. Rock pools were independently disturbed, in distinct experimental design, by (1) nutrient enrichment and (2) draining, both according to three disturbance regimes (none, low, high). Disturbance regimes had little or no effect on alpha diversity of benthic algae and sessile animals. However, the low regime of nutrient enrichment induced greater within-group beta diversity than the reference rock pools, while the high disturbance regime induced equal or even smaller within-group beta diversity compared to the reference. Draining had an opposite effect on benthic beta diversity, with greater variability in community structure under a high disturbance regime. Taking into account the effect of disturbance regimes on beta diversity could provide a useful diagnostic for disturbed benthic communities.

Keywords: disturbance frequency; alpha diversity; beta diversity; benthic organisms; intertidal; rock pool; nutrient enrichment; draining

INTRODUCTION

Disturbances are important drivers of the structure of most communities (Sousa, 1984). By definition, a disturbance is a discrete event in time that disrupts ecosystem, community, or population structure and changes resources, substrate availability, or the physical environment (White and Pickett, 1985). Environmental disturbances could shift community assembly dynamics from stochastic to deterministic (Chase, 2007). Stochastic processes, both demographic and environmental, influence the structure of ecological communities (Gravel et al., 2011). As disturbances increase in harshness, they modify physical characteristics of the environment and some species will be favoured. On the other hand, disturbances can also promote coexistence via various mechanisms such as predation-mediated coexistence (Paine, 1966) or interspecific colonization-competition trade-offs (Cadotte, 2007; Tilman, 1994). For instance, according to the intermediate disturbance hypothesis there is a unimodal relationship between disturbances and diversity where coexistence between competitors and colonizers at an intermediate level of disturbances will lead to the highest level of biodiversity (Connell, 1978; Grime, 1973).

Disturbances affect temporal and/or spatial variability of community structure (beta diversity) as much as species richness (alpha diversity). For clarity in this paper, alpha diversity is defined as the diversity in taxa of individual rock pools and beta diversity refers to the variation in community structure (quantitative taxa abundance data) among rock pools, based on definitions given by Legendre *et al.* (Legendre et al., 2005). Several authors underlined that changes in alpha diversity following disturbances received much more attention (Bertocci et al., 2011; Krasnov et al., 2011; Underwood, 1991, 1992, 1994). Firstly, high temporal variance of population abundance can often mask the occurrence of anthropogenic disturbances. Secondly, the temporal trajectories of mean population abundance of a species can differ from one area to another. That leads to an important interaction between changes in mean abundance observed at one place across time and differences in mean abundance from place to place.

Variability of a community property such as beta diversity reveals as much, if not even more, information as the average of that property (Benedetti-Cecchi, 2003). The analysis of temporal and spatial variability is also more appropriate for detecting environmental changes than analysis of the average or centroids (Fraterrigo and Rusak, 2008; Lindegarth et al., 2000; Underwood, 1991). Variability provides insight into the processes structuring ecosystems over multiple spatial scales (Ellingsen and Gray, 2002; Landres et al., 1999). The alteration of the variability by disturbances can also help to predict upcoming changes in ecosystem dynamics (Fraterrigo and Rusak; Scheffer et al., 2009). Several mechanisms could alter the variability in community structure: a modification of the total abundance of individuals within a location, a modification of the total number of species, a change in the variance to mean abundance ratio for particular species, or a change in the identities of species present in the assemblage (Chapman et al., 1995; Warwick and Clarke, 1993). There is a need to develop models and theories based on this variability to improve ecosystem management and conservation in disturbed environments.

Caswell and Cohen (1991) predicted a positive relationship between the variability of community structure and disturbance frequency (*i.e.*, the number of disturbances per unit of time). Their model was based on an infinite set of physically identical patches occupied by communities whose dynamics were modulated by interspecific interactions, dispersal, colonization and disturbances. They then described the relationship between disturbance frequency and (1) beta diversity and (2) variance in alpha diversity, for different dispersal rates. These two measures of variability were highly correlated and showed similar patterns. Warwick and Clarke (1993) experimentally tested the theory of Caswell and Cohen (1991) and recorded increased beta diversity in disturbed sites compared to control sites due to an increase in the variability of abundances and changes in species identities. Warwick and Clarke (1993) concluded that increased beta diversity might be used as a diagnostic tool in disturbed areas. Subsequent studies found mixed results; some reinforced the conclusions of Warwick and Clarke (Cervin et al., 2004; Dye, 2006; Garpe et al., 2006; Terlizzi et al., 2005; Warwick and Clarke, 1993; Wildsmith et al., 2009) while other studies did not find support for this theory (Archambault et al., 2001; Bishop et al., 2002; Chapman

et al. 1995; Chase, 2007; Fraschetti et al., 2001). Disturbances can be classified according to their characteristics, called disturbance regimes. A disturbance regime is quantified by its magnitude (intensity and severity) as well as its temporal (frequency) and spatial (size) components (Sousa 1984). The study of Warwick and Clarke (1993) passed over the potential divergent effects of disturbance regimes on community structure. Such divergences have often been demonstrated in the literature (Collins, 2000; Elmqvist et al. 2003; Fraschetti et al., 2001; Fraterrigo and Rusak, 2008; Tewfik et al., 2007). Investigating the effect of disturbance regimes on a change in beta diversity could therefore bring new insight into how a community responds to disturbances leading to improved detection tools of disturbed areas.

Our objective in this study was to determine the effect of low and high disturbance regimes on alpha and beta diversity of benthic rock pool communities. We wanted to improve knowledge on the global effect of disturbance regimes on benthic beta diversity and therefore no attempt was made to differentiate between the effect of the frequency and intensity of disturbance. Rock pools were experimentally disturbed sporadically (low), daily (high) or left undisturbed (reference). We hypothesized that (i) disturbances will affect both alpha and beta diversity and (ii) high and low disturbance regimes will have the opposite effect on beta diversity relative to reference rock pools. We expected that low disturbance regimes would increase beta diversity while the reference rock pools would remain stable throughout the experiment. Alternatively, beta diversity should decrease more under high disturbance regimes than in the reference rock pools through the spatial homogenization of damages among replicates (Fraschetti et al., 2001). Finally, these hypotheses were experimentally manipulated with two types of disturbances, draining of pools and addition of nutrients, so that we could assess the generality of our results and avoid the potential confounding effect of disturbance type. They are several streams flowing in the St. Lawrence Estuary. The water of these streams is enriched in nutrients, coming from extensive agriculture activities in the area, these nutrients support algal growth. In this experiment, disturbance by nutrient enrichment therefore reproduces the effect of such input in nutrients in rock pools along the coast. Draining was chosen to

reproduce a disturbance by biomass destruction, contrary to nutrient enrichment that favors algal growth. It was not possible to manipulate directly the biomass within the rock pools as the abundance and diversity of species found in the rock pools differed from each other. We chose this method to ensure similar effect of the disturbance (by biomass destruction) over all the rock pools. We expected (iii) the direction of the above predictions to be the same both following a disturbance from the draining of pools and a disturbance by the addition of nutrients.

MATERIALS AND METHODS

Study site

The manipulative experiment was conducted along 770 meters of exposed shore in a rock pool system of the mid-intertidal zone, located in the Lower St. Lawrence estuary, Quebec, Canada (48°37'49.1 N 68°11'39.6 W). Rock pools are a convenient experimental system because they have well-defined boundaries, are easy to manipulate, have been well studied (Hunt and Scheibling, 1995; Metexas and Scheibling, 1993; Underwood and Skilleter, 1996; O'Connor and Crowe, 2005), and are structured by a complex set of physical and biological factors (Benedetti-Cecchi and Cinelli, 1996). The study area is a gently sloping rocky platform where ice scouring in spring is an important source of disturbance, dislodging most of the exposed organisms (Bergeron and Bourget, 1986). The height above chart datum for each rock pool was measured using a transit level and varied between 1.07 and 1.89 m. The experiment was conducted for 17 weeks between May 26 and September 20, 2008. This time frame covered the peak of the recruitment period of intertidal organisms found in the area of the experiment (Archambault and Bourget, 1999; Smith et al., 2009). Overall, 25 irregularly-shaped rock pools, ranging between 0.9–2.3 m in length, were randomly assigned one of five experimental treatments. Rock pools with a mean depth less than 5 cm or more than 30 cm were excluded. The volume of the rock pools ranged between 8.6 and 80.4 L.

Experimental design

The first six weeks of the experiment were dedicated to the monitoring of natural benthic diversity and variability among rock pools and disturbances began at week seven. In separate rock pools and distinct experimental designs, two independent types of disturbances were applied, either draining or nutrient enrichment. Once the pools isolated at low tide, water was removed with buckets and syringe to drain a rock pool until completely dry. Nutrient enrichment consisted of manually increasing the final rock pool nutrient concentration to 18 μM of inorganic nitrogen as NH_4NO_3 and 1.125 μM of inorganic phosphorus as H_3PO_4 , values corresponding to the highest concentrations recorded in the study area throughout the year (Poulin et al., 2008). To ensure a similar final nutrient concentration in disturbed rock pools, the amount of nutrients added was determined from the initial water concentration and the volume of rock pools. Thus, once a week, 60 mL, in duplicate, was collected in six randomly chosen rock pools among the 25 studied rock pools, just before the isolation of rock pools for the determination of initial nitrates and phosphates concentrations. Lab analyses of nutrient concentrations were done according to Aminot and K erouel (2004). We also monitored the nutrient uptake by algae after enrichment. We observed a decrease in nitrites + nitrates concentration of at least 50% in the disturbed rock pools, before water was renewed, at the subsequent high tide. The algal nutrient use corresponded to at least 150% of the initial nutrient concentration (before enrichment) in those rock pools. The water in rock pools that received an increase in nutrient concentration was mixed for three minutes. A low disturbance regime was applied six times simultaneously in five randomly chosen rock pools for each disturbance type for the 11 weeks that the disturbances lasted. The high disturbance regime was applied every diurnal low tide within the same period in five different rock pools. Each date we disturbed the five rock pools at low tide, both rock pools that experienced high and low disturbance regime were disturbed with the same instantaneous intensity. In other words, they were enriched in order to increase their nutrient concentration to the same final concentration. When considering the whole experiment, it means that highly disturbed rock pools received a greater amount of nutrients since disturbance in those rock pools were applied at a higher

frequency. Finally, five rock pools served as reference systems and did not receive any disturbance.

Data collection

Sampling of community structure was performed weekly in each rock pool. Three 15 × 15 cm quadrats per rock pool were placed randomly on each sampling date to optimize the generalization of our results. The percentage cover of benthic algae and sessile animals was estimated from 25 regularly spaced points. Taxa observed within the quadrat frame but not located under a point were considered as having a percentage cover of 1%. Canopy-forming taxa were sampled first and then gently moved to the side to sample the understory. As a result, total percentage cover could exceed 100%. Given the relatively small area of some rock pools, it is likely that sampling was not completely temporally independent and that we probably sampled more than once at the exact same place over the duration of the experiment. However, as we disposed quadrats randomly each time and that the risk was judged higher for only a minority of rock pools, we considered negligible the probability of high temporal correlation and did not apply any correction to circumvent this issue.

Statistical analyses

Effects on alpha and beta diversity (Hypothesis i) were tested separately. First, the effect of disturbances on alpha diversity was analyzed with three indices with a four-way ANOVA. The experimental design corresponds to a Beyond-BACI design as described by Underwood [13], where the most critical factor is the Regime × Period interaction. We then analyzed changes in beta diversity with PERMDISP to detect alterations in multivariate dispersion of the benthic community under disturbance regimes. Differences were illustrated by nMDS and within-groups dissimilarity plotted over time (Hypothesis ii). The effects of both types of disturbances were analyzed independently because results were not expected to affect rock pool communities in the same way. Conclusions about the contrasting effect of both disturbance types on alpha and beta diversity were drawn from

the differences observed when comparing their distinct analyses (Hypothesis iii). Twelve weeks of data were considered for these analyses; the six weeks prior to disturbances and the last six weeks after the beginning of disturbances, weeks 12–17. Weeks 7–11 were not integrated into the analyses to allow organisms a period of time to respond to the experimental disturbance regimes.

Alpha diversity

Alpha diversity was quantified with three different indices (benthic taxa richness, Shannon-Wiener diversity and Pielou evenness) and compared among treatments with four-way partially hierarchical ANOVAs. Factors were; *Regime* with three levels (fixed effect; low, high, reference), *Rock pool* nested within *Regime* (random effect; five per regime), *Period* with two levels (fixed effect; before, after), *Time* nested within *Period* (random effect; six weeks per period) and their interactions. Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index were power transformed (x^2) to fulfill ANOVA assumptions (normality and homogeneity of residuals) for the nutrient enrichment experiment. *A posteriori* Tukey (HSD) tests were performed to discriminate between groups when a source of variation was significant.

Beta diversity

The homogeneity of multivariate dispersions was tested to evaluate the effect of disturbance regimes on beta diversity of the entire assemblage. The routine PERMDISP (9999 permutations) was conducted using Bray-Curtis similarity index computed from the percentage cover. Dispersion was calculated as the average dissimilarity from individual observation units to their group centroid in multivariate space (Anderson 2006; Anderson et al., 2006). Smaller dispersions among disturbed rock pools depicted lower beta diversity compared to reference rock pools. The effect of the factor *Treatment* on dispersion was tested with a one-way PERMDISP. One-way PERMDISP is currently preferred over crossed designs for testing multivariate dispersion. In fact, if there is a significant interaction between the two main factors in their locations (previously tested with

PERMANOVA Anderson et al., 2006; Anderson, 2001), one-way PERMDISP, that combines all individual *Regime* × *Period* cells, avoid problems linked to the interpretation of the test results across the main effects (Anderson et al. 2008). If interaction in their locations were not significant then multivariate dispersion was examined with a one-way PERMDISP independently for the two main factors. Preliminary analysis performed with PERMANOVA (9999 permutations) found significant *Regime* × *Period* interactions in drained rock pools but not after nutrient enrichment (respectively Pseudo – F = 3.269; p = 0.002 and Pseudo – F = 1.384, p = 0.197). Therefore, the effect of draining on dispersion was tested over all individual *Regime* × *Period* cells while the effect of nutrient enrichment was tested separately for both *Regime* and *Period*. Multivariate a posteriori pair-wise comparisons were performed to elucidate significantly different groups. Results were illustrated using non-metric multidimensional scaling (nMDS; 999 permutations).

Within-group and between-group dissimilarities were calculated using the SIMPER procedure (again using the Bray-Curtis similarity index (Clarke, 1993) and plotted against time for visual comparison. These indices provide information about the magnitude of change in beta diversity under each regime through time. A high within-group dissimilarity percentage indicates high beta diversity between rock pools for the treatment under study. A fourth root transformation of abundances was applied to the data before all analyses. This transformation reduces the influence of numerically dominant taxa (Clarke and Green, 1988). Alpha diversity indices and nMDS were performed with PRIMER-E software (Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, United Kingdom). Univariate analyses were carried out using JMP software from SAS Institute and multivariate analyses performed with R software (2.15.1 version) and the “betadisper” package.

RESULTS

Overall, 23 taxa were identified within the 25 rock pools during the 17 weeks of the experiment (Table 1). Algae were represented by 15 taxa, dominated by the macroalgae

Fucus evanescens and the encrusting algae *Ralfsia verrucosa* and *Ralfsia fungiformis*. Sessile animals were represented by eight taxa, such as the blue mussel *Mytilus edulis* and/or *Mytilus trossulus* (the two species being indistinguishable by simple morphological examination so thereafter considered as a complex). We observed these five taxa within all 25 rock pools on each sampling date. *Fucus vesiculosus*, *Laminaria sp.*, *Porphyra umbilicalis*, *Spirorbis spirorbis*, *Semibalanus balanoides* and *Obelia sp.* were rare taxa according to the definition provided by Gaston and Mcardle (1994).

Table 1: List of the 24 taxa identified within the rock pools

Phylum	Class	Taxa
Bacillariophyta	Bacillariophyceae	<i>Berkeleya rutilans</i>
	Coscinodiscophyceae	<i>Melosira sp.</i>
Chlorophyta	Ulvophyceae	<i>Ulvaria obscura</i>
Phaeophyta	Phaeophyceae	<i>Chordaria flagelliformis</i>
		<i>Fucus evanescens</i>
		<i>Fucus vesiculosus</i>
		<i>Laminaria sp.</i>
		<i>Petalonia fascia</i>
		<i>Ralfsia fungiformis</i>
		<i>Ralfsia verrucosa</i>
		<i>Scytosiphon lomentaria</i>
Rhodophyta	Florideophyceae	<i>Hildenbrandia rubra</i>
	Rhodophyceae	<i>Clathromorphum circumscriptum</i>
		<i>Polysiphonia sp.</i>
		<i>Porphyra umbilicalis</i>
Annelida	Polychaeta	<i>Fabricia stellaris</i>
		<i>Polydora ciliata</i>
		<i>Spirorbis spirorbis</i>
Anthropoda	Crustacea	<i>Semibalanus balanoides</i>
Cnidaria	Anthozoa	<i>Aulactinia stella</i>
		<i>Clava multicornis</i>
	Hydrozoa	<i>Obelia sp.</i>
Mollusca	Bivalvia	<i>Mytilus edulis and/or Mytilus trossulus</i>

Nutrient enrichment

Alpha diversity

We observed a significant increase of taxa richness and of the Shannon-Wiener diversity index over time following nutrient enrichment (Table 2). Overall, taxa richness was significantly greater in reference rock pools than in rock pools disturbed at low regime. Taxa richness in rock pools disturbed at high regime was not different from the richness recorded in reference and low disturbed rock pools. However, the taxa richness, the Shannon-Wiener diversity index and the Pielou evenness did not significantly change among the three regime levels over time (Regime \times Period $p > 0.05$).

Table 2: Univariate analysis performed with a four-way partially hierarchical ANOVA for differences in taxa richness, Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index among regimes, rock pools, periods and times through nutrient enrichment disturbances. Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index were power transformed (x^2)

Sources of variation	Taxa richness				Shannon-Wiener diversity index			Pielou evenness index		
	df	MS	F	<i>p</i>	MS	F	<i>p</i>	MS	F	<i>p</i>
Regime	2	13.291	4.789	*	6.009	3.201	ns	0.313	1.158	ns
Rock pool (Re)	12	2.727	1.049	ns	1.855	6.222	**	0.273	3.478	*
Period	1	221.696	27.460	***	8.633	21.347	**	0.249	1.869	ns
Time (P)	10	7.312	3.876	**	0.321	1.353	ns	0.089	2.857	*
Re \times P	2	6.113	2.309	ns	0.435	1.357	ns	0.077	1.023	ns
Re \times T(P)	20	1.889	1.023	ns	0.237	1.105	ns	0.031	0.916	ns
P \times R(Re)	12	2.599	1.415	ns	0.298	1.389	ns	0.079	2.318	*
T(P) \times R(Re)	120	1.837	1.479	**	0.215	1.087	ns	0.034	1.450	**
Residual	360		1.243		0.197			0.023		

ns > 0.05 ; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Beta diversity

A significant difference was found in multivariate dispersion among regimes (PERMDISP, $F_{2,537} = 49.324$, $p < 0.001$). Pair-wise comparisons indicated significant differences in dispersion between communities under a low disturbance regime and the reference treatment, with greater dispersion at a low regime. No difference was observed between the reference and high regime of disturbance (Figure 7). Significant differences were found in dispersion among periods (PERMDISP, $F_{1,538} = 21.693$, $p < 0.001$), and an overall smaller dispersion was noted after the occurrence of disturbance. Relative differences in dispersion observed between the three regimes were the same before and after the beginning of nutrient enrichment. While this appears to be an absence of community response to the nutrient input, a look at the similarity analysis (SIMPER), compiled each week for the entire experiment, revealed changes in beta diversity between regimes after the beginning of the disturbances. SIMPER showed that within-group dissimilarity in rock pools disturbed at high regimes became lower than other regimes. The average percentage of dissimilarity started at 20% before disturbances and decreased to 13% after disturbances (Figure 8). Inversely, for the same period, the within-group dissimilarity percentage in rock pools disturbed at low regimes stayed greater than was seen with the other regimes (around 23%) and thus greater than reference rock pools (around 16% at the end of the experiment).

Draining

Alpha diversity

A significant *Regime* \times *Period* interaction was found on taxa richness (Table 3) indicating that the taxa richness in rock pools changed over time following the three disturbance regimes. Pairwise comparisons revealed a significant increase in taxa richness after the beginning of the disturbances at low disturbance regime (Figure 9). Although not a statistically significant difference, richness also increased in reference pools but decreased

in rock pools disturbed at high regimes. Disturbances applied at the three regime levels did not significantly modify the Shannon-Wiener diversity index or Pielou evenness over time.

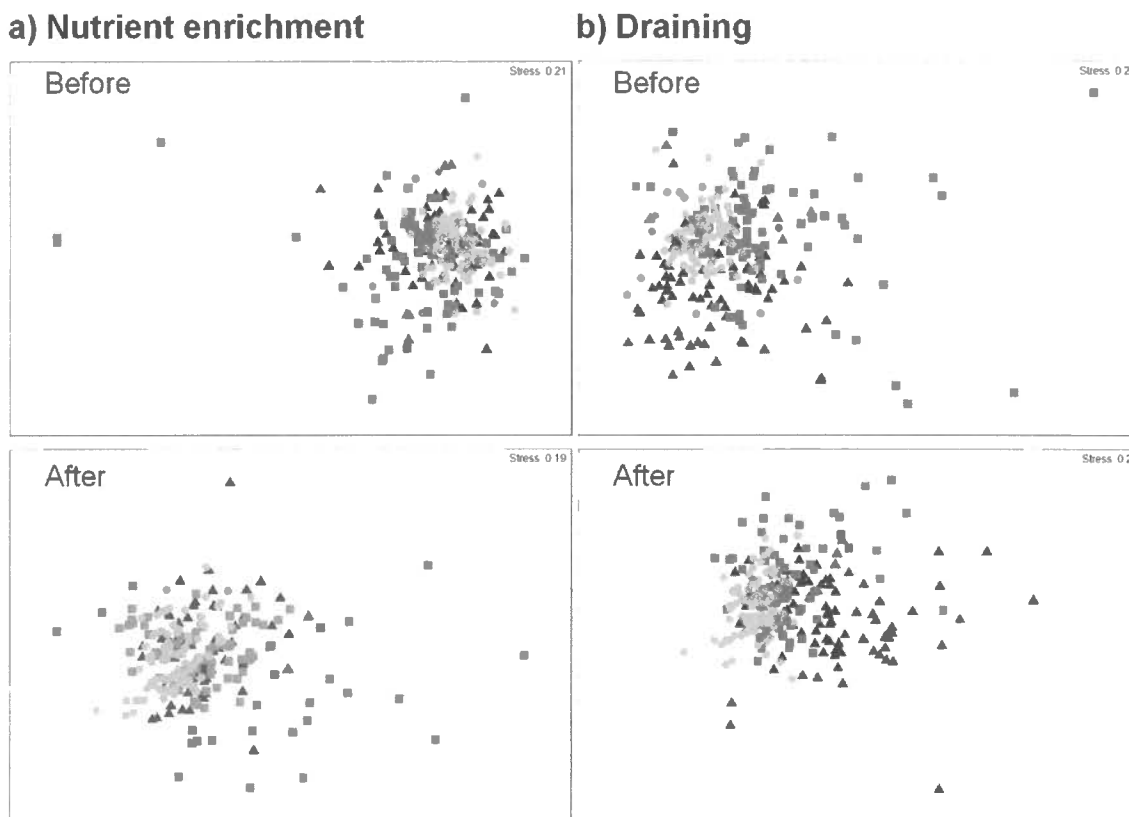


Figure 7: Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordinations. nMDS were plotted for each regime before and after the beginning of disturbances by (a) nutrient enrichment and (b) draining. High = black triangle; Low = red square; Reference = green circle

Beta diversity

PERMDISP revealed differences in multivariate dispersion among treatments (Regime and Period levels combined; $F_{5,234} = 30.134$, $p < 0.001$). Pair-wise comparisons showed that dispersion in communities under high and low disturbances regimes, before draining, was not significantly different from one other and that their dispersion was significantly greater than the dispersion in reference rock pools. Draining lead to a decrease in dispersion in rock pools under low regimes so that dispersion became significantly lower

than dispersion under the high regime. Dispersion in disturbed rock pools remained, nevertheless, greater than in reference rock pools (Figure 7). SIMPER depicted similar differences among within-group dissimilarities (Figure 10). Moreover, unlike nutrient enrichment, disturbance by draining induced important between-group dissimilarity between high regime/reference rock pools and low regime/reference rock pools (Figure 11). After week 7, rock pools disturbed at a high regime became more dissimilar to reference rock pools than rock pools disturbed at low regimes. Dissimilarity between high regime/reference rock pools at the beginning of the experiment was around 20%–30% and levelled off to 25% after disturbances. Over the same period, dissimilarities between pools drained at a low regime and the reference treatment decreased to 15%–20%. Between-group dissimilarities were mostly attributable to the more rare taxa (based on a pre-comparison of the between-group dissimilarities after a fourth-root transformation and after the analysis with no transformation applied on the data to down weight the influence of common taxa; results not shown).

