



Université du Québec
à Rimouski

Hétérogénéité de la biodiversité et du fonctionnement global dans un herbier boréal de zostère marine (*Zostera marina*)

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

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

PAR

© MARIE-POMME PRESNE-POISSANT

Décembre 2023

Composition du jury :

Christian Nozais président du jury, Université du Québec à Rimouski

Fanny Noisette, directrice de recherche, Institut des sciences de la mer (UQAR)

Philippe Archambault, examinateur externe, Université Laval

Dépôt initial le 4 avril 2023

Dépôt final le 13 décembre 2023

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 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.

Aux Scientifines, à celles qui il y a quinze ans ont animé mes après-midis, celles qui aujourd'hui cultivent les esprits curieux et celles qui bientôt bousculeront le monde.

A Grand-Papa Jean qui m'a toujours encouragée à devenir Scientifine.

REMERCIEMENTS

« À quoi ça sert de faire une maîtrise en océanographie durant une sixième extinction de masse ? » Pardonnez-moi sa nature déprimante, mais cette question m'a hanté tout au long du projet. Plus jeune, je n'ai pas échappé à l'écoanxiété archétypique de ma génération. Pour calmer mes angoisses, j'ai voulu trouver des solutions pour combattre les crises climatiques, sociales et écologiques auxquelles fait face l'humanité. J'avais l'idée naïve qu'en devenant artiste ou scientifique je serais en mesure de *changer le monde*... Malheureusement, on ne change pas le monde avec une chanson, encore moins avec un mémoire de maîtrise. En revanche, un projet de maîtrise ça change une vie !

Durant les trois dernières années, j'ai énormément appris, d'abord, sur mon rapport avec la nature. J'ai compris à quel point les sociétés humaines et les écosystèmes étaient interconnectés. J'ai acquis des connaissances et des outils qui me permettent de saisir un peu mieux la complexité des relations entre les espèces (y compris *Homo sapiens sapiens*) et leurs habitats. Et je commence à déconstruire ma vision apocalyptique des changements climatiques. Nous ne pouvons pas nous affairer à empêcher un cataclysme, nous devons adapter nos modes de vie pour mieux (co)habiter la Terre. Naviguer dans le monde de la recherche scientifique m'a aussi beaucoup apporté sur le plan humain. J'ai eu la chance inestimable de travailler dans une équipe de recherche avec qui je partage des valeurs d'équité, de justice sociale et d'entraide. Il n'y a rien de mieux pour rester accroché dans les moments les plus durs ! J'ai réalisé que ce qui me plaisait le plus de la recherche scientifique c'était la nécessité de partager nos connaissances. La collaboration et la communication sont ce qui, selon moi, donne un sens réel à notre travail.

La première à avoir contribué à ces apprentissages c'est Fanny. Dès que j'ai mis les pieds dans ton bureau en 2020, j'ai su que ça allait être une belle aventure. Je te remercie pour la confiance et la liberté que tu m'as accordées. Je me réjouis à l'idée que notre travail

ensemble ne fasse que commencer. Merci aussi à Elliot pour ton soutien lors des journées sur le terrain et pour ton aide à l'identification des milliers d'invertébrés benthiques. Merci à l'équipe du laboratoire d'écogéochimie en milieux côtier et toutes celles et ceux qui gravitent autour. Vous êtes un excellent public pour les présentations orales à moitié terminées. Enfin je n'oublierai jamais le soutien de celles avec qui j'ai eu le plaisir de partager le terrain et le laboratoire durant deux ans : Eve, Lauriane, Isadora et Élodie, vous m'avez donné un sacré coup de main ! Je tiens à souligner la collaboration de l'équipe du Comité ZIP du Sud-de-l'Estuaire, particulièrement Jonathan Pothier qui est venu prêter main forte lors de la récolte de 2021. C'est un plaisir de partager ma passion des herbiers avec vous.

Merci à Christian Nozais et Philippe Archambault d'avoir accepté de faire partie de mon jury et d'avoir pris le temps de me lire.

Je tiens à souligner le travail de toutes les équipes d'enseignement de l'ISMER qui ont pris le temps de nous offrir des cours adaptés à la situation sanitaire des dernières années. La mission stage dans le Havre du Bic reste, à ce jour, une de mes plus belles expériences de terrain. Merci aussi à toute l'équipe d'adjointes administratives de l'ISMER. Vous travaillez dans l'ombre, mais aucun·e étudiant·e·s n'y arriverait aussi facilement sans votre patience et votre encadrement.

Enfin, je n'aurais pas réussi à me rendre jusqu'au bout sans l'amour des parents et ami·e·s qui m'entourent. Merci à Maman et Papa de toujours garder votre porte ouverte au cas où j'en aurais besoin. Merci à Malou, Léon et Henri, les meilleurs adelphe·s du monde. Merci à la belle bande de *bums* et *bumettes* qui font de Rimouski un chez-soi chaleureux. Santi, Evelyne, Valou-fait-tout, Pauline, Léo, Renaud, Fefe, Romy, toujours partant·e·s pour un verre ou un show. Merci à Princesse Cécilia pour les rires, les larmes et la bébé-thérapie. Merci à Lou. Peu importe de quel côté de l'Atlantique tu te trouves, meuf, je t'entends éclater de rire quand j'échappe une expression française. Et finalement, je n'ai pas assez de mots pour remercier Fred, ma moitié de bagel. Fred, merci pour tes bras qui m'ont calmée, tes yeux qui m'ont donné confiance, tes éclectiques suggestions musicales et les petits *snacks* que tu cachais dans mes bagages avant les retraites d'écriture.

AVANT-PROPOS

Ce projet de recherche a été rendu possible grâce au financement *Early Career Faculty* du réseau d'excellence MEOPAR octroyé en 2020 à Fanny Noisette, professeure en océanographie à l'Institut des sciences de la mer de Rimouski et directrice de recherche. Ce travail de recherche s'insère dans un projet plus large visant à prédire et modéliser le devenir des herbiers côtiers dans le contexte des changements climatiques en utilisant des approches fonctionnelles.

Ce mémoire est composé de deux chapitres. Le premier chapitre est rédigé en français. Il présente la diversité taxonomique et la diversité fonctionnelle retrouvées dans le site d'étude : l'herbier de zostère marine de Rimouski. Ce travail est le fruit d'une revue de littérature sur les espèces de la macrofaune benthique des herbiers de l'est du Canada et de l'herbier de Rimouski, ainsi que sur les traits fonctionnels associés aux taxons de ces communautés. Cette revue de littérature était essentielle à la préparation de la partie expérimentale du projet. Le deuxième chapitre de ce mémoire prend la forme d'un article scientifique rédigé en anglais : *Functional redundancy of primary producers mitigates function loss in an ice-scoured eelgrass meadow (Zostera marina, Linnaeus, 1758)*. Cet article traite du fonctionnement global et de sa relation avec la diversité fonctionnelle de la communauté macrobenthique de l'herbier. Il sera soumis au cours de prochains mois pour publication à la revue *Marine Ecology Progress Series*.

À l'extérieur des murs de l'université, j'ai pu m'entretenir avec Kristen Tymoshuk, spécialiste en communication scientifique au Halifax Discovery Center pour la création d'activités pédagogiques du programme *Discover Our Climate* et la rédaction du livret éducatif *What Are Eelgrass Meadows ?* Le programme est un partenariat entre le réseau d'excellence (MEOPAR) et le Halifax Discovery Center. Il s'adresse à un public de 6 à 12 ans et présente, entre autres, le rôle structurant des zostères pour les écosystèmes côtiers. Ce

projet de maîtrise a aussi fait l'objet d'un épisode de la websérie documentaire *Objectif Saint-Laurent : Des prairies dans le fleuve* diffusé sur la chaîne de télévision communautaire maCommunauté. Ainsi, notre équipe de recherche a pu sensibiliser le public à l'importance des herbiers côtiers pour les services qu'ils apportent aux communautés humaines. Aussi, j'ai pu présenter mon travail de recherche dans une entrevue diffusée en direct sur la chaîne Twitch de vulgarisation scientifique Gweldrium animée par mon collègue chercheur et océanographe Elliot Dreujou.

Enfin, ce projet de maîtrise m'a permis de présenter des affiches, des présentations orales et même d'être panéliste à plusieurs congrès scientifiques locaux, nationaux et internationaux. En janvier et février 2022, j'ai présenté mes premiers résultats lors de la Réunion scientifique annuelle de Québec-Océan et au *Annual Scientific Meeting* du réseau MEOPAR, tous deux en virtuel. J'ai eu l'occasion de présenter *Functional traits and ecosystem functioning : looking into eelgrass meadows* au 50^e Benthic Ecology Meeting qui se tenait du 29 mars au 2 avril 2022 à Portsmouth (NH). Quelle fierté de présenter, pour la première fois en anglais, le fruit de mon travail devant une salle de plus de 100 personnes ! Sans le soutien d'Elliot et de Fanny, je n'en aurais jamais eu le courage. La tournée *Eelgrass on tour* s'est finalement conclue avec la présentation de mes résultats complets lors de la 20^e Réunion scientifique annuelle de Québec-Océan qui s'est tenue du 6 au 8 février 2023 à Rivière-du-Loup.

RÉSUMÉ

En milieux côtiers et peu profonds, le raclage par la glace a tendance à créer de l'hétérogénéité au sein des communautés benthiques. Dans les herbiers intertidaux en zone boréale et subarctique, le couvert de glace en hiver emprisonne le substrat et les feuilles des plantes marines. En se fracturant, il décroche et détruit des parties de l'herbier laissant derrière des zones de sédiments dénudées de végétation. Les conditions environnementales entre ces zones de sédiments nus et le reste de l'herbier sont différentes au point où ils peuvent être considérés comme deux habitats distincts. Ces deux habitats abritent des assemblages d'espèces différentes. Les différences entre aires végétalisées et sédiments nus en matière de biodiversité peuvent avoir un impact sur le fonctionnement de l'écosystème. Ce projet vise à déterminer quelles sont les relations entre la biodiversité et le fonctionnement dans ces deux habitats de l'herbier boréal de zostère marine (*Zostera marina*) de la baie de Rimouski. Afin de déterminer ces relations, la biodiversité taxonomique et fonctionnelle de la communauté macrobenthique ainsi que les flux de carbone, d'oxygène et de nutriments (proxy du fonctionnement) ont été mesurés à l'émersion et à l'immersion dans neuf échantillons prélevés dans les aires de sédiment nus et neuf échantillons prélevés dans les aires végétalisées. Nous avons estimé que suite à la perte de la structure complexe des zostères, les habitats de sédiments nus seraient moins productifs et abriteraient des communautés moins denses et moins diversifiées. En effet, en l'absence de l'espèce ingénieuse d'écosystème *Z. marina* la diversité taxonomique de l'habitat marelle était plus faible. À l'immersion, la production nette et la respiration de la communauté étaient de deux à cinq fois plus élevées dans les échantillons végétalisés. Des algues vertes se sont développées dans l'habitat marelle conservant le trait de producteur primaire dans cet habitat. À l'échelle de l'herbier, cette redondance fonctionnelle des producteurs primaire a permis de maintenir une production primaire nette positive dans les habitats perturbés par la glace.

Mots clés : *Zostera marina*, herbier intertidal boréal, écosystème fragmenté, biodiversité et fonctionnement de l'écosystème (BEF), redondance fonctionnelle, production primaire

ABSTRACT

Sea ice scouring tends to increase benthic heterogeneity in boreal and subarctic shallow coastal environments. Eelgrass leaves and sediments get caught in the ice foot. As the ice breaks, patches of vegetation are moved or destroyed. Thus, new habitats are formed inside the densely vegetated meadows: bare sediments tidal pools or channels. Barren and vegetated areas are deemed as two self-sustained habitats within the meadow with different environmental conditions. These habitats have different species assemblages that might influence their global functioning. This project aims to define relationships between biodiversity an ecosystem functioning in the boreal eelgrass meadow (*Zostera marina*) in the bay of Rimouski. Taxonomic and functional diversity of the benthic community were assessed and ecosystem functioning was determined according to carbon, oxygen and nutrients fluxes in 9 bare sediment cores and 9 vegetated cores sampled in the meadow. Comparing biodiversity and functioning between habitats, we hypothesized lower species density and richness and lower functioning in cores sampled in bare sediment areas. Indeed, the loss of the engineer species *Z. marina* led to a less taxonomically diverse macrofaunal community. At immersion, net community production and community respiration were two- to fivefold higher in vegetated cores. Along the experiment, green algae *Ulva* developed in bare sediment cores (as it does *in situ* during summer). The arrival of this new species uniquely in barren cores prevented loss of primary producers' traits at habitat scale and induced functional redundancy at the ecosystem scale.

Keywords: *Zostera marina*, boreal meadow, fragmented ecosystem, biodiversity and ecosystem functioning (BEF), functional redundancy, primary production.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
AVANT-PROPOS.....	xii
RÉSUMÉ.....	xv
ABSTRACT.....	xvii
TABLE DES MATIÈRES.....	xix
LISTE DES TABLEAUX.....	xxi
LISTE DES FIGURES.....	xxiii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xxvii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 Description de la communauté benthique présente dans le site d'échantillonnage de l'herbier de zostère de Rimouski.....	18
1.1 RESUME.....	18
1.2 DESCRIPTION DE LA COMMUNAUTE BENTHIQUE DE L'HERBIER DE ZOSTERE DE RIMOUSKI.....	19
1.2.1 Introduction.....	19
1.2.2 Méthode.....	20
1.2.3 Résultats et discussion.....	23
1.2.4 Conclusion.....	30
CHAPITRE 2 Perte de fonction atténuée par la redondance fonctionnelle des producteurs primaires dans un herbier de zostère (<i>Zostera marina</i> , Linnaeus 1758) fragmenté par la gLace.....	31
2.1 RESUME.....	31
2.2 FUNCTIONAL REDUNDANCY OF PRIMARY PRODUCERS MITIGATES FUNCTION LOSS IN AN ICE-SCOURED EELGRASS MEADOW (<i>ZOSTERA MARINA</i> , LINNAEUS 1758).....	33

2.2.1 Introduction	33
2.2.2 Methodology.....	36
2.2.3 Results	42
2.2.4 Discussion.....	49
2.2.5 Conclusion.....	54
2.2.6 Acknowledgments	55
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	56
ANNEXES.....	65
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	68

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Liste des traits et des modalités retenues pour la caractérisation de la diversité fonctionnelle de l’herbier de zostère de Rimouski.	22
Tableau 2 : Liste des espèces de la communauté recensées dans la littérature. Les espèces en gras sont celles identifiées dans l’herbier de zostère de Rimouski en 2021. Le haut du tableau rassemble les espèces recensées en amont de l’échantillonnage terrain. Le bas du tableau recense les taxons supplémentaires identifiés dans les échantillons récoltés pour ce projet.	28
Tableau 3 : Liste des traits associés aux taxons dans l’herbier de zostère de Rimouski. Seuls les traits pertinents (selon l’information disponible) à la caractérisation de la diversité fonctionnelle au cadre de cette étude sont présentés.	29
Table 4 : Comparative table of the community traits (mean \pm SE) according to exposure time (T0 or T+21) and habitat (Vegetated or Barren). Sections in grey show traits affected by the interaction of the factor “habitat” and “exposure time,” letters indicating significant differences between groups (Dunn’s post-hoc test following a Scheirer-Ray-Hare test, p-value <0.05). Other lines represent traits which significantly varied between habitats or exposure time only.	44
Table 5 : Results from two-way ANOVAs performed on fluxes according to exposure condition (T0 or T+21) and to habitat (vegetated or barren) as categorical variable. Bold indicates significant differences (p-value <0.05).	45
Table 6 : Best linear models predicting community functioning (NCP and CR) from community predictor after exposure. Most significant model for NCP and CR at immersion and emersion are shown (with adjusted R ²), simplified from complete model developed for each function (NCP or CR).....	49
Table 7 : Comparative table of eelgrass meadow community metabolism under light and dark conditions.	52

LISTE DES FIGURES

- Figure 1:** Schéma conceptuel des causes (directes et indirectes) et conséquences du recul de la biodiversité dans le milieu terrestre, en eau douce et dans le milieu marin. Tiré de IPBES (2019).2
- Figure 2 :** Nombre d'articles de journaux traitant des changements climatiques (en brun) et de la biodiversité (en vert) parus dans les médias états-uniens, canadiens et britanniques. Entre 1990 et 2016, le nombre d'articles traitant de la crise de la biodiversité n'a jamais dépassé le sommet atteint à l'occasion de la conférence de Rio de 1992 (encadré rouge). En revanche, la couverture médiatique des changements climatiques a augmenté considérablement au cours des années 2000. Adapté depuis la figure de Legagneux et al. (2018).3
- Figure 3 :** Relations entre les processus et les fonctions d'un écosystème. Les processus (**A**), fonctions (**B**) et services écosystémiques (**C**) découlent, pour la plupart, des réactions métaboliques au niveau cellulaire (**D**) des organismes vivant dans l'écosystème. Par exemple : la production d'oxygène (**i**) et la fixation du carbone (**ii**) permettent la production de tissus (**iii**) par les cellules végétales. Le processus qui découle de ces réactions métaboliques est la photosynthèse, associée à la fonction de production primaire. Cette fonction est essentielle à la mitigation des changements climatiques (fixations du carbone atmosphérique). Adapté depuis le schéma de Paterson et al. (2012).5
- Figure 4 :** Les premières relations hypothétiques entre la biodiversité et les processus écosystémiques (tiré de Naeem et al., 2002). Celles-ci présentent les relations entre la biodiversité (variable indépendante) et le nombre de processus dans l'écosystème (variable dépendante).7
- Figure 5 :** Schéma des conditions créées par la zostère favorisant le recyclage des nutriments. **1** : haut taux de sédimentation ; **2** : apports élevés en MO ; **3** : sédiment anoxique ; **4** : faible taux de resuspension ; **5** : gradient d'acidification du sédiment suivant la profondeur. Tiré de Brodersen et al. (2019).9
- Figure 6 :** Schéma généralisé des communautés d'espèces présentes dans une zosténaie typique des côtes canadiennes. **A** : Oiseaux herbivores et piscivores ; **B** : poissons démersaux ; **C** : larves et poissons juvéniles ; **D** :

mammifères prédateurs ; **E** : gros invertébrés benthiques (épifaune mobile) ; **F** : petits invertébrés benthiques et pélagiques ; **G** : invertébrés vivant dans le sédiment (endofaune) ; **H** : communauté d'épiphytes qui se développe sur les feuilles des zostères. Adapté depuis le schéma de Murphy et al. (2021). 11

- Figure 7** : Schéma généralisé des communautés d'espèces présentes dans une zosténaie typique des côtes canadiennes. **A** : Oiseaux herbivores et piscivores ; **B** : poissons démersaux ; **C** : larves et poissons juvéniles ; **D** : mammifères prédateurs ; **E** : gros invertébrés benthiques (épifaune mobile) ; **F** : petits invertébrés benthiques et pélagiques ; **G** : invertébrés vivant dans le sédiment (endofaune) ; **H** : communauté d'épiphytes qui se développe sur les feuilles des zostères. Adapté depuis le schéma de Murphy et al. (2021). **H** 13
- Figure 8** : Hétérogénéisation de la communauté benthique par la glace en zone médiolittorale. La glace se forme et emprisonne les feuilles des zostères et le sédiment. Lorsqu'elle se détache, elle arrache les végétaux, déloge les espèces et modifie la composition du sédiment. Dans les marelles, la richesse spécifique et la densité de la macrofaune sont plus faibles, la taille et la mobilité des individus sont plus élevées et les apports en matière organique sont abondants, mais plus faibles que dans les sous-habitats végétalisés. Schéma tiré de Pascal et al. (2020). 14
- Figure 9** : Carte à grande échelle des bancs de macroalgues et les herbiers de zostère avec une couverture végétale de plus de 25 % dans la baie de Rimouski, située dans l'estuaire maritime (rive sud) du Saint-Laurent. Tiré de Provencher-Nolet et al. (2023), communication personnelle, Laurence Paquette © MPO 19
- Figure 10** : Quelques principaux modes de bioturbation et leur effet sur la modification du substrat. **A** : Biodiffuseur ; **B** : convoyeur vers le haut ; **C** : convoyeur vers le bas ; **D** : régénérateur (le mode de bioturbation « modificateur de surface » n'est pas affiché sur le schéma). Tiré de Kristensen et al. (2012). 26
- Figure 11** : The outdoor experimental system (mesocosm) located in Pointe-au-Père where 18 of the cores sampled in the Rimouski eelgrass meadow were kept for two months. Each tank had a capacity of 405 L and overflowed to a discharge tank. 37
- Figure 12** : Incubation set-ups. **A**: at emersion (left), plugged on an infrared CO₂ gas analyzer, and at immersion (right), plugged on a CTD equipped with an O₂ sensor. Output and input are placed, respectively, at the top and bottom of the cylindrical chamber (V= 9,89 L, d = 20.32 cm, h = 30.4 cm). At immersion, water sampling was made on the output pipe; **B**: picture of the

set-up at emersion. The output pipe was connected to two drying columns avoiding water condensation in the gas analyzer.	39
Figure 13 : Net community production (NCP; yellow dots) and community respiration (CR; black dots) mean \pm SE measured at emersion with CO ₂ fluxes, for vegetated and barren sub-habitats, pre-exposure (T0; n = 6) and after 21 days (T+21; n = 9). Differences between groups (Tuckey test; p <0.05) are indicated with letters.	46
Figure 14 : Net community production (NCP; yellow dots) and community respiration (CR; black dots) mean \pm SE measured at immersion with O ₂ fluxes, for vegetated and barren sub-habitats, pre-exposure (T0; n = 6) and after 21 days (T+21; n = 9)..	47
Figure 15 : Nitrite and nitrate utilization under light conditions (yellow dots) and under dark conditions (black dots) mean \pm SE measured at immersion with total NO _x fluxes for vegetated and barren sub-habitats, pre-exposure (T0; n = 6) and after 21 days (T+21; n = 9).	47
Figure 16 : Phosphorous utilization under light conditions (yellow dots) and under dark conditions (black dots) mean \pm SE measured at immersion with total PO ₄ fluxes for vegetated and barren sub-habitats, pre-exposure (T0; n = 6) and after 21 days (T+21; n = 9).	48
Figure 17 : Évolution du cadre conceptuel de l'étude du BEF. À gauche, les premières théories du BEF reliaient la biodiversité (variable indépendante) au fonctionnement de l'écosystème (variables dépendantes) dans une relation de causalité sans considérer les pressions environnementales. À droite, le nouveau paradigme implique une relation bilatérale entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème et considère que les effets des pressions environnementales tant sur les fonctions de l'écosystème que sur la biodiversité. Tiré de van der Plas (2019).	58

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AG	Aboveground
BEF	Biodiversity and Ecosystem Functioning
Chl-a	Chlorophyll α
CR	Community Respiration
DW	Dry Mass
MEOPAR	Marine Environmental Observation, Prediction and Response Network
MO	Matière organique
MPB	Microphytobenthos
NCP	Net Community Production
OGSL	Observatoire Global du Saint-Laurent
SE	Standard Error
ZIP	Zone d'intervention prioritaire

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. LA BIODIVERSITE EN CRISE

La disparition d'un grand nombre d'espèces depuis le début du XXe siècle, résultant de l'accélération sans précédent des activités humaines, alerte la communauté scientifique depuis plus de 30 ans (Ceballos et al., 2015 ; Kerr et Currie, 1995 ; Leakey, 1996 ; Roberts et Hawkins, 1999). Les taux moyens d'extinction des espèces sont actuellement de 10 à 100 fois plus élevés qu'ils l'ont été dans les 10 derniers millions d'années (IPBES, 2019). Ce sont les pressions d'origine anthropique sur les habitats qui tendent à diminuer la richesse spécifique des écosystèmes et à homogénéiser les communautés (McKinney et Lockwood, 1999). Ces pressions sont multiples : la modification des habitats terrestres et marins, l'extraction et l'exploitation des ressources, les changements climatiques (acidification et réchauffement des océans), la pollution et les espèces exotiques envahissantes sont des facteurs directs qui, seuls ou combinés, causent cette extinction (IPBES, 2019 ; Pievani, 2014). Les populations humaines étant dépendantes des ressources et des services fournis par les écosystèmes (Ceballos et al., 2015 ; Ehrlich et Mooney, 1983 ; Shivanna, 2020), elles doivent agir pour limiter cette crise, sans quoi leur survie est en jeu. Mais endiguer la disparition de masse des espèces est un défi considérable dans le contexte de mondialisation. Les modèles économiques capitalistes basés sur l'extraction des ressources à des fins de croissance ne mènent pas à une utilisation durable et équitable de celles-ci (Szeman, 2017). Les facteurs menant à l'extinction des espèces (figure 1) sont le résultat du contexte et des décisions politiques et sociales des instances de gouvernance publique, mais aussi privée (IPBES, 2019).

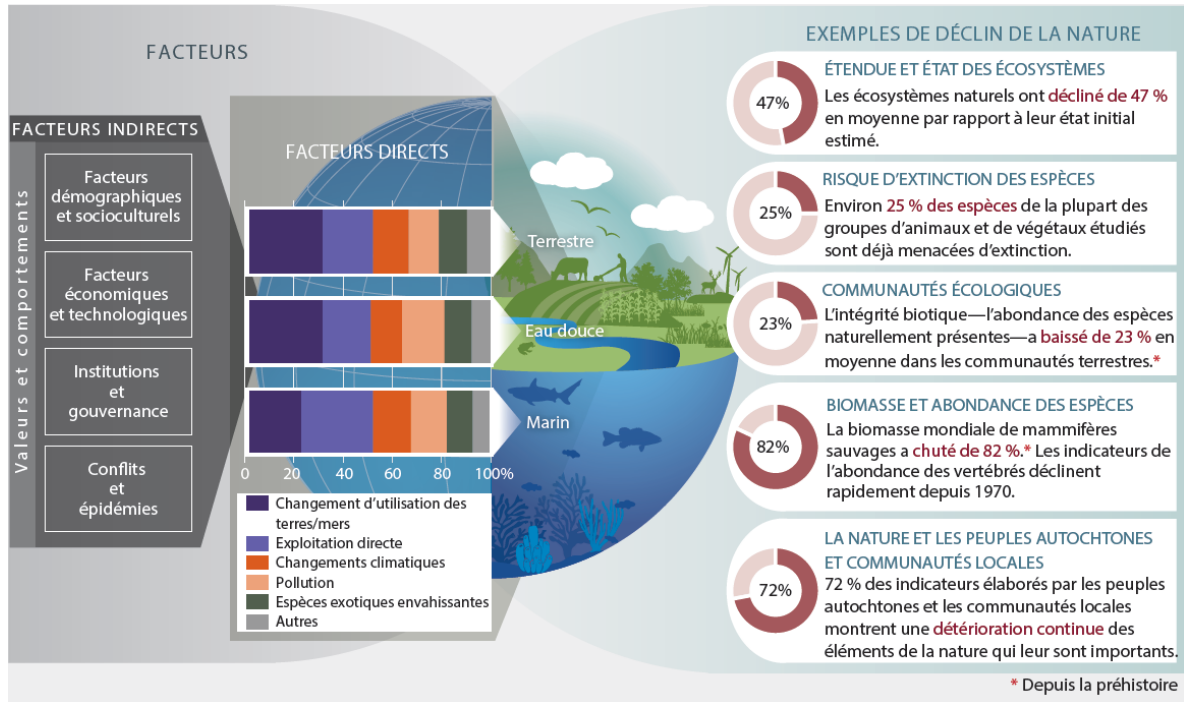


Figure 1: Schéma conceptuel des causes (directes et indirectes) et conséquences du recul de la biodiversité dans le milieu terrestre, en eau douce et dans le milieu marin. Tiré de IPBES (2019).

Néanmoins, les sommets internationaux offrent la possibilité aux décideurs du monde entier de se rassembler pour trouver des solutions et minimiser les conséquences du bouleversement climatique et de la perte de biodiversité. Une première déclaration internationale fut adoptée pour la protection de la biodiversité mondiale au Sommet de la Terre de Rio de Janeiro en 1992. Cette déclaration a mené, à l'époque, à la ratification par 168 pays de la Convention sur la diversité biologique (CDB, ONU [1993]) visant à : endiguer la perte de la biodiversité, veiller à l'utilisation durable des ressources de la planète et au partage équitable de celles-ci entre les nations. Les sommets mondiaux sur la biodiversité se sont succédé au fil des années sans nouveau consensus ni réel changement (Harrop, 2011). Des voix s'élèvent pour critiquer le manque d'ambition de ces sommets mondiaux. La primauté des intérêts économiques des pays sur le développement durable et marchandisation des écosystèmes, soutenus par la convention de 1992, sont vivement critiqués (Boisvert et Vivien, 2005 ; Guruswamy, 1999). On en dénonce aussi la nature colonialiste, puisque cette

première convention a échoué à reconnaître les droits et l'utilisation du territoire des peuples autochtones (Reimerson, 2013).

Les enjeux que pose la crise de la biodiversité sont de plus en plus présents dans le dialogue social en raison des interconnexions entre les écosystèmes et les besoins des populations humaines. Bien que les changements climatiques et la perte de la biodiversité aient des effets comparables sur les écosystèmes, la biodiversité est reléguée au second rang (Veríssimo et al., 2014). Trop souvent présentée comme la somme d'enjeux locaux et opposés à la nature globale des changements climatiques, la crise de la biodiversité reste jusqu'à tout récemment encore peu médiatisée (Legagneux et al., 2018).

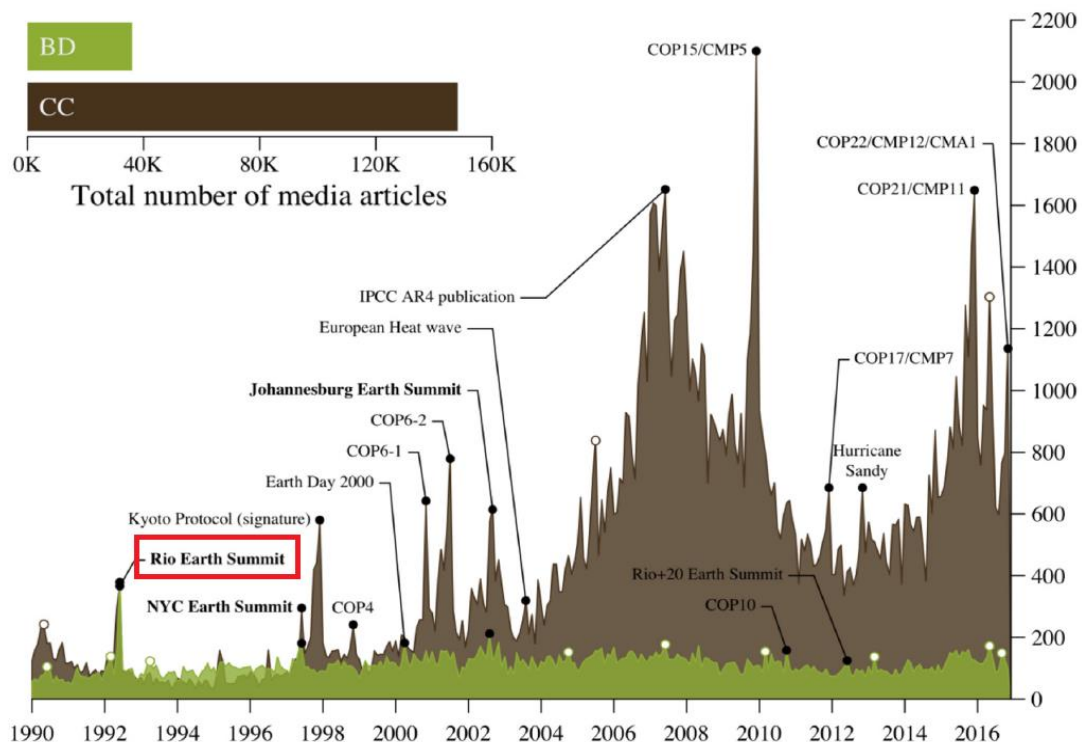


Figure 2 : Nombre d'articles de journaux traitant des changements climatiques (en brun) et de la biodiversité (en vert) parus dans les médias états-unis, canadiens et britanniques. Entre 1990 et 2016, le nombre d'articles traitant de la crise de la biodiversité n'a jamais dépassé le sommet atteint à l'occasion de la conférence de Rio de 1992 (encadré rouge). En revanche, la couverture médiatique des changements climatiques a augmenté considérablement au cours des années 2000. Adapté depuis la figure de Legagneux et al. (2018).