Table 3: Univariate analysis performed with a four-way partially hierarchical ANOVA for differences in taxa richness, Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness following draining disturbances

Source of variation	df	Taxa richness			Shannon-Wiener diversity index			Pielou evenness index		
		MS	F	<i>p</i>	MS	F	<i>p</i>	MS	F	<i>p</i>
Regime	2	65.272	11.922	***	5.277	12.116	***	0.363	1.731	ns
Rock pool (Re)	12	4.316	1.015	ns	0.406	2.495	ns	0.211	3.958	*
Period	1	69.696	5.868	*	0.238	0.710	ns	0.057	0.799	ns
Time (P)	10	9.497	3.134	*	0.214	2.987	*	0.042	1.888	ns
Re × P	2	35.091	6.486	**	0.054	0.279	ns	0.125	2.388	ns
Re × T(P)	20	3.030	1.620	ns	0.072	1.698	*	0.022	0.960	ns
P × R(Re)	12	4.251	2.272	*	0.163	3.861	***	0.053	2.326	**
T(P) × R(Re)	120	1.871	1.169	ns	0.042	0.510	ns	0.023	1.007	ns
Residual	360	1.600			0.083			0.022		

ns > 0.05; * *p* < 0.05; ** *p* < 0.01; *** *p* < 0.001

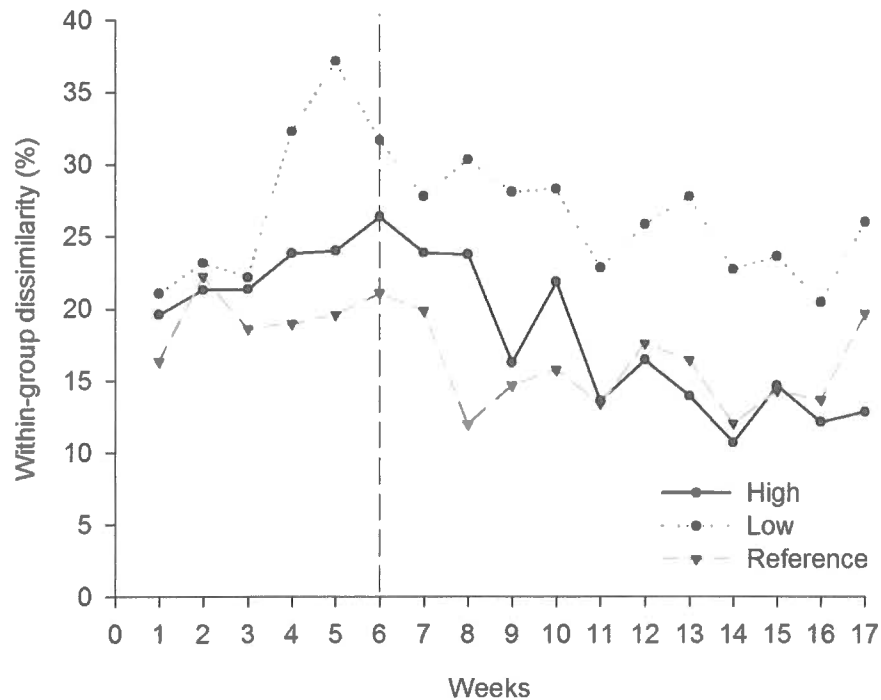


Figure 8: Within-group dissimilarity in rock pools disturbed by nutrient enrichment. The black vertical line represents the beginning of the disturbances. High = nutrients added every diurnal low tide; Low = nutrients added six times during the period, Reference = no nutrient added. Note that high within-group dissimilarity is associated with high beta diversity

DISCUSSION

We observed considerable natural temporal and spatial variability in community structure among and within rock pools, consistent with variability documented in the literature (Archambault and Bourget, 1996; Underwood and Skilleter, 1996). Stochasticity in community assembly dynamics is expected to generate considerably high natural site-to-site variation when the diversity in the regional pool is higher than the local richness (Chase, 2007). The impact of anthropogenic disturbances can consequently be difficult to dissociate from naturally occurring phenomena, due to a superposition of effects (Apitz et al., 2009). Despite great natural variability, our study showed that beta diversity was more efficient than alpha diversity in detecting disturbances. Moreover, high and low disturbance

regimes induced opposite effects on beta diversity, but the direction of those effects, an increase or decrease, changed following draining or nutrient enrichment.

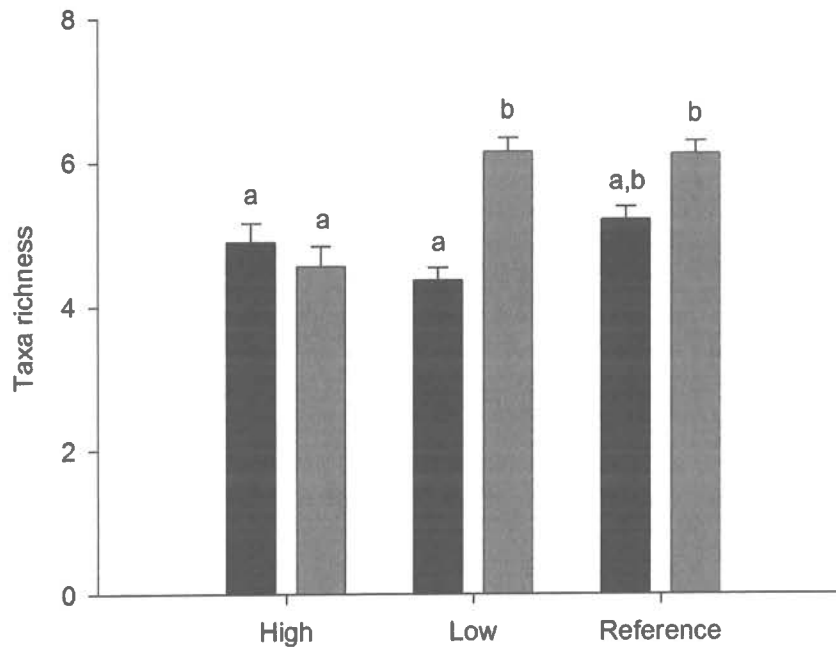


Figure 9: Mean taxa richness (mean \pm SE) before and after the beginning of disturbances by draining. Before = black; After = cyan; High = nutrients added every diurnal low tide; Low = nutrients added six times during the period; Reference = no nutrient added. Different letters indicate statistically significant difference between regimes

Contrary to our first hypothesis, disturbance through nutrient enrichment did not alter alpha diversity. Increases in taxa richness in the three treatments over time can easily be attributable to the period of seasonal growth. However, nutrient enrichment significantly affected spatial beta diversity. A distinction between disturbance effects on alpha and beta diversity was also noticed in a study of the patterns of spatial variability at various scales in epiphytes of the seagrass *Posidonia oceanica* subjected to urban and industrial sewage (Piazzi et al., 2004). In this study, beta diversity indices performed better than alpha diversity indices in distinguishing community assembly processes (Drouin et al., 2009; Münkemüller et al., 2012). In the present study, greater beta diversity was observed among

rock pools disturbed at a low regime with nutrient enrichment relative to reference rock pools. However, equivalent or slightly decreased beta diversity was observed among rock pools disturbed at high regimes compared to reference rock pools. We therefore did not reject our second hypothesis following enrichment, as both disturbance regimes indeed had different and opposite effects on beta diversity. Similar results have been mentioned in the literature (Archambault et al., 2001). Frascchetti et al. (2001) suggested a unimodal hump-shaped relationship along a gradient of disturbance severity at a small scale, similar to the predictions of the intermediate disturbance hypothesis (Grime 1973; Connell, 1978). They argued that at lower and higher severities of disturbance, the patchiness is less important than at an intermediate level. A uniform distribution of damage among replicates might explain the higher similarity at a greater severity of disturbance on their sites, while in absence of disturbance, the natural homogeneity of communities allowed for a low degree of variability (Frascchetti et al., 2001). One index in our study not only showed lower beta diversity among rock pools disturbed at high regime compared to those disturbed at low regime, but highlighted a beta diversity even lower than the one seen among reference rock pools. This finding, based on visual examination of the plots as performed in Warwick and Clarke (1993), would necessitate further investigation. However, we are confident with these results, as similar observations have been discussed in the literature. Disturbances add extra environmental filters and thus impose strong selection from the regional species pool, consequently reducing beta diversity considerably (Chase, 2007). The high disturbance regime might have homogenized the taxa distribution while the low regime induced greater stochasticity. This pattern was also observed by Terlizzi et al. (2002), with the greatest similarity being recorded close to the sewage outfall, the lowest similarity at sites located about 100–300 m apart that were probably less frequently disturbed, and the intermediate values being found at control sites.

The addition of nutrients did not open space to potential colonizers through mortality of residents, nor did it negatively affect the richness or the community structure within the rock pools. In other words, nutrient enrichment did not impose selection on taxa as draining did. Instead, nutrient addition mainly provoked a change in the variance to mean ratio for

particular taxa, following the four mechanisms mentioned by Warwick and Clarke (1993) to explain change in assemblage variability. Nutrient enrichment would have benefited specific opportunistic taxa that could best respond to the additional inputs. It is known, for instance, that the diatom *Berkeleya rutilans* has a high demand for nitrogen and thus responds positively to inputs of nutrients (Hillebrand and Sommer, 1997).

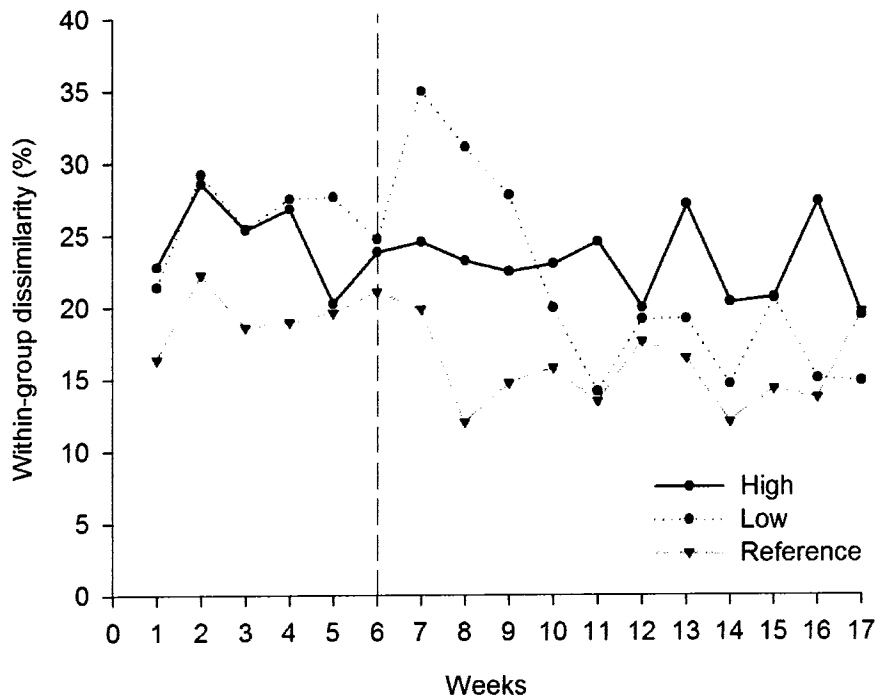


Figure 10: Within-group dissimilarity in rock pools disturbed by draining. The black vertical line represents the beginning of the disturbances. High = draining every diurnal low tide; Low = draining six times during the period, Reference = no draining. Note that high within-group dissimilarity is associated with high beta diversity

Draining and nutrient enrichment did not induce the same effects on alpha and beta diversity of benthic communities. Draining affected alpha diversity more strongly than nutrient enrichment did. After the beginning of the disturbances, rock pools not submitted to a high regime of drainage increased in their taxa richness, which remained slightly under their pre-disturbance state. Draining at high regimes thus eliminated or greatly reduced the

growth of some algal taxa, such as the encrusting calcareous Rhodophyta *Clathromorphum circumscriptum*, the erected Phaeophyta *Fucus distichus edentatus* and the encrusting Phaeophyta *Ralfsia fungiformis* and *Ralfsia verrucosa* (personal observation). Observations in the field suggested that more taxa would have been eliminated if there had not been an influx of water in small crevices allowing taxa to survive. Rock pools drained at low regimes reacted similarly to reference rock pools. However, none of the alpha diversity indices has clearly identified the presence of both disturbance regimes when compared to a reference system.

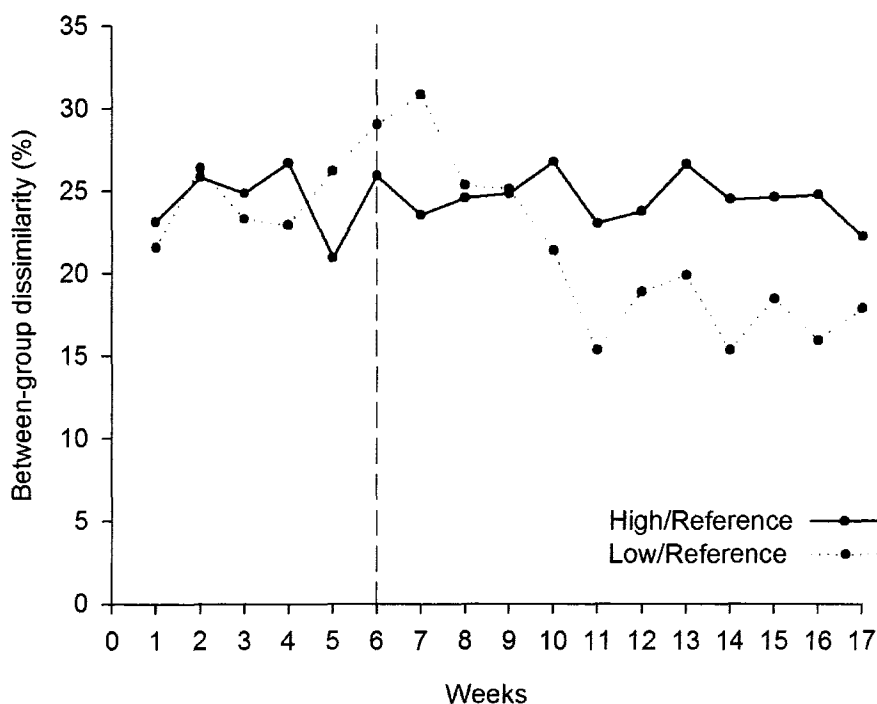


Figure 11: Between-group dissimilarity in rock pools disturbed by draining. The black vertical line represents the beginning of the disturbances. High = draining every diurnal low tide; Low = draining six times during the period; Reference = no draining

Draining had an opposite effect on beta diversity to nutrient enrichment. Beta diversity within the rock pool community remained high at high regimes of draining compared to reference rock pools, while it decreased at low regimes compared to reference

rock pools. The persistence of non-tolerant taxa in crevices may partly explain the greater patchiness observed in rock pools submitted to a high regime of draining. Furthermore, draining modified between-group dissimilarity through changes in taxa richness and community structure of rock pools. The observed between-group dissimilarity was mainly attributable to rare taxa. It is known that many rocky shore organisms are tolerant to a wide range of stresses, including anthropogenic ones (Crowe et al., 2000). More rare taxa, therefore, were likely less adapted to the intertidal fluctuations and thus more prone to be affected by disturbances.

Our results show that disturbance regimes differently influenced beta diversity of rock pool communities, with an increase or decrease in beta diversity depending on the type of disturbance. As mentioned above, disturbances could induce a shift from stochastic to deterministic community assembly with distinct responses to disturbance in terms of beta diversity (Chase, 2007). However, the specific pattern of this shift differs depending on the disturbance type and consequently modulates the disturbance regimes-beta diversity relationship (Lepori and Malmqvist, 2009). Our study also adds to the synthesis of how disturbances affect beta diversity by Fraterrigo and Rusak (2008), who recognized their model performed poorly in predicting the impact of chronic events. The current experimental design did not allow the distinction between frequency and intensity. The elaboration of an appropriate design to test for the interaction between both regimes of disturbance, with an adjustment to ensure equivalent total intensity levels over each frequency level, would be a further step towards understanding the impact of disturbance on beta diversity. Moreover, the existing literature demonstrates that organisms would respond differently according to the extent of the spatial and/or temporal scale at which disturbances occur (Gaston and Mcardle, 1994; Landres et al. 1999; Petraitis and Methratta, 2006; Terlizzi et al. 2005). In summary, we emphasize the need to consider several aspects of disturbance regimes and their impact on both alpha and beta diversity. It seems illogical to only consider alpha diversity or mean values of abundance or size when attempting to quantify the impact of disturbances (Underwood, 1991; 1992; 1994).

A change of beta diversity could not only be an indicator of stressed communities but could also be used as an early-warning signal of a critical transition of a system. Prior to a shift to an alternative state, symptoms can be recognized as a system approaches the tipping point of this transition (Scheffer et al., 2009). System dynamics critically slow down at the edge of a tipping point, which results in slower recovery and higher impact of environmental variation and disturbances. Recent work specifically testing the robustness of variance as an early-signal concluded that, even if potentially useful, it is not generic as it increases or decreases according to the situation (Dakos et al., 2012). Our experimental design did not specifically test for the detection of upcoming tipping points, but the observed changes in variance in rock pools according to disturbance types and regimes agree with the theory of early-warning signals. We recommend further efforts be pursued to develop indicators based on beta diversity, as it clearly seems to surpass alpha diversity in detecting community changes. Gradually, it will improve our ability to limit disturbance impacts on ecosystem functioning and anticipate critical transitions, thereby contributing to the advancement of ultimate objectives of improving our assessment tool in conservation and ecosystem management.

ACKNOWLEDGMENTS

Special thanks to Pauline Robert, Valérie Bélanger, Cindy Grant, Adeline Piot, and Francis Jacques for helping in the field, and to Robert Chabot for specimen identification. Annie Séguin was supported by an NSERC (Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada) scholarship. This project was funded by NSERC and the strategic network CHONe (Canadian Healthy Oceans Network) to Philippe Archambault. This project is a contribution to the research program of Québec-Océan.

CHAPITRE 2

EFFETS INDEPENDANTS DE LA FRÉQUENCE ET DE L'INTENSITÉ DE PERTURBATION SUR LA DIVERSITE BETA DE CUVETTES MARINES

RESUME

Les modulations de la diversité bêta au sein des communautés naturelles permettraient de détecter efficacement la présence de perturbations. Tout outil de détection pourrait aussi devoir tenir compte du régime à laquelle survient une perturbation. Ici, nous avons étudié expérimentalement les effets indépendants de la fréquence (sporadique, continue) et l'intensité (faible, élevée) de perturbation sur la diversité bêta d'une communauté benthique sessile présente dans les cuvettes marines de la Méditerranée nord-ouest, à Livorno en Italie. L'addition de rochers dans les cuvettes reproduit une perturbation mécanique présente dans la zone d'étude lors des tempêtes hivernales. Les différents niveaux de fréquence et d'intensité de perturbations ont été définis en ajustant la masse et la durée de conservation des rochers dans les cuvettes. Nos résultats ont montré que la fréquence et l'intensité de perturbation affectaient indépendamment la diversité bêta, mesurée comme la variation de la structure de la communauté (recouvrement, composition) présente dans les cuvettes marines durant les 35 semaines d'expérimentation. La fréquence de perturbations a affecté le recouvrement des espèces, engendrant une plus faible diversité bêta dans les cuvettes marines soumises aux perturbations sporadiques. Les différences de diversité bêta observées furent principalement causées par une modification du recouvrement des espèces tapissantes. L'intensité de perturbation a modifié la diversité bêta en faisant varier la composition des taxons présente dans la canopée. Nous avons remarqué une plus faible diversité bêta à forte intensité de perturbation. Nos résultats suggèrent d'étudier indépendamment les effets des différents régimes de perturbations. Les

régimes de perturbations semblent être un agent important de la variation de la diversité bêta au sein des communautés naturelles.

Ce deuxième article, intitulé « *Independent effects of disturbance frequency and intensity on beta diversity of rock pools* », fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Philippe Archambaut, Lisandro Benedetti-Cecchi, Dominique Gravel, et ma collègue Elena Maggi. Il sera soumis à l'automne 2014 aux éditeurs de la revue *Marine Ecology Progress Series*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche bibliographique, le développement de la méthode et du plan d'expérience, l'exécution de l'expérience sur le terrain, l'exécution des tests statistiques et la rédaction de l'article. Ma collègue Elena Maggi, deuxième auteure, a participé au développement de la méthode et du plan d'expérience, à l'exécution de l'expérience sur le terrain et à l'approche statistique. Elle contribuera sous peu à la révision de l'article. Le professeur Lisandro Benedetti-Cecchi, troisième auteur, a contribué au développement de la méthode et à l'approche statistique. Il contribuera aussi à la révision de l'article. Le professeur Dominique Gravel, quatrième auteur, a participé à l'approche statistique et à la révision de l'article. Le professeur Philippe Archambaut, dernier auteur, a contribué à l'idée originale, au développement de la méthode, à l'approche statistique ainsi qu'à la révision de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée lors du séminaire II de ce doctorat.

INDEPENDENT EFFECTS OF DISTURBANCE FREQUENCY AND INTENSITY ON BETA DIVERSITY OF ROCK POOLS

ABSTRACT

Monitoring the beta diversity of natural communities has been proposed as an efficient diagnostic tool to identify disturbed communities. However, any diagnostic might have to consider the regime at which a disturbance occurs. Here, we studied experimentally the effects of two disturbance regimes, varying independently disturbance frequency (press, pulse) and intensity (low, high), on the beta diversity of a sessile benthic rock pool community of the NW Mediterranean Sea, in Livorno, Italy. Disturbance intensity and frequency levels were formed by controlling for the weight and the duration of the boulders, important mechanical disturbances observed in the study area, in rock pools. Our results showed that disturbance frequency and intensity affected independently beta diversity measured as the variation in community structure (cover, composition) of rock pools over the 35 weeks of the experiment. Disturbance frequency affected the variation in taxa cover, with a greater spatial homogenization in pools submitted to pulse disturbances. Differences in beta diversity were mainly caused by change in the cover of turf-forming taxa. Disturbance intensity led to changes in beta diversity through variation in the composition of canopy-forming taxa, with most homogenized community observed at high intensity of disturbance. Our results suggest that the effects of different disturbance regimes should be considered independently. Furthermore, any tool for the identification of disturbed communities should take into account disturbance regimes as they appear to be important drivers of variation in beta diversity within natural communities.

Keywords: Disturbance, regime, frequency, intensity, beta diversity, benthic community, rock pool

INTRODUCTION

Spatial and temporal variation in community structure emerges from a combination of several community assembly mechanisms (Gravel et al., 2011). Community organisation results from the relative importance of stochastic and deterministic processes occurring simultaneously in a system (Chase and Myers, 2011). This balance depends on natural and anthropogenic disturbances harshness, acting as environmental filters (Chase, 2007; Lepori and Malmqvist, 2009) and the source of stochasticity. Disturbances promote selection, a deterministic process, removing species from the regional pool incapable of tolerating high levels of disturbances (Chase, 2007). They also move communities far from equilibrium, either directly by removing individuals, or indirectly by changing resource availability and the physical environment (White and Pickett, 1985). Disturbances therefore play a major role in structuring natural communities (Sousa, 1984).

Beta diversity is the variation in community structure, either temporal or spatial, and has been proposed as a diagnostic to identify disturbed communities (Anderson et al., 2011; Bevilacqua et al., 2012; Chapman et al., 1995; Piazzini et al., 2004; Warwick and Clarke, 1993). Based on simulations, Caswell and Cohen (1991) suggested that an increase in disturbance frequency would lead in an increase in beta diversity at low dispersal rates. Warwick and Clarke (1993) subsequently proposed that the occurrence of disturbances could be revealed by comparing beta diversity at disturbed and control locations, based on the hypothesis that greater beta diversity should indicate disturbed communities. However, a comparison of experiments reveals that the relationship between disturbances and beta diversity can take several shapes. The relationship could either be monotonic positive (Caswell and Cohen, 1991; Séguin et al., 2014; Warwick and Clarke, 1993), monotonic negative (Archambault et al. 2001; Chapman et al. 2005; Balata et al., 2007; Chase, 2007), hump-shaped (Fraschetti et al., 2001; Séguin et al., 2014) or u-shaped (Lepori & Malmqvist, 2009). We know that a disturbance regime has several components (i.e characteristics, e.g. frequency, intensity, severity, extent; Sousa, 1984) and therefore a clear

distinction of these aspects might help refining the usage of beta diversity as a diagnostic tool of disturbed systems.

Climate change and anthropogenic activities alter disturbance regimes. Specifically, climate change is expected to increase extreme weather events, generating more pulse disturbances such as heavy rainfall, drought or record-breaking temperature events, at a greater intensity (Jentsch et al., 2007). Other anthropogenic activities could also increase the frequency of disturbances. In coral reefs for instance, deforestation of coastal forests release sediments and nutrients in suspension that lead to a persistent increase in sedimentation (Nyström et al., 2000). Changes in the disturbances regimes could lead to shift in community structure (Hughes et al., 2003; Walther et al., 2002) and could potentially reduce the resilience of the system, switching it towards less desirable states of ecosystem functioning (Bender et al., 2010; Elmqvist et al., 2003; Folke et al., 2004). A better understanding of the disturbance regime-beta diversity relationship might therefore help us to also anticipate and prevent the negative effects associated with anthropogenic activities.