Récemment, la quinzième Conférence des parties sur la biodiversité (COP 15) s'est terminée, le 19 décembre 2022, par la ratification de l'accord de Kunming-Montréal (ONU, 2022). Pour la première fois depuis le premier sommet en 1992, une conférence des parties à la Convention sur la diversité biologique aboutit à un accord chiffré. Cet accord, dont l'objectif phare est de protéger et restaurer 30 % des écosystèmes d'ici l'année 2030 (cibles 2 et 3), est tantôt présenté comme un accord historique pour la protection de la biodiversité, tantôt critiqué pour son manque d'audace et l'iniquité entre les parties en ce qui a trait aux moyens dont elles disposent pour la conservation de leur territoire (Gilbert, 2022).

2. BIODIVERSITE ET FONCTIONNEMENT DE L'ECOSYSTEME

La crise de la biodiversité amène la communauté scientifique à se pencher sur une question essentielle en conservation : quels seront les impacts de la perte de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes (Johnson et al., 1996 ; Schulze et Mooney, 2012 ; van der Plas, 2019 ; Walker, 1992) ? La biodiversité est définie par la variabilité au sein de tous les organismes vivants à plusieurs échelles et dans tous les biomes, allant des gènes aux différences intra- et interespèces, jusqu'aux écosystèmes (Magurran, 2012). Il existe ainsi différentes définitions pour les biodiversités : alpha, bêta, génétique, taxonomique, ou encore fonctionnelle. Le fonctionnement, quant à lui, rassemble l'ensemble des fonctions d'un écosystème, c'est-à-dire toutes les transformations et tous les échanges de matière ou d'énergie, par des processus physiques, chimiques et biologiques, qui stabilisent et guident la trajectoire d'un écosystème dans le temps (figure 3 : Paterson et al., 2012). Plus simplement, c'est le résultat de tout ce que les organismes accomplissent dans un écosystème (Duffy, 2021b). Les sociétés humaines sont dépendantes de bon nombre de ces fonctions, qu'on nomme alors services écosystémiques (Fu et al., 2013). Par exemple, la fixation du carbone atmosphérique est un service écosystémique essentiel à la mitigation des changements climatiques (Alpert et al., 1992). Elle est intrinsèquement liée à la fonction de production primaire, soit la somme des processus liés à la photosynthèse dans l'écosystème.

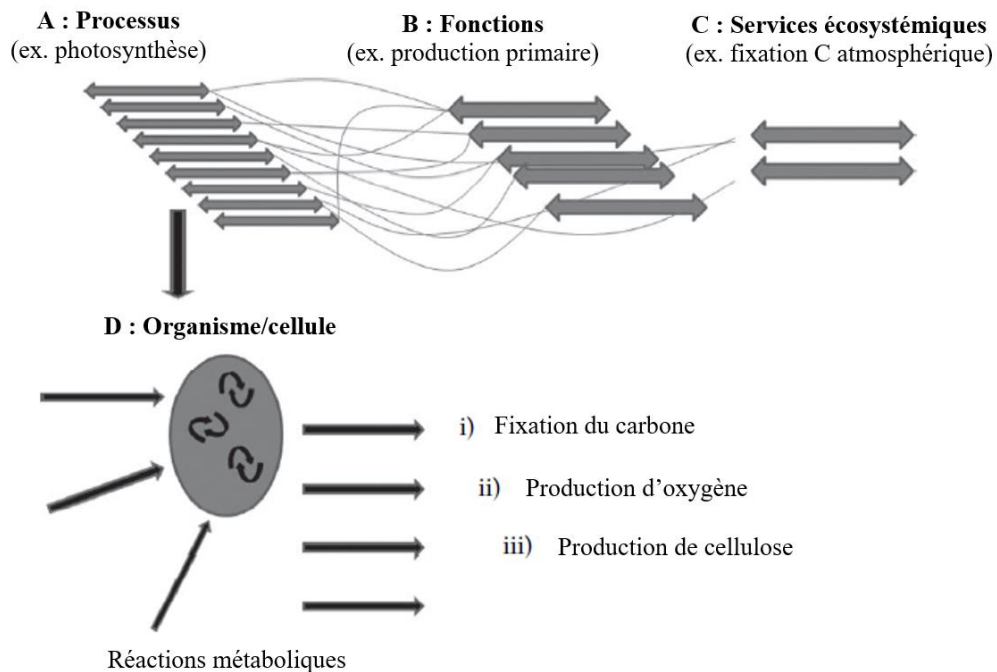


Figure 3 : Relations entre les processus et les fonctions d'un écosystème. Les processus (A), fonctions (B) et services écosystémiques (C) découlent, pour la plupart, des réactions métaboliques au niveau cellulaire (D) des organismes vivant dans l'écosystème. Par exemple : la production d'oxygène (i) et la fixation du carbone (ii) permettent la production de tissus (iii) par les cellules végétales. Le processus qui découle de ces réactions métaboliques est la photosynthèse, associée à la fonction de production primaire. Cette fonction est essentielle à la mitigation des changements climatiques (fixations du carbone atmosphérique). Adapté depuis le schéma de Paterson et al. (2012).

Le fonctionnement des écosystèmes peut être évalué en utilisant deux approches, aux échelles opposées : l'approche réductionniste et l'approche holistique. L'approche réductionniste cherche à faire la somme de chacune des capacités et des interactions propres à la contribution individuelle des organismes dans l'écosystème (Paterson et al., 2012). À la manière de la niche écologique de Hutchinson (Naeem et al., 2002), la capacité d'un organisme à contribuer au fonctionnement s'exprime par un espace multidimensionnel dont le volume est la somme de ses capacités (Naeem et al., 2002 ; Petchey et al., 2009). Rapidement, cette approche est limitée par les calculs du fonctionnement immensément complexes additionnant la contribution au fonctionnement de chacun de compartiments de

l'écosystème. À l'inverse, l'approche holistique considère l'écosystème comme un tout, une boîte noire dans laquelle se transforment l'énergie et la matière (Paterson et al., 2012). On considère donc le fonctionnement comme la différence entre les intrants et les extrants de l'écosystème. Cette approche comporte elle aussi ses limites : elle occulte la plasticité comportementale et fonctionnelle des organismes variant sous les pressions environnementales.

Au cours des années 1990, le nombre de publications traitant de biodiversité et de fonctionnement des écosystèmes, mais aussi du lien entre les deux, n'a cessé d'augmenter (Naeem et al., 2002). L'approche biodiversité-fonctionnement de l'écosystème (BEF) était en plein essor. On a ainsi tenté de définir un cadre conceptuel pour étudier les relations qui unissent la diversité et la richesse spécifique d'un écosystème à son fonctionnement et sa productivité (Baskin, 1994 ; Davis et Hoffman, 1994 ; Grime, 1997 ; Loreau et al., 2001 ; Ogden et al., 1994). Les premières hypothèses du BEF avancent une relation directe entre la biodiversité taxonomique, définie comme la variable indépendante, et le fonctionnement, défini comme la variable dépendante, sans que cette relation soit nécessairement linéaire (figure 4 ; Naeem et al., 2002). Bien qu'il n'y ait pas de consensus à ce sujet, le plus souvent on stipule qu'une grande diversité taxonomique optimiserait le fonctionnement et la productivité d'un écosystème (Cardinale et al., 2000 ; Johnson et al., 1996).

Alors que des espèces clés assurent des fonctions qui leur sont propres, d'autres fonctions sont assurées par plusieurs taxons simultanément (Elmqvist et al., 2003 ; Hooper et al., 2005 ; Johnson et al., 1996). Des fonctions sont donc redondantes au niveau des taxons, ce qui limite rapidement le recours à la diversité taxonomique comme seul proxy du fonctionnement de l'écosystème (Walker 1992). C'est pourquoi certains écologistes se tournent vers la diversité fonctionnelle (Grime, 1997 ; Hooper et al., 2005 ; Loreau et al., 2001) avec comme unité de base non pas les espèces, mais les traits fonctionnels (Martini et al., 2020). Les traits fonctionnels sont définis comme les caractéristiques morphologiques, physiologiques, phénologiques, structurelles ou comportementales qui influencent la performance ou la valeur adaptative des individus (Nock et al., 2016 ; Petchey et

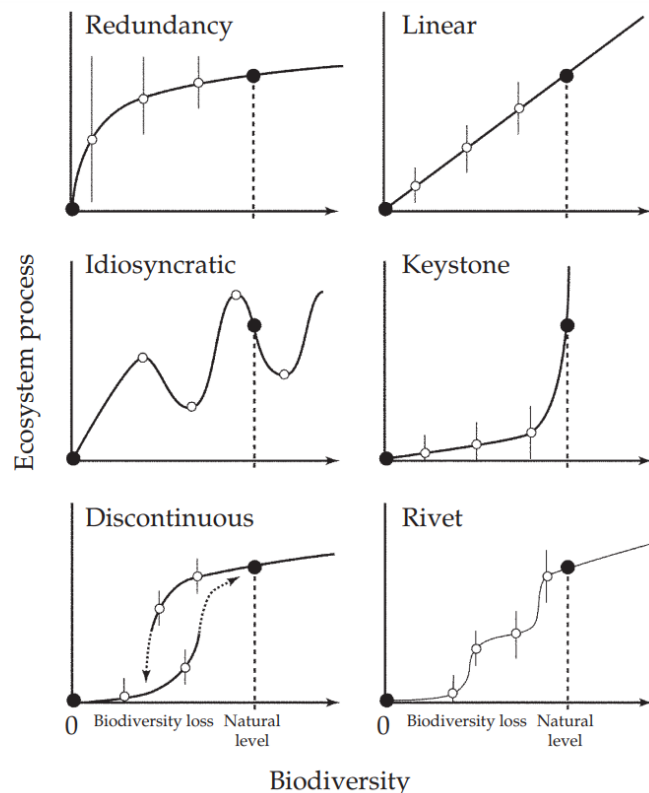


Figure 4 : Les premières relations hypothétiques entre la biodiversité et les processus écosystémiques (tiré de Naeem et al., 2002). Celles-ci présentent les relations entre la biodiversité (variable indépendante) et le nombre de processus dans l'écosystème (variable dépendante).

Gaston 2006 ; Weiss et Ray 2019). Ils relient la contribution et le devenir des organismes aux fonctions de l'écosystème (Martini et al., 2020 ; Violle et al., 2014). Ces traits se distinguent en deux catégories : les *traits effet* et les *traits de réponse* (Duffy, 2021b). Les traits effet sont les caractéristiques qui affectent le fonctionnement de l'écosystème (par ex. : l'oxygénation des sédiments par des espèces bioturbatrices) alors que les traits réponses résultent des pressions et des conditions environnementales sur les individus (par ex. : la taille est espèces bioturbatrices contraintes par la densité des réseaux racinaires) (Lavorel et Garnier, 2002). Contrairement à l'utilisation seule de la taxonomie, une approche basée sur les traits fonctionnels permettrait de mieux estimer ou prédire les fonctions écologiques assurées par l'écosystème abritant les organismes porteurs de ces traits (Levine 2016; van der Plas 2019). Le recours à la diversité fonctionnelle permet aussi de faire le compromis entre les approches

réductionniste et holistique du fonctionnement mentionnées plus tôt. Catégoriser les organismes par groupes fonctionnels permet de conserver les informations essentielles au fonctionnement (Díaz et al., 2009), sans toutefois complexifier le calcul de leur contribution (Hooper et al., 2005) ni devoir identifier les individus à l'espèce (Martini et al., 2021). Établir les liens entre les traits fonctionnels et le fonctionnement global de l'écosystème permet donc de s'attaquer à trois questions centrales en écologie (Martini et al., 2020) : Quels sont les processus qui régissent le fonctionnement et la structure de l'écosystème ? Quels patrons écologiques (p. ex : liens de causalité généralisés) ressortent à différentes échelles spatio-temporelles ? Comment l'écosystème est-il en mesure de s'adapter à différentes perturbations ? Les études sur la biodiversité et le fonctionnement se sont intéressées aux écosystèmes terrestres (Loreau et al., 2002) davantage qu'aux écosystèmes marins ou aquatiques (van der Plas, 2019). Néanmoins, les méthodes et les concepts du BEF se sont développés en écologie marine (Boyé et al., 2019 ; Solan et al., 2012), particulièrement dans les écosystèmes côtiers comme les herbiers marins (Duffy, 2006).

3. LES HERBIERS COTIERS

Les zostéraiés sont les herbiers marins les plus répandus dans l'hémisphère nord des côtes tempérées jusqu'à l'Arctique (Short, 2003 ; Short et al., 2007). La zostère marine (*Zostera marina*) est une plante à fleurs d'eaux marines et saumâtres, commune dans les baies et les estuaires, et fait partie du seul groupe de plantes angiospermes dont le cycle de vie complet se déroule en milieu aquatique ou marin (Duffy, 2021a). On considère les zostères comme des espèces ingénieuses puisqu'elles forment de grands herbiers qui modifient les conditions abiotiques et biotiques de l'habitat (Jones et al., 1994 ; Orth et al., 2006). Ces herbiers, aussi appelés prairies sous-marines, se développent dans les zones médiolittorales et infralittorales de substrat meuble. Les zostères poussent à des profondeurs inférieures à 20 mètres où la lumière est abondamment disponible, ce qui permet une forte production primaire et secondaire de l'écosystème (Duffy, 2021a), et des ratios de

production/respiration allant jusqu'à 1,55 (Duarte et al., 2010). Les herbiers de zostère sont des écosystèmes à carbone bleu, en raison de leur capacité à capter, à stocker et à séquestrer le carbone (Röhr et al., 2018). L'imposante canopée des herbiers atténue l'action des vagues (Ganthy et al., 2015), favorisant la sédimentation des particules en suspension (Terrados et Duarte, 2000 ; Wilkie et al., 2012) et les apports en matière organique (MO) dans le sédiment, et diminuant la turbidité de l'eau (Brodersen et al., 2019 ; Ward et al., 1984). Cette capacité de piégeage dépend de la densité des plants (figure 5). À titre d'exemple, Van Katwijk et al., (2010) a démontré qu'un recouvrement de plus de 35 % de *Z. marina* favorise l'apport en nutriments et le dépôt des particules fines dans le sédiment. De la même manière, le dense réseau racinaire stabilise le sédiment tout en aidant à la rétention de la MO dans le sédiment (Marbà et al., 2006). Les conditions anoxiques des sédiments permettent l'enrichissement du sédiment en MO, stimulent l'activité bactérienne et favorisent le recyclage des nutriments (Brodersen et al., 2019 ; Welsh et al., 2000). Le carbone, le phosphate et le nitrate sont considérés comme les éléments majeurs essentiels au développement des zostères (Romero et al., 2006). Ainsi, l'utilisation de ces nutriments est une fonction importante assurée par les herbiers marins, soulignant leur rôle clé dans les cycles biogéochimiques côtiers (Delgard, 2013).

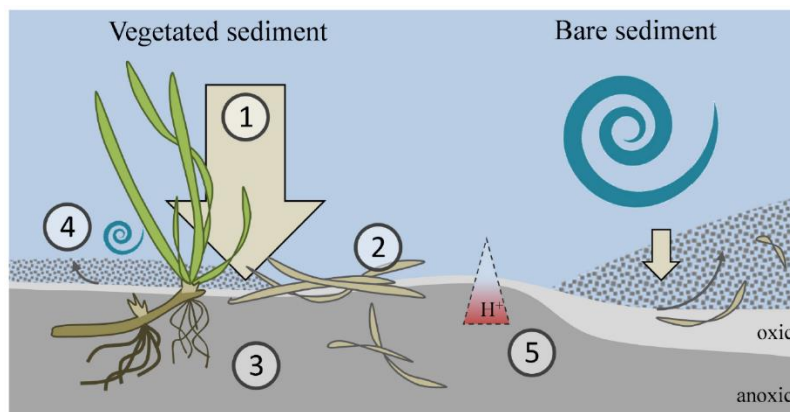


Figure 5 : Schéma des conditions créées par la zostère favorisant le recyclage des nutriments. **1** : haut taux de sédimentation ; **2** : apports élevés en MO ; **3** : sédiment anoxique ; **4** : faible taux de resuspension ; **5** : gradient d'acidification du sédiment suivant la profondeur. Tiré de Brodersen et al. (2019).