Rock pools are very dynamic systems exposed to both marine and terrestrial influence. Species composition in rock pools displays great variation in space and time, structured by a complex set of physical (e.g. temperature, salinity, wave exposure and oxygen saturation) and biological (e.g. competition, predation, herbivory) disturbances (Benedetti-Cecchi et al., 1996), mostly regulated by the tidal cycle (Metexas and Scheibling, 1993). Species in rock pools are tolerant of large stress gradient associated with natural disturbances (Thompson et al., 2002). However, anthropogenic disturbances could push them out of their tolerance zone, with consequences expressed mainly as sublethal effects through changes in their distribution and abundance (Thompson et al., 2002). Rocky shore species are known to be excellent sentinels for estimating changes associated with the effects of disturbed, e.g. climate change, on the biodiversity of natural communities.

Our objective, here, is to disentangle the effect of the frequency and the intensity of disturbance on the beta diversity of a rock pool benthic community. The beta diversity was

estimated by measuring the spatial variation among replicates of i) the percentage cover and ii) the taxa composition of the benthic rock pool community. Disturbance intensity and frequency were respectively reproduced by modulating the weight and the duration of the presence of boulders in rock pools. Bertocci et al. (2005) showed that the temporal variation of a disturbance and its intensity should not be confounded, as they would act independently to produce a significant impact on the temporal variance of rocky shore communities. Based on their observations, we predicted 1) no interactive effect of disturbance frequency and intensity on beta diversity. Disturbance frequency and intensity would rather act independent and produce significant effects on beta diversity. Hence, we predicted that the greatest spatial heterogeneity, i.e. the greatest beta diversity, will be 2) greater under press disturbance at high intensity than in unmanipulated rock pools. In contrast the greatest spatial homogenization, i.e. lowest beta diversity, will be 3) lower under pulse disturbance at low intensity compared with unmanipulated rock pools. We expected that 4) press disturbance at low intensity and pulse disturbance at high intensity will have a similar effect on beta diversity within unmanipulated rock pools.

MATERIALS AND METHODS

Study site

The study was performed during 35 weeks, from October 2009 to June 2010 on the shore of the NW Mediterranean Sea (Calafuria, Livorno, Italy; 43°30'N, 10°20'E). We selected fifteen rock pools characterized by a 35 cm tidal range. Rock pools were never completely isolated with frequent exchanges of water with the open sea. Pools were sparse on a two kilometers stretch of coast. The area varied between 1.59 and 5.79 m² and mean depth was 40 cm.

Rock pools were colonized by a benthic community mainly dominated by canopy-forming algae (mainly *Cystoseira brachicarpa*, but also *Cystoseira compressa* and *Cystoseira crinita*), erected species (e.g. *Dictyopteris polypodioides*, *Sargassum muticum*,

Halopithys incurva) turf-forming species (*Jania rubens*, *Laurencia obtusata*, *Padina pavonica*), encrusting algae and sessile animals (e.g. *Vermetus triqueter*, serpulids, didemnid tunicates).

Disturbance experiment

Scouring of substratum by boulders is a major natural mechanical disturbance during winter storms in the study area (Incera et al., 2010). The boulders frequently scrap the borders of rock pools during rough sea episodes. We reproduced this natural disturbance with the addition of boulders inside the rock pools, varying experimentally the size and the duration of the disturbances.

Twelve pools received boulders grouped into two different disturbance frequencies, press and pulse, and three pools were used as controls. We manipulated frequency levels by adjusting the duration over which boulders were maintained in the rock pools: eight months to reproduce a press disturbance and two months for a pulse disturbance, i.e. quarter of the time of the former. The frequency level was crossed with low and high intensities. There were thus three rock pools for each of the four frequency/intensity combinations. The desired intensity levels were achieved by adjusting the total weight of boulders. First, 8 kg m⁻² was added in rock pools disturbed at a pulse frequency with a low intensity. This corresponds to the median weight of boulders naturally encountered inside rock pools after sporadic storm events in the study area (Incera et al., 2010). High intensity treatment was performed by doubling the weight of boulders in pulse disturbed rock pools to 16 kg m⁻². Doubling the weight of boulders at high intensity ensures that the cumulative intensity was as much as possible comparable across the two levels of disturbance frequency at the end of the experiment. Consequently, we adjusted the weight of the boulders so that in the press disturbed pools, the average weight of boulders were divided by four, as the boulders remained four times longer than in the pulse disturbed rock pools. Thus, the low intensity corresponds to the addition of 2 kg m⁻² boulders and for the high intensity, 4 kg m⁻². Individual weight of boulders ranged from 5 to 11 kg. No boulders were added to the

control pools and in the case where boulders were introduced naturally following storms, they were dislodged as soon as sea conditions allowed access to the shore.

Sampling

The percentage cover of each species was estimated in three randomly disposed 20 x 20 cm quadrats divided in 25 identical squares. Percentage cover was determined by scoring from 1 to 4 for each species in every square and summing up (Dethier et al., 1993). This method is more precise than the intercept-points method, in particular when sampling is conducted by several different observers (Benedetti-Cecchi et al., 1996). Sampling was done four times: at weeks 5, 20, 29 and 35 after boulders were displayed, the latter corresponding to the end of the experiment. These dates were randomly chosen at the beginning of the experiment.

Statistical analyses

Difference in beta diversity is commonly detected by comparing the multivariate dispersion among a priori groups with a PERMDISP analysis (Anderson et al., 2006; Anderson et al., 2011). In our study, it appeared inappropriate to use multivariate dispersion as a measure of beta diversity due to suspected temporal autocorrelation. We therefore needed to average the dependant variables over the 9 sampling dates as explained above. This means that time per se was not introduced as a factor in the analyses. Any result therefore should be considered as an overall view of the community response to disturbance over the duration of the experiment. Integrating the time in the analyses would have led to a risk, even if weak, of temporal autocorrelation as we may have sampled more than once at the exact same location inside the rock pools.

To solve this issue and to obtain a measure of beta diversity that take into account the entire duration of the experiment, we used a different approach as described by Maggi et al. (2011). We computed dissimilarities among all pairs of samples from the original dataset containing the percentage cover of all taxa recorded in each sample with the i) Bray-Curtis dissimilarity index to estimate changes in cover and with ii) the Jaccard dissimilarity index

to assess changes in taxa composition (based on presence-absence) (Anderson et al., 2006; 2011). It is inappropriate to average the Bray-Curtis distances over the 9 sampling dates based on arithmetic average. The Bray-Curtis dissimilarity index is a semimetric measure for which the centroid, i.e. the average for each variable across the observations, differs from simple arithmetic average (Anderson, 2001). We therefore transformed the output dissimilarity matrix into principal coordinates and calculated the Euclidean distances from the obtained principal coordinates. This approach allowed us to calculate of the arithmetic average in Euclidean space, preserving all of the original inter-point dissimilarities (Anderson, 2001). Then, we averaged the distances at the rock pool level for each sampling dates. The mean Euclidean distance were finally averaged across the four sampling dates for each rock pools, to end up with a unique value of mean Euclidean distances for each rock pool (N=15). This measure of beta diversity indicated how dissimilar the rock pools were from each other within each treatment. Greater values of mean Euclidean distances indicate greater beta diversity.

We used an asymmetrical ANOVA design to partition the effects of disturbance frequency and intensity on beta diversity. In this design, changes in beta diversity among disturbed rock pools were, as a first step, compared to the controlled rock pools (removal). Then, among disturbed rock pools, we tested the independent effects of disturbance *Frequency* (pulse, press; fixed), *Intensity* (low, high; fixed) and the interaction *Frequency x Intensity*, with three replicates per combination of factors.

We performed supplementary tests in order to identify which component of community structure led to changes in beta diversity. We tested the effect of disturbance regimes on i) the total number of taxa and ii) the total percentage cover with the asymmetrical ANOVAs, as described above, in averaging both dependant variables at the rock pool level over the 9 sampling dates (see Maggi et al., 2012). We finally tested the effect of the disturbance regimes on the coefficient of variation ($CV = \sigma / \mu$) of i) the total number of taxa and ii) the total percentage cover among samples. CV has the advantage of estimating variation on an appropriate variance-mean scaling (Fraterrigo & Rusak, 2008).

ANOVA assumptions of normality and homoscedasticity were verified by Shapiro-Wilk W test and exploratory checks of the observed residuals against the predicted values respectively. We performed the analysis on i) all sessile benthic organisms and 2) the entire benthic community to which we removed, one by one, five sessile sub-groups (canopy-forming taxa, erected taxa, turf-forming taxa, encrusting algae and sessile animals). The independent removal of sub-groups allowed us to identify which taxa were mainly responsible of the observed differences between regimes. Sub-groups were created by associating taxa that shared common morphological traits. A posteriori Tukey (HSD) tests were performed to discriminate groups when a source of variation was significant. Univariate statistical analyses were carried out using JMP software from SAS Institute and Euclidean distances calculated with PRIMER-E software (Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, United Kingdom).

RESULTS

Overall, we sampled 38 sessile taxa in the 15 rock pools and over the 35 weeks of the experiment. The community was composed of 3 canopy-forming taxa, 5 erected taxa, 24 turf-forming taxa, 1 encrusting algal taxa and 5 sessile animal taxa (Table 4).

Beta-diversity of the total percentage cover

Comparison of beta diversity distances among treatments revealed significant effects of disturbance frequency ($F_{1,10} = 8.934$, $p < 0.05$; Table 5). We observed lower beta diversity (all species combined) in pools under pulse disturbances than among pools under press disturbances (Fig. 12). Beta diversity in controls was intermediate in value. Differences between disturbed and control rock pools were, however, not significant ($F_{1,10} = 0.030$, $p > 0.05$). The observed differences in the entire benthic sessile community were mostly attributable to changes in turf-forming species abundance. Indeed, their removal from the analyses canceled any effect of disturbance frequency ($F_{1,10} = 2.932$, $p > 0.05$). We did not notice any significant effect of disturbance intensity on beta diversity ($F_{1,10} = 2.624$,

$p > 0.05$). We also found no interactive effect of disturbance frequency and intensity on beta diversity. ($F_{1,10} = 0.221$, $p > 0.05$).

Table 4: List of the 38 sessile taxa sampled

Groups	Phylum	Class	Taxa		
Canopy-forming species	Ochrophyta	Phaeophyceae	<i>Cystoseira brachycarpa</i>		
			<i>Cystoseira compressa</i>		
			<i>Cystoseira</i> spp.		
Erected species	Ochrophyta	Phaeophyceae	<i>Dictyopteris polypodioides</i>		
			<i>Sargassum muticum</i>		
			<i>Stypocaulon scoparium</i>		
	Rhodophyta	Florideophyceae	<i>Halopithys incurva</i>		
Turf-forming species	Chlorophyta	Ulvoephyceae	<i>Acetabularia acetabulum</i>		
			<i>Caulerpa racemosa</i>		
			<i>Chaetomorpha aerea</i>		
			<i>Cladophora</i> spp.		
			<i>Halimeda tuna</i>		
			<i>Ulva</i> spp.		
			<i>Valonia utricularis</i>		
			Ochrophyta	Phaeophyceae	<i>Padina pavonica</i>
			Rhodophyta	Florideophyceae	<i>Amphiroa rigida</i>
			<i>Asparagopsis armata</i>		
	<i>Ceramium</i> spp.				
	<i>Ellisolandia elongata</i>				
	<i>Gastroclonium clavatum</i>				
	<i>Gelidium</i> spp.				
	<i>Hypnea musciformis</i>				
	<i>Jania rubens</i>				
	<i>Laurencia obtusa</i>				
	<i>Peyssonnelia</i> sp.				
	<i>Rhodymenia</i> spp.				
	<i>Rytiphloea tinctoria</i>				
<i>Coarsely Branched algae</i>					
<i>Filamentous algae</i>					
<i>Thin Tubular sheet-like algae</i>					
<i>unknown 1</i>					
Encrusting algae	Rhodophyta	Florideophyceae	<i>Encrusting algae</i>		
Sessile animals	Annelida	Polychaeta	<i>Serpulidae</i>		
	Chordata	Ascidiacea	<i>Didemnidae</i>		
	Bryozoa		<i>Bryozoa</i>		
	Mollusca	Littorinimorpha	<i>Vermetus triquetrus</i>		
	Porifera		<i>Porifera</i>		

Table 5: Univariate analysis performed with an asymmetrical ANOVA for differences in mean Euclidean distances (based on the percentage cover of benthic sessile taxa) in controls versus disturbed rock pools. Disturbances were performed by the addition of boulders at two frequency (pulse, press) and intensity (low, high) levels

Source of variation	df	All taxa			No canopy taxa			No erected taxa			No turf-forming taxa			No encrusting taxa			No animal taxa			
		MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	
Controls vs Disturbed	1	0.583	0.030	2.132	0.047	38.601	2.040	1E-04	2E-06	0.304	0.016	0.480	0.025							
Among Disturbed	3																			
Frequency	1	173.864	8.934 *	246.527	5.482 *	94.515	4.995 *	184.772	2.932	192.331	9.920 *	178.815	9.172 *							
Intensity	1	51.063	2.624	8.266	0.184	85.032	4.494	137.369	2.180	30.712	1.584	47.059	2.414							
Frequency x Intensity	1	4.293	0.221	11.365	0.253	42.512	2.247	106.796	1.695	5.905	0.305	5.779	0.296							
Residual	10	19.460		44.967		18.922		63.022		19.387		19.495								
Total	14																			

ns > 0.05; * p < 0.05

Table 6: Univariate analysis performed with an asymmetrical ANOVA for differences in mean Euclidean distances (based on the taxa composition of benthic sessile taxa) in controls versus disturbed rock pools. Disturbances were performed by the addition of boulders at two frequency (pulse, press) and intensity (low, high) levels

Source of variation	df	All taxa			No canopy taxa			No erected taxa			No turf-forming taxa			No encrusting taxa			No animal taxa			
		MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	MS	FP	
Controls vs Disturbed	1	40.534	6.933 *	18.338	2.298	52.923	4.736	93.643	1.769	50.160	7.221 *	39.811	4.951							
Among Disturbed	3	29.710		12.926		34.980		211.036		34.174		28.075								
Frequency	1	15.711	2.687	15.573	1.951	2.560	0.229	160.383	3.030	28.377	4.085	16.650	2.071							
Intensity	1	69.648	11.914**	21.798	2.731	88.456	7.916 *	467.472	8.833 *	60.593	8.723 *	61.227	7.615 *							
Frequency x Intensity	1	3.771	0.645	1.405	0.176	13.924	1.246	5.255	0.099	13.554	1.951	6.347	0.789							
Residual	10	5.846		7.982		11.175		52.923		6.947		8.040								
Total	14																			

ns > 0.05; * p < 0.05; ** p < 0.01

Beta-diversity of taxa composition

Disturbance intensity affected beta diversity in disturbed rock pools, with lower beta diversity distances recorded in disturbed pools than in controls ($F_{1;10} = 6.933$, $p < 0.05$; Table 6, Fig. 13). Low disturbance intensity led to significantly greater beta-diversity than high intensity of disturbances when all species were included in the analyses ($F_{1;10} = 11.914$, $p < 0.051$). In contrast to the analysis on cover, canopy-forming species were responsible for the observed differences among disturbances intensity treatment. Their removal from the analyses canceled disturbance regime effect ($F_{1;10} = 2.731$, $p > 0.05$). We did not find any effect of disturbance frequency nor any interaction with intensity levels on beta diversity ($F_{1;10} = 0.645$, $p > 0.05$).

We did not detect any effect of disturbance frequency and intensity on the total number of taxa and the total percentage cover of organisms sampled in rock pools ($p > 0.05$). The disturbance regimes did not affect the coefficient of variation of the total number of taxa among samples neither on the total percentage cover ($p > 0.05$).

DISCUSSION

We found, as expected, that the mechanical disturbances reproduced in rock pools induced changes in the spatial variation of the community structure, measured here as the beta diversity, of the benthic community. Frequency and intensity did not interact, which means that both disturbance regimes act independently to generate differences in beta diversity, as we hypothesized. Interestingly, our findings are in agreement with the observations of Bertocci et al., (2005), who also observed independent effects of the intensity and the temporal variation of disturbances, in their case, on the temporal variance of the rocky shore communities. However, the relative effects of the disturbance regimes when compared to the spatial variation observed in unmanipulated rock pools deviated from our predictions.

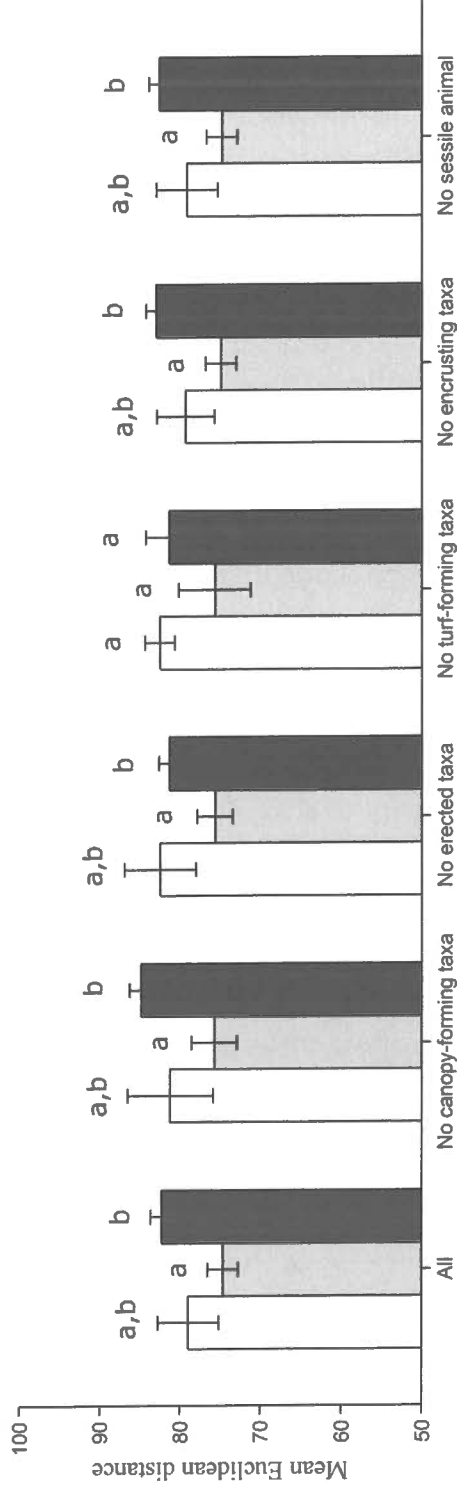


Figure 12: Mean Euclidean distances (beta diversity; +/- SE) of the total percentage cover observed in controls (white bars) and in rock pools disturbed at pulse (grey bars) and press frequency regime (black bars). Differences among regimes are shown for the entire community, then for the entire community in which we removed the canopy-forming taxa, the erected taxa, the turf-forming taxa, the encrusting taxa and the sessile animal taxa. Greater mean Euclidean distances refer to greater beta diversity. Different letters indicate statistically significant difference between regimes

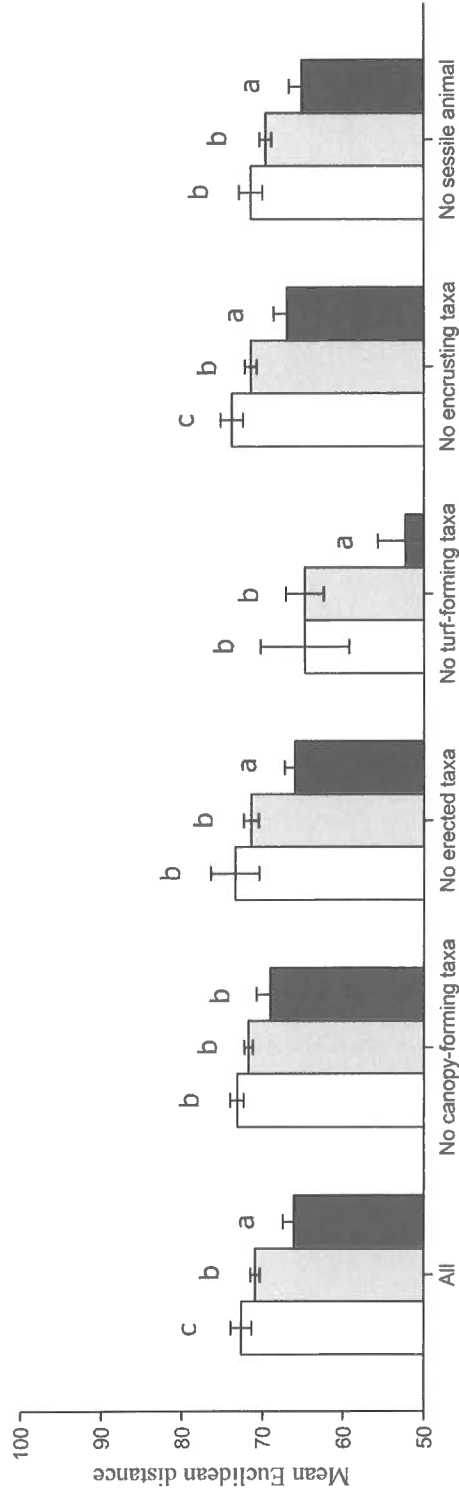


Figure 13: Mean Euclidean distances (beta diversity; +/- SE) of the taxa composition observed in controls (white bars) and in rock pools disturbed at pulse (grey bars) and press frequency regime (black bars). Differences among regimes are shown for the entire community, then for the entire community in which we removed the canopy-forming taxa, the erected taxa, the turf-forming taxa, the encrusting taxa and the sessile animal taxa. Greater mean Euclidean distances refer to greater beta diversity. Different letters indicate statistically significant difference between regimes

Disturbance frequency affected the variation of species cover but had no effect on species composition. Press disturbances led to greater beta diversity than pulse disturbances. Low heterogeneity following pulse disturbances might be explained by the recovery of species cover between the disturbance and the end of the experiment four months later. That would reflect a high resilience of rock pool communities subject to disturbances, a feature that has been observed many times in rocky shore communities (Bertocci et al., 2005, Kraufvelin et al., 2006; Viejo, 2009). The greater heterogeneity under press disturbances could be attributable to a potential interaction between disturbance and habitat heterogeneity, two factors that could contribute to variation in beta diversity (Bevilacqua et al., 2009; Hewitt et al., 2005). The rock pools we studied were very heterogeneous in shape and length. Organisms located in crevices or in holes smaller than the size of the boulders might have been unaffected by the disturbances, while the cover of those exposed to boulder scraping might have been removed or greatly reduced. However, we are confident that the observed differences are not linked to habitat complexity alone, as rock pools and their associated physical heterogeneity were randomly allocated among treatments. The spatial variation observed in the disturbed rock pools was comparable to the range recorded in controls. It is likely that a longer period of disturbances and a greater number of replicates might have accentuated the observed divergences between controls and disturbed rock pools.

The total percentage cover and the variation of the total percentage cover were not responsible for the observed differences in beta diversity between press and pulse disturbances. In communities where the competition for space is strong and all colonisable portion of the substrate is occupied, the total percentage cover would indeed remain similar no matter which sub-lethal disturbances they face. In such conditions, the empty space left by disturbances is rapidly filled by the growth of more tolerant species. The increase in spatial variation seemed therefore to be due to changes in the relative cover of particular species, in this case turf-forming species, over the entire community. The temporal variability of a disturbance, in our case measured as disturbance frequency, would be an important driver of the cover of turf-forming species, as also shown by Incera et al. (2010)

in a study looking at the effect of disturbances on the success of invasion of the species *Caulerpa racemosa*, in a rock pool system.

Disturbance intensity impacted variation of taxa composition. Contrary to disturbance frequency, intensity did not affect the cover of the sessile species. Low and high intensity of disturbances induced a greater homogenization in taxa composition than what we observed in controls, with the lowest value of beta diversity recorded under high intensity. Species composition became more and more similar among rock pools as the disturbance increased in intensity. Other studies came to similar conclusions. Séguin et al., (2014) observed the greatest spatial variation at high regime, intensity and frequency confounded, in drained rock pools. Balata et al., (2007) also showed, in a rocky shore, increased similarity with increased disturbance intensity, despite great variation in the slope of the substratum among treatments. In the three cases, disturbance effects on the community structure were mainly negative, removing organisms or limiting algal propagule settlement, in opposition with “positive” disturbances (e.g. nutrient enrichment) that rather stimulated algal growth. The source of the disturbance is suspected to be an important factor determining the disturbance-beta diversity relationship (Séguin et al., 2014). Disturbance intensity altered species composition of the benthic community. Increased intensity favoured particular species. Precisely, it is the occurrence of the canopy-forming species, *C. brachycarpa*, *C. compressa* and/or unidentifiable *Cystoseira* spp., that varied depending of the disturbance intensity applied.

Climate change is predicted to bring more pulse disturbances at higher intensity in the coming decades (Jentsch et al., 2007), for instance with more frequent storms bringing boulders in rock pools. Our study demonstrates that an increase in pulse disturbance would homogenize species cover whereas increased intensity would decrease the variation observed in species composition. Hence, even if frequency and intensity of disturbances did not interact, their individual effects might lead to homogenization of community structure of the studied system that could be traduce by a functional homogenization with subsequent negative effects on the resilience and the ecosystem functioning (Olden et al., 2004).