En plus de modifier les conditions abiotiques de l'environnement, les zostérites offrent une variété de structures favorables aux espèces qui les fréquentent. Le feuillage dense de la zostère offre un site essentiel d'alimentation et de reproduction pour plusieurs espèces d'invertébrés benthiques (Braeckman et al., 2010 ; Dierssen et al., 2010 ; Wong, 2018; Wong et Dowd, 2015) et de poissons (Adams, 1976 ; Gregory, 2004 ; Scheinet al., 2012) (figure 6). La structure complexe des herbiers offre aussi bien une abondante source de proies pour les espèces de poissons-fourrages qu'un refuge essentiel au développement et à la survie des larves et des juvéniles (Joseph et al., 2013). Selon Renkawitz et al. (2011), le taux d'alimentation des individus juvéniles de morue du Groenland (*Gadus ogac*) et de merluche blanche (*Urophycis tenuis*) vivant dans les aires végétalisées par la zostère était plus élevé que celui des individus vivant au-dessus du simple sédiment nu. Les herbiers marins sont aussi reconnus pour être essentiels au renouvellement et au maintien des stocks d'espèces commerciales (Bertelli et Unsworth, 2014) comme la morue atlantique (*Gadus morhua*) (Furness et Unsworth, 2020 ; Lilley et Unsworth, 2014), le merlan (*Merlangius merlangus*) (Furness et Unsworth, 2020), ainsi que le saumon du pacifique (*Oncorhynchus spp*) et le hareng du Pacifique (*Clupea pallasii*) (Plummer et al., 2013). Enfin, les herbiers de zostères sont des aires d'alimentation pour la faune aviaire qu'elle soit locale ou migratrice. C'est notamment le cas pour le foulque macroule (*Fulica atra*), le canard colvert (*Anas platyrhynchos*), le canard pilet (*Anas acuta*), la sarcelle d'hiver (*Anas crecca*), le fuligule milouin (*Aythya ferina*), le cygne tuberculé (*Cygnus olor*) (Nienhuis et Groenendijk, 1986), la bernache cravant (*Branta bernicla*) (Ganter, 2000 ; Nienhuis et Groenendijk, 1986) et la bernache du Canada (*Branta canadensis*) (Rivers et Short, 2007).

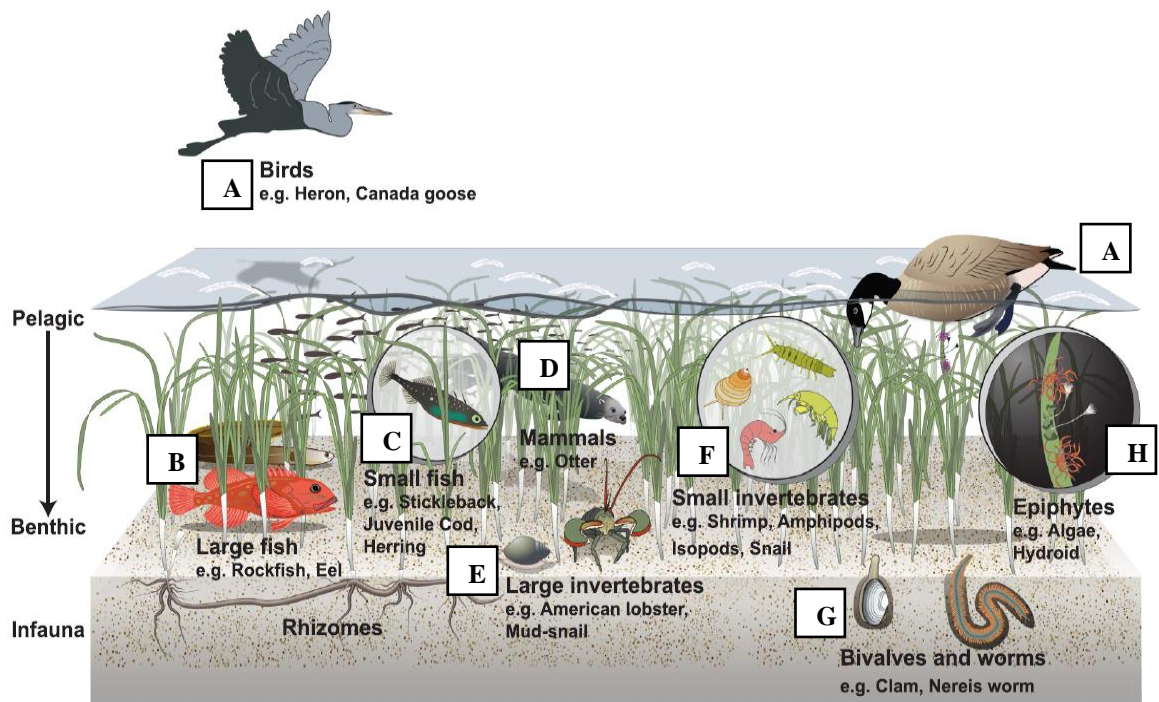


Figure 6 : Schéma généralisé des communautés d'espèces présentes dans une zosténaie typique des côtes canadiennes. **A** : Oiseaux herbivores et piscivores ; **B** : poissons démersaux ; **C** : larves et poissons juvéniles ; **D** : mammifères prédateurs ; **E** : gros invertébrés benthiques (épifaune mobile) ; **F** : petits invertébrés benthiques et pélagiques ; **G** : invertébrés vivant dans le sédiment (endofaune) ; **H** : communauté d'épiphytes qui se développe sur les feuilles des zostères. Adapté depuis le schéma de Murphy et al. (2021).

Ainsi, on considère les herbiers de zostères comme des *hot spot* de biodiversité : ces écosystèmes sont reconnus au Canada pour leur haute importance écologique (MPO, 2009). Les espèces d'oiseaux, de poissons et d'invertébrés dépendent étroitement des fonctions de ces écosystèmes si bien que la perturbation des herbiers et la perte de biomasse de zostère ont des effets délétères sur les communautés côtières. Par exemple, Seymour et al. (2002) soulignent que l'effondrement de l'herbier de zostère marine dans le havre d'Antigonish, en Nouvelle-Écosse, a grandement affecté les populations d'oiseaux. En effet, suite à une perte de biomasse de 95 % entre l'année 2000 et 2001, la population de bernaches du Canada, qui se nourrit des feuilles de zostère, et la population de garrot à œil d'or (*Bucephala clangula*),

qui se nourrit des invertébrés présents dans l’herbier, ont diminué de moitié en 2001 par rapport aux évaluations de 1998-2000.

Suivant la tendance des trois dernières décennies, la superficie et la biomasse des herbiers marins sont en déclin à l’échelle mondiale (Burkholder et al., 2007 ; Ceccherelli et al., 2018 ; Duarte, 2002; Duarte et Chiscano, 1999 ; Eriander et al., 2016 ; Hauxwell et al., 2003 ; Orth et al., 2006 ; Waycott et al., 2009). Short et al. (2011) relèvent pour l’année 2007 une diminution de 1,4 % par an de la superficie mondiale de *Z. marina*. Les causes de ces pertes massives, qu’elles soient uni- ou multifactorielles, sont multiples et ont des intensités variables selon les régions. Les apports élevés en nutriments, la diminution de la qualité de l’eau, l’eutrophisation, les espèces invasives, le dérèglement du climat, les maladies (notamment causée par *Labyrinthula zosterae* aussi appelée *seagrass wasting disease*) et la fragmentation de l’habitat sont des facteurs qui contribuent à la régression généralisée des herbiers (Hanson, 2004; Murphy et al., 2021; Murphy et al., 2019; Short et Burdick, 1996 ; Short et al., 1995; Short et al., 1987; Zimmerman et al., 2015; Zimmerman et al., 1995). Au Canada, le statut des herbiers de zostère est variable selon les régions. On constate que certains sont stables ou en croissance sur la côte pacifique, à l’est dans l’estuaire maritime et dans le nord du golfe du Saint-Laurent et au large de Terre-Neuve (Martel et al., 2009 ; MPO, 2009 ; Murphy et al., 2021 ; Murphy et al., 2019). Mais dans les Maritimes, le portrait est tout autre. En Nouvelle-Écosse, le crabe vert (*Carcinus maenus*, Linnaeus, 1758) est une espèce invasive venue d’Europe qui détruit le réseau racinaire des herbiers en fouillant pour trouver ses proies. On l’estime être une des causes de l’effondrement des herbiers dans cette région (Malyshev et Quijón, 2011 ; Matheson et al., 2016). Dans le havre de Tracadie (NE), le crustacé détruit jusqu’à 890 kg de biomasse de *Z. marina* par jour (Garbary et al., 2004). Au Québec, les zostérais subarctiques de la baie James présentent des signes de déclin depuis les années 1980 et 1990 (Lalumière et al., 1994 ; Leblanc et al., 2022). On estime que le déclin dans cette région serait principalement causé par les changements climatiques et par le développement des centrales hydro-électriques sur les tributaires de la baie (Leblanc et al., 2022). Gouvernement et organismes régionaux s’affairent à protéger et à restaurer ces écosystèmes (Bachand et al., 2017 ; ECCC, 2018, 2020 ; Joubert et al., 2012), mais il reste

difficile de prévenir leur déclin puisque les pressions sur ces écosystèmes sont multiples et sont aussi bien d'origine anthropique que d'origine naturelle.

4. LES HERBIERS COTIERS EN REGION BOREALE ET SUBARCTIQUE

Sur le littoral, les végétaux de la zone médiolittorale sont exposés à des stress naturels ponctuels et périodiques : l'exposition à l'air induit un risque de dessiccation, le fort hydrodynamisme, le stress lumineux et osmotique, les variations rapides de la température (Davison et Pearson, 1996). En région boréale et subarctique, la glace de mer s'ajoute aux composantes environnementales qui font pression sur les écosystèmes. Le couvert de glace hivernal influence la dynamique et le paysage des écosystèmes côtiers (Barnes et al., 1984 ; Byrne et Dionne, 2002 ; Eicken, 1992 ; Robertson et Mann, 1984). Son effet sur le

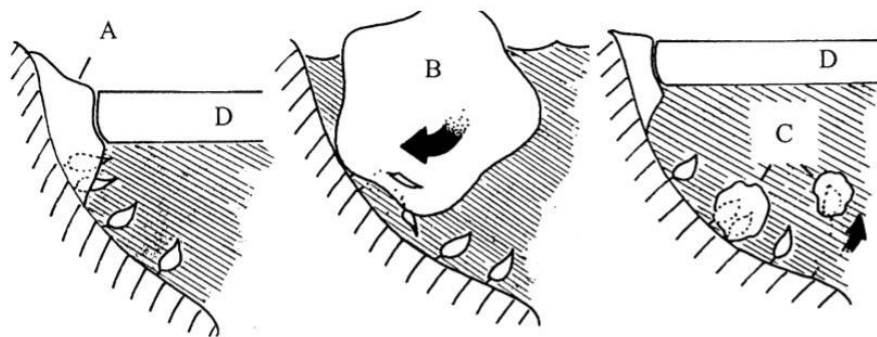


Figure 7 : Effets de la glace sur la communauté benthique. **A :** La glace se forme et s'accroche directement sur le sédiment et les macrophytes ; **B :** la glace non fixe ou détachée racle et détruit le benthos ; **C :** en se détachant, le pied de glace arrache les macrophytes ; **D :** la glace se forme rapidement en surface (*fast ice*) et peut protéger le littoral du froid et du vent. Tirée de Barnes (1999).

compartiment benthique varie selon la continuité (ou la discontinuité) du couvert et en fonction des conditions de formation et de fonte de la glace (figure 7). Une banquise fixe et continue qui couvre une grande superficie de la zone côtière protège les communautés du stress des vagues et du vent (Scrosati, 2020) et prévient l'exposition aux températures extrêmes (Scrosati et Eckersley, 2007 ; Scrosati, 2022). Cependant, dès qu'il devient mobile

ou qu'il se fragmente, le pied de glace a des effets néfastes sur les espèces et des écosystèmes benthiques. Il peut déloger la faune benthique (Conlan et al., 1998), arracher les macrophytes et modifier la couche superficielle de sédiment (Petzold et al., 2014).

Sea ice increases benthic community heterogeneity in a seagrass landscape

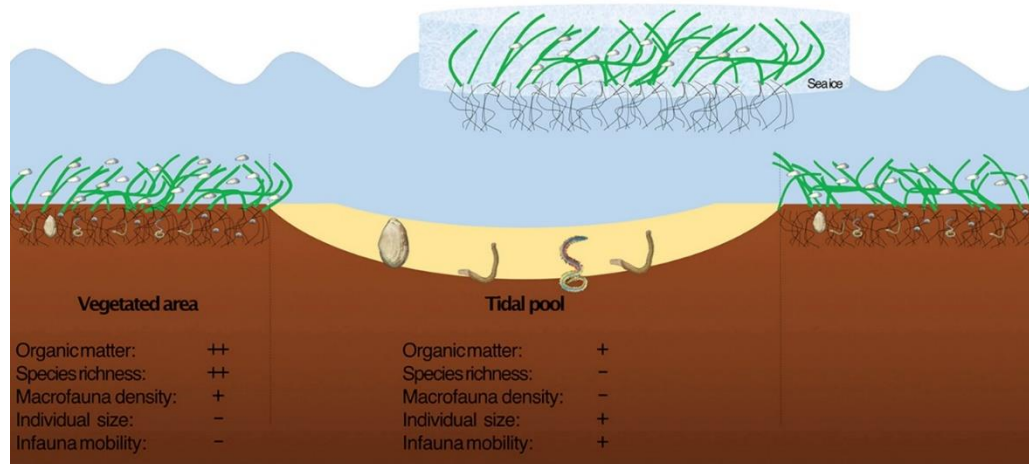


Figure 8 : Hétérogénéisation de la communauté benthique par la glace en zone médiolittorale. La glace se forme et emprisonne les feuilles des zostères et le sédiment. Lorsqu'elle se détache, elle arrache les végétaux, déloge les espèces et modifie la composition du sédiment. Dans les marelles, la richesse spécifique et la densité de la macrofaune sont plus faibles, la taille et la mobilité des individus sont plus élevées et les apports en matière organique sont abondants, mais plus faibles que dans les sous-habitats végétalisés. Schéma tiré de Pascal et al. (2020).

Dans les herbiers intertidaux, le passage de la glace laisse derrière lui de nouvelles zones de sédiment nu (par ex : marelles et chenaux ; figure 8). Les marelles sont des sous-habitats de l'herbier composé de sédiment nu, où toute la végétation incluant les racines a été arrachée (Pascal et al., 2020). Ces nouveaux habitats de sédiment nu sont le plus souvent colonisés par les espèces de la faune benthique mobile et opportuniste (Barnes et Clarke, 1995), alors que la recolonisation par la zostère s'y fait plus lentement (Pascal et al., 2020). Les basses températures et la nature périodique du raclage réduisent les possibilités de retour à l'état initial dans ces écosystèmes (Gutt, 2001 ; Gutt et Starmans, 2001). Les herbiers intertidaux boréaux et subarctiques sont un paysage hétérogène modelé par la glace où les espèces, réparties en agrégats, et les conditions environnementales varient à l'échelle des sous-habitats (Pascal et al., 2020).

La biodiversité dans les écosystèmes fragmentés par la glace fait déjà l'objet de nombreuses publications (Barnes, 1999 ; Barnes et Clarke, 1995 ; Barnes et Hendy, 2015 ; Camillini et al., 2021 ; Conlan et al., 1998 ; Pascal et al., 2020 ; Smale et al., 2007). Cependant, leur fonctionnement, général et à l'échelle des habitats, est encore peu documenté. Considérant les relations étroites entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, il est pertinent d'étudier les herbiers marins boréaux fragmentés par la glace à travers le prisme du BEF. Cette approche permet de quantifier le rôle des différentes espèces dans la dynamique écosystémique (Petchey et Gaston 2006) et offre des outils supplémentaires pour leur conservation (Schwartz et al., 2000).

5. OBJECTIFS DU PROJET

L'objectif principal du projet est d'établir des liens entre la biodiversité fonctionnelle et le fonctionnement global dans un paysage marin boréal hétérogène, comportant des sous-habitats végétalisés et de sédiment nu : l'herbier de zostère marine (*Zostera marina*) de Rimouski. Ce travail de recherche est découpé en trois sous-objectifs : (1) définir la diversité taxonomique et la diversité fonctionnelle de la communauté benthique de l'herbier de Rimouski, pertinentes pour la caractérisation des fonctions écologiques de cet écosystème ; (2) mesurer expérimentalement le fonctionnement de la communauté de zostères, en ciblant particulièrement les fonctions de production, respiration et utilisation des nutriments ; (3) explorer les relations entre diversité-fonctionnement, à travers des régressions linéaires, entre les traits fonctionnels de la communauté (mesurés au sous-objectif 1) et le fonctionnement (mesuré au sous-objectif 2). Les données de ce projet sont analysées en comparant des zones densément végétalisées aux zones perturbées par la glace, considérant ainsi la nature fragmentée de l'herbier.