Disentangling frequency and intensity revealed how the components of the disturbance regime independently affect beta diversity. However, our results do not, at this point, provide an integrative framework that could reconcile divergences observed in past studies (e.g. Caswell & Cohen, 1991; Chase, 2007; Lepori & Malmqvist, 2009; Séguin et al., 2014). Differences in the shape of the disturbance-beta diversity relationship (increase, decrease, monotonic positive or negative) cannot be set apart according to particular disturbance regimes only. Bevilacqua et al. (2012) also observed both community homogenization and heterogenization following disturbances and concluded that changes in spatial variation are strongly context-dependant. From these observations, we therefore propose three recommendations. First, beta diversity should not, at this point, be used as diagnostic tool to identify disturbed communities, as proposed by Warwick & Clarke (1993). In light of these results, further theoretical investigations are required to identify under which scenarios beta diversity should increase or decrease with disturbances. Lepori & Malmqvist (2009) mentioned that the role of the disturbance on the beta diversity would also be influenced by the community type, the habitat and the source of the disturbance. Comparative studies performed in freshwater systems or grasslands might improve our comprehension about the importance of the habitat and the community type in the determination of the spatial variation in disturbed environments. Secondly, contrasting controls only with highly disturbed community could generate misleading interpretation (Lepori & Malmqvist, 2009). Intermediate disturbance regimes are also important to study and could identify thresholds in the community response over which beta diversity would either increase or decrease. Robert et al. (2013) indeed showed changes in the benthic community structure over particular intensity of mussel biodeposition. Here we tested the effects of intermediate regime levels, but the experiment was not explicitly designed to test for the reach of potential tipping points. Thirdly, an efficient diagnostic tool should propose a standardized statistical approach for estimating the variation of the beta diversity following disturbances, in setting apart for instance disturbance effects on changes in cover from changes in species composition as documented in the current study. Conclusions might be greatly variable relative to the measure chosen for estimating beta diversity

(Anderson et al., 2006) and our study showed that disturbances regimes such as frequency and intensity could affect different measures of community structure. We argue that these suggestions would improve our capacity to detect disturbed areas efficiently and that any diagnostic tool has to consider disturbance regimes as important drivers of variation in beta diversity within natural communities.

ACKNOWLEDGMENTS

Annie Séguin was supported by an NSERC (Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada) and FRQNT (Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies) scholarships. This project was funded by NSERC through a discovery grant and the strategic network CHONe (Canadian Healthy Oceans Network) to Philippe Archambault. This project is a contribution to the research program of Québec-Océan. Special thanks to Vincenzo Gennusa, Eleonora Puccio Puccinelli, Luca Marengo, Martina Dal Bello and Alexandra Melanie Mura.

CHAPITRE 3

LA TAILLE DES ESPECES PREDICTRICE DE L'EFFET DE LA PERTE D'ESPECES SUR LE FONCTIONNEMENT DE L'ECOSYSTEME

RESUME

Il y a un besoin urgent de développer des indicateurs de l'effet de la perte d'espèces sur le fonctionnement des écosystèmes. La taille des espèces pourrait s'avérer être un indicateur potentiel efficace, puisque reliée aux risques d'extinction et à plusieurs taux biologiques. Dans cette étude, nous avons examiné la capacité prédictive de la taille des espèces au sein de systèmes multitrophiques marins et lacustres. Nous avons observé un effet de la taille significatif, quoique faible, sur le fonctionnement. L'effet de la taille fut par contre beaucoup plus fort lorsqu'étudié à l'intérieur des niveaux trophiques. Comparativement aux séquences d'extinctions ordonnées par la taille, les séquences d'extinction aléatoires ont montré des effets plus faibles de la perte d'espèces sur le fonctionnement. Notre étude est la première à montrer expérimentalement, au sein de systèmes multitrophiques, qu'une séquence d'extinctions ordonnée mène à des effets plus négatifs pour le fonctionnement qu'une perte d'espèces aléatoire. Nos résultats suggèrent une apparente facilité à prédire l'effet de la perte d'espèce sur le fonctionnement à partir de traits fonctionnels faciles à mesurer, tels que la taille des espèces et la position trophique.

Ce troisième article, intitulé « *Body size as predictor of species loss on ecosystem functioning* », fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Dominique Gravel, Philippe Archambault, Christian Nozais et mon collègue Éric Harvey. Il fut accepté dans sa version finale en 2014 par les éditeurs de la revue *Scientific Reports* et publié en 2014. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche bibliographique, le développement de la méthode et du plan d'expérience, l'exécution de

l'expérience sur le terrain, l'analyse des échantillons, l'exécution des tests statistiques et la rédaction de l'article. Mon collègue Éric Harvey, second auteur, a contribué à l'idée originale, au développement de la méthode et du plan d'expérience, à l'exécution de l'expérience sur le terrain et à l'analyse des échantillons. Le professeur Philippe Archambault, troisième auteur, a participé au développement de la méthode, à la collecte des données et à la révision de l'article. Le professeur Christian Nozais, quatrième auteur, a contribué au développement de la méthode, à la collecte des données et à la révision de l'article. Le professeur Dominique Gravel, dernier auteur, a contribué à l'idée originale, au développement de la méthode et du plan d'expérience, à la collecte des données, à l'approche statistique et à la révision de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée aux conférences suivantes : (1) *Assemblée générale annuelle de Québec Océan*, à Lac-Beauport, en novembre 2010 (2) *World Conference on Marine Biodiversity*, à Aberdeen (Royaume-Uni), en septembre 2011 (3) *Assemblée annuelle de CHONe*, à Ottawa (Canada), en octobre 2012.

BODY SIZE AS PREDICTOR OF SPECIES LOSS ON ECOSYSTEM FUNCTIONING

ABSTRACT

There is an urgent need to develop predictive indicators of the effect of species loss on ecosystem functioning. Body size is often considered a good indicator because of its relationship to extinction risk and several functional traits. Here, we examined the predictive capacity of species body size in marine and freshwater multitrophic systems. We found a significant, but weak, effect of body size on functioning. The effect was much stronger when considering the effect of body size within trophic position levels. Compared to extinctions ordered by body size, random extinction sequences had lower multiple species loss effects on functioning. Our study is the first to show experimentally, in multitrophic systems, a more negative impact of ordered extinction sequences on ecosystem functioning than random losses. Our results suggest apparent ease in predicting species loss effects on functioning based on easily measured ecological traits that are body size and trophic position.

Subject areas: Biodiversity, ecological network

INTRODUCTION

The effects of biodiversity loss on the functioning of natural ecosystems are not easily predictable (Naeem, 2002), especially for complex food webs (Poisot et al., 2013). Such effects might depend on the competitive dominance or the trophic position of species lost, interaction strengths between species, functional traits of both species lost and those remaining in the system, and relative control of both biotic and abiotic factors over ecosystem properties (Hooper et al., 2005). A major challenge is to derive predictive and easily measurable indicators of biodiversity effects on functioning, accounting for their complexity. Recent studies suggested that the effect of single species loss could be predicted without complete investigations of system interactions (Berlow et al., 2009).

Central to the metabolic theory of ecology, body size is linked to multiple biological rates such as growth, reproduction and mortality (Brown et al., 2004; Peters, 1983). Measuring body size is an easy way to collapse co-varying traits over a single dimension, with no need to observe these traits directly (Woodward et al. 2005). In nature, species removal rarely happens randomly, contrary to simulations performed in past studies (Raffaelli, 2004). Larger species are often considered more vulnerable to extinction (Solan et al. 2004) than smaller ones because of low population densities, slow growth, high energetic requirements and overexploitation (Cardillo et al., 2005). Simulations also showed that losses of larger species would have a greater effect on ecosystem functions, such as bioturbation, than smaller species (Solan et al., 2004).

We experimentally tested the predictability of body size for ecosystem functioning. We conducted experimental extinctions in multitrophic systems of up to 10 taxa in marine and freshwater mesocosms and assessed subsequent effects on ecosystem function. We predicted that 1) the effect of removing a taxon on the system will increase with its body size. Then, we compared the effect of random and non-random multi species sequential extinctions. We predicted that 2) non-random sequential extinctions (ordered by body size)

will increase the rate of change in ecosystem functions compared to random extinction sequences.

MATERIALS AND METHODS

Removal sequences

We ran two complementary experiments in parallel, with the same experimental design, both in marine and freshwater mesocosms (Fig. 14). Starting from a regional pool of 9 marine and 10 freshwater taxa, we assembled the different mesocosm communities by removing 0, 1, 3, 6 and 0, 1, 2, 4 taxa from the regional pool respectively in the marine and freshwater systems, according to two sequences: random and non-random. A non-random removal sequence denotes removals ordered by body size, from the largest to smallest. In the random sequences, all taxa were randomly removed from the regional pool such that each unique taxon was removed an equal number of times at each diversity level in order to evenly distribute the effect of removing each taxa across the experiment (further details in Harvey et al., 2013). All combinations were replicated three times, for a total of 93 marine and 102 freshwater mesocosms. We did not perform any compensatory readjustment of biomass following taxa removal because the organisms we studied are discrete and have low population size, and it would have required too many assumptions about the redistribution of biomass among remaining groups (see discussion on this issue in Harvey et al., 2013). The short duration of the experiment also prevented a population response to the removal of taxa. The experiment therefore has to be interpreted as a report of immediate effects of taxa removal on ecosystem functioning, before any compensatory growth takes place.

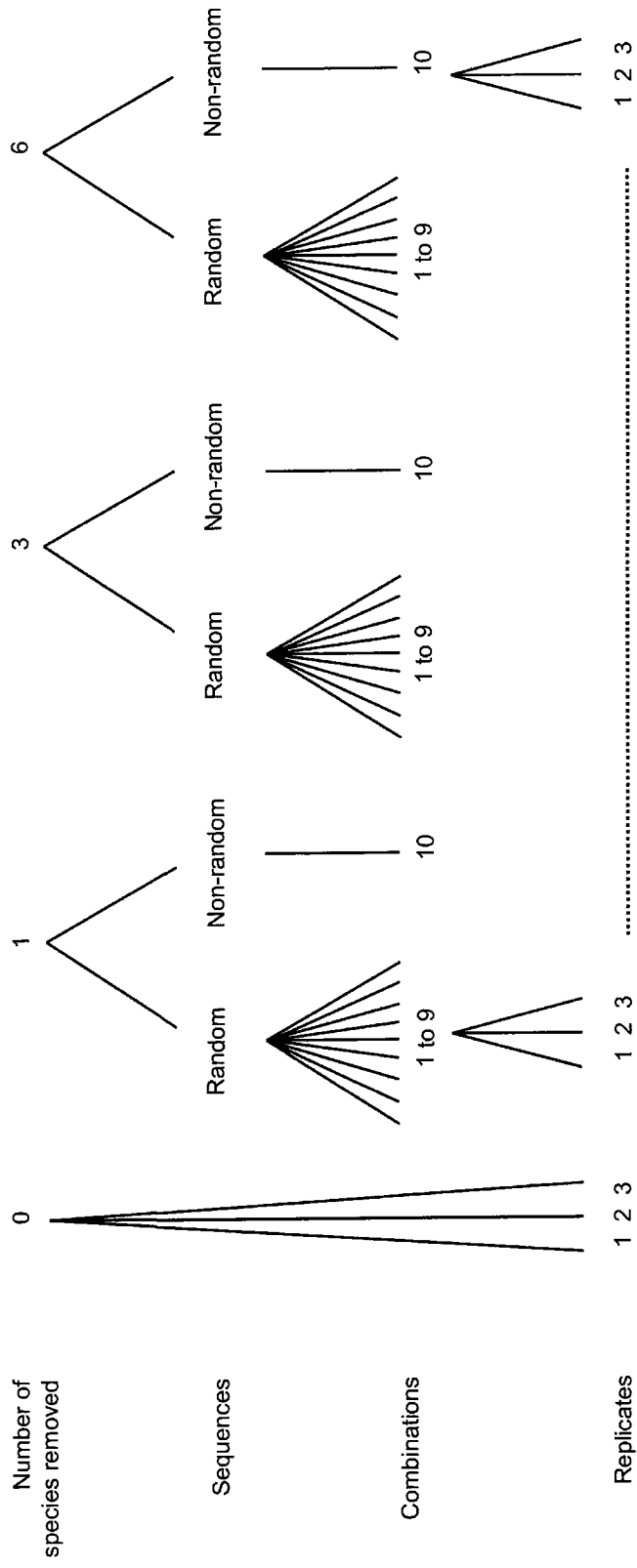


Figure 14: Schematic representation of the experimental design for the marine ecosystem. Note that the experimental design for the freshwater ecosystem was identical, except for the number of species we removed (0, 1, 2 and 4) and the number of independent combinations of random sequences reproduced at each level of species richness (10 in the freshwater ecosystem)

Marine mesocosms

Marine mesocosms (21 L) were maintained during 6 weeks with a supply of filtered surface water ($\sim 50 \mu\text{m}$) from the Lower St. Lawrence estuary. Taxa consisted of 9 representative species of the neighbouring sublittoral: *Cancer irroratus* (70-80 mm), *Strongylocentrotus droebachiensis* (50-60 mm), *Mytilus edulis* (40-50 mm), *Nucella lapillus* (30-40 mm), *Littorina littorea* (20-30 mm), *Gammarus* spp. (10-20 mm), *Testudinalia testudinalis* (10-20 mm), *Semibalanus balanoides* (0-10 mm) and a mixture of *Littorina saxatilis/obtusata* (0-10 mm) (Harvey et al., 2013). We chose length over body mass as potential measure of body size. Both approaches would induce biases by overestimating the metabolically active mass among organisms with heavy shells, compared with species of similar mass but having thinner shell, if any. In this experiment, length was preferred over body mass for technical issue, particularly in the freshwater system in which organisms exhibited very small body mass. Densities were adjusted to recorded densities where organisms were collected. We measured changes in periphyton dry mass, macroalgae and encrusting algae net production as proxies of ecosystem function. Periphyton dry mass was assessed from a 1cm x 1cm sample of pre-incubated Hester-dendy plate (dry mass; 24 hours at 60°C). We estimated macroalgae net production by weighing the residual biomass from 100 g of the brown algae *Fucus evanescens*, placed in each of the mesocosms at the beginning of the experiment. We determined encrusting algae net production (*Ralfsia verrucosa*) in calculating changes in the algae cover present on a single rock placed in each mesocosm at the day 0, with image processing program ImageJ (National Institute of Health, USA).

Freshwater mesocosms

Freshwater mesocosms (60 L) were filled with 40 L of filtered freshwater (20 μm nylon mesh) and maintained outdoors for 8 weeks. Taxa consisted of small zooplankton (0.063-0.5 mm), large zooplankton (> 0.5 mm), Hyalellidae (3-4 mm), Dystiscidae (3-4 mm), Corixidae (5 mm), Coenagrionidae (6-14 mm), Planorbidae (6-11 mm), Gerridae (7-9 mm), Cyprinidae (22-32 mm) and Lymnaeidae (27-36 mm). We considered five

ecosystem properties as proxies of ecosystem function: phytoplankton biomass, periphyton dry mass, bacterioplankton abundance, total nitrogen and total phosphorus concentration. Phytoplankton biomass was determined from 150 mL water samples filtered onto Whatman GF/F filters and extracted for 24 hours in 90% acetone, at 5 °C in the dark (Parsons et al. 1984). Chlorophyll a and phaeopigment concentrations were calculated after measuring fluorescence before and after acidification (HCl 1M) with a 10-AU fluorometer (Turner Designs, Sunnyvale, USA) (Holm-Hansen, 1965). Periphyton dry mass was assessed as for the marine ecosystem. Bacterioplankton abundance was measured using standard flow cytometric analysis. Samples for bacteria abundance determination were fixed with glutaraldehyde 0.1% final concentration and stored at -80 °C until flow cytometry analysis (Belzile et al., 2008). Total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) were measured using the copper-cadmium standard reduction method for autoanalyzer after alkaline persulfate digestion (Grasshoff et al., 1983).

Statistics

In all analyses for the marine and the freshwater ecosystems we considered respectively 3 and 5 measures of ecosystem functioning and a measure of multifunctioning. For multifunctioning, we conducted a PCA and used scores of the two axes as the dependent variable. The first and second axes explained respectively 46.3% and 31.9% of the variation in the marine ecosystem (Table 7). In the freshwater ecosystem, these axes explained 25.3% and 22.5% of the variation respectively. In the marine ecosystem, positive scores on the first axis were mostly linked to encrusting algae net production and negative scores to macroalgae net production. In the freshwater ecosystem, positive scores were attributable mostly to periphyton dry mass and negative scores to the combination of the four others functions measured.

The effect of the body size of single taxon extinction on ecosystem functioning was tested with linear regression (Hypothesis 1). We also controlled with ANCOVA for the effect of trophic position (grazers vs non-grazers) as a categorical variable. The difference between the effect of random and non-random extinction sequences was tested with an

asymmetrical crossed two-way ANOVA, with *Number of taxa* removed and *Sequence* as main factors. The variability of the factor *Sequence* was then divided between: 1) random versus non-random extinction sequences and 2) among random extinctions sequences (Hypothesis 2). Normality was assessed using the Shapiro-Wilk test and homogeneity of variance was assessed using explanatory checks of plots of residuals against predicted values. All statistical analyses were carried out using JMP software from SAS Institute and PCA obtained with PRIMER-E software (Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, United Kingdom).

Table 7: PCA output for (1) marine and (2) freshwater mesocosms

PC	marine		freshwater	
	eigenvalues	cum. variation (%)	eigenvalues	cum. variation (%)
1	1.390	46.3	1.27	25.3
2	0.961	78.3	1.12	47.8
3	0.652	100	1.01	68.0
eigenvectors				
variables	PC 1	PC 2	PC 3	
marine	periphyton net production	0.364	0.901	-0.237
	macroalgae net production	-0.686	0.087	-0.723
	encrusting algae net production	0.630	-0.425	-0.649
	phytoplankton biomass	-0.345	0.034	0.846
freshwater	periphyton dry mass	0.675	-0.255	-0.032
	bacterioplankton abundance	-0.345	0.596	-0.440
	[total nitrogen]	-0.477	-0.464	-0.216
	[total phosphorus]	-0.279	-0.602	-0.208

RESULTS

We found a significant positive effect of body size on marine multifunctioning (1st PCA axis only; adj. $R^2=0.14$, Fig. 15, Table 8). Body size had a negative effect on phytoplankton biomass (adj. $R^2=0.30$) in the freshwater ecosystem (Table 9). We also found a significant effect of body size on encrusting algae net production in the marine ecosystem once controlling for trophic position (adj. $R^2=0.14$). The addition of trophic

position also increased the proportion of variance explained by body size in marine multifunctioning (adj. $R^2=0.33$; $\Delta AIC=6.06$) and phytoplankton biomass (adj. $R^2=0.44$; $\Delta AIC=5.86$).

Asymmetrical ANOVA showed that the effect sizes of periphyton dry mass and marine multifunctioning were greater for extinction sequences ordered by body size, and the phytoplankton biomass lower, compared to random extinction sequences (Fig. 16). In fact, the effect of the first taxon removed (the intercept) was greater for ordered sequences in both systems, but then the effect of subsequent removal converged and the slope of the extinction-functioning relationship was not different between the two sequences. We found no significant effect of the number of taxa removed on other functions.

DISCUSSION

The experiment, performed with two different aquatic ecosystems, showed a stronger effect of large taxa extinctions on ecosystem functions (supportive of prediction #1). The removal of smaller taxa from the marine ecosystem, such as *Littorina spp.* and *T. testudinalis* benefited encrusting algae net production, while macroalgae net production increased when larger taxa such as *S. droebachiensis* were removed. Conversely, the removal of large taxa in the freshwater ecosystem decreased phytoplankton biomass. It is noteworthy that body size had predominantly affected functions directly related to consumption. This result might be explained by increasing strength of per capita trophic interactions with body size (Berlow et al., 2009).

Although body size can be viewed as a measure aggregating several traits influencing ecosystem functioning (Finke and Denno, 2004; Solan et al., 2004; Woodward et al., 2005), it was not sufficient to explain alone the variability observed in functioning. The addition of the trophic position as a second explanatory variable revealed a stronger relationship between grazers body size and functioning than for the other taxa. The predictive capacity

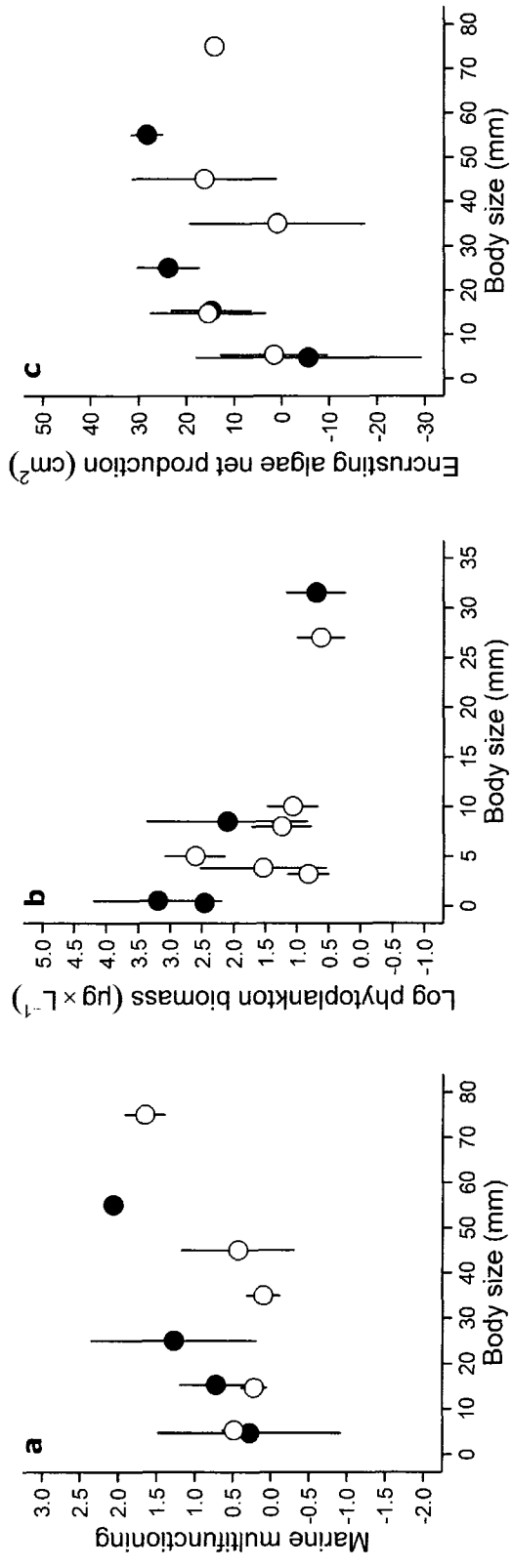


Figure 15: Effects of body size on ecosystem functioning. The proxies of ecosystem functioning illustrated here are a) marine multifunctioning, b) freshwater phytoplankton biomass and c) marine encrusting algae net production. ● indicate grazers and ○ indicate non-grazers. The y-axis refer to the effect size between values of functioning recorded in mesocosms with removals and values of functioning recorded in reference mesocosms (no removal)

Table 8: Statistical results for the marine system. a) linear regression, b) ANCOVA with trophic position as predictor and c) asymmetrical two-way crossed ANOVA for the marine system with Number of taxa removed (no) and Sequence as main factors. The variability of the factor Sequence was then divided between 1) random versus non-random extinction sequence (R vs NR) and 2) differences among random extinctions sequences (among random). P values in bold correspond to significant results

Sources of variation	Marine system														
	Periphyton dry mass			Macroalgae net production			Encrusting algae net production			Multifunctioning (1 st axis)			Multifunctioning (2 nd axis)		
	F	p	p	F	p	p	F	p	p	F	p	p	F	p	p
(a) Adjusted R ²	0.0432			0.0000			0.0985			0.1383			0.0000		
Body size	2.1745	0.1528		0.5843	0.4518		3.8396	0.0613		5.1726	0.0318		0.4449	0.5109	
(b) Adjusted R ²	0.0568			0.3093			0.1373			0.3341			0.1640		
Body size	1.4243	0.2444		2.8514	0.1042		5.1714	0.0322		9.9722	0.0043		0.0250	0.8758	
Trophic role	1.3587	0.2552		12.7837	0.0015		2.1259	0.1578		8.3510	0.0081		6.5560	0.0172	
(c) Adjusted R ²	0.2569			0.4206			0.4158			0.5570			0.4422		
No. taxa removed	5.4311	0.0143		8.6657	0.0023		0.6311	0.5434		5.6244	0.0127		1.1036	0.3531	
Sequence															
R vs NR	8.7416	0.0044		0.1243	0.7256		1.1647	0.2848		6.2287	0.0153		11.8585	0.0011	
Among random	2.0768	0.0522		3.5819	0.0019		4.3657	0.0003		5.0189	0.0001		4.8956	0.0001	
No. x Sequence															
No. x (R vs NR)	1.5384	0.2231		0.3216	0.7262		0.1004	0.9046		0.3542	0.7032		1.8618	0.1643	
No. x (Among)	1.1490	0.3343		2.0241	0.0257		3.2733	0.0004		3.5915	0.0002		2.4692	0.0060	

Table 9: Statistical results for the freshwater system. a) linear regression, b) ANCOVA with trophic position as predictor and c) asymmetrical two-way crossed ANOVA for the freshwater system with Number of taxa removed (no) and Sequence as main factors. The variability of the factor Sequence was then divided between 1) random versus non-random extinction sequence (R vs NR) and 2) differences among random extinctions sequences (among random). P values in bold correspond to significant results.