6. HYPOTHESES DE TRAVAIL

Hypothèse 1 : la diversité taxonomique sera plus faible dans les zones de sédiment nu (perturbées par la glace) que dans les zones végétalisées. La glace a pour effet de déplacer les organismes benthiques (Bergeron et Bourget, 1986 ; Petzold et al., 2014), et d'arracher la zostère marine, qui maintient des conditions environnementales essentielles à certaines espèces de la communauté (Pascal et al., 2020).

Hypothèse 2 : la fragmentation amènera un affaiblissement, voire une perte, de fonctions dans l'herbier : les fonctions qui sont assurées dans les aires végétalisées seront fortement diminuées ou perdues dans les zones de sédiment nu créées par le raclage de la glace.

Hypothèse 3 : les traits fonctionnels associés aux zostères seront les mieux corrélés au fonctionnement considérant le rôle structurant de cette espèce ingénieure pour l'herbier.

Afin de tester ces hypothèses, des échantillons de la communauté de l'herbier ont été récoltés dans les deux sous habitats de l'herbier : les marelles de sédiment nu (où la zostère est complètement arrachée par la glace) et les aires densément végétalisées (non perturbées par la glace). La diversité taxonomique et fonctionnelle retrouvée dans ces échantillons est présentée dans le premier chapitre de ce mémoire et répond au sous-objectif 1. Les traits présentés dans ce chapitre ont été recensés à partir de bases de données et de la littérature scientifique. Ce premier chapitre est rédigé en français. Il ne teste pas spécifiquement une hypothèse du projet, mais il présente un travail essentiel à la réalisation du projet et agit à titre de préambule au chapitre 2. Le chapitre 2 répond aux sous-objectifs 2 et 3 et prend la forme d'un article scientifique rédigé en anglais. Il compare les caractéristiques de la communauté entre les habitats afin de tester l'hypothèse 1. Il compare le fonctionnement de la communauté (déterminé via des flux d'oxygènes de carbone et de nutriments) entre les habitats afin de tester l'hypothèse 2. Et il présente les relations entre le fonctionnement et certains traits de la communauté à l'aide de modèles linéaires afin de tester l'hypothèse 3.

CHAPITRE 1

DESCRIPTION DE LA COMMUNAUTÉ BENTHIQUE PRÉSENTE DANS LE SITE D'ÉCHANTILLONNAGE DE L'HERBIER DE ZOSTÈRE DE RIMOUSKI

1.1 RESUME

Ce chapitre présente l'aire d'étude et le travail de recherche réalisé en amont de la phase expérimentale du projet, soit une revue des espèces et des traits fonctionnels qu'il était plausible de retrouver dans l'herbier de zostère de Rimouski, ainsi que l'ensemble des taxons qui ont été identifiés dans les échantillons prélevés durant l'été 2021. Les individus récoltés ont été identifiés au plus bas niveau taxonomique possible à l'aide de clés dichotomiques. Enfin, les traits fonctionnels recensés dans la littérature et sur les banques de données disponibles en ligne ont été attribués à chacun des taxons identifiés dans les échantillons de l'herbier. Plusieurs de ces traits étaient portés par plus d'un taxon, ce qui indique la présence de redondance fonctionnelle au sein de la communauté.

Le travail réalisé dans le cadre de ce chapitre est essentiel pour la compréhension de l'article *Functional redundancy of primary producers mitigates function loss in an ice-scoured eelgrass meadow (Zostera marina, Linnaeus 1785)*, présenté au chapitre 2 de ce mémoire. De plus, les données de diversité taxonomique et de diversité fonctionnelle décrites ici seront analysées par Elliot Dreujou, chercheur postdoctoral à l'Institut des sciences de la mer de Rimouski, dans le cadre d'une publication qui traite spécifiquement de la diversité fonctionnelle de l'herbier de Rimouski.

1.2 DESCRIPTION DE LA COMMUNAUTE BENTHIQUE DE L'HERBIER DE ZOSTERE DE RIMOUSKI

1.2.1 Introduction

Situé sur un territoire fréquenté et traditionnellement utilisé par les Premières Nations Wolastoqiyik-Wahsipekuk et Mi'kmaw et dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent, l'herbier de zostère de Rimouski s'étend dans la zone médiolittorale de la baie de Rimouski jusqu'à l'île Saint-Barnabé (figure 9) sur une aire de 2,4 km sur 3,6 km (Joubert et Bruaux, 2009) et, de manière discontinue, vers l'est jusqu'à l'anse de Pointe-au-Père. L'herbier de Pointe-au-Père fait partie de la Réserve nationale de faune de Pointe-au-Père depuis 1986 (ECCC, 2018) en plus d'être considéré comme une Zone Importante pour la Conservation des Oiseaux (ZICO). Malgré son accessibilité et la proximité de plusieurs organismes scientifiques, peu de travaux de recherche en écologie ont été réalisés et publiés au sujet

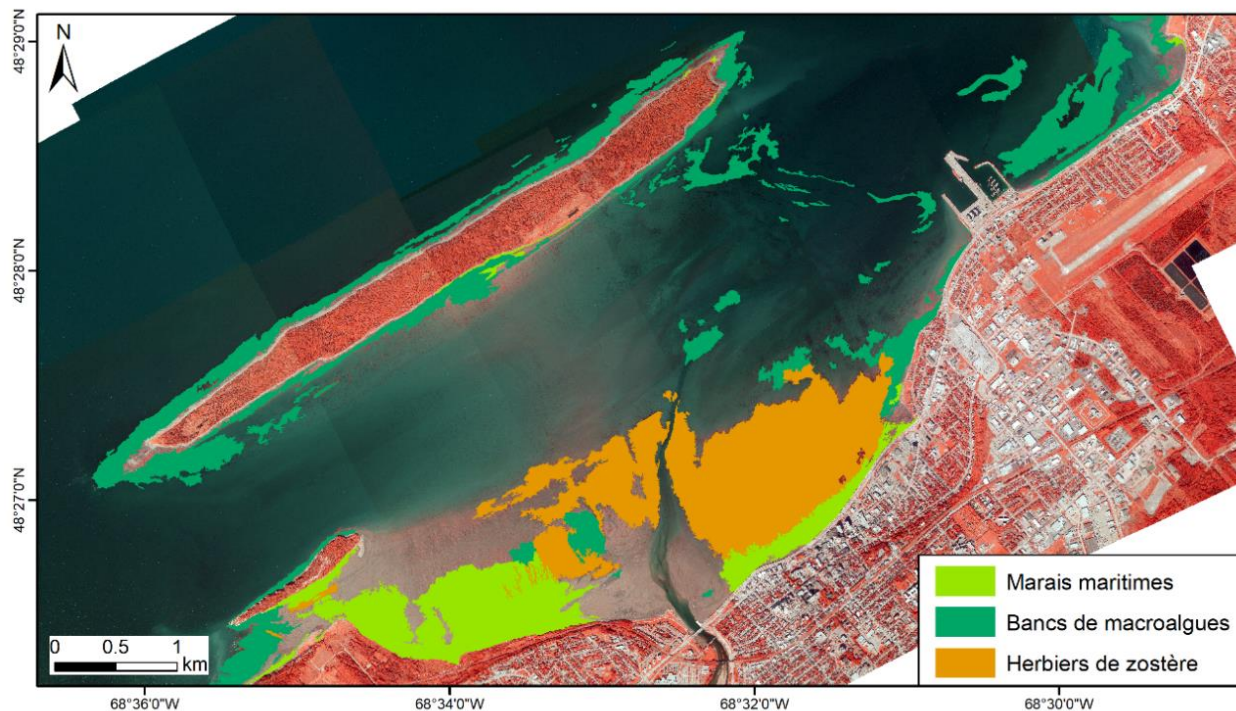


Figure 9 : Carte à grande échelle des bancs de macroalgues et les herbiers de zostère avec une couverture végétale de plus de 25 % dans la baie de Rimouski, située dans l'estuaire maritime (rive sud) du Saint-Laurent. Tiré de Provencher-Nolet et al. (2023), communication personnelle, Laurence Paquette © MPO

de l'herbier situé dans la baie de Rimouski (Bachand et al., 2017 ; Joubert et al., 2012). Sommairement, pour l'ensemble de ces zones moins d'une dizaine de rapports gouvernementaux (ECCC, 2018) ainsi que quelques rapports de travaux de terrain des organismes locaux de protection et restauration des écosystèmes tel que le comité ZIP du Sud-de-l'Estuaire (Joubert, 2016 ; Joubert et al., 2012) ont été publiés depuis l'inventaire des espèces de la faune benthique de Desrosiers et Brêthes (1984).

Ce chapitre permet de répondre au premier sous-objectif du projet, soit de déterminer la diversité taxonomique et fonctionnelle actuelle dans l'herbier à zostère de Rimouski, sur notre zone d'étude. Pour cela, la diversité taxonomique au sein de l'herbier a dû être déterminée et les traits fonctionnels associés aux espèces présentes ont été assignés d'après une revue de littérature sur la diversité fonctionnelle et taxonomique des herbiers de l'est du Canada. Les traits fonctionnels sont les caractéristiques des individus qui ont un effet sur le fonctionnement de l'écosystème (Nock et al., 2016; Petchey et Gaston, 2006 ; Weiss et Ray, 2019). Ils sont considérés comme unité de base de la diversité fonctionnelle puisqu'ils relient la contribution des organismes aux différentes fonctions de l'écosystème (Martini et al., 2020 ; Nock et al., 2016; Violle et al., 2014).

1.2.2 Méthode

En amont de l'échantillonnage, les espèces dont on soupçonnait la présence dans l'herbier de Rimouski ont été listées en vue d'établir une liste de traits fonctionnels associés. Une revue de la documentation scientifique sur les communautés benthiques des herbiers marins de l'est du Canada (Cullain et al., 2018 ; Namba et al., 2018 ; Schmidt et al., 2017 ; Wong, 2018) a permis de dresser une liste de base de l'épifaune et l'endofaune benthique des herbiers de *Zostera marina* nord-atlantiques. Les travaux de Desrosiers et Brêthes (1984), réalisés sur la même aire d'étude que ce projet, ont permis de réduire cette liste à la macrofaune potentiellement présente dans l'herbier de Rimouski. D'autres taxons se sont ajoutés à la liste — relativement aux données d'identification fournies par Christel Blot, finissante à la maîtrise à l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) sous la direction de Mathieu Cusson — eux aussi identifiés dans l'herbier de zostère marine de Rimouski (Christel Blot, communication personnelle 2020). Finalement, la présence de

l'ensemble des taxons recensés dans la documentation scientifique a été contre-vérifiée suivant l'inventaire de Brunel et al., (1998) puis réduite aux espèces dont l'aire de répartition et l'habitat correspondent à ceux de l'herbier de Rimouski.

Le choix et la catégorisation des traits fonctionnels des espèces répertoriées se basent sur des travaux traitant de la diversité fonctionnelle en zone côtière (Boyé et al., 2019 ; Braeckman et al., 2010) et dans l'est du Canada (Cullain et al., 2018 ; Namba et al., 2018 ; Schmidt et al., 2017 ; Wong et Dowd, 2015). Afin de compléter les informations retenues dans les articles consultés, une partie de l'attribution des traits fonctionnels s'est effectuée à partir de banques de données libres d'accès cataloguant les espèces marines ainsi que leurs caractéristiques fonctionnelles (*Marines Species Biological and Ecological traits* ; *Word Register of Marines Species*, WoRMS et *Encyclopedia of Life*, EOL). Au total, 7 traits fonctionnels et 40 modalités ont été retenues (voir tableau 1).

Tableau 1 : Liste des traits et des modalités retenues pour la caractérisation de la diversité fonctionnelle de l’herbier de zostère de Rimouski.

Trait	Modalités
Taille adulte maximale (mm)	<2 2 à 5 5 à 10 10 à 50 50 à 100 100 à 200 >200
Mode d'alimentation	Déposivore Suspensivore Brouteur Prédateur Charognard/opportuniste Autotrophe
Mode de déplacement	Rampant Fouisseur Nageur Tubicole Fixe
Mode de bioturbation	Aucune Modificateur de surface Biodiffuseur Convoyeur vers le haut Convoyeur vers le bas Régénérateur
Groupe fonctionnel	Épifaune mobile Épifaune sessile Endofaune Épiphyte Necton Macrophyte
Structure	Calcaire > calcite Calcaire > calcium amphotère Calcaire > carbonate de calcium Calcaire > calcite haute en magnésium Calcaire > Aragonite Chitine Cellulose
Squelette	Endosquelette Squelette hydrostatique Exosquelette

La liste d'espèces présentée dans ce chapitre correspond aux taxons retrouvés dans l'ensemble des carottes prélevées dans l'herbier lors de l'échantillonnage de l'été 2021 (méthode complète de la récolte, voir chapitre 2, p. 36). En résumé, 28 carottes de 4,86 à 6,48 litres ont été prélevées aléatoirement à l'intérieur d'une aire approximative de 100 x 100 mètres avec un carottier cylindrique (rayon = 10,16 cm) enfoncé dans le sédiment jusqu'à atteindre la strate d'argile (15 à 20 cm de profondeur). L'identification taxonomique des espèces de la macrofaune s'est déroulée en hiver 2022, après que les échantillons de benthos — tamisés sur 500 μm puis conservés dans une solution de formaldéhyde 4 % tamponné au borax — aient été triés pour en extraire tous les individus. Les individus ont chacun été identifiés au plus bas niveau taxonomique suivant les clés dichotomiques de Bourget (1997) et validé en se référant à la base de données en accès libre WoRMS afin que toutes les classifications soient à jour. La diversité fonctionnelle a, par la suite, été déterminée en associant à chaque taxon les traits fonctionnels listés précédemment en se référant aux bases de données en accès libre *Marines Species Biological and Ecological traits* et *Encyclopedia of Life*.

1.2.3 Résultats et discussion

1.2.3.1 Diversité taxonomique

Sur l'ensemble des 72 taxons recensés dans la littérature en amont de l'échantillonnage terrain, les 23 espèces qui ont une aire de répartition et un habitat correspondant à l'herbier de Rimouski sont présentées dans le tableau 2. De ces taxons, 14 se retrouvent dans les échantillons prélevés lors de l'expérience menée durant l'été 2021. De plus, sept taxons — principalement des annélides polychètes, une espèce de gastéropode et une espèce de macroalgue — s'ajoutent à la liste pour un total de 20 taxons retrouvés dans la communauté benthique de l'herbier (18 invertébrés et 2 macrophytes). Sur les 18 taxons d'invertébrés, on retrouve 6 espèces de polychètes, 3 espèces de bivalves, 3 espèces gastéropodes et 3 taxons d'arthropodes en plus des nématodes, et de la classe des *Citellata* et *Phyllodocida*. Le tiers des espèces d'invertébrés retrouvé dans les échantillons font partie de l'épifaune mobile et plus de la moitié des taxons sont des espèces de l'endofaune ou de l'épifaune sessile.

La présence d'algues brunes (*Fucus vesiculosus*, *Fucus distichus evanescens* et *Ascophyllum nodosum*) et d'algues vertes (genre *Ulva*) est documentée dans la zone médiolittorale où se trouve l'herbier (Joubert et Bruaux, 2009). Ces algues sont réparties en agrégats dans la zone médiolittorale, se fixant sur le substrat rocheux disponible (Chabot et Rossignol, 2003). Enfin, des algues rouges du genre *Porphyra* ont été observées sur les rochers lors des sorties sur le terrain (observations personnelles). Puisque l'échantillonnage visait essentiellement des zones de substrat meuble (aires végétalisées et marelles de sédiment nu), aucune algue n'a été prélevée dans les carottes issues de l'herbier.

Les différences entre les espèces susceptibles d'être retrouvées et les espèces retrouvées dans l'herbier peuvent être expliquées par le plan d'échantillonnage qui n'était pas spécifiquement conçu pour faire un inventaire exhaustif de toute la communauté. Par exemple, la densité des individus les plus mobiles et des espèces vagiles de l'épifaune (normalement capturées au filet ; McNeill et Bell, 1992), a pu être sous-estimée, alors que les plus petits individus et ceux dont la mobilité est limitée ont été capturés dans les carottes. À titre d'exemple, la crevette *Crangon septemspinosa* n'a pas été retrouvée dans les carottes benthiques bien qu'elle fréquente les milieux côtiers de l'estuaire (Bachand et al., 2017 ; Desrosiers et Brêthes, 1984 ; Laprise et Dodson, 1994) et que les zostéraiées soient un site d'alimentation de choix pour cette espèce où elle est fréquemment observée (Heck et Orth, 1980). De plus, le volume des échantillons (9,357 L) et la maille du tamis (1000 µm) du protocole de Desrosiers et Brêthes (1984) sont supérieurs au volume des échantillons (4,86 à 6,48 L) et à la maille du tamis (500 µm) utilisé dans le cadre de ce projet. Une telle différence dans la taille des mailles du tamis influence l'assemblage des espèces inventoriées, puisque les espèces de plus petite taille et les individus juvéniles ne sont pas capturés (Dreujou et al., 2020 ; Gage et al., 2002 ; Lewis III et Stoner, 1981). La taille du carottier, bien qu'elle n'ait pas d'effet significatif sur la richesse spécifique, peut influencer la densité des individus dans l'échantillon en fonction de leur stratégie de mobilité et de leur communauté. Dans les herbiers, plus un carottier est de petite taille, plus il aura tendance à surestimer la densité de l'épifaune mobile et sous-estimer l'endofaune et la faune sessile (Lewis III et Stoner, 1981).

1.2.3.2 Diversité fonctionnelle

À la lumière des informations disponibles dans les banques de données consultées, toutes les modalités des traits sont exprimées dans la communauté à l'exception de la taille maximale 5 à 10 mm, le mode de déplacement *tubicole*, du mode de bioturbation *régénérateur* et le groupe fonctionnel des *épiphytes* (voir tableau 3). Étant donné la méthode de récolte et considérant les critiques adressées plus haut, on ne peut affirmer que ces modalités sont absentes de la communauté. La majorité des taxons a une mobilité nulle ou faible (fouisseurs, rampant, fixé) alors qu'un seul (famille des *Gammaridae*) a une grande mobilité.

Parmi les invertébrés de grande taille, on note la présence de trois taxons de polychètes, soit *Nephtis caeca* ainsi que les genres *Nereis* et *Hediste* qui exercent une prédation sur plusieurs taxons de la communauté macrobenthique. On retrouve dans l'alimentation de ces polychètes des nématodes, des vers de la famille des *Spionidae* (incluant le genre *Polydora*), les espèces *N. caeca* et *Alitta virens*, des crustacés (incluant l'ordre *Haracticoida* et des espèces du genre *Gammarus*) ainsi que des mollusques (principalement *M. balthica*) (Caron et al., 2004 ; Hiebert, 2015). La famille des *Gammaridae* ainsi que les polychètes *E. longa* et *P. munita* sont aussi des prédateurs de la communauté. Bien qu'ils se nourrissent principalement d'invertébrés, certains prédateurs ont un comportement omnivore. On retrouve notamment des débris d'algues dans les contenus stomacaux des espèces de *Nereis* et chez *N. caeca* (Caron et al., 2004).

Toutes les espèces de gastéropodes sont des brouteurs. Ceux-ci exercent un contrôle sur l'abondance du périphyton des épiphytes dont ils se nourrissent principalement (Hillebrand, 2009). La présence des espèces brouteuses dans un herbier, notamment les genres *Ecrobia* et *Littorina*, diminue l'abondance des épiphytes, réduit ainsi la compétition pour la lumière et favorise la croissance des zostères (Hootsmans et Vermaat, 1985). La communauté compte aussi 10 taxons ou espèces bioturbatrices départagées en 4 modes de bioturbation différents : biodiffuseurs, convoyeurs vers le haut et vers le bas, et modificateur de surface (figure 10).

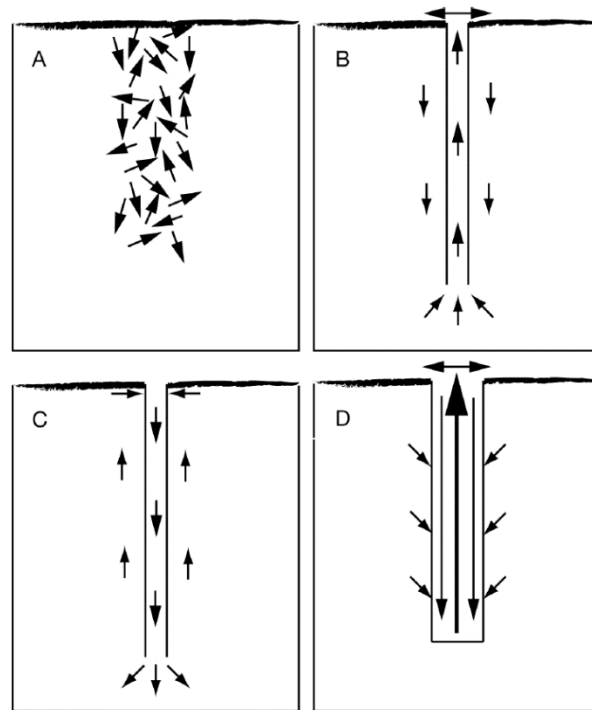


Figure 10 : Quelques principaux modes de bioturbation et leur effet sur la modification du substrat. **A** : Biodiffuseur ; **B** : convoyeur vers le haut ; **C** : convoyeur vers le bas ; **D** : régénérateur (le mode de bioturbation « modificateur de surface » n'est pas affiché sur le schéma). Tiré de Kristensen et al. (2012)

Le niveau de bioturbation est déterminé en fonction de la mobilité des individus dans le substrat ainsi qu'en fonction de leur modification du sédiment (Kristensen et al., 2012 ; Queirós et al., 2013). Ces espèces oxygènent le substrat et facilitent la reminéralisation de la matière organique (Braeckman et al., 2010). Cependant, la densification du système racinaire peut restreindre la présence des bioturbateurs de grande taille (Gusmao, 2017). Selon Atwood et al. (2015), la présence de bioturbateurs et brouteurs, à petite et moyenne

densités, favorise la croissance des macrophytes. En grande densité cependant, ils favorisent la remise en suspension des sédiments, déstabilisant le substrat et ayant des effets négatifs sur l'ancrage et le fonctionnement des zostères (Atwood et al., 2015).

Certains des traits recensés dans l'herbier sont exprimés par plusieurs espèces ou taxons à la fois. C'est notamment le cas des individus prédateurs, des biodiffuseurs, des brouteurs et des macrophytes. Évaluer la redondance fonctionnelle au niveau des taxons permet de mettre en perspective la biodiversité taxonomique, notamment dans un contexte de conservation ou de gestion (p. ex. évaluer la perte de fonction en cas de perturbation de l'écosystème), (Walker, 1992).

Tableau 2 : Liste des espèces de la communauté recensées dans la littérature. Les espèces en gras sont celles identifiées dans l’herbier de zostère de Rimouski en 2021. Le haut du tableau rassemble les espèces recensées en amont de l’échantillonnage terrain. Le bas du tableau recense les taxons supplémentaires identifiés dans les échantillons récoltés pour ce projet.

Nom (nom tel que cité)	Classe	Nom(s) commun(s) français (nom(s) commun(s) anglais)	Source
<i>Zostera marina</i>	Magnoliopsida	Zostère marine (Eelgrass)	Namba et al. (2018)
<i>Fucus vesiculosus</i>	Phaeophyceae	Fucus vésiculeux	Namba et al. (2018)
<i>Semibalanus balanoides</i> (<i>Balanus balanoides</i>)	Crustacea	Balane commune (Common barnacle)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Crangon septemspinosa</i>	Crustacea	Crevette grise (Sand shrimp)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Eteone longa</i>	Polychaeta	Éteone (Paddleworm)	Christel Blot (com. personnelle 2020)
<i>Gammarus lawrencianus</i>	Crustacea	Gammare (Scuds)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Ecrobia truncata</i> (<i>Hydrobia minuta</i>)	Gastropoda	Hydrobie minuscule (Minute hydrobe)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Idoeta sp.</i>	Crustacea		Schmidt et al. 2017
<i>Jaera albifrons</i>	Crustacea		Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Lacuna sp.</i>	Gastropoda	Lacune (Chink snail)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Littorina sp.</i>	Gastropoda	Littorine ; bigorneau (periwinkle)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Macoma balthica</i>	Bivalvia	Petit macoma (Baltic macoma)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Margarites helicinus</i>	Gastropoda	(Spiral margarit)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Marionina sp.</i>	Gastropoda		Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Mesodesma arctatum</i>	Bivalvia	Clovisse comprimée (Compressed clam)	Christel Blot (com. personnelle 2020)
<i>Mya arenaria</i>	Bivalvia	Mye commune (Soft-shell clam)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Mysis stenolepis</i>	Crustacea	(Opossum shrimps)	Schmidt et al. (2017)
<i>Mytilus sp.</i> (<i>Mytilus edulis</i>)	Bivalvia	Moule commune (Blue mussel)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Nephtys ceaca</i>	Polychaeta		Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Nereis sp.</i> (<i>Nereis pelagica</i>)	Polychaeta	(Slender ragworm)	Christel Blot (com. personnelle 2020)
<i>Hediste diversicolor</i> (<i>Nereis diversicolor</i>)	Polychaeta	(Harbour ragworm)	Christel Blot (com. personnelle 2020)
<i>Polydora ciliata</i>	Polychaeta	(Bistleworm)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Alitta virens</i> (<i>Nereis virens</i>)	Polychaeta	(Sandworm)	Desrosiers et Brêthes (1984)
<i>Oligochaeta</i>	Clitellata	Oligochètes	Ce projet
<i>Polynoidae</i>	Phyllodocida		Ce projet
<i>Pholoe minuta</i>	Polychaeta		Ce projet
<i>Cictenides granulata</i>	Polychaeta	Ver trompette	Ce projet
<i>Testudinalia testudinalis</i>	Gastropoda	Patelle à écaille de tortue (Tortoiseshell limpet)	Ce projet
<i>Nematoda</i>		Nématodes	Ce projet
<i>Ulva</i>	Ulvophyceae	Ulve, laitue de mer (Grass kelp)	Ce projet

Tableau 3 : Liste des traits associés aux taxons dans l’herbier de zostère de Rimouski. Seuls les traits pertinents (selon l’information disponible) à la caractérisation de la diversité fonctionnelle au cadre de cette étude sont présentés.

Taxon	Taille (mm)	Mode d'alimentation ou source d'énergie	Mode de déplacement	Mode de bioturbation	Groupe fonctionnel	Structure	Squelette
<i>Nematoda</i>	< 2				Endofaune		
<i>Oligochaeta</i>	< 2				Endofaune		
<i>Polynoidae</i>	50 à 100	Prédateur	Rampant	Biodiffuseur			
<i>Eteone longa</i>	50 à 100	Prédateur	Fouisseur	Biodiffuseur	Épifaune mobile		
<i>Nephtys ceaca</i>	>200	Prédateur	Fouisseur	Biodiffuseur	Endofaune		Exosquelette
<i>Nereis sp.</i>	100 à 200	Prédateur/charognard opportuniste	Fouisseur	Biodiffuseur	Épifaune mobile		
<i>Polydora ciliata</i>	10 à 50	Suspensivore		Convoyeur vers le haut et vers le bas	Endofaune	Chitine ; calcium amphore ; calcite	Squelette hydrostatique
<i>Pholoe minuta</i>	10 à 50	Prédateur		Modificateur de surface	Épifaune		
<i>Cistenides granulata</i>	10 à 50	Déposivore		Convoyeur vers le haut	Endofaune		
<i>Semibalanus balanoides</i>	10 à 50	Suspensivore	Fixé	Non	Épifaune sessile	Chitine ; calcaire > calcite	Exosquelette
<i>Gammaridae</i> (inclut <i>Gammarus sp.</i>)	10 à 50	Prédateur/charognard opportuniste	Nageur	Non	Necton	Chitine ; calcaire > calcium amphore/calcite	Exosquelette
<i>Jaera albifrons</i>	2 à 5		Rampant		Épifaune mobile	Chitine ; calcaire > calcium amphore/calcite	Exosquelette
<i>Macoma balthica</i>	10 à 50	Déposivore		Modificateur de surface	Épifaune sessile	Calcaire	Exosquelette
<i>Mya arenaria</i>	100 à 200	Suspensivore	Fouisseur	Modificateur de surface	Endofaune	Calcaire	Exosquelette
<i>Mytilus sp.</i>	100 à 200	Suspensivore	Fixé	Non	Épifaune sessile	Chitine ; Calcaire > aragonite/calcite	
<i>Ecrobia truncata</i>	2 à 5	Brouteur	Rampant	Modificateur de surface	Épifaune mobile	Carbonate de calcium	
<i>Littorina sp.</i>	10 à 50	Brouteur	Rampant		Épifaune mobile	Carbonate de calcium	
<i>Testudinalia testudinalis</i>	10 à 50	Brouteur	Rampant		Épifaune mobile	Carbonate de calcium	
<i>Zostera marina</i>		Autotrophe			Macrophyte		
<i>Ulva</i>		Autotrophe			Macrophyte		

1.2.4 Conclusion

Les données de diversité taxonomique et fonctionnelle présentées dans ce chapitre doivent être consultées et interprétées dans leur contexte. Ces informations ayant été récoltées dans le but de les relier à des mesures de fonctionnement, elles ne peuvent être considérées comme représentatives d'un inventaire exhaustif de la faune benthique de l'herbier de Rimouski. L'aire couverte lors de l'échantillonnage représente moins de 0,12 % de la superficie totale de l'herbier et la méthode d'échantillonnage n'est pas celle utilisée pour un inventaire taxonomique d'un habitat.

Néanmoins, plusieurs espèces recensées dans les échantillons prélevés dans l'herbier en 2021 ne se retrouvent pas dans les inventaires menés auparavant. Ces différences peuvent s'expliquer par le protocole d'échantillonnage (taille des mailles du tamis et du carottier). La comparaison entre la diversité taxonomique observée aujourd'hui et celle recensée dans les inventaires rédigés auparavant permet de jeter de nouvelles bases pour quiconque voudrait mettre à jour les inventaires de faune benthique dans le médiolittoral rimouskois. Ces données ont également permis de calculer des indices de richesse spécifique et de densité utilisées pour le chapitre 2.

CHAPITRE 2
PERTE DE FONCTION ATTÉNUÉE PAR LA REDONDANCE
FONCTIONNELLE DES PRODUCTEURS PRIMAIRES DANS UN HERBIER
DE ZOSTÈRE (*ZOSTERA MARINA*, LINNAEUS 1758) FRAGMENTÉ PAR LA
GLACE

2.1 RESUME

Dans la zone médiolittorale, les herbiers côtiers des régions boréales et subarctiques sont recouverts de glace en hiver. La glace protège les communautés benthiques côtières du vent, des vagues et des extrêmes de température. Cependant, lorsqu'elles se brisent, les parcelles de glace raclent le fond détruisant et arrachant la végétation. Le raclage du littoral par la glace favorise l'hétérogénéisation de l'écosystème. Les effets de cette fragmentation sur la biodiversité benthique sont de plus en plus documentés. Par contre, peu de données sont disponibles sur le fonctionnement et la relation entre biodiversité et fonctionnement dans les herbiers boréaux fragmentés. Les aires végétalisées et les aires de sédiment nu (marelles et chenaux où la zostère fut arrachée par la glace) d'un herbier présentent des conditions environnementales et des communautés distinctes, et peuvent ainsi être considérées comme deux habitats distincts co-existants dans le même écosystème. Neuf carottes ont été prélevées dans les aires végétalisées et neuf carottes ont été prélevées dans les aires de sédiment nu de l'herbier de zostère de Rimouski en juin 2021. La diversité taxonomique et la diversité fonctionnelle de la communauté macrobenthique ont été déterminées en considérant la densité, la richesse spécifique et la biomasse de la macrofaune ainsi que la densité et la biomasse des producteurs primaires (microphytobenthos et macrophytes). Le fonctionnement de la communauté a été évalué à partir de mesures de flux de carbone d'oxygène et de nutriments mesurés lors d'incubations des échantillons de la communauté. Les relations entre les caractéristiques fonctionnelles de la communauté et les mesures de

fonctionnement ont été explorées à partir de modèles linéaires. Les échantillons prélevés dans l'habitat végétalisé abritaient une plus grande densité et richesse de taxons que les échantillons de l'habitat de sédiment nus. Une nouvelle espèce de macrophyte, l'algue opportuniste *Ulva*, s'est développée dans les échantillons de sédiment nu, comme il est habituel de l'observer dans l'herbier au fil de la saison estivale. Le métabolisme de la communauté (respiration et production primaire nette) était de deux à cinq fois plus élevé dans l'habitat végétalisé que dans l'habitat de sédiment nu. Cette différence est attribuable à la présence de *Z. marina* qui est l'espèce ingénieure de la communauté. Elle favorise non seulement le fonctionnement mais aussi une plus grande densité d'individus de la macrofaune et la croissance du microphytobenthos. À l'échelle de l'écosystème, la croissance de l'algue *Ulva* et du microphytobenthos démontre une redondance fonctionnelle des producteurs primaires. À l'échelle de l'habitat de sédiment nu, leur présence conserve le trait fonctionnel de production primaire dans un habitat démuné de l'espèce ingénieure *Z. marina* et permet d'y maintenir une capacité autotrophe.