Sources of variation	Freshwater system													
	Phytoplankton biomass		Periphyton dry mass		Bacterioplankton abundance		[Total nitrogen]		[Total phosphorus]		Multifunctioning (1 st axis)		Multifunctioning (2 nd axis)	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
(a) Adjusted R ²	0.2999		0.0000		0.0000		0.0000		0.0000		0.0000		0.0165	
Body size	13.4256	0.0010	0.2444	0.6249	0.4730	0.4972	0.1384	0.7127	0.0109	0.9175	0.2447	0.6247	1.4866	0.2329
(b) Adjusted R ²	0.4413		0.0000		0.0335		0.0000		0.0000		0.0703		0.1022	
Body size	17.5880	0.0003	0.2159	0.6459	0.5749	0.4549	0.1317	0.7195	0.0178	0.8950	0.3427	0.5631	1.7931	0.1917
Trophic role	8.0858	0.0084	0.6096	0.4417	2.5059	0.1251	0.0045	0.9471	0.7745	0.3866	3.9235	0.0579	3.6714	0.0660
(c) Adjusted R ²	0.4609		0.2022		0.0156		0.0000		0.0000		0.2563		0.0000	
No. taxa removed	3.6046	0.0460	0.1042	0.9015	0.3314	0.7218	0.9490	0.4039	0.5676	0.5758	0.1468	0.8644	0.3430	0.7137
Sequence														
R vs NR	10.3540	0.0020	0.3367	0.5637	0.1100	0.7412	0.0269	0.8702	2.6849	0.1061	0.3198	0.5736	0.2252	0.6367
Among random	4.6910	< 0.0001	2.4851	0.0165	1.4601	0.1815	1.0383	0.4197	1.4285	0.1942	3.3077	0.0022	1.4527	0.1844
No. x Sequence														
No. x (R vs NR)	0.4688	0.6278	1.7206	0.1869	0.2273	0.7973	0.2713	0.7632	0.2107	0.8106	0.5428	0.5837	0.1102	0.8958
No. x (Among)	2.5285	0.0033	1.6856	0.0648	1.0667	0.4038	0.7946	0.6991	0.5916	0.8932	1.8936	0.0318	0.9900	0.4819

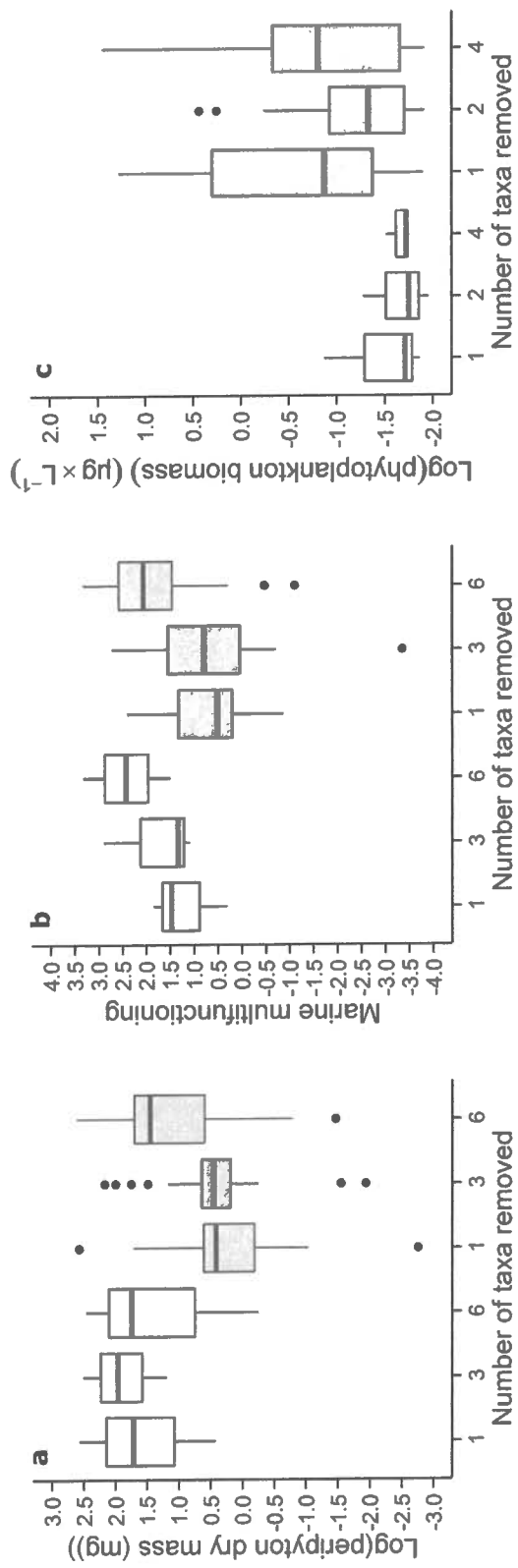


Figure 16: Effects of taxa removal on ecosystem functioning according to random and non-random extinction sequences. The proxies of ecosystem functioning illustrated here are a) periphyton dry mass b) marine multifunctioning and c) freshwater phytoplankton biomass. White boxplots indicate non-random extinction sequences and grey boxplots indicate random extinction sequences. The y-axis refer to the effect size between values of functioning recorded in mesocosms with removals and values of functioning recorded in reference mesocosms (no removal)

of the body size was therefore much more convincing when combined to other traits related to trophic position. Extinction risk and its subsequent effects on functioning might therefore depend on the trophic position, with greater effects associated with the loss of large consumers (Duffy, 2003; Petchey et al., 2004).

We also found contrasting effects of random and non-random multi-taxa extinction sequences, in agreement with simulation studies (Gross and Cardinale, 2005; Isbel et al., 2013; Ives and Cardinale, 2004; Solan et al., 2004). In the marine ecosystem, both sequences overall led to higher periphyton dry mass and multifunctioning, but non-random extinction sequences impacted more on the functioning. Conversely, the decrease in phytoplankton biomass following non-random extinctions occurred at lower values of biomass in the freshwater ecosystem. For both systems, the effect of the first taxon removal was stronger for the ordered than the random sequences, but then the slope of the extinction-functioning relationship was the same.

As mentioned above, larger taxa have greater risks to go extinct (Solan et al., 2004; Cardillo et al., 2005). Here, our results suggest that in addition, the consequences of losing these larger taxa might be more significant for ecosystem functioning. The conjugation of these two factors indicates that we should be more concerned by the non-random character of species extinctions. To our knowledge, our study is the first to show experimentally the negative effects of ordered extinctions sequences in multitrophic systems. However, the loss or gain of a particular function, as the number of taxa removed increases, did not occur more rapidly following a non-random extinction, contrary to our second hypothesis. It was previously shown that the complexity of interactions within ecological food webs makes biodiversity-ecosystem functioning relationships idiosyncratic and almost unpredictable (Harvey et al., 2013; Poisot et al., 2013). We indeed observed a much larger variability among random sequences. The analysis of identity effects in this system revealed that species interactions in food webs might balance each other and therefore prevent the observation of any general relationship between biodiversity and ecosystem functioning (Harvey et al. 2013).

Our experiment reports the immediate effect of removing the largest organisms on ecosystem functioning. Our hypothesis was based on the idea that larger organisms have higher absolute energy consumption. However, metabolic theory also predicts that the efficiency of energy consumption should increase with species body size (Brown et al., 2004). Consequently, over the long-term, we should expect that the loss of large species would be compensated by less efficient smaller ones. It was not possible to test for this second mechanism due to the short time-scale of the experiment. Our experimental design captured a fraction of the potential effects of losing larger taxa on functioning. We should expect that compensatory growth over the long-term would result in altered productivity and nutrient cycling. Further long-term investigations testing specifically for the consequences of changes in energy use with the loss of larger species would be necessary before the application of the current findings to broader realistic extinction scenarios.

Global warming and overexploitation of resources are likely to induce a shift toward reduced species body size in aquatic ecosystems (Daufresne et al., 2009; Pauly et al., 1998), and will ultimately affect ecosystem functioning (Dossena et al. 2012). Studies linking directly body size to ecosystem functioning are essential to assess and predict subsequent effects of changes in size spectra on ecosystem dynamics. Our experimental study conducted in parallel in two aquatic systems showed that predictions of species loss effects, in multitrophic food webs, might not be efficiently achieved when based simply on body size, but showed great potential when combined with other easily measured ecological traits such as the trophic position.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported by NSERC, CHONe, Québec-Ocean and the Canada Research Chair Program. We thank Michèle Rousseau, Aline Carrier, Renaud McKinnon, Marie-France Lavoie, Vanessa Pencalet, Nathalie Morin, Jean Lambert and Isabelle Côté.

CONCLUSION GENERALE

Le régime des perturbations se transforme sous l'action des changements climatiques et des activités anthropiques. Il est amené à augmenter en fréquence et en intensité au cours des prochaines décennies. Ces transformations engendreront des modifications dans la structure des communautés (composition, abondance relative, biomasse ou recouvrement des espèces) avec, comme conséquence, une altération du fonctionnement des écosystèmes, de même que des biens et services qui en découlent. L'objectif de cette thèse était d'évaluer expérimentalement les effets du régime de perturbations sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes marins, particulièrement des écosystèmes intertidaux rocheux. La chaîne d'impacts perturbation-biodiversité-fonctionnement de l'écosystème a été étudiée en deux volets. D'abord, nous avons testé les effets i) combinés (chapitre 1) et ii) indépendants (chapitre 2) des régimes de perturbations sur la biodiversité, en estimant la biodiversité par le nombre d'espèces (diversité alpha), mais aussi par l'hétérogénéité spatiale dans la structure de la communauté (diversité bêta). Dans un deuxième volet, nous avons étudié comment une perte de biodiversité, pouvant être reliée aux changements anticipés dans le régime des perturbations, affecterait les fonctions de l'écosystème. Puisque l'identité fonctionnelle serait plus efficace que la diversité spécifique pour prédire les effets d'une perte de biodiversité (Harvey et al., 2013, voir annexe), nous avons vérifié le potentiel prédictif de la taille des espèces, un trait fonctionnel facile à estimer en milieu naturel (chapitre 3). Nous avons aussi testé, au sein de la même expérimentation si une séquence d'extinction d'espèce non aléatoire, ordonnée en fonction d'un trait fonctionnel facile à estimer (la taille des espèces), avait le même impact qu'une séquence d'extinction aléatoire pour le fonctionnement des écosystèmes (chapitre 3).

D'un point de vue pratique, les nouvelles connaissances acquises dans le cadre de cette thèse avaient pour cible de contribuer au développement d'outils de détection et de

prédiction efficaces de l'effet des perturbations sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes.

CONTRIBUTION DE L'ETUDE

Le régime des perturbations modulerait la relation entre les perturbations et l'hétérogénéité spatiale de la structure d'une communauté.

Warwick & Clarke (1993) ont observé une augmentation de l'hétérogénéité spatiale des communautés en présence de perturbations. Cette augmentation a été suggérée être diagnostique des environnements perturbés (Chapman et al., 1995). Cette thèse a montré que l'effet des perturbations sur l'hétérogénéité spatiale serait en réalité beaucoup plus complexe, puisque la réponse des communautés aux perturbations dépendrait du régime associé à la perturbation (chapitres 1 et 2).

Nos résultats suggèrent qu'une perturbation pourrait avoir des effets opposés sur l'hétérogénéité spatiale, selon qu'elle survienne à faible ou fort régime (chapitre 1). Par exemple, tout comme Warwick & Clarke (1993), nous avons montré qu'un enrichissement en nutriments de faible régime mène à une plus forte hétérogénéité au sein des cuvettes marines, comparativement à l'hétérogénéité naturelle de cuvettes non perturbées. À fort régime toutefois, l'hétérogénéité spatiale des cuvettes fut davantage similaire à l'hétérogénéité naturelle de la communauté sessile benthique à l'étude, donc inférieure à celle observée dans les cuvettes perturbées à faible régime. Un indice utilisé dans notre étude, qui comparait la similarité dans la composition en espèces entre les cuvettes soumises à différents régimes de perturbations, suggère même qu'un fort régime de perturbation homogénéiserait la structure d'une communauté. Puisque les perturbations ajoutent des filtres environnementaux, un régime de perturbation élevé appliquerait une forte sélection sur les espèces présentes initialement dans le pool régional, se traduisant par

une diminution de l'hétérogénéité (Chase, 2007). À l'inverse, un faible régime induirait une plus forte stochasticité au sein de la communauté.

Bertocci et al. (2005) avaient montré que les différentes composantes du régime d'une perturbation (fréquence, intensité et étendue spatiale) n'interagissaient pas entre elles et menaient à des effets différents sur l'hétérogénéité temporelle d'une communauté intertidale rocheuse. Notre étude (chapitre 2) suggère que la fréquence et l'intensité d'une perturbation affecteraient aussi l'hétérogénéité spatiale d'une communauté de façon indépendante. La fréquence de perturbations a uniquement modifié le recouvrement spatial des taxons sessiles au sein des cuvettes. Une perturbation continue a induit une plus forte hétérogénéité spatiale dans le recouvrement des taxons comparativement à une perturbation sporadique, particulièrement chez les espèces tapissantes (p.ex. *Caulerpa racemosa*) présentes sous la canopée. L'intensité à laquelle survient une perturbation a affecté la composition des taxons plutôt que leur recouvrement. Des perturbations de faible et forte intensité ont toutes deux induit une homogénéisation de la composition, la plus forte homogénéisation survenant à forte intensité. Les modulations de l'intensité de perturbations ont fait varier la composition en espèces de la canopée, appartenant toutes au genre *Cystoseira*.

Nos résultats suggèrent que tout outil de détection d'environnements perturbés devrait considérer les régimes de perturbations comme un facteur déterminant de l'hétérogénéité spatiale au sein des communautés naturelles. Il faudrait de plus étudier chacune des composantes du régime d'une perturbation de façon indépendante si on veut évaluer avec plus de précision la relation entre les perturbations et l'hétérogénéité spatiale. Considérer qu'une perturbation mène uniquement à une augmentation de l'hétérogénéité spatiale de la communauté pourrait, selon nos observations, mener à d'importantes erreurs de détection.

Les perturbations semblent affecter autant, sinon plus, l'hétérogénéité spatiale de la structure des communautés benthiques rocheuses que le nombre d'espèces présentes dans cette communauté.

La plupart des études évaluent l'effet des perturbations sur les communautés en comparant le nombre d'espèces présentes dans des environnements perturbés et non perturbés. Nous avons montré que cette mesure pourrait s'avérer moins efficace que l'hétérogénéité spatiale de la structure des communautés pour évaluer l'effet des perturbations. Dans le chapitre 1, un enrichissement en nutriments n'a pas eu d'impact sur le nombre d'espèces dans les cuvettes perturbées, peu importe que l'enrichissement ait été fait à faible ou fort régime de perturbations. Le nombre d'espèces présentes dans les cuvettes fut plus élevé après le début des perturbations, autant dans les cuvettes perturbées que dans les cuvettes références. Cette augmentation était donc fort probablement reliée à un effet saisonnier, alors que plus d'espèces s'installent et croissent au milieu de l'été. Nous avons par contre montré que l'hétérogénéité spatiale différait selon que la perturbation survenait à fort ou faible régime. L'hétérogénéité dans la communauté était plus élevée à faible régime de perturbation alors qu'il est resté le même voire a diminué à fort régime de perturbation comparativement à l'hétérogénéité naturelle observée dans les cuvettes références (tel que discuté au point précédent).

Un assèchement des cuvettes a plus fortement affecté le nombre d'espèces présentes comparativement à l'enrichissement en nutriments. L'assèchement, à fort régime, a alors limité la colonisation des cuvettes par de nouvelles espèces. À faible régime, le nombre d'espèces fut plus élevé après le début des perturbations que ce qui avait été observé initialement au printemps, tout comme la richesse en espèces des cuvettes références. Nous avons observé une hétérogénéité similaire dans les cuvettes perturbées à faible et fort régime. Après les perturbations, l'assèchement semble cependant avoir homogénéisé le recouvrement des espèces dans les cuvettes faiblement perturbées, la diversité bêta devenant significativement inférieure à celle des cuvettes fortement perturbées. L'étude de

l'hétérogénéité spatiale a donc permis de différencier les effets de perturbations faibles et élevées, ce qui fut impossible par la comparaison du nombre d'espèces.

Dans le chapitre 2, en aucun cas les perturbations à différents niveaux de fréquence et d'intensité n'ont affecté la richesse en espèce. Les perturbations ont eu des effets sous-létaux. C'est donc uniquement l'étude des différences dans l'hétérogénéité spatiale qui nous a permis d'identifier laquelle de la fréquence ou de l'intensité affectait les communautés, et même de préciser si le régime de perturbation avait plus d'impact sur le recouvrement ou la composition en espèces de la communauté.

Concrètement, l'étude des différences dans l'hétérogénéité spatiale semble être un outil de détection aussi, sinon plus, efficace et plus fiable que la richesse en espèces pour détecter la présence de perturbations et dissocier les effets associés aux différents régimes de perturbations.

La taille des espèces et la position trophique seraient, lorsque combinées, de bons indicateurs de l'effet de la perte de biodiversité sur le fonctionnement.

L'identité fonctionnelle dominerait les effets d'extinctions sur le fonctionnement des écosystèmes (Harvey et al., 2013, voir annexe). Ces nouvelles connaissances stimulent l'intérêt de développer des indicateurs de l'effet de la perte d'espèces à partir de traits fonctionnels. La taille des espèces est un trait fonctionnel facile à estimer en milieu naturel, en plus d'être relié au risque d'extinction (Pauly et al., 1998) et à plusieurs taux biologiques tels que la croissance, la reproduction et la mortalité (Brown et al., 2004; Peters, 1983). Cela en fait un indicateur potentiellement efficace de l'effet de la perte de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Notre étude a effectivement montré une relation directe entre la taille des espèces et le fonctionnement des écosystèmes (chapitre 4). Le retrait des plus grandes espèces a généré le plus fort impact sur le fonctionnement des écosystèmes marins et lacustres. C'est donc dire que les plus grandes

espèces auraient non seulement un risque d'extinction plus élevé (Cardillo et al., 2005; Solan et al., 2004), mais que leur perte engendrerait des conséquences plus importantes pour le fonctionnement des écosystèmes.

La taille des espèces ne fut toutefois pas suffisante à elle seule pour expliquer la grande variabilité observée dans les fonctions étudiées. L'addition de la position trophique, à savoir si les espèces étaient davantage brouteurs, omnivores ou prédateurs, à titre de seconde variable explicative, a renforcé la relation entre la taille des espèces et le fonctionnement, plus particulièrement pour les brouteurs. Nos résultats suggèrent qu'il serait plus facile de prédire l'effet de la perte de biodiversité sur le fonctionnement à l'intérieur des niveaux trophiques. Conjointement, ces deux caractéristiques ont expliqué jusqu'à 33 % des variations de l'ensemble des fonctions étudiées en milieu marin et 44% des variations de la biomasse phytoplanctonique lacustre.

Nous avons remarqué que la taille fut un meilleur prédicteur de l'effet de la perte de biodiversité sur les fonctions directement reliées à la consommation. La force d'interaction trophique *per capita*, qui augmente avec la taille (Berlow et al., 2009; Wootton, 2004), pourrait expliquer cette plus forte relation entre la taille et ces fonctions.

Les résultats de notre étude expérimentale appuient la conclusion d'études théoriques suggérant que l'effet d'une perte de biodiversité pourrait être prédit efficacement, sans connaissance exhaustive des forces d'interactions entre les espèces au sein des réseaux trophiques (Berlow et al., 2009; Wootton, 2004), sur la base de traits fonctionnels faciles à mesurer en milieu naturel, tel que la taille et la position trophique.

Une séquence d'extinction d'espèces dirigée (non aléatoire) aurait un impact plus négatif qu'une séquence d'extinction aléatoire pour le fonctionnement des écosystèmes.

La grande majorité des études simulent les extinctions de façon aléatoire (Srivastava, 2002). Pourtant, l'ordre dans lequel les espèces disparaissent en milieu naturel ne serait pas relié au hasard. Il serait dirigé, en fonction de la diversité fonctionnelle, de la position trophique, de la connectance, de la spécialisation d'habitat, de la physiologie, de l'histoire de trait ou encore en fonction de la taille des organismes (Cadotte et al., 2009; Elmqvist et al., 2003; Montoya et al., 2009; Petchey et al., 2004; Purvis et al., 2000; Woodward, 2005). Nous avons montré un effet contrasté d'une séquence d'extinctions aléatoire et non aléatoire sur le fonctionnement des écosystèmes marins et lacustres. C'est la première fois, expérimentalement, au sein de systèmes multitrophiques, qu'une étude montrait un effet différentiel de séquences d'extinctions non aléatoires. Une séquence d'extinctions ordonnée semble mener à des effets plus négatifs sur les fonctions de l'écosystème qu'une séquence d'extinctions aléatoires. Au sein des deux écosystèmes, l'effet du premier taxon retiré fut plus important pour une séquence ordonnée que pour une séquence aléatoire, mais le taux de changement du fonctionnement avec une perte d'espèce subséquente fut la même par la suite.

La prédiction de l'effet de la perte d'espèces sur le fonctionnement des écosystèmes marins passerait donc par l'étude de séquences d'extinctions non aléatoires au sein de systèmes multitrophiques, alors qu'une séquence aléatoire semble sous-estimer les conséquences de la perte d'espèces pour le fonctionnement des écosystèmes aquatiques.

PERSPECTIVES

Approfondir les mécanismes qui sous-tendent la relation entre les perturbations et l'hétérogénéité spatiale de la structure des communautés.

Les expérimentations réalisées dans les chapitres 1 et 2 ont permis de discerner des effets distinctifs et parfois opposés des régimes de perturbations sur l'hétérogénéité spatiale. La forme de la relation, à savoir si l'hétérogénéité augmente, diminue, linéairement ou non, ne semble pas pouvoir être expliquée uniquement par le régime associé aux perturbations. Approfondir nos connaissances quant aux processus qui sous-tendent la relation pourrait potentiellement améliorer notre capacité à prédire plus efficacement l'effet des changements anticipés dans le régime de perturbations.

Chase a suggéré que ce sont les processus stochastiques qui domineraient en absence de perturbation, et la diversité bêta serait dans ces cas la plus élevée (Chase 2007; Fig. 17). En environnement perturbé, ce sont les processus déterministes qui seraient dominants et structureraient principalement les communautés, menant à une homogénéisation de la communauté. D'autres suggèrent que la forme de la relation pourrait varier. Selon Lepori et Malmqvist (2009), l'importance relative des processus stochastiques et déterministes serait une fonction du régime de perturbation, tel que testé dans cette thèse, mais également du type de communauté, de l'habitat ou de la source de perturbation. Je suggère de réaliser une série d'expériences mécanistiques, réalisées en parallèle au sein de plusieurs écosystèmes, par exemple en milieu marin, en lac ou dans les prairies, afin de mieux comprendre l'influence de l'habitat et de la communauté. Les espèces, par exemple, n'ont pas la même tolérance aux perturbations. Les espèces présentes en milieu intertidal rocheux, par exemple, sont reconnues pour être très résilientes après perturbations (Bertocci et al., 2005, Kraufvelin et al., 2006; Viejo, 2009). L'étude comparative réalisée dans le chapitre 3 et l'étude récente de Harvey et al. (2013; voir annexe) ont montré comment une même expérimentation, réalisée avec deux réseaux trophiques différemment structurés, pouvait mener à des observations très différentes.

Un outil de détection efficace d'environnements perturbés devra également être associé à une approche statistique standardisée de l'évaluation de l'hétérogénéité entre les espèces. Anderson et al. (2006) ont montré que les conclusions peuvent être très différentes suivant la mesure choisie pour estimer la diversité bêta. Nos travaux ont aussi montré que différents régimes de perturbations, comme la fréquence et l'intensité, n'affectaient pas les mêmes caractéristiques (p.ex. recouvrement, composition) de la structure des communautés.

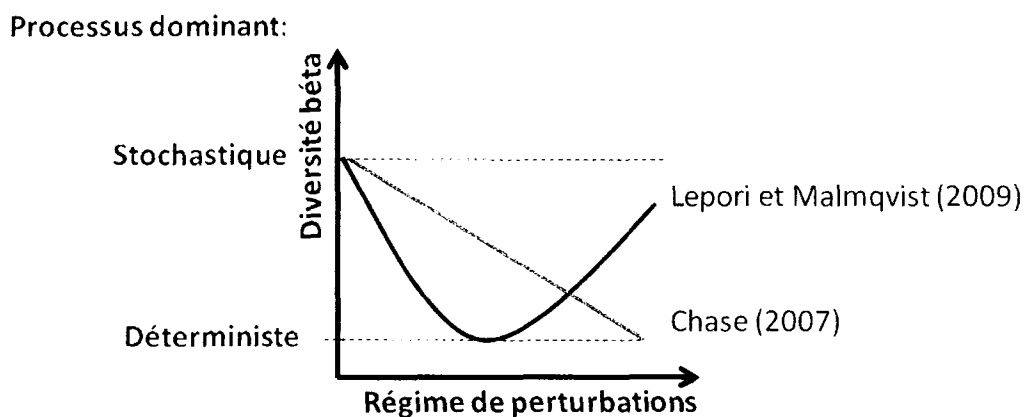


Figure 17 : Différentes hypothèses quant aux processus (stochastiques vs déterministes) dominants qui sous-tendent la relation entre le régime de perturbations et la diversité bêta

Tester au sein d'une même étude l'effet des régimes de perturbations sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes.