Mots clés : *Zostera marina*, écosystème fragmenté, redondance fonctionnelle, biodiversité et fonctionnement de l'écosystème

Le titre original de cet article est *Functional redundancy of primary producers mitigates function loss in an ice-scoured eelgrass meadow (Zostera marina, Linnaeus 1758)*. Il sera soumis pour publication dans *Marine Ecology Progress Series* au cours des prochains mois. En tant que première auteure, j'ai rédigé la proposition de recherche, préparé le design expérimental, réalisé la récolte des données et les analyses statistiques ainsi que la rédaction de l'essentiel du manuscrit. Fanny Noisette a supervisé l'élaboration de la méthodologie et le traitement statistique des données. La version présentée ici, est celle revue par les co-auteur·e·s Elliot Dreujou et Fanny Noisette dont les commentaires et corrections ont été intégrés.

2.2 FUNCTIONAL REDUNDANCY OF PRIMARY PRODUCERS MITIGATES FUNCTION LOSS IN AN ICE-SCOURED EELGRASS MEADOW (*ZOSTERA MARINA*, LINNAEUS 1758)

Marie-Pomme Presne-Poissant¹, Elliot Dreujou¹, Fanny Noisette¹

¹ Institut des Sciences de la Mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, Qc, Canada

2.2.1 Introduction

Seagrass are marine angiosperm forming large complex intertidal and subtidal meadows considered to be some of the most productive and valuable ecosystems worldwide (Barbier et al., 2011). Coastal meadows support a number of beneficial ecological roles, such as being feeding sites for migratory birds and marine species (Seymour et al., 2002), nurseries for fish and invertebrates (Adams, 1976; Heck et al, 1989; Heck et al, 1995) and refuges for preys (Cullen-Unsworth and Unsworth, 2013). For instance, vegetated parts of meadows enhance estimated fish production (Wong and Dowd, 2016) as well as being associated with higher growth and feeding rates of fish juveniles (Renkawitz et al., 2011) compared to bare sediments, making these ecosystems biodiversity hotspots. Seagrass meadows also play important roles in coastal biogeochemical cycles. They are carbon sinks, as their sediment geochemistry (hypoxic sediments and high N:C:P ratio) favours carbon sequestration (Röhr et al., 2018). For instance, sediment carbon stock in eelgrass meadows can reach up to 228 g C m⁻² in the first 10 cm (Jankowska et al., 2016) and 318 g C m⁻² in the first 25 cm (Röhr et al., 2018). Thus, these ecosystems are recognized to be contributors to climate change mitigation (Greiner et al, 2013; Lovelock and Duarte, 2019; Macreadie et al, 2014; Marbà et al., 2015; Oreska et al., 2017; Röhr et al., 2018). Finally, seagrass contributes to ocean nutrient cycling: facilitating nitrogen export, as significant rates of denitrification occur in their rhizosphere (Kindeberg et al., 2018).

Eelgrass (*Zostera marina*; Linnaeus, 1758) is the most largely distributed species of seagrass across arctic, boreal and temperate regions of the northern hemisphere (Green and

Short, 2003). Eelgrass, as many submerged macrophytes, is an autogenic ecosystem engineer (Bouma et al., 2005; Jones et al., 1994), meaning it modifies its environment by its physical structure and is full part of the habitat it creates (Jones et al., 1994). Eelgrass beds are widely distributed along Canadian coasts (ECCC, 2020) and are considered by the Department of Fisheries and Oceans of Canada (DFO) to be an Ecologically Significant Species since 2009 (DFO-MPO, 2009). Interest surrounding these ecosystems has increased as they suffered drastic declines over the last decades all around the world, in terms of surface and biomass (Ceccherelli et al., 2018; Duarte, 2002; Leblanc et al., 2022; Orth et al., 2006; Waycott et al., 2009). Factors threatening eelgrass meadows vary among regions: intense nutrient loading, eelgrass wasting disease, invasive species, climate change, decrease of water quality and fragmentation are several single or combined factors causing eelgrass decline worldwide (Murphy et al., 2021; Murphy et al., 2019; Orth et al., 2006; Waycott et al., 2009).

However, eelgrass loss is not homogenous globally. In Eastern Canada, drastic loss of eelgrass has not often been reported and documented, especially before the 2000s (Hanson, 2004). Eelgrass decline on St. Lawrence river shores does not seem to be conspicuous nor precipitous (Hanson, 2004; Murphy et al., 2021). At these latitudes, long-term water warming is not considered as a major threat (Murphy et al., 2021), because water temperature is still under the optimal temperature range of 15 °C to 20 °C for *Z. marina* (Lee et al., 2007). Nevertheless, Canadian eelgrass meadows may still be vulnerable to intermittent short-term heat waves, as exposure to temperatures between 25 °C and 30 °C reduces growth and increase plant mortality (Nejrup and Pedersen, 2008). Fragmentation and dislodgement caused by the invasive European green crab (*Carcinus maenus*; Linnaeus, 1758), which damages eelgrass rhizosphere by burrowing for preys or shelter, has been reported as a major source of eelgrass loss in Atlantic Canada (Hanson, 2004; Malyshev and Quijón, 2011; Matheson et al., 2016). Moreover, hydroelectric activities combined with climate change in eastern James Bay, Eeyou-Istchee, had been shown to have impacted eelgrass meadows where it is hardly recovering from the 1990s drastic decline (Leblanc et al., 2022). In some areas, management efforts have been implemented to restore some meadows which are showing an increase in area or density over the past years (ECCC, 2020; Murphy et al., 2021).

During winter, sea ice forms on most of Canada's arctic and eastern coastlines (Forbes and Taylor, 1994) destroying and protecting coastal ecosystems at the same time. The ice foot protects shores from tides, waves and wind, and insulates the benthic community from extreme cold temperature (Scrosati and Eckersley, 2007; Scrosati, 2020). However, sea ice scouring disrupts the seafloor (Barnes et al., 1984; Forbes and Taylor, 1994) and creates spatial heterogeneity (Carey Jr, 1991). Ice scouring gradient is going from high disturbance at the upper end of the intertidal zone to practically none in the deeper subtidal zone (Robertson and Mann, 1984) and directly affects the benthic community (Conlan et al., 1998; Gutt, 2001; Gutt and Starmans, 2001; Smale, 2007). At low tide, the sediment column freezes under the ice foot (Dionne, 1985), in which eelgrass shoots get caught. As it breaks and drifts according to tidal or waves movements, the ice foot pulls off the entire plant (including roots and rhizomes) as well as the first layer of fine sediments in numerous small areas, leaving behind patches of bare sediment (Pascal et al., 2020; Robertson and Mann, 1984). The lighting and geochemical conditions in these new tidal pools (i.e., less irradiance, debris accumulation, coarser sediments, high concentrations of reduced solutes) hinder recolonization by seagrass during next springs and summers (Pascal et al., 2020). Thus, by its dynamic, sea ice creates different types of habitats with different species assemblages: undisturbed vegetated areas and disturbed bare sediment areas (Pascal et al., 2020).

Effects of ice disturbance and ecosystem fragmentation on biodiversity are documented in coastal ecosystems (Barnes, 1999; Camillini et al., 2021; Conlan et al., 1998; Gutt, 2001; Smale, 2007), although its impacts on ecosystem functioning and the relationship with biodiversity are understudied. As a conceptual framework in ecology, biodiversity and ecosystem functioning (BEF) investigates relationships between functions (sum of biogeochemical processes of transformation of energy or materials) and biodiversity in an ecosystem (Cardinale et al., 2000; Duffy, 2006; Gustafsson and Boström, 2011; Loreau et al., 2001; van der Plas, 2019). The BEF framework suggests that high biodiversity enhance functional redundancy (Duffy, 2006), thus stabilizing the ecosystem and ensuring its resistance and resilience to disturbance (Strong et al., 2015). As an early paradigm, BEF focused solely on the causal effects of diversity variation on the ecosystem functioning.

However, it is now recognized that biodiversity and abiotic factors of the environment simultaneously drive functioning, but without knowing their relative contribution to BEF (van der Plas, 2019). Assessing these relationships is useful especially for conservation purpose, where taxonomic and functional biodiversity assessment may provide surrogates of many ecosystem functions and information on the ecosystem status without having to directly measure functions (Strong et al., 2015).

The aim of this study is to assess biodiversity, ecosystem functioning and their relationship in the strongly fragmented boreal intertidal meadow located in the Bay of Rimouski (non-continuous vegetated area of 8 km²), to better understand fragmentation by ice scouring as a source of variability. Two habitats in the meadow were investigated: undisturbed (or vegetated) and disturbed by ice scouring (or bare sediment). Eelgrass being the ecosystem foundation species, we hypothesize that its presence will be related to a higher taxonomic diversity and its biomass related to a higher community productivity. We predicted higher community metabolism and higher species richness and density in the presence of eelgrass. To do so, community functioning was determined by measuring oxygen, carbon and nutrient fluxes under high and low tide conditions. Taxonomic and functional diversities were assessed on individuals presents in samples. Finally, relationships between functioning and community traits were investigated using linear models.

2.2.2 Methodology

2.2.2.1 Field collection

Samples of eelgrass communities were collected in the intertidal seagrass meadow in Rimouski (48.4617 °N; -68.523 °E, Figure 11), in the St. Lawrence maritime estuary (Quebec, Canada), on June 15th and 16th 2021.

A total of twenty-eight 15 cm-deep cores were sampled with a 20 cm-diameter PVC core drill. Extracted cores (sediment + aboveground biomass) were transferred to core holders made from a 20 cm diameter PVC pipe and a sealed plastic bottom. Fourteen cores

were sampled in vegetated areas of the meadow dominated by eelgrass - hereafter called “vegetated habitat”- and 14 cores were sampled in barren non-vegetated areas embedded in the meadow (one core per tidal pool or channel) - hereafter called “bare sediment habitat.” Sediments were sampled (1 cm deep) aside every core to assess the microphytobenthos (MPB) concentration (see section *Community characteristics* below) just before core collection following the method of Perissinotto et al. (2006). Nine vegetated and nine non-vegetated cores were placed in the experimental system in Pointe-au-Père (Québec, Canada) to measure the community functioning over time. All others (n = 5 per habitat) were brought to the laboratory for the initial determination of eelgrass and macrofauna community traits (see section *Community characteristics* below).

2.2.2.2 Experimental Design

In order to compare functioning between habitats, 9 vegetated and 9 bare sediment cores sampled in the meadow were kept for 2 months in an outdoor mesocosm (Figure 11) at

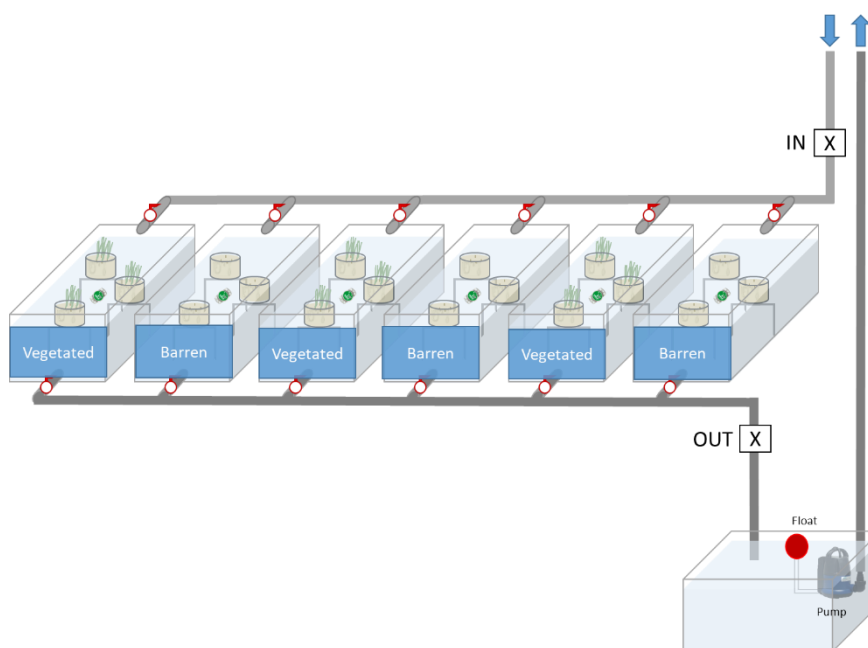


Figure 11 : The outdoor experimental system (mesocosm) located in Pointe-au-Père where 18 of the cores sampled in the Rimouski eelgrass meadow were kept for two months. Each tank had a capacity of 405 L and overflowed to a discharge tank.

the Pointe-au-Père Research Station, a few kilometres away from the eelgrass meadow. Cores were maintained in an open-flow system consisted of six 405 L tanks continuously supplied with sand-filtered seawater pumped offshore close to the research station. Two solenoid valves connected to timers regulated the main inflow and outflow, mimicking in tanks a semidiurnal tide cycle similar to field conditions. At low tide, the water level was at sediment level. Cores were randomly distributed among tanks ($n = 3$ per tank), separated according to habitats, alternating habitats between tanks (Figure 12). Tanks received direct sunlight approximately from 10 AM to 5 PM for the duration of the experiment. Light and temperature were monitored using 4 data loggers (HOBO MX2202 Temp/Light Data Logger, ONSET Computer Corporation, Bourne, MA, USA), randomly rotated in the different tanks every 5 days. Illuminances in lumen ft^{-2} were converted to PAR irradiance ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) using a conversion ratio of 0.2963. This ratio was calculated using a linear regression between the illuminance and PAR irradiance (measured with LI-400 data loggers, LiCOR Biosciences, Lincoln, NE, USA) at 4 levels of light intensity (10, 400, 600 and 900 $\mu\text{mol m}^{-1}\text{s}^{-1}$) using attenuating gray filters (LEE Filters, Burbank, CA, United States) under natural light. During the experiment, daytime and nighttime mean (\pm SD) water temperature was respectively 15.01 ± 1.49 °C and 12.51 ± 1.67 °C. In the tanks, we observed epiphytes overgrowth on shoots. Epiphytes were thus manually removed by hand twice a week and before the beginning of any incubation (see section *Community functioning measurement* below). *Ulva* sp. (formerly *Enteromorpha* sp.), a green alga, naturally recruited in 8 of the 9 barren cores, approximately 10 days after they were placed in the mesocosm. These algae were kept in cores during incubations and were included as macrophytes in the community assessment at the end of the experiment.

2.2.2.3 Community Functioning Measurements

Net community production (NCP, under light conditions) and community respiration (CR, under dark conditions) were assessed at emersion, using carbon fluxes, and at immersion, using oxygen fluxes. Community nutrient was assessed at immersion, under light and dark conditions, based on nitrites, nitrates and phosphates fluxes. Community

functioning was measured twice during the experiment: a first set of measurements (T0) was carried out the week following the field sampling (June 17th to 23rd 2021) to assess functioning similar to *in situ* conditions. Due to time constraints, fluxes were measured only on two cores per tank for a total of six vegetated and six non-vegetated cores. All cores were kept three weeks minimum in the tanks before the second set of measurements (T+21), between July 12th and 28th 2021.

To assess CO₂, O₂ and nutrient fluxes, cores were incubated under a rubber-sealed clear Plexiglas cylinder of approx. 10 L (Figure 12). One outlet and one inlet connected the chamber, at emersion, to an infrared CO₂ Gas Analyzer (CO₂ Gaz analyzer Li-830, LiCOR Biosciences, Lincoln, NE, USA) and, at immersion, to a CTD coupled with a dissolved O₂ sensor (SBE 19 plus V2, Seabird Scientific, Bellevue, WA, USA). The chamber outlet was equipped with a three-way stopcock with a syringe adaptor to easily sample water for nutrient analysis. Tanks were first covered with a lid and a black tarpaulin to simulate night conditions (i.e., dark incubations), then exposed to saturating natural sunlight for eelgrass (intensities



Figure 12 : Incubation set-ups. **A**: at emersion (left), plugged on an infrared CO₂ gas analyzer, and at immersion (right), plugged on a CTD equipped with an O₂ sensor. Output and input are placed, respectively, at the top and bottom of the cylindrical chamber (V= 9,89 L, d = 20.32 cm, h = 30.4 cm). At immersion, water sampling was made on the output pipe; **B**: picture of the set-up at emersion. The output pipe was connected to two drying columns avoiding water condensation in the gas analyzer.

largely higher. than 74 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; Léger-Daigle et al., 2022) during light incubation.