Dans cette thèse, nous avons, dans un premier temps, étudié l'effet des régimes de perturbations sur la biodiversité. Dans un deuxième temps, nous avons étudié l'effet d'une perte de biodiversité, qui pourrait potentiellement être reliée à une modification dans les régimes de perturbations, sur le fonctionnement des écosystèmes. Cette thèse apporte plusieurs nouvelles connaissances quant aux effets des régimes de perturbations sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Nous n'avons cependant pas étudié, par

une approche unifiée, la chaîne d'impact régime de perturbations-biodiversité-fonctionnement des écosystèmes. Notre objectif était bel et bien initialement d'étudier l'ensemble de la chaîne au sein d'un même projet, mais une météo défavorable lors des études expérimentales associées aux chapitres 1 et 2 (tempête, présence de couvert nuageux sur une longue période) a détruit ou empêché l'installation des outils de mesures qui nous aurait permis d'aborder la problématique de manière globale. Tester l'ensemble de la chaîne d'impacts au sein d'une même étude expérimentale nous permettrait de tester et de consolider la portée des conclusions apportées dans cette thèse. J'opterais pour une étude qui opposerait les effets de régimes de perturbations menant à une homogénéisation de la structure de la communauté (p.ex. un enrichissement en nutriment continu et intense) aux effets de régimes induisant une plus grande hétérogénéité (enrichissement en nutriment sporadique de plus faible intensité), tels qu'observés dans les deux premiers chapitres, sur le fonctionnement des écosystèmes (p.ex. production nette de périphyton, consommation d'oxygène calculée à partir d'incubation). Je m'attendrais alors à ce qu'une homogénéisation de la structure d'une communauté soit associée à un plus faible fonctionnement de l'écosystème.

De plus, Hooper et al. (2012) ont comparé, par métaanalyses, l'importance des effets de la perte d'espèces, résultant de perturbations anthropiques, aux effets directs d'autres perturbations (p.ex. réchauffement climatique, changement de la composition atmosphérique) sur le fonctionnement des écosystèmes. Ils montrent que les effets de la perte d'espèces sur la productivité et la décomposition seraient aussi et peut-être même plus importants que les effets directs d'autres perturbations. Cette étude, très intéressante, n'a toutefois intégré que 8% d'expérimentations réalisées en milieu marin côtier au sein de la métaanalyse (Cardinale et al., 2006). Je proposerais de reprendre cette métaanalyse en incluant un plus grand nombre d'études effectuées en milieu côtier. Je m'attendrais alors à ce que les effets de la perte d'espèces soient de loin supérieurs aux effets des perturbations directes pour expliquer les variations du fonctionnement des écosystèmes. Cette hypothèse se base sur les résultats obtenus par Maggi et al. (2012), qui suggèrent que la perte de macroalgues qui composent la canopée des cuvettes marines affecterait davantage la

structure des communautés (recouvrement, richesse spécifique), comparativement à une modification de l'intensité de perturbations directes.

Prédire l'effet de la perte de biodiversité sur le fonctionnement d'écosystèmes au sein des systèmes riches en espèces.

La capacité de la taille des espèces à prédire l'effet de la perte de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes a été discutée au sein du chapitre 4. Nous avons bel et bien montré une relation significative entre la taille des espèces et le fonctionnement des écosystèmes. Une grande variation dans le fonctionnement a toutefois été observée, qu'on suspecte être associée à l'identité des espèces présentes (Harvey et al., 2013, voir annexe). Nos systèmes expérimentaux marins et lacustres contenaient respectivement 9 et 10 espèces animales. Nous jugeons que le nombre d'espèces animales présentes dans les mésocosmes était représentatif des systèmes de cuvettes marines de l'Estuaire maritime du Saint-Laurent, puisque nous n'avons observé que 15 espèces animales macrobenthiques sessiles et mobiles au sein des cuvettes marines lors de l'expérimentation associée au chapitre 1. Plusieurs systèmes naturels sont toutefois beaucoup plus diversifiés. Une étude théorique a montré qu'il pouvait être relativement facile de prédire la force d'interactions entre deux espèces à partir de la biomasse et la taille des espèces retirées. Les résultats montrent même que la précision de ces prédictions s'accentuerait avec la taille du réseau trophique à l'étude (Berlow et al., 2009). La prochaine étape serait donc de tester expérimentalement l'hypothèse voulant que le potentiel prédictif de traits fonctionnels, p.ex. la taille des espèces, augmente dans des systèmes plus riches en espèces. Je m'attendrais donc à ce que la proportion de la variation du fonctionnement expliquée par les traits fonctionnels augmente avec la diversité. Le maintien d'un grand nombre d'espèces en mésocosmes est difficile, de par les défis techniques (p.ex. taille et nombre de bassins requis) et écologiques (p.ex. contrôle de la mortalité, maintien des conditions physicochimiques) associés. Je

préconiserais donc davantage de tester cette hypothèse en laboratoire de bactéries avec différentes espèces de bactéries plutôt que d'utiliser des espèces macrobenthiques.

Identifier le ou les meilleurs prédicteurs de l'effet de la perte d'espèces sur le fonctionnement des écosystèmes.

Cette thèse propose la taille des espèces à titre de prédicteur intéressant de l'effet des extinctions sur le fonctionnement des écosystèmes. D'autres indicateurs pourraient s'avérer autant, sinon plus prometteurs que la taille des espèces. Les forces d'interactions (Montoya et al., 2009), la contribution des espèces à la modularité des réseaux trophiques (Olesen et al., 2007) et la complémentarité trophique (Poisot et al., 2013) n'en sont que quelques exemples prometteurs. Je suggère de comparer, par modélisation, plusieurs de ces indicateurs (p.ex. au sein d'une même expérimentation afin d'identifier quels seraient le ou les meilleurs prédicteurs des conséquences d'une perte de biodiversité pour le fonctionnement d'écosystèmes marins. À cet effet, je réaliserai sous peu une étude, qui suppose que la contribution des espèces à la modularité serait le meilleur prédicteur de l'effet de la perte de biodiversité à l'interface pélagobenthique. Il s'agirait de la première étude à approfondir le lien entre la contribution à la modularité des espèces et le fonctionnement des écosystèmes.

CONCLUSION FINALE

Cette thèse apporte de nouvelles connaissances quant à certaines approches à privilégier pour évaluer les effets des régimes de perturbations sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Elle souligne, i) les effets indépendants des régimes de perturbations sur la biodiversité. Puis, elle montre ii) que les perturbations peuvent affecter également ou même davantage l'hétérogénéité spatiale de la structure des communautés plutôt que le nombre d'espèces seulement. Finalement, elle montre iii) les effets plus négatifs associés à une séquence d'extinctions dirigées comparativement aux extinctions aléatoires et iv) propose que la taille des espèces et la position trophique seraient de bons prédicteurs potentiels de l'effet de la perte d'espèces sur le fonctionnement des écosystèmes. Les résultats obtenus se sont appuyés sur des plans expérimentaux souvent plus réalistes que ce qui avait été réalisé jusqu'à présent, que ce soit par la réalisation d'études in situ, de l'évaluation de plus d'une composante de la biodiversité, de reproduction de systèmes multitrophiques et de simulation d'extinctions non aléatoires. Cette thèse montre que même si la structure des communautés varie beaucoup tant spatialement que temporellement, l'utilisation d'outils de détection et de prédiction fiables, efficaces et facile d'utilisation de l'effet des régimes de perturbation sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, est à notre portée.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aminot A, Kérouel R (2004) Hydrologie des écosystèmes marins: paramètres et analyses. Ifremer, Plouzané, France, pp. 215–282
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26, 32–46
- Anderson MJ (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62, 245–253
- Anderson, MJ, Ellingsen KE, McArdle BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9, 683–693
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA + for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, Plymouth, UK, pp. 87–104
- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davies KF, Harrison SP, Kraft NJB, Stegen JC, Swenson NG (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14, 19–28
- Apitz SE, Degetto S, Cantaluppi C (2009) The use of statistical methods to separate natural background and anthropogenic concentrations of trace elements in radio-chronologically selected surface sediments of the Venice Lagoon. *Marine Pollution Bulletin* 58, 402–414
- Archambault P, Bourget E (1996) Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series* 136, 111–121
- Archambault P, Bourget E (1999) Influence of shoreline configuration on spatial variation of meroplanktonic larvae, recruitment and diversity of benthic subtidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238, 161–184
- Archambault P, Banwell K, Underwood AJ (2001) Temporal variation in the structure of intertidal assemblages following the removal of sewage. *Marine Ecology Progress Series* 222, 51–62

- Balata D, Piazzzi L, Benedetti-Cecchi L (2007) Sediment disturbance and loss of beta diversity on subtidal rocky reefs. *Ecology* 88, 2455-2461
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146-1156
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, Mersey B, Ferrer EA (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51-57
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F (2012) Impact of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15, 365-377
- Belzile C, Brugel S, Nozais C, Gratton Y, Demers S (2008) Variations of the abundance and nucleic acid content of heterotrophic bacteria in Beaufort Shelf waters during winter and spring. *Journal of Marine Systems* 74, 946-956
- Bender EA, Case TJ, Gilpin ME (1984) Perturbations experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology* 65, 1-13
- Bender MA, Knuston TR, Tuleya RE, Sirutis JJ, Vecchi GA, Garner ST, Held IM (2010) Modeled impact of anthropogenic warming on the frequency of intense Atlantic Hurricanes. *Science* 327, 454-458
- Benedetti-Cecchi L, Airoldi L, Abbiati M, Cinelli F (1996) Estimating the abundance of benthic invertebrates: A comparison of procedures and variability between observers. *Marine Ecology Progress Series* 138, 93-101
- Benedetti-Cecchi L, Cinelli F (1996) Patterns of disturbance and recovery in littoral rock pools: Nonhierarchical competition and spatial variability in secondary succession. *Marine Ecology Progress Series* 135, 145-161
- Benedetti-Cecchi L (2003) The importance of the variance around the mean effect size of ecological processes. *Ecology* 84, 2335-2346
- Bergeron P, Bourget E (1986) Shore topography and spatial partitioning of crevice refuges by sessile epibenthos in an ice disturbed environment. *Marine Ecology Progress Series* 28, 129-145
- Berlow EL, Dunne JA, Martinez ND, Stark PB, Williams RJ, Brose U (2009) Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 187-191

- Bertocci I, Maggi E, Vaselli S, Benedetti-Cecchi L (2005). Contrasting effects of mean intensity and temporal variation of disturbance on a rocky seashore. *Ecology* 86, 2061-2067
- Bertocci I, Araújo R, Vaselli S, Sousa-Pinto I (2011) Marginal populations under pressure: spatial and temporal heterogeneity of *Ascophyllum nodosum* and associated assemblages affected by human trampling in Portugal. *Marine Ecology Progress Series* 439, 73–82
- Bevilacqua S, Plicanti A, Sandulli R, Terlizzi A (2012) Measuring more of β -diversity: quantifying patterns of variation in assemblages heterogeneity. An insight from marine benthic assemblages. *Ecological Indicators* 18, 140-148
- Bishop MJ, Underwood AJ, Archambault P (2002) Sewage and environmental impacts on rocky shores: necessity of identifying relevant spatial scales. *Marine Ecology Progress Series* 236, 121–128
- Bronstein JL (2009) The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* 97, 1160-1170
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771–1789
- Cadotte MW (2007) Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. *Ecology* 88, 823–829
- Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH (2009) Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *Plos One* 4, e5695
- Cardillo M, Mace GM, Jones KE, Bielby J, Bininda-Emonds ORP, Sechrest W, Orme CDL, Purvis A (2005) Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309, 1239–1241
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, Jouseau C (2006) Effects of biodiversity on functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443, 989-992
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59-67

- Caswell H, Cohen JE (1991) Communities in Patchy Environments: A Model of Disturbance, Competition, and Heterogeneity. In *Ecological Heterogeneity*, Kolasa J, Pickett, STA. (Eds.), Springer-Verlag: New York, USA, pp. 97–122
- Cervin G, Lindegarth M, Viejo R.M, Aberg P (2004) Effects of small-scale disturbances of canopy and grazing on intertidal assemblages on the Swedish west coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 302, 35–49
- Chapman MG, Underwood AJ, Skilleter GA (1995) Variability at different spatial scales between a subtidal assemblage exposed to the discharge of sewage and two control assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 189, 103–122
- Chase JM (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 17430–17434
- Chase JM, Myers JA (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366, 2351–2363
- Clarke KR (1993) Nonparametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology* 18, 117–143
- Clarke KR, Green RH (1988) Statistical design and analysis for a biological effects study. *Marine Ecology Progress Series* 46, 213–226
- Collins SL (2000) Disturbance frequency and community stability in native tallgrass prairie. *American Naturalist* 155, 311–325
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302–1310
- Crowe TP, Thompson RC, Bray S, Hawkins SJ (2000) Impacts of anthropogenic stress on rocky intertidal communities. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 7, 273–297
- Dakos V, van Nes EH, D’Odorico P, Scheffer M (2012) Robustness of variance and autocorrelation as indicators of critical slowing down. *Ecology* 93, 264–271
- Daufresne M, Lengfellner K, Sommer U (2009) Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 12788–12793
- Dayton PK (1971) Competition, disturbance, and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community 41, 351–389

- Dethier MN, Graham ES, Cohen S, Tear LM (1993) Visual Versus Random-Point Percent Cover Estimations - Objective Is Not Always Better. *Marine Ecology Progress Series* 96, 93-100
- Dossena M, Yvon-Durocher G, Grey J, Montoya JM, Perkins DM, Trimmer M, Woodward G (2012) Warming alters community size structure and ecosystem functioning. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 279, 3011–3019
- Drouin A, Sirois P, Archambault P (2009) Discriminating zooplankton communities in lakes with brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and in fishless lakes. *Ecoscience* 16, 271–281
- Duffy JE (2003) Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 6, 680–687
- Duffy JE, Cardinale BJ, France KE, McIntyre PB, Thébault E, Loreau M (2007) The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10, 522-538
- Dye AH (2006) Persistent effects of physical disturbance on meiobenthos in mangrove sediments. *Marine Environmental Research* 62, 341–355
- Ellingsen K, Gray JS (2002) Spatial patterns of benthic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf? *Journal of Animal Ecology* 71, 373–389
- Elmqvist T, Folke C, Nyström M, Peterson G, Bengtsson J, Walker B, Norberg J (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 488–494
- Finke DL, Denno RF (2004) Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* 429, 407–410
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling CS (2004) *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 557-581
- Fraschetti S, Bianchi CN, Terlizzi A, Fanelli G, Morri C, Boero F (2001) Spatial variability and human disturbance in shallow subtidal hard substrate assemblages: a regional approach. *Marine Ecology Progress Series* 212, 1–12
- Fraterrigo JM, Rusak JA (2008) Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. *Ecology Letters* 11, 756–770

- Gaston KJ, Mcardle BH (1994) The temporal variability of animal abundances: Measures, Methods and patterns. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 345, 335–358
- Garpe KC, Yahya SAS, Lindahl U, Ohman MC (2006) Long-term effects of the 1998 coral bleaching event on reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 315, 237–247
- Glasby TM, Underwood AJ (1996) Sampling to differentiate between press and pulse perturbations. *Environmental Monitoring and Assessment* 42, 241–252
- Grasshoff K, Ehrhardt M, Kremling K (1983) *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie Weinheim, New York, 632 p.
- Gravel D, Guichard F, Hochberg ME (2011) Species coexistence in a variable world. *Ecology Letters* 14, 828–839
- Grime JP (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242, 344–347
- Grime, JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111, 1169–1194
- Gross K, Cardinale BJ (2005) The functional consequences of random vs. ordered species extinctions. *Ecology Letters* 8, 409–418
- Harvey É, Séguin A, Nozais C, Archambault P, Gravel D (2013) Identity effects dominate the impacts of multiple species extinctions on the functioning of complex food webs. *Ecology* 94, 169–179
- Hewitt JE, Trush SF, Halliday J, Duffy C (2005) The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology* 86, 1619–1626
- Hillebrand H, Sommer U (1997) Response of epilithic microphytobenthos of the Western Baltic Sea to in situ experiments with nutrient enrichment. *Marine Ecology Progress Series* 160, 35–46
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43, 227–248
- Holm-Hansen O, Lorenzen CJ, Holmes RW, Strickland JDH (1965) Fluorometric determination of chlorophyll. *Journal du Conseil* 30, 3–15
- Hooper DU, Vitousek PM (1997) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277, 1302–1305

- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75, 3–36
- Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, Byrnes JE, Hungate BA, Matulich KL, Gonzales A, Duffy JE, Gamfeldt L, O'Connor MI (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486, 105–109
- Hubbell SP (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA, 448 p.
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson JBC, Kleypas J, Lough JM, Marshall P, Nyström M, Palumbi SR, Pandolfi JM, Rosen B, Roughgarden J (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301, 929–933
- Huston MA (1997) Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110, 449–460
- Hunt HL, Scheibling RE (1995) Structure and dynamics of mussel patches in tidepools on a rocky shore in Nova Scotia, Canada. *Marine Ecology Progress Series* 124, 105–115
- Ieno EN, Solan M, Batty P, Pierce GJ (2006) How biodiversity affects ecosystem functioning: Roles of infaunal species richness, identity and density in the marine benthos. *Marine Ecology Progress Series* 311, 263–271
- Incera M, Bertocci I, Benedetti-Cecchi L (2010) Effects of mean intensity and temporal variability of disturbance on the invasion of *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (*Caulerpales*) in rock pools. *Biological Invasions* 12, 501–514
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007) *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge
- Isbell F, Reich PB, Tilman D, Hobbie SE, Polasky S, Binder S (2013) Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110, 11911–11916
- Ives AR, Cardinale BJ (2004) Food-web interactions govern the resistance of communities after non-random extinctions. *Nature* 429, 174–177

- Jentsch A, Kreyling J, Beierkuhnlein C (2007) A new generation of climate change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6, 315–324
- Krasnov BR, Mouillot D, Shenbrot GI, Khokhlova IS, Poulin R (2011) Beta-specificity: The turnover of host species in space and another way to measure host specificity. *International Journal for Parasitology* 41, 33–41
- Kraufvelin P, Moy FE, Christie H, Bokn TL (2006) Nutrient addition to experimental rocky shore communities revisited: delayed responses, rapid recovery. *Ecosystems* 9, 1076–1093
- Landres PB, Morgan P, Swanson FJ (1999) Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecological Applications* 9, 1179–1188
- Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR (2005) Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75, 435–450
- Lepori F, Malmqvist B (2009) Deterministic control on community assembly peaks at intermediate levels of disturbance. *Oikos* 118, 471–479
- Lindgarth M, Valentinsson D, Hansson M, Ulmestrand M (2000) Effects of trawling disturbances on temporal and spatial structure of benthic soft-sediment assemblages in Gullmarsfjorden, Sweden. *ICES Journal of Marine Science* 57, 1369–1376
- Loreau M (2008) Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95, 5632–5636
- Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–76.
- Lundberg J, Moberg F (2003) Mobile link organisms and ecosystem functioning: Implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6, 87–98
- Maggi E, Bertocci I, Vaselli S, Benedetti-Cecchi L (2011) Connell and Slatyer's models of succession in the biodiversity era. *Ecology* 92, 1399–1406
- Maggi E, Bulleri F, Bertocci I, Benedetti-Cecchi L (2012) Competitive ability of macroalgal canopies overwhelms the effects of variable regimes of disturbance. *Marine Ecology Progress Series* 465, 99–109
- Magurran AE (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell publishing, Malden, 256 p.

- Metaxas A, Scheibling RE (1993) Community structure and organization of tidepools. *Marine Ecology Progress Series* 98, 187–198
- Minchinton TE (2007) Natural disturbance and regeneration of marine benthic communities. Dans: SD Connell et BM Gillanders. *Marine Ecology*, Oxford University Press, Sydney, 630 p.
- Montoya JM, Woodward G, Emmerson MC, et Solé RV (2009) Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology* 90, 2426-2433
- Mora C, Tittensor DP, Adi S, Simpson AGB, Worm B (2011) How many species are there on Earth and in the Ocean? *Plos One* 9, e1001127
- Mora C, Danovaro R, Loreau M (2014) Alternative hypotheses to explain why biodiversity-ecosystem functioning relationships are concave-up in some natural ecosystems but concave-down in manipulative experiments. *Scientific Reports* 4, 5427
- Morin PJ (2011) *Community ecology*, 2nd edition. Wiley Blackwell, UK, 424 p.
- Mouillot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen, Mason NWH (2011) Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *Plos One* 6, e17476
- Münkemüller T, de Bello F, Meynard C, Gravel D, Lavergne S, Mouillot D, Mouquet N, Thuiller W (2012) From diversity indices to community assembly processes: A test with simulated data. *Ecography* 35, 468–480
- Naeem S (2002) Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology* 83, 1537–1552
- Nyström M, Folke C, Moberg F (2000) Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated-environment. *Trends in Ecology & Evolution* 15, 413-417
- O'Connor NE, Crowe TP (2005) Biodiversity loss and ecosystem functioning: Distinguishing between number and identity of species. *Ecology* 86, 1783–1796
- Olden JD, LeRoy Poff N, Douglas MR, Douglas ME, Fausch KD (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 18-24
- Olesen JM, Bascompte J, Jordano P (2007) The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 19891-19896
- Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100, 65–75

- Paine RT (1971) A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology* 52, 1096-1106
- Paine RT (1974) Intertidal community structure. *Oecologia* 15, 93-120
- Parsons TR, Maita YL (1984) A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Toronto, 187 p.
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres Jr F (1998) Fishing down marine food webs. *Science* 279, 860–863
- Pauly D, Chuenpagdee R (2007) Fisheries and Coastal Ecosystems: the need for integrated management. Dans: Nemetz P (eds) Sustainable Resource Management, Edward Elgar Publishing, Camberley, UK, pp. 171-185
- Pearson TH, Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology – An Annual Review* 16, 229-311
- Petchey OL, Downing AL, Mittelbach GG, Persson L, Steiner CF, Warren PH, Woodward G (2004) Species loss and the structure and functioning of multitrophic systems. *Oikos* 104, 467–478
- Petchey OL, Eklöf A, Borrvall C, Ebenman B (2008) Trophically unique species are vulnerable to cascading extinctions. *American Naturalist* 171, 568-579
- Peters RH (1983) The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge, 329 p.
- Petratis PS, Methratta ET (2006) Using patterns of variability, to test for multiple community states on rocky intertidal shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 338, 222–232
- Piazzini L, Balata D, Cinelli F, Benedetti-Cecchi L (2004) Patterns of spatial variability in epiphytes of *Posidonia oceanica* - Differences between a disturbed and two reference locations. *Aquatic Botany* 79, 345–356
- Pimm SL, Russell GJ, Gittleman JL, Brooks, TM (1995) The future of biodiversity. *Science* 269, 347-350
- Poisot T, Mouquet N, Gravel D (2013) Trophic complementarity drives the biodiversity-ecosystem functioning relationship in food webs. *Ecology Letters* 16,853–861
- Polis GA, Strong DR (1996) Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147, 813-846

- Poulin P (2008) Cycle biogéochimique de l'azote dans l'estuaire du Saint-Laurent; rôle des marais côtiers. Thèse de doctorat, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Canada
- Purvis A, Gittleman JL, Cowlishaw G, Mace GM (2000) Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267, 1947-1952
- Raffaelli D (2004) How extinction patterns affect ecosystems. *Science* 306, 1141-1142
- Robert P, Mckindsey CW, Chaillou G, Archambault P (2013) Dose-dependant response of a benthic system to biodeposition from suspended blue mussel (*Mytilus edulis*) culture. *Marine Pollution Bulletin* 66, 92-104
- Scheffer M, Bascompte J, Brock WA, Brovkin V, Carpenter SR, Dakos V, Held H, van Nes EH, Rietkerk M, Sugihara G (2009) Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461, 53-59
- Séguin A, Gravel D, Archambault P (2014) Effect of disturbance regime on alpha and beta diversity of rock pools. *Diversity* 6, 1-14
- Smith GK, Guichard F, Petrovic F, McKindsey CW (2009) Using spatial statistics to infer scales of demographic connectivity between populations of the blue mussel, *Mytilus* spp. *Limnology and Oceanography* 54, 970-977
- Solan M, Cardinale B, Downing A, Engelhardt, K, Ruesink J, Srivastava D (2004) Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science* 306, 1177-1180
- Sousa WP (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 353-391
- Srivastava DS (2002) The role of conservation in expanding biodiversity research. *Oikos* 98, 351-360
- Svensson JR, Lindegarth M, Siccha M, Lenz M, Molis M, Wahl M, Pavia H (2007) Maximum species richness at intermediate frequencies of disturbance: consistency among levels of productivity. *Ecology* 88, 830-838
- Terlizzi A, Fraschetti S, Guidetti P, Boero F (2002) The effects of sewage discharge on shallow hard substrate sessile assemblages. *Marine Pollution Bulletin* 44, 544-550
- Terlizzi A, Benedetti-Cecchi L, Bevilacqua S, Fraschetti S, Guidetti P, Anderson MJ (2005) Multivariate and univariate asymmetrical analyses in environmental impact assessment: a case study of Mediterranean subtidal sessile assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 289, 27-42

- Tewfik A, Guichard F, McCann KS (2007) Influence of acute and chronic disturbance on macrophyte landscape zonation. *Marine Ecology Progress Series* 335, 111–121
- Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2–16
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718–720
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94, 1857–1861
- Thébault E, Huber V, Loreau M (2007) Cascading extinctions and ecosystem functioning: contrasting effects of diversity depending on food web structure. *Oikos* 116, 163–173
- Thompson RC (2002) Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environmental Conservation* 29, 168–191
- Thuiller W, Lavergne S, Roquet C, Boulangeat I, Lafourcade B, Araujo MB (2011) *Nature* 470, 531–534
- Thurman HV, Trujillo AP (2004) *Introductory oceanography*, 10th edition, Prentice Hall, USA, 608 p.
- Underwood AJ (1991) Beyond BACI: Experimental-designs for detecting human environmental impacts on temporal variations in natural-populations. *Australian Journal of Marine & Freshwater Research* 42, 569–587
- Underwood AJ (1992) Beyond BACI: the detection of environmental impacts on populations in the real, but variable, world. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 161, 145–178
- Underwood AJ (1994) On Beyond BACI: Sampling designs that might reliably detect environmental disturbances. *Ecological Applications* 4, 3–15
- Underwood AJ, Skilleter GA (1996) Effects of patch-size on the structure of assemblages in rock pools. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 197, 63–90
- Viejo RM (2009) Resilience in intertidal rocky shore assemblages across the stress gradient created by emersion times. *Marine Ecology Progress Series* 390, 55–65
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological response to recent climate change. *Nature* 416, 389–395

- Warwick RM, Clarke KR (1993) Increased variability as a symptom of stress in marine communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 172, 215–226
- White PS, Pickett STA (1985) Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. In: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Pickett STA, White PS (Eds.), Academic press, Orlando, USA, pp. 3–13.
- Whittaker, RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279-338
- Wildsmith M, Rose T, Potter I, Warwick R, Clarke K, Valesini FJ (2009) Changes in the benthic macroinvertebrate fauna of a large microtidal estuary following extreme modifications aimed at reducing eutrophication. *Marine Pollution Bulletin* 58, 1250–1262
- Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, Montoya JM, Olesen JM, Valido A, Warren PH (2005) Body size in ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 402–409
- Woodward G (2009) Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: Assembling the jigsaw puzzle. *Freshwater Biology* 54, 2171-2187
- Wootton JT (2004) Markov chain models predict the consequences of experimental extinctions. *Ecology Letters* 7, 653-660

ANNEXE**IDENTITY EFFECTS DOMINATE THE IMPACTS OF MULTIPLE SPECIES
EXTINCTIONS ON THE FUNCTIONING OF COMPLEX FOOD WEBS**

Authors: Eric Harvey, Annie Séguin, Christian Nozais, Philippe Archambault and Dominique Gravel

ABSTRACT

Understanding the impacts of species extinctions on the functioning of food webs is a challenging task because of the complexity of ecological interactions. We report the impacts of experimental species extinctions on the functioning of two food webs of freshwater and marine systems. We used a linear model to partition the variance among the multiple components of the diversity effect (linear group richness, non-linear group richness and identity). The identity of each functional group was the best explaining variable of ecosystem functioning for both systems. We assessed the contribution of each functional group in multifunctional space and found that while the effect of functional group varied across ecosystem functions, some functional groups shared common effects on functions. This study is the first experimental demonstration that functional identity dominates the effects of extinctions on ecosystem functioning, suggesting that generalizations are possible despite the inherent complexity of interactions.

Keywords : Biodiversity, species extinctions, ecosystem functioning, food web, species identity, species interactions

INTRODUCTION

There has been a great deal of efforts over the past two decades to understand the impact of community structure on ecosystem functions (see reviews in Loreau *et al.* 2001; Cardinale *et al.* 2011). In spite of some controversies about interpretations of the data (e.g. Huston 1997), the vast number of experiments performed allowed quantitative analyses of the general trend (Balvanera *et al.* 2006; Cardinale *et al.* 2012; Naeem *et al.* 2012) and confirmed that a positive relationship between biodiversity and ecosystem functioning (BEF) emerges from simple and conceptually tractable mechanisms (*i.e.*, selection effect and complementarity among species – Loreau & Hector 2001; Loreau 2010). Despite the impressive progress in that research area, there is still a wide array of crucial issues to answer before we can provide satisfying recommendations for ecosystem management (Srivastava & Vellend 2005). Among them, the discipline must recognize the important complexity of natural ecosystems (Polis & Strong 1996; Duffy *et al.* 2007; Schmitz 2010) and consequently develop predictive tools to assess the impacts of species loss on ecosystem functioning.

The incorporation of trophic interactions to the BEF theory clarified the importance of top-down and bottom-up constraints upon the diversity effect (see Duffy *et al.* 2007). For instance, in simple tri-trophic food webs, it is predicted that increasing predator diversity will increase primary producer biomass (Byrnes *et al.* 2006). Theoretical studies in relatively more complex systems showed that many relations between ecosystem function and diversity could emerge from simple mechanisms (Duffy *et al.* 2007). The effect of adding plant species, for example, could either enhance (stoichiometric hypothesis *sensu* DeMott 1998) or inhibit (resource dilution hypothesis *sensu* Root 1973) consumption by herbivores depending on the mechanism involved. Moreover, an ecosystem perspective integrating explicitly nutrients dynamic can strongly moderate simple predictions like the effect of removing a predator on the resource control by an herbivore (Schmitz 2008).

Moving forward in complexity, from a food chain to a food web perspective remains a challenging task (Bascompte 2009) for both theoreticians and empiricists. Some

theoretical studies of complex food webs suggested that the increasing number of ecological interactions (intraguild predation, omnivory and indirect effects) with species richness promotes the emergence of diffuse and indeterminate reactions to disturbances (Yodzis 2000; Polis & Strong 1996; Berlow *et al.* 2009). Accordingly, results from experimental BEF studies in multitrophic communities revealed much higher variability between ecosystems and processes than in simpler systems dominated by competitive interactions (Schmid *et al.* 2009). Consequently, in more complex trophic systems, BEF relationships are expected to be less predictable and non-linear in contrast to the monotonic relations observed in more simplified systems (Thébault & Loreau 2006). For instance, in seagrass beds, studies showed that the BEF relationship is dependent upon food chain length and that the plant richness effect on ecosystem functioning is dependent upon grazer's richness (Duffy *et al.* 2003, 2005). These results suggest that species richness and trophic structure interactively influence ecosystem functions. Nonetheless, recent studies suggested that the impacts of single species loss in complex food webs can be predicted with only a few variables (*i.e.*, body size, trophic rank and biomass ratios) even without an extensive knowledge of all of the ecological interactions within the system (Solan *et al.* 2004; Berlow *et al.* 2009). In diverse ecosystems, indirect positive and negative interactions may balance each other, leading to a dominance of direct and first order interactions (species identity effect; Berlow *et al.* 2009).

Biodiversity and ecosystem function studies have usually considered ecosystem functions as independent from each other (Hector & Bagchi 2007). Nevertheless, ecosystems encompass many processes (functions) at the same time and as such, many empirical studies have suggested that considering multifunctionality increases the importance of species richness on the overall ecosystem functioning by reducing functional redundancy amongst species (Hector & Bagchi 2007; Gamfeldt *et al.* 2008). Further work by Mouillot *et al.* (2011) suggested that the functional identity of species rather than species richness *per se* is the most important promoting factor of ecosystem multifunctionality. So far these studies have all been carried out in competitive systems

with plants and there is a need to test if predictions about multifunctionality would be observed in more complex and multitrophic ecosystems.

In this study, we experimentally simulated multiple extinctions with freshwater and marine mesocosms. The design was made of communities of up to 10 functional groups, sharing common features of complex food webs such as intraguild predation, omnivory and cannibalism. It is often argued that the BEF in food webs is critically dependent on the topology of interactions and species traits (Loreau, 2010), preventing any general theoretical prediction (Duffy *et al.* 2007). Consequently, we hypothesised that i) BEF relationships will be variable across our two ecosystems and functions. Despite this indeterminacy, it has been suggested that the impacts of single species loss in food webs can be predicted with only few variables, putting up front the functional identity of species (Solan *et al.* 2004; Berlow *et al.* 2009). Therefore, we also hypothesised that ii) the effects of functional group extinctions on EF will be better explained by functional identity than by function group richness. Ecosystems are supported by multiple ecological processes (functions) and functional groups are likely to have different impacts on them. Thereby, we also hypothesised iii) that the contribution of each functional group will differ between ecosystem functions. Moreover, since some functional groups can share some traits (*i.e.* body size, trophic ranks), we predicted that some groups will share similar effects in the multifunctional space.

MATERIALS AND METHODS

Experimental design

We ran the same experimental design in freshwater (from a pool of 10 functional groups) and marine (from a pool of 9 functional groups) ecosystems. Functional groups correspond to the taxonomic level of organization at which differences in feeding habits can be determined according to existing literature and expert knowledge (*i.e.* families for the freshwater ecosystem and species for the marine ecosystem). Thus, functional groups in

this study are easily tractable and biologically relevant units based on natural history but are not completely exclusive in their diet (*i.e.* there is overlap in feeding habits). It is noteworthy that periphyton and phytoplankton were not considered in the pool of functional group and thus subjected to deletion, but instead were considered as a response variable (see below). Starting from the full assemblage (10 and 9 functional groups), we removed 1, 2 and 4 groups and 1, 3 and 6 groups for the freshwater and marine ecosystems, respectively. We ran 10 and 9 removal sequences respectively for each ecosystem, which produced 30 (3 removal treatments * 10 assemblages) and 27 unique functional group compositions, respectively. A removal sequence corresponded to the progressive random removal of 1 to n functional groups. We constrained the sequences so that each functional group was removed at first position (1 group removed) one time. For the other richness levels, the removed functional group was randomly selected from the functional group pool without replacement. With this design, each functional group is equally represented over all assemblage sequences, allowing the partitioning of variance among identity, linear and non-linear group richness effects (Bell *et al.* 2009). For comparison we also considered a reference treatment with all functional group excluded. Each assemblage sequence was replicated 3 times in both experiments.

The life cycles of most of the functional groups used in our experiments were on a longer timescale than the duration of the experiments and consequently there were few compensatory dynamics. Most BEF experiments impose compensatory readjustment within trophic levels in simple food webs (see for instance O'Connor & Crowe 2005 – but see McGrady-Steed *et al.* 1997), however this is not feasible in more complex food webs because i) it would have required us to hypothesize how to distribute biomass among the remaining groups and ii) organisms are discrete units and in many cases we would have to add fractions of organisms in order to adjust biomass. The lack of compensatory adjustment of biomass could introduce a bias because it is not possible to know if the effect of a group removal treatment is caused by a group richness effect *per se* or by lowered total biomass or density. The experiments must therefore be interpreted as an instantaneous “picture” of the effect of functional group removal on ecosystem functioning, before reaching a new

equilibrium. The ecosystem functions we measured are therefore the results of structural changes in communities induced by functional group removals.

Freshwater ecosystem

The freshwater experiment took place at the Lac Macpès research station (Rimouski, Canada). The assemblages were maintained in 60L capacity plastic containers during the course of the experiment. The assemblage of communities took place on July 6th 2010 and the experiment ran for 8 weeks. One week prior to the start of the experiment, mesocosms were filled with 40L of filtered water (20 µm nylon tissue) sampled from a neighbouring lake and one pre-incubated (2 weeks in a lake) Hester-Dendy plate (periphyton substrate; NKY environmental supply, Florence, USA) was added in each mesocosm to allow for phytoplankton and periphyton to settle. Ten assemblage sequences of 1, 2 and 4 functional group removed and 0 and 10 functional group removal treatments were replicated 3 times, for a total of 96 mesocosms. A 1 mm mesh screen was placed over each mesocosm to prevent emigration/immigration of organisms and detritus.

The communities consisted of 7 benthic and 2 planktonic invertebrate groups and one fish (Fig. 18a). For logistical convenience and because body size has been previously correlated to zooplankton feeding guild (Matthews & Mazumder 2007), zooplankton was split into two functional groups with respect to body size using sieves (Fig. 18a). The first group consisted of small zooplankton (0.063 to 0.5 mm – dominated by copepods and small size cladocerans) and the second group of larger individuals (> 0.5 mm, dominated by cladocerans). The other functional groups, with taxonomic resolution at the family level (after Merritt & Cummins 1996), consisted of: *Hyaletellidae* (amphipods), *Dystiscidae* (water beetles), *Coenagrionidae* (larval damselflies), *Corixidae* (water boatmen), *Gerridae* (water spiders), *Planorbidae* and *Lymnaeidae* (gastropods) and, *Cyprinidae* (cyprinid fishes). Densities were adjusted to correspond to recorded densities in lakes where organisms were sampled (after Normand *et al.* unpubl. manusc.).

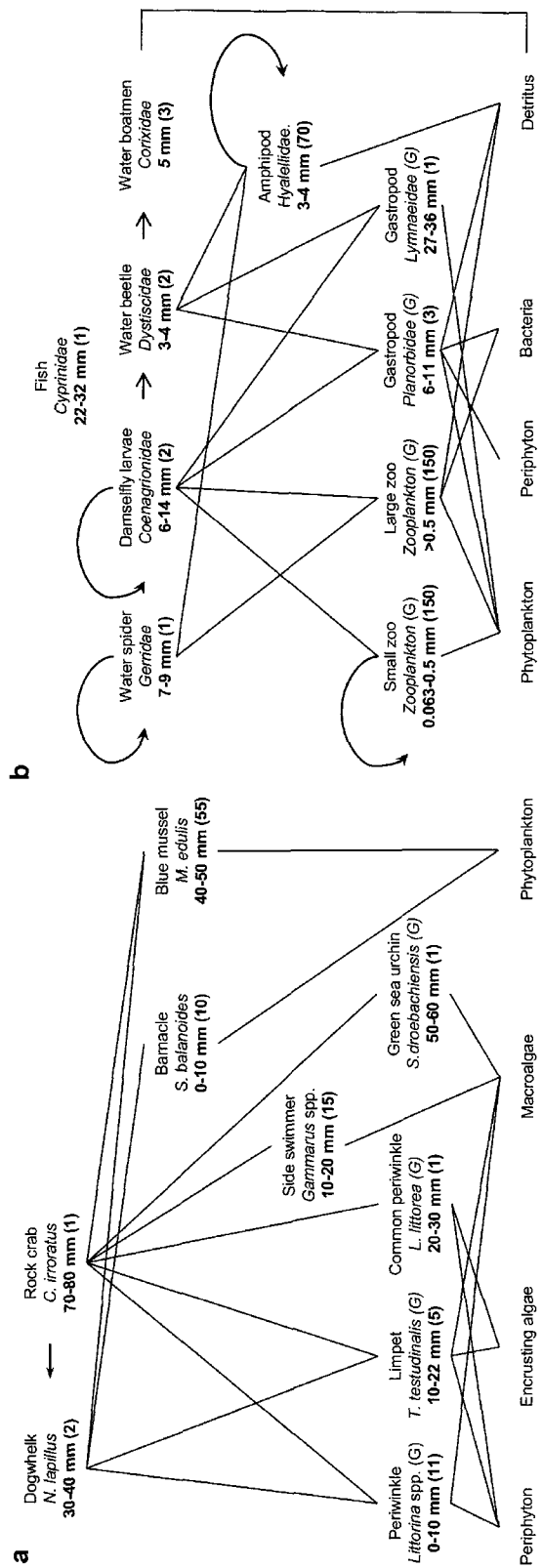


Figure 18: Simplified schematic representation of the a) marine and b) freshwater ecosystems studied

Ecosystem properties were recorded as proxies of functioning at the end of the experiment. Phytoplankton biomass was determined from water samples (150 ml) filtered onto Whatman GF/F filters and extracted for 24 hours in 90% acetone, at 5°C in the dark (Parsons *et al.* 1984). Chlorophyll *a* and phaeopigment concentrations were calculated using equations from Holm-Hansen *et al.* (1965), after measuring fluorescence before and after acidification (HCl 1M) in a 10-AU fluorometer (Turner Designs, Sunnyvale, USA). Periphyton dry mass was assessed from a 1cm X 1cm sample from each Hester-dendy plate (24 hours at 60°C). Bacterial abundance was measured using standard flow cytometric analysis. Samples for bacteria abundance determination were fixed with glutaraldehyde (0.1% final concentration) and stored at -80°C until flow cytometric analysis following Belzile *et al.* (2008). Total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) were measured using the copper-cadmium standard reduction method for autoanalyzers after alkaline persulfate digestion (Grasshoff 1983).

Marine ecosystem

The marine experiment took place in the wet lab facilities of the Marine Research institute (ISMER-UQAR) in Rimouski, Canada. Assemblages were established on October 18th 2010 and the experiment ran for 6 weeks. Mesocosms were maintained in 21 L plastic containers. Mesocosms were randomly distributed on shelves. A unique tank supplied all the mesocosms with surface water of the Lower St. Lawrence estuary at a flow rate of 14 +/- 3 L h⁻¹. Each mesocosm had its own water input and output, to prevent water circulation between mesocosms. Lighting was held under a constant 12h/12h light/dark cycle. Mesocosms were filled with water from the St. Lawrence estuary and filtered on sand filter one week prior to the start of the experiment to allow for periphyton to colonise.

The species pool consisted of 9 representative species of the Lower St. Lawrence Estuary (Canada) sublittoral (0 to 3 m depth) zone (Fig. 18b): *Cancer irroratus* (rock crab), *Strongylocentrotus droebachiensis* (green sea urchin), *Mytilus edulis* (blue mussel), *Nucella lapillus* (dogwhelk), *Littorina littorea* (common periwinkle), *Gammarus* spp (side swimmer), *Testudinalia testudinalis* (limpet), *Semibalanus balanoides* (barnacle) and

Littorina spp. (*Littorina saxatilis* and *obtusata* – northern rough and yellow littorine). The densities used were within the natural range observed at a small spatial scale in the study area (Griffin *et al.* 2009). Nine independent assemblage sequences of 1, 3 and 6 functional groups removed, in addition to 0 and 9 group treatment were replicated three times, for a total of 87 mesocosms.

Three ecosystem properties were recorded as proxies of ecosystem function at the end of the experiment. Periphyton biomass was measured as mentioned above for freshwater system. Macroalgae biomass consumption was measured by weighing the residual biomass from the 100 g. of the brown algae *Fucus. d. edendatus*, placed in each of the mesocosms at the beginning of the experiment. Encrusted algae biomass was measured using the image processing program ImageJ (National Institute of Health, USA) to calculate the cover of *Raftsia verrucosa* present on a single rock placed in each mesocosm at the beginning of the experiment. Since all rocks differed in size and shape, algae cover was calculated in square centimeter, instead of percentage cover, to allow comparison between treatments regardless of the dimensions of the rocks.

Statistical analyses

Impacts of functional group richness on single ecosystem functions

The effect of functional group richness on ecosystem functioning was first analyzed using ANOVAs with functional group composition nested within functional group richness (hypothesis i).

We expected an inconsistent BEF relationship because of the complexity of the community structures and consequently used a set of linear models to partition the variance among different diversity properties (hypothesis ii): functional group identity, linear functional group richness (additive richness effect), nonlinear functional group richness (effect of functional group interactions) and composition (effect of a particular assemblage of functional groups). We used a modified nested linear model developed by Bell *et al.*

(2009) to partition the variance of ecosystem functions. The model is as follows (see Bell *et al.* 2009 for further details):

$$\text{Eq. 1 } y = \beta_0 + \beta_{LR}x_{LR} + \beta_{NLR}x_{NLR} + \left(\sum_i^S \beta_i x_i \right) + \beta_{MXM} + e$$

where y is the response variable, β_0 is the intercept (average value of the ecosystem function when richness is 0), $\beta_{LR}x_{LR}$ (with the corresponding sum of squares SS_{LR} ; degree of freedom $DF = 1$; and error term $e = SS_M$) is the effect of linear functional group richness (additive effect of richness, owing to perfect complementarity) and $\beta_{NLR}x_{NLR}$ (SS_{NLR} ; $DF =$ functional group richness levels $- 2$; $e = SS_M$) is the nonlinear effect of functional group richness (presumed to result from interactions among functional groups). The effect of functional group identity ($\sum_i^S \beta_i x_i$ with associated SS_i ; $DF =$ number of functional group $- 1$; $e = SS_M$) accounts for the contribution of each functional group, independently of the effect of functional group richness *per se*. The effect of each functional group composition is β_{MXM} (SS_M ; $DF =$ number of unique composition $-$ number of functional group $- 1$; $e =$ residuals).

The original model by Bell *et al.* (2009) included a term, β_{QxQ} , for the effect of the different partitioning of the species pool (SS_Q ; $DF =$ number of partitioning $-$ number of functional group; $e =$ residuals). This model has been developed for a particular experimental design where every species richness treatment is a factor of the species pool. For instance, for a given species pool of size 10 there would be 5 different independent assemblages of 2 species and these together would make one partition of the species pool. Our design did not however enable us to directly calculate this source of variation because our species deletion treatments are not all multiple of our sampled species pool. Nevertheless, because of the original sequential formulation of the model, we were able to remove the term β_{QxQ} without any adverse effects. The term β_{QxQ} was originally included

in the degree of freedom calculation for SS_M and the residuals and has SS_M as the error term. The removal of $\beta_{Q \times Q}$ from the model thus leads to an increase of both degrees of freedom for $\beta_{M \times \Delta}$ and residuals terms and to an increase of SS_M value. The overall effect is an overestimation of all F-values (higher type 1 error). Since reported F-values for all terms were either highly significant ($P < 0.002$) or not significant, this increase in type 1 error did not impair our capacity to interpret results, but still advises to some cautions.

Functional group contributions and ecosystem multifunctionality

We hypothesised that functional groups would not have the same magnitude of effect on each ecosystem function. One major advantage of the linear model we used (Eq.1) is that it provides functional group-specific coefficients (β_i) describing the contribution of each functional group to an ecosystem function relative to the average contribution of all functional groups. We thus obtained a matrix of β_i coefficients X ecosystem functions by performing the linear model for all functions. We subsequently performed a principal component analysis (PCA) on this matrix to assess the relative position of the different functional groups in the multi-functional space.

All statistical analyses were carried out using R software (2.11.1 version –The R Foundation for Statistical Computing) and the “ade4” package for PCA.

RESULTS

Effects of functional group richness on ecosystem functions

The effect of functional group richness on ecosystem functions varied across ecosystems and functions (Fig. 19). For the marine ecosystem, consumed macroalgae biomass increased significantly with group richness ($F_{2,54}=11.6$, $P<0.001$; Fig. 19a), while periphyton biomass decreased significantly ($F_{2,54}=35.4$, $P<0.001$; Fig17b). Both functions saturated with increasing functional group richness (Fig. 19a,b). It is noteworthy that

functional group composition also played a significant role on macroalgae consumption ($F_{24,54} = 2.3$ $P < 0.01$; Table 10) and periphyton biomass ($F_{24,54} = 5.0$ $P < 0.001$; Table 10). For the freshwater ecosystem, phytoplankton biomass varied significantly with functional group richness ($F_{2,60} = 5.8$, $P < 0.01$; Fig. 19c) but this variation was not monotonic. The phytoplankton biomass was higher at 0 and 10 functional group treatments ($F_{1,4} = 14.2$, $P < 0.05$) and there was a depression at 8 groups (Fig. 19 and $P < 0.05$), giving the relation a “V” shape. The effect of functional group composition was also significant for phytoplankton ($F_{2,60} = 2.5$, $P < 0.01$; Table 10). Other freshwater (TP, Bacteria abundance, Periphyton and TN) and marine (Encrusted algae) functions that were measured did not show any statistically significant relationships with functional group richness (Table 10).

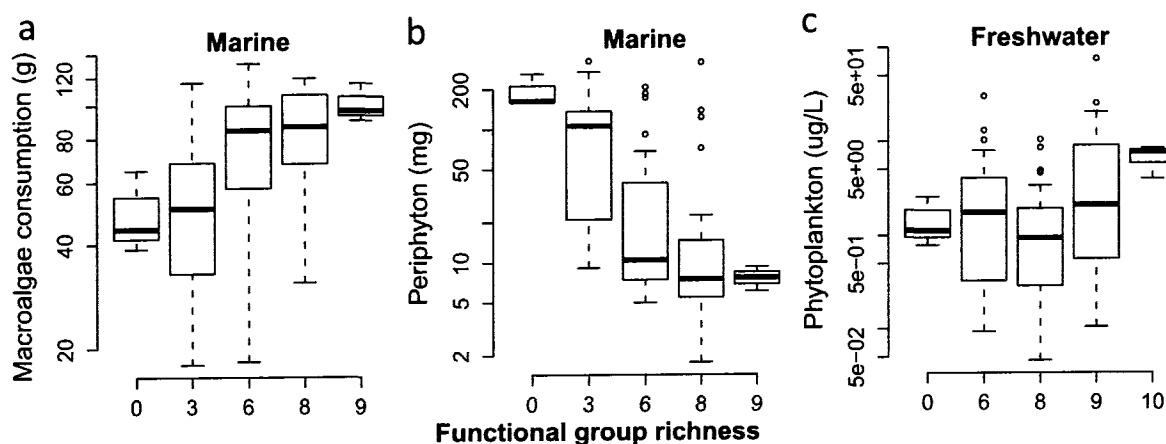


Figure 19: Response of a) freshwater and b) marine ecosystem functions to functional group richness. Boxplots indicated interquartile variance amongst richness treatments with black bold line indicated the median. Only significant functions are shown

Partitioning effects of functional group richness

The overall performance of the ANOVAs was low and inconsistent since a great proportion of the freshwater functions and one marine function did not respond

significantly to the functional group richness effect. We therefore partitioned the variance of the different ecosystem functions among functional group identity and linear and non-linear group richness, which significantly improved the models (Table 11). The functional group identity effect was systematically the most important factor for ecosystem functioning, over all functions and ecosystems (see Table 11). For the marine ecosystem, macroalgae consumption and periphyton biomass were also largely affected by linear group richness ($F_{1,17}=22.45$, $P<0.001$ and $F_{1,17}=45.69$, $P<0.001$ respectively), coherently with the ANOVAs. Phytoplankton biomass in the freshwater system was also affected significantly by nonlinear diversity effect (explaining the “V” shape reported at Fig. 19, $F_{1,19}=10.01$, $P<0.01$).

Table 10: Summary table of the effect of functional group richness on the different ecosystem functions studied.

Marine ecosystem						
Factor	DF	Macroalgae	Periphyton	Encrusted algae		
		F	F	F	F	F
Group richness	2	11.590***	35.438***	1.034		
Composition	24	2.2863**	5.001***	2.131*		
Residuals	54					
Freshwater ecosystem						
Factor	DF	TP	Phytoplankton	Bacteria	Periphyton	TN
		F	F	F	F	F
Group richness	2	0.873	5.830**	0.232	0.245	0.331
Composition	27	0.602	2.659**	1.119	1.622	0.912
Residuals	60					

Statistical significance is indicated as follow: * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$

Table 11: Linear models partitioning the variance between linear group richness, nonlinear group richness, identity effects and composition effects.

Marine ecosystem						
Factor	DF	Macroalgae	Periphyton	Encrusted algae		
		F	F	F		
Richness-linear	1	22.454***	45.697***	0.049		
Richness—nonlinear	1	0.669	1.271	1.170		
Groups-identity	8	37.747***	62.539***	13.128***		
Composition	17	0.816	1.229	1.383		
Residuals	4					
Freshwater ecosystem						
Factor	DF	TP	Phytoplankton	Bacteria	Periphyton	TN
		F	F	F	F	F
Richness-linear	1	0.972	1.231	0.047	0.233	0.806
Richness—nonlinear	1	2.177	10.016**	0.588	0.272	0.037
Groups-identity	9	10.354***	47.444***	22.405***	26.199***	12.380***
Composition	19	0.969	0.846	0.596	0.791	0.641
Residuals	49					

Statistical significance is indicated as follow: *P<0.05; **P<0.01; ***P<0.001

Functional group position in the multifunctional space

Because functional group identity effects are the main drivers of the freshwater ecosystem and amongst the most important for the marine ecosystem, we analyzed their relative position in the multidimensional space using PCA. Functional group effects varied greatly across functions (Fig. 20 and Table 12). A group of three grazers (*i.e.*, small zooplankton, large zooplankton and *Planorbidae*) showed a positive impact on periphyton biomass and a negative impact on phytoplankton biomass in the freshwater system (Fig. 20a). These grazers were also in complete opposition (*i.e.* strong negative impact) to bacterial abundance (Fig. 20a). At the opposite, three functional groups of carnivores/omnivores (*i.e.* *Coenagrionidae*, *Dystiscidae* and *Hyaellidae*) had a positive impact on bacterial abundance, phytoplankton biomass and a strong negative impact on periphyton biomass (Fig. 20a). The functional groups corresponding to the two largest organisms (*i.e.*, *Cyprinidae* and *Lymnaeidae*, Fig 16), respectively a grazer and apex

predator, showed an important impact on the overall system (Fig. 20a). These two functional groups shared a positive impact on phytoplankton and a negative impact on TN (Table 12). The *Corixidae* functional group, which is an intraguild predator and carnivore, showed a positive impact on TN, but was in complete opposition with phytoplankton biomass (Fig. 20a).

Table 12: Functional group contribution to ecosystem functions. A positive coefficient indicates that a species is contributing more to the given function than the average species, while a negative coefficient indicates it is contributing less than average. Although global identity effect is significant for each functions (see table 2), bold values indicate significant coefficients inside each linear model at $P < 0.05$ level

Freshwater ecosystem	Phytoplankton		Periphyton		Bacteria		TN		TP	
	Coef.	S.E.	Coef.	S.E.	Coef.	S.E.	Coef.	S.E.	Coef.	S.E.
Small zoo	-0.47	0.16	0.27	0.14	-0.03	0.05	-0.05	0.07	-0.13	0.12
Large zoo	-0.68	0.15	0.36	0.13	-0.07	0.05	0.01	0.07	0.00	0.11
<i>Dystiscidae</i>	0.36	0.15	-0.34	0.14	0.05	0.05	0.02	0.07	-0.01	0.11
<i>Hyaellidae</i>	0.20	0.16	-0.06	0.14	0.10	0.05	0.01	0.07	0.07	0.12
<i>Corixidae</i>	-0.26	0.14	0.26	0.13	-0.04	0.05	0.10	0.06	0.09	0.11
<i>Gerridae</i>	-0.11	0.16	-0.16	0.14	0.06	0.05	0.15	0.07	-0.08	0.12
<i>Coenagrionidae</i>	0.23	0.16	-0.38	0.14	0.05	0.05	-0.03	0.07	0.01	0.12
<i>Planorbidae</i>	-0.23	0.15	0.06	0.13	-0.11	0.05	0.00	0.06	0.01	0.11
<i>Lymnaeidae</i>	0.26	0.15	-0.05	0.13	0.03	0.05	-0.10	0.06	0.08	0.11
<i>Cyprinidae</i>	0.70	0.14	0.05	0.13	-0.04	0.05	-0.12	0.06	-0.04	0.11

Marine ecosystem	Macroalgae		Periphyton		Encrusted algae	
	Coef.	S.E.	Coef.	S.E.	Coef.	S.E.
<i>C. irroratus</i>	-0.04	0.05	-0.69	0.10	0.06	0.04
<i>S. droebachiensis</i>	0.25	0.05	-0.02	0.10	-0.00	0.03
<i>M. edulis</i>	-0.06	0.05	0.11	0.10	0.08	0.04
<i>N. lapillus</i>	0.00	0.05	0.19	0.10	-0.06	0.04
<i>L. littorea</i>	-0.08	0.05	0.07	0.11	0.03	0.04
<i>T. testudinalis</i>	-0.01	0.05	0.30	0.10	-0.01	0.04
<i>Gammarus spp.</i>	0.01	0.05	-0.01	0.10	-0.07	0.04
<i>S. balanoides</i>	-0.09	0.05	-0.05	0.11	0.01	0.04
<i>Littorina spp.</i>	0.01	0.05	0.10	0.11	-0.05	0.04

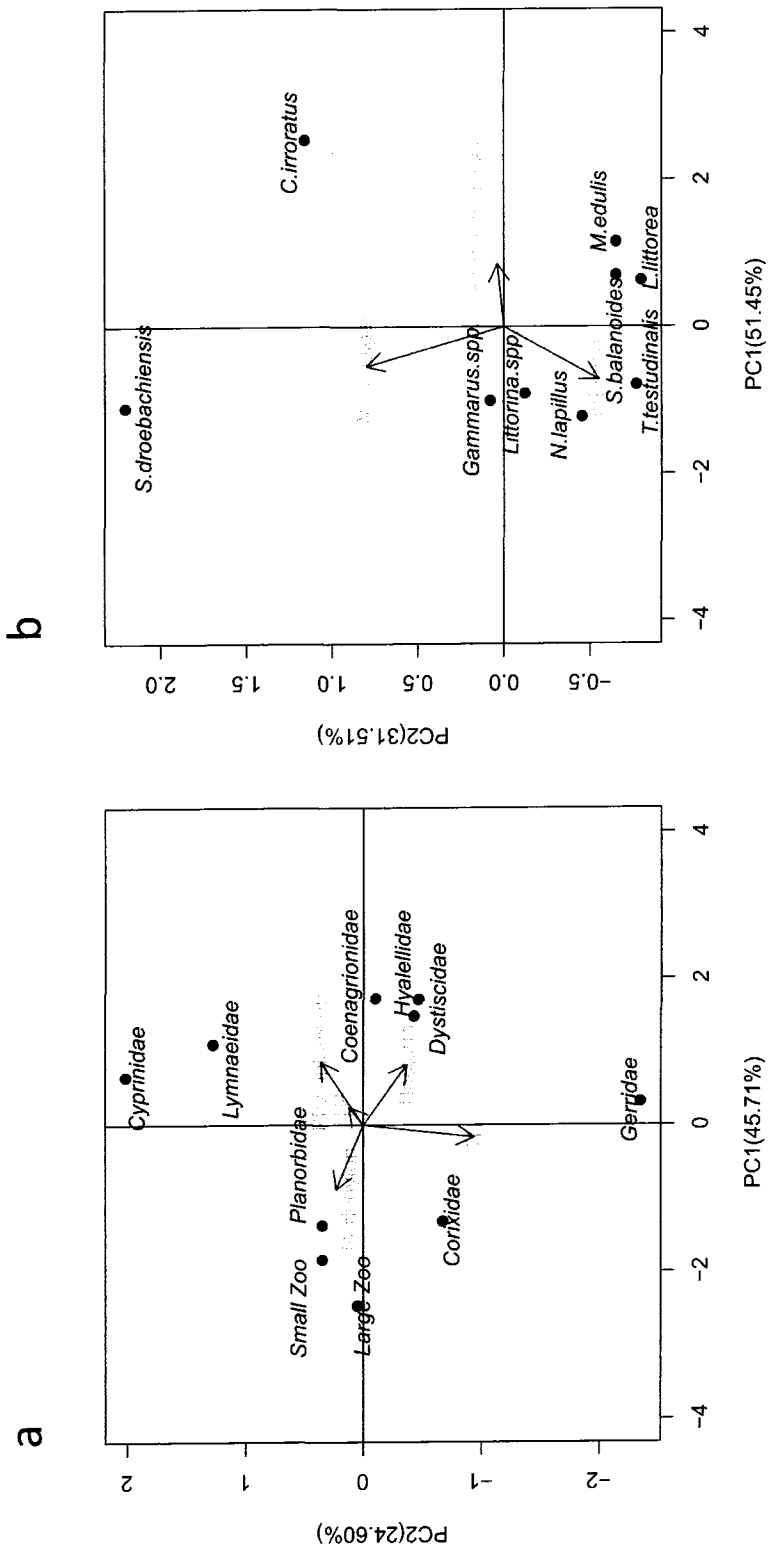


Figure 20: Relationships between functional group individual contribution and ecosystem multifunctionality for a) freshwater and b) marine ecosystem (first and second axes of the principal component analysis – PC1 and PC2 respectively). Groups are shown in dark and ecosystem functions in darkgray

In the marine ecosystem, the effect of identity on ecosystem functioning was not linked to trophic rank as in the freshwater ecosystem (Table 12 and Fig. 20a,b). A suspension-feeder groups (*i.e.*, *S. balanoides* and *M. edulis*, Fig. 20) and one grazer group (*i.e.*, *L. littorea*, Fig. 20) shared a common negative effect on macroalgae consumption and positive effect on encrusted algae biomass (Table 12 and Fig. 20b). The *Gammarus spp.* group, which is omnivore, and *Littorina spp.*, a grazer group (Fig. 18), shared a common positive effect on macroalgae consumption and negative effect on encrusted algae biomass (Table 12 and Fig.20b). *N. lapillus*, a predator (Fig. 18), showed a negative impact on periphyton biomass and negative one on encrusted algae (Fig. 20b). As in the freshwater ecosystem, the functional groups corresponding to the largest organisms (*i.e.*, *C. irroratus* and *S. droebachiensis*, Fig 18), respectively predator and grazer, showed an important impact on the overall system (Fig. 20b). These two functional groups, however, shared only a negative impact on periphyton biomass (Table 12).

DISCUSSION

Our approach highlighted that the typical BEF approach (*i.e.* using only functional group richness *per se* effect) does not apply well to all food webs and functions. We found that the relationship was monotonic for two functions (*i.e.*, macroalgae consumption and periphyton biomass) in the marine system, but in the freshwater system, it was unimodal for phytoplankton biomass and other functions were not significantly related to the number of removed groups. According to our hypothesis (i), the BEF relationship is known to be context-dependent, showing great variation depending on the environments and functions being studied (Wojdak 2005). This variation would be mainly attributed to species identity (hypothesis ii), where one or several species have a dominant influence on ecosystem functioning (Griffin *et al.* 2010), and to species interactions that are difficult to predict (Yodzis 2000).

The effect of species identity is often confounded with the effect of species richness. As synthesized by Ieno *et al.* (2006), a significant effect of diversity can be due to richness *per se*, species identity, and a combination of both effects. Not controlling for different components of species richness could lead to a misinterpretation of the effect of extinctions by masking the importance of species identity. In our experiments, although explained variation was high for the few significant ecosystem functions when using only functional group richness and composition as explaining factors ($R^2_{\text{phytoplankton}} = 0.57$; $R^2_{\text{Macroalga}} = 0.59$; $R^2_{\text{Periphyton}} = 0.78$ and Fig.19), the partitioning of the diversity effect in marine and freshwater systems clearly improved our understanding of extinction effects and how functioning was modulated by functional group identity for all ecosystem functions (see Table 11).

Functional group richness *per se* played a substantial role in explaining the effects of functional group removal on ecosystem functions in the marine system. This result is at the opposite of what was found in the freshwater ecosystem where functional group identity seemed to be the sole important factor (Table 11). We hypothesize that this could be caused by differences in food web structure. The freshwater ecosystem contained more intraguild predation, cannibalism, and was also closed, all characteristics which are expected to cause less predictive and non-linear responses to change in richness (Polis & Strong 1996; Thébaud & Loreau 2006). These results are also in accordance with Berlow *et al.*'s (2009) hypothesis that in food webs having complex structures, trophic interactions may balance each other and lead to a dominance of identity effect. In the freshwater ecosystem, the functional group identity effect was very strong relative to linear functional group richness effect (*e.g.* $F_{\text{phytoplankton}}(\text{Identity/Richness}) = 38.54$ and Table 11). The results in freshwater ecosystem also showed a lot of opposite, antagonistic identity effects between functional groups (Table 12). In such a system, we should not expect a monotonic linear relationship with functional group richness because antagonistic identity effects cancel each other out as richness increase. Our results thus are in agreement with expectations in a system where complementarity (*i.e.* linear functional group richness in our model) is very low compared to identity effect. It might explain why there was no BEF relationship for the freshwater

system, presumably because the increasing functional group richness leads to an averaging of all the positive and negative effects. In the marine ecosystem, however, the functional group richness effect was much stronger than the identity effect (e.g. $F_{\text{periphyton(Identity/Richness)}} = 1.37$ and Table 11). It suggests that there was greater complementarity between groups and that most functional groups are contributing additively in the same direction on ecosystem functions (all positive or all negative and see Table 3) generating a clear BEF relationship in this system (Fig. 19). The replication of our experimental design in two different ecosystems, which has been rarely undertaken at this scale, enables us to be confident about the generalization of our results on the importance of identity effects in food web response to extinctions.

Little attention has been devoted to study the effects of food web diversity in a multifunctional perspective. Hector and Bagchi (2007) observed that the number of species needed to maintain ecosystem multifunctionality would be much higher than the expected number when looking at only a single function at a particular point in time and space (see also Gamfeldt *et al.* 2008; Isbell *et al.* 2011). These results imply that when considering the global functioning of an ecosystem, redundancy among species should be much lower, making ecosystems more susceptible to species losses than previously envisaged (Gamfeldt *et al.* 2008). These studies, however, have all been carried in grasslands, at a single trophic level. Our results suggest that we have to be careful about extending these results to multiple trophic level communities. In the marine system, the complementarity between functional groups in their identity effect is high for each single ecosystem function and thus, increasing functional group richness should maximize the overall functioning. On the other hand, in the freshwater system, there is a lot of variation and antagonistic effects between functional groups on each single ecosystem function. In that case, increasing functional group richness does not necessarily leads to an increase in overall functioning, it is rather specific functional group assemblages that will lead to a maximization of multifunctioning. These results suggest that maximizing ecosystem functioning in a food web perspective might be dependent upon the interaction between functional group identity and the food web topology.

Our experimental results also showed that some functional groups have similar effects on ecosystem functioning, particularly in the freshwater system. For instance, the two groups of zooplankton and the genus *Planorbidae* affected periphyton biomass and phytoplankton biomass, whereas the two largest functional groups, *Cyprinidae* and *Lymnaeidae*, shared a positive effect on phytoplankton biomass but a negative one on TN (see Fig. 20a). It seems that functional groups that shared common traits could also share common functions (Petchey *et al.* 2004; Solan *et al.* 2004; Berlow *et al.* 2009). For instance, body size could be a major driver of ecosystem functioning, as it captures many aspects of the ecology of a species and appears to be a useful surrogate measure of the niche (Williams *et al.* 2010). Solan *et al.* (2004) studied the covariance between functional traits such as stress sensitivity, body size and rarity, and extinction risks of benthic organisms. They found that if sediment bioturbation decreased with the number of species extinctions, the magnitude and rapidity of the change varied with the trait that was under study. In the marine system, we also found functional groups that shared similar effects on ecosystem functions. However, we are not able to conclude about shared traits driving functioning, except for the two larger groups which were distantly located from every other group on the PCA (as in freshwater system). This discrepancy between the two systems may be again explained by the difference in the way each functional group contributed to ecosystem functions. In the freshwater ecosystem, trophic rank seemed to be the main trait that links functional groups who shared common effects on functioning. In marine ecosystem, however, since most of functional group shared complementary effect on functioning, it is not expected that particular assemblages of functional group will share common effects but rather that all functional group will contributed more evenly to ecosystem functions and thus be closer to each other in the multifunctional space (Figure 3).

These two experiments showed that a mechanistic understanding of the effects of extinctions in complex ecosystems is possible despite the absence of consistent BEF relationships. A great proportion of the observed variation in ecosystem functioning can be explained by identity effect, in both freshwater and marine systems. Our results also

suggested that in food webs with strong antagonistic identity effects, maximizing one function may imply very specific assemblages. This study was also a first attempt to understand effects of multiple-extinctions on ecosystem multifunctionality within a food web perspective. We found that functional groups that shared common traits also shared common effects on ecosystem functions for one ecosystem. These results warn us, however, about generalization from one food web to another, since the maximization of overall ecosystem functioning may be more influenced by the identity effects and food web topology than by richness *per se*.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Michèle Rousseau, Aline Carrier and Renaud McKinnon for field assistance, Kaven Dionne for advices, the benthic ecology lab at ISMER, Ryan Stanley and Vanessa Pencalet. We also thank Jonathan Coudé, Claude Belzile, Alain Caron and Pascal Rioux for important logistical and technical help. A special thanks to B. Beisner, T. Bell, M. Gonzalez, S.M. Gray, N. Mouquet, M. Vanni and C. Ward for fruitful comments and revisions. This project was supported financially by the National Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), the Canadian Healthy Oceans Network (CHONe), Québec-Ocean and the Canada Research Chair Program.

REFERENCES

- Ball BA, Hunter MD, Kominoski JS, Swan CM, Bradford MA (2008) Consequences of non-random species loss for decomposition dynamics: Experimental evidence for additive and non-additive effects. *Journal of Ecology* 96, 303-313
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9, 1146-1156
- Bascompte J (2009) Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7, 429-436
- Bell T, Lilley AK, Hector A, Schmid B, King L, Newman JA (2009) A Linear Model Method for Biodiversity-Ecosystem Functioning Experiments. *American Naturalist* 174, 836-849
- Belzile C, Brugel S, Nozais C, Gratton Y, Demers S (2008) Variations of the abundance and nucleic acid content of heterotrophic bacteria in Beaufort Shelf waters during winter and spring. *Journal of Marine Systems* 74, 946-956
- Berlow EL, Dunne JA, Martinez ND, Stark PB, Williams RJ, Brose U (2009) Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 187-191
- Byrnes J, Stachowicz JJ, Hultgren KM, Randall Hughes A, Olyarnik SV, Thornber CS (2006) Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour. *Ecology Letters* 9, 61-71
- Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JE, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O'Connor MI, Gonzalez A (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98, 572-592
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59-67
- Chapin III FS, Matson PA, Mooney HA (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York, 544 p.
- DeMott WR (1998) Utilization of a cyanobacterium and a phosphorus-deficient green alga as complementary resources by daphnids. *Ecology* 79, 2463-2481

- Duffy JE, Cardinale BJ, France KE, McIntyre PB, Thébault E, Loreau M (2007) The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10, 522-538
- Duffy JE, Richardson JP, Canuel EA (2003) Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecology Letters* 6, 637-645
- Duffy JE, Richardson JP, France KE (2005) Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecology Letters* 8, 301-309
- Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson PR (2008) Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89, 1223-1231
- Grasshoff K, Ehrhardt M, Kremling K (1983) *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie Weinheim, New York, 632 p.
- Griffin JN, Méndez V, Johnson AF, Jenkins SR, Foggo A (2009) Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos* 118, 37-44
- Griffin JN, Noël LMLJ, Crowe TP, Burrows MT, Hawkins SJ, Thompson RC, Jenkins SR (2010) Consumer effects on ecosystem functioning in rock pools: Roles of species richness and composition. *Marine Ecology Progress Series* 420, 45-56
- H Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB (1960) Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94, 421-425
- Hector A, Bagchi R (2007) Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448, 188-190
- Holm-Hansen O, Lorenzen CJ, Holmes RW, Strickland JDH (1965) Fluorometric Determination of Chlorophyll. *Journal du Conseil* 30, 3-15
- Hooper DU, Vitousek PM (1997) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277, 1302-1305
- Huston MA (1997) Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110, 449-460
- Ieno EN, Solan M, Batty P, Pierce GJ (2006) How biodiversity affects ecosystem functioning: Roles of infaunal species richness, identity and density in the marine benthos. *Marine Ecology Progress Series* 311, 263-271
- Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, Reich PB, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Tilman D, van Ruijven J, Weigelt A, Wilsey BJ, Zavaleta ES, Loreau M

- (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477, 199-202
- Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72-76.
- Loreau M (2010) Linking biodiversity and ecosystems: Towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 49-60
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294, 804-808
- Matthews B, Mazumder A (2007) Distinguishing trophic variation from seasonal and size-based isotopic ($\delta^{15}\text{N}$) variation of zooplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64, 74-83
- McGrady-Steed J, Harris PM, Morin PJ (1997) Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature* 390, 162-165
- Merritt RW, Cummins KW (1996) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, Third Edition. Kendal/Hunt Publishing Company, Dubuque, IA, 862 p.
- Mouillot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen M, Mason NWH (2011) Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE* 6, e17476
- Naeem S, Duffy JE, Zavaleta E (2012) The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. *Science* 336, 1401-1406
- Normand C, Nozais C, Caron A, Pillay D (Submitted) Littoral benthic macroinvertebrates as indicators of human impacts on integrity of Eastern Canadian Boreal Shield lakes: a comparative catchment approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*
- O'Connor NE, Crowe TP (2005) Biodiversity loss and ecosystem functioning: Distinguishing between number and identity of species. *Ecology* 86, 1783-1796
- Parsons TR, Maita YL (1984) *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press, Toronto, 187 p.
- Petchey OL, Downing AL, Mittelbach GG, Persson L, Steiner CF, Warren PH, Woodward G (2004) Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *Oikos* 104, 467-478

- Polis GA, Strong DR (1996) Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147, 813-846
- Root RB (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats : the fauna of collards (*Brassica oleraceae*). *Ecological Monographs* 43, 95-124
- Schmid B, Balvanera P, Cardinale BJ, Godbold J, Pfisterer AB, Raffaelli D, Solan M, Srivastava DS (2009) Consequences of species loss for ecosystem functioning: meta-analyses of data from biodiversity experiments. In: S Naeem, DE Bunker, A Hector, M Loreau, C Perrings (Eds.), *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*. Oxford University Press, Oxford, pp. 14-29
- Schmitz OJ (2008) Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. *Science* 319, 952-954
- Schmitz OJ (2010) *Resolving Ecosystem Complexity*. Monographs in Population Biology Series: Princeton University Press, 192 p.
- Solan M, Cardinale BJ, Downing AL, Engelhardt KAM, Ruesink JL, Srivastava DS (2004) Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science* 306, 1177-1180
- Srivastava DS, Vellend M (2005) Biodiversity-ecosystem function research: Is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36, 267-294
- Symstad AJ, Tilman D, Willson J, Knops JMH (1998) Species loss and ecosystem functioning: Effects of species identity and community composition. *Oikos* 81, 389-397
- Thébault E, Loreau M (2006) The relationship between biodiversity and ecosystem functioning in food webs. *Ecological Research* 21, 17-25
- Williams RJ, Anandanadesan A, Purves D (2010) The probabilistic niche model reveals the niche structure and role of body size in a complex food web. *PLoS ONE* 5, e12092
- Wojdak JM (2005) Relative strength of top-down, bottom-up, and consumer species richness effects on pond ecosystems. *Ecological Monographs* 75, 489-504
- Yodzis P (2000) Diffuse effects in food webs. *Ecology* 81, 261-266