At emersion, CO₂ concentration was measured every 2 seconds during 30 to 45 minutes incubations in dark then light conditions after a 15-minute light acclimation. At immersion, dissolved O₂ concentration in water was measured every minute for 60 minutes under dark conditions, then for 90 minutes under light conditions. For nutrient fluxes during immersion, water was collected from inside the incubation chamber 3 times: (1) at the beginning of the dark incubation, (2) between dark and light incubations and (3) at the end of the light incubation. Each time, triplicate of 10 mL water samples were collected with 60 mL conditioned syringes, and filtered on 0,22 µm cellulose acetate filters (Whatman 1825-047 GF/F) for nutrients concentration measurements. Samples were immediately frozen at -80°C. Nutrient analyses (NO_x and PO₄ concentrations) were performed at the Institut des sciences de la mer in November 2021 with a segmented flow automated analyzer (SEAL AutoAnalyzer 3, Seal Analytical, Mequon, WI, USA). Nitrates/nitrites (NO_x) and phosphates (PO₄) concentrations were determined by colorimetry based on Grasshoff et al. (2009) protocols.

2.2.2.4 Community Characteristics

The 10 cores initially sampled in the field and the 18 cores kept in the mesocosm were all processed to sort out macrophytes, benthic fauna and measure community biodiversity. Macrophytes were cut at ground level, rinsed with tap water and kept for morphological measurements and aboveground biomass determination. Each core was then sieved with a 0.5 mm mesh to collect benthic macrofauna. The retained fraction (> 0.5 mm) was preserved in a 4% formaldehyde solution buffered with borax and coloured with rose Bengal (Fisher Scientific, Hampton, NH, USA) pending macrofauna identification and quantification. Eelgrass aboveground as well as other *Ulva* fresh biomass was weighted separately on a scale (MS204S, Master Toledo, Columbus, OH, USA). Dry masses were assessed after drying the samples in an oven for 48h at 60°C. Macrofauna was sorted by the lowest taxonomic level and counted. For each taxon, total dry biomass and density per core were assessed.

Similarly, to the field sampling, sediments in cores kept in the mesocosm were sampled to assess microphytobenthos biomass using chlorophyll a (Chl-a) pigment concentrations as a proxy (Perissinotto et al., 2006). Sediments were suspended in acetone 90% for a 24 h period at 4 °C. Samples were then centrifuged at 3000 rpm for 15 minutes at 4 °C. Once extracted, total pigment concentration (Chl-a and phaeopigments) in the supernatant was determined by fluorimetry (10 AU-005-CF Field Fluorimeter, Turner Designs, San Jose, CA, USA). All Chl-a was degraded with 100 µL of 10% HCl to assess phaeopigments concentration.

2.2.2.5 Statistical Analyses

Community characteristics for each habitat were assessed using five descriptors: (1) macrophytes aboveground biomass, (2) microphytobenthos biomass, (3) macrofauna biomass, (4) macrofauna density and (5) species richness. Because data were not normally distributed, those traits were compared according to “exposure” (T0 and T+21) and “habitat” (vegetated or bare sediment) as fixed crossed factors with a Sheirer-Ray-Hare test (nonparametric) followed, if required, by a Dunn post-hoc test with a Bonferroni correction. Community functioning, *i.e.* CO₂, O₂, NO_x and PO₄ fluxes, were compared using two-way ANOVA with “exposure” and “habitat” as fixed crossed factors. If interaction between factors was significant, a Tukey test was performed to assess differences between groups. In order to determine which community traits better predicted the NCP and CR fluctuations, multiple linear regressions were performed with macrophytes aboveground biomass, MPB biomass, macrofauna biomass and habitat as predictors. Models were determined for fluxes at immersion and emersion only using post-exposure values (T+21) because some predictors, such as biomass, were not available at T0. Tanks, as a random effect, were accounted prior to developing models and their effect was not significant. Best fitted linear models were determined by stepwise simplification ($p \leq 0.05$).

Complete model:

Flux ~ Habitat + Macrophytes aboveground biomass + Macrofauna biomass + Microphytobenthos biomass

2.2.3 Results

2.2.3.1 Community Traits

Macrophytes aboveground biomass was significantly different between habitats ($p \ll 0.05$) with an interaction between factors “habitat” and “exposure” ($p = 0.003$). In vegetated cores, biomass ranged from 3.99 g to 6.74 g at T0. It tended to decrease over the exposure as it ranged from 0.55 g to 2.77 g at T+21. In barren cores, above-ground biomass changed over the exposure. Indeed, macrophytes were absent at sampling time in the field, before the exposure, as targeting bare sediments was the sampling criteria. Along the exposure, *Ulva* algae grew on barren cores, increasing the aboveground dry biomass up to 1.41 g (maximum value) at the end of the experiment. Macrophytes aboveground biomass tended to decrease in vegetated cores and to increase in bare sediment cores, even though in both habitats, there were no significant differences between T0 and T+21 due to high variability between samples in both habitats (Table 4).

Macrofauna biomass was significantly different between habitats ($p = 0.005$) with an interaction between factors “habitat” and “exposure” ($p = 0.027$). According to post-hoc tests, the difference in macrofauna biomass between habitats is only significant at T+21 (Table 4). At T0, macrofauna biomass is ranging from 1.21 g to 40.34 g in barren cores and from 0.99 g up to 112.17 g in vegetated cores. The standard error (SE) in vegetated cores was 25-times higher than the SE in barren cores, highlighting the great variability in biomass between all vegetated cores and might explain the lack of significant difference between habitat at prior to exposure. At T+21, heterotrophs biomass in vegetated cores (range from 1.86 g to 95.90 g) was four-times higher than it was in barren cores (range from 1.81 g to 20.13 g). Macrofauna density was significantly different between habitats ($p = 0.010$) with

an interaction between factors “habitat” and “exposure” ($p = 0.001$). According to post-hoc test values were similar in all cores (ranging 89 to 397 individuals per core) except in bare sediment where macrofauna density was significantly lower, ranging from 59 to 110 individuals per core (Table 4).

Chl-a concentrations used as a proxy for microphytobenthos biomass showed significant differences between habitats ($p < 0.05$) and between exposure time ($p < < 0.05$) without interaction between factors. In all habitats MPB biomass increased according to exposure: nearly two-times in vegetated cores and 1.6 times in barren cores from T0 to T+21; MPB biomass being always higher in vegetated habitat than in barren habitat.

Species richness was significantly different between habitats: vegetated cores presented more species than barren ones (Table 4; $p < 0.05$). However, species richness did not change according to exposure conditions and there was no interaction between factors. A total of 20 taxa were found in all samples. Overall, Oligochaeta, 3 species of gastropods, 3 species of bivalves, 7 taxa of Polychaeta, 3 taxa of arthropods and Nematoda were found in the samples (see appendix for details). All species found in barren cores were also found in vegetated cores. Polychaeta *Hediste diversicolor* was not found in pre-exposure cores, but present in both habitats at T+21. Gastropod *Testudinalia testudinalis*, arthropod *Jaera albifrons* and nematodes were never found in barren cores. Finally, some species were only found in vegetated cores post-exposure such as polychaeta *Pectinaria granulata*, *Polynoidae* and arthropod *Semibalanus sp.*

Table 4: Comparative table of the community traits (mean \pm SE) according to exposure time (T0 or T+21) and habitat (Vegetated or Barren). Sections in grey show traits affected by the interaction of the factor “habitat” and “exposure time,” letters indicating significant differences between groups (Dunn’s post-hoc test following a Scheirer-Ray-Hare test, p-value <0.05). Other lines represent traits which significantly varied between habitats or exposure time only.

Community traits	T0		T+21	
	Vegetated (n = 5)	Barren (n = 4)	Vegetated (n = 5)	Barren (n = 4)
Macrophytes aboveground biomass (dry mass in g)	5.53 \pm 0.35 (a)	0 (b)	1.81 \pm 0.2 (a)	0.42 \pm 0.16 (b)
Macrofauna biomass (dry mass in g)	27.09 \pm 19.07 (ab)	15.95 \pm 0.76 (ab)	31.19 \pm 8.59 (b)	7.45 \pm 1.91 (a)
Total macrofauna density (nb of individuals)	275.4 \pm 45.44 (a)	77 \pm 10.70 (b)	216.56 \pm 23.4 (a)	207 \pm 24.2 (a)
MPB (Chl-a in $\mu\text{g g}^{-1}$)	12.17 \pm 0.69	7.05 \pm 0.89	23.75 \pm 2.23	11.49 \pm 1.45
Macrofauna Species richness (nb of species)	11 \pm 0.75	7.25 \pm 0.65	12.3 \pm 0.75	7.78 \pm 0.44

2.2.3.2 Community Functioning

At emersion (Figure 13), negative CO₂ fluxes assessed in light conditions were related to net community production (NCP) while positive ones measured under dark conditions were for community respiration (CR). NCP in light did not significantly vary between habitats and time (post-hoc test following ANOVA: $p > 0.05$), even though ANOVA results showed an interaction between factors ($p = 0.012$). In vegetated cores, CO₂ fluxes had a wide range, particularly at T+21 (-4.06 to 3.03 mmol C m⁻¹ h⁻¹). However, vegetated cores at T0 tended to have higher NCP than bare sediment cores, even if the post-hoc test does not show any strong significant difference ($p = 0.051$).

Table 5: Results from two-way ANOVAs performed on fluxes according to exposure condition (T0 or T+21) and to habitat (vegetated or barren) as categorical variable. Bold indicates significant differences (p-value <0.05).

Tide	Light conditions	Flux	Factor	df	F	P value
Emersion	Light	NCP (CO ₂ flux)	habitat	1	0.047	0.830
			exposure	1	1.379	0.251
			habitat * exposure	1	7.233	0.012
	Dark	CR (CO ₂ flux)	habitat	1	112.161	6.33 x 10⁻¹¹
			exposure	1	13.281	0.001
			habitat * exposure	1	18.954	1.85 x 10⁻⁴
Immersion	Light	NCP (O ₂ flux)	habitat	1	11.249	0.002
			exposure	1	23.688	4.77 x 10⁻⁵
			habitat * exposure	1	0.962	0.336
	Dark	CR (O ₂ flux)	habitat	1	25.318	3.09 x 10⁻⁵
			exposure	1	9.200	0.005
			habitat * exposure	1	0.378	0.544
Immersion	Light	NO _x flux	habitat	1	0.026	0.874
			exposure	1	1.134	0.297
			habitat * exposure	1	0.026	0.873
	Dark	NO _x flux	habitat	1	0.372	0.547
			exposure	1	0.005	0.943
			habitat * exposure	1	0.028	0.868
Immersion	Light	PO ₄ flux	habitat	1	6.049	0.012
			exposure	1	1.769	0.195
			habitat * exposure	1	0.175	0.679
	Dark	PO ₄ flux	habitat	1	3.145	0.088
			exposure	1	4.324	0.048
			habitat * exposure	1	1.016	0.323

CR at emersion (measured under dark conditions) significantly differed between habitats and exposure conditions (Table 5). CR in vegetated cores was always higher than in barren habitat both at T0 and T+21 (Tukey test following ANOVA; p <0.001). In vegetated cores,

CR was twice higher before than after the experimental exposure (Tukey test $p < 0.001$). In contrary, in bare sediment cores, CR did not significantly change from T0 to T+21.

At immersion (Figure 14), positive O_2 fluxes assessed under light conditions represented NCP and negative O_2 fluxes measured under dark conditions were related to CR. NCP was significantly different between habitats (Table 5), being lower in bare sediment than in vegetated cores, regardless of the exposure time. NCP also varied significantly between exposure conditions (Table 5; $p < 0.001$). NCP increased during exposure: between T0 and T+21 community production went respectively from 0.85 to 8.43 $mmol\ O\ m^{-1}\ h^{-1}$ in barren cores and from 4.97 $mmol\ O\ m^{-1}\ h^{-1}$ to 16.37 $mmol\ O\ m^{-1}\ h^{-1}$ in vegetated cores. CR varied significantly between habitat and between exposure without interaction between factors (Table 5; respectively $p < 0.001$; $p = 0.005$ and $p = 0.544$). Compared to bare sediment cores, CR in vegetated cores was 3,7 times higher at T0 and 2 times higher at T+21.

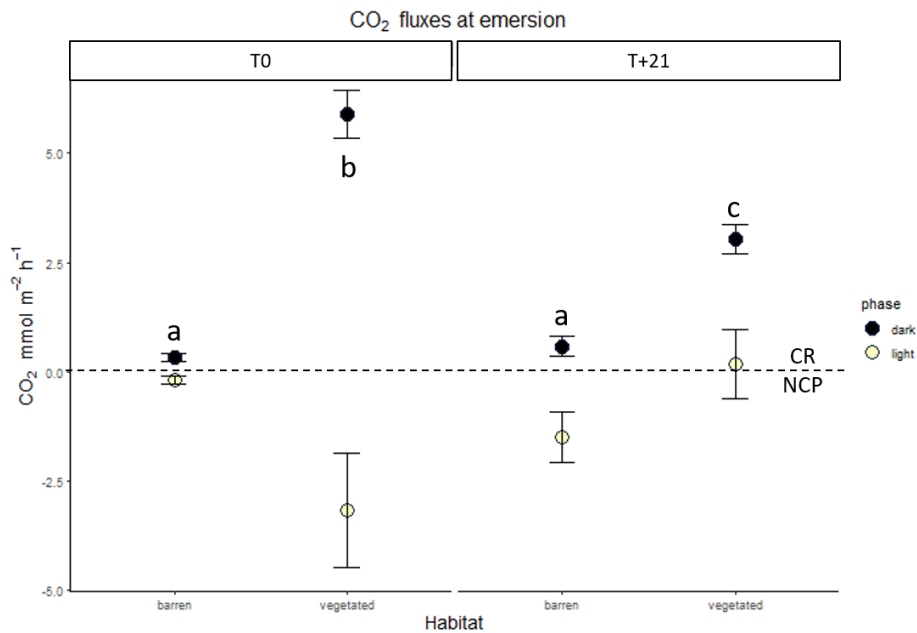


Figure 13: Net community production (NCP; yellow dots) and community respiration (CR; black dots) mean \pm SE measured at emersion with CO₂ fluxes, for vegetated and barren sub-habitats, pre-exposure (T0; $n = 6$) and after 21 days (T+21; $n = 9$). Differences between groups (Tukey test; $p < 0.05$) are indicated with letters.

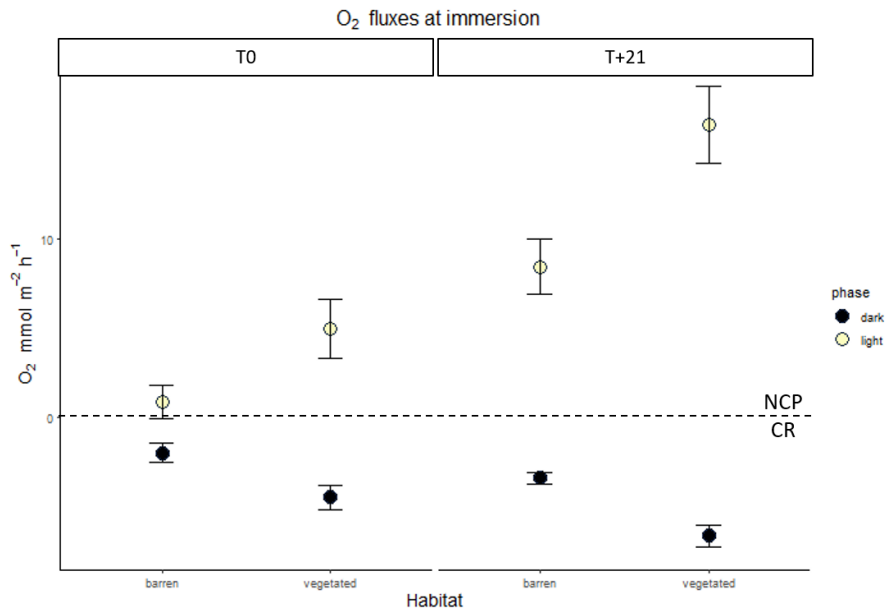


Figure 14 : Net community production (NCP; yellow dots) and community respiration (CR; black dots) mean \pm SE measured at immersion with O₂ fluxes, for vegetated and barren sub-habitats, pre-exposure (T0; n = 6) and after 21 days (T+21; n = 9).

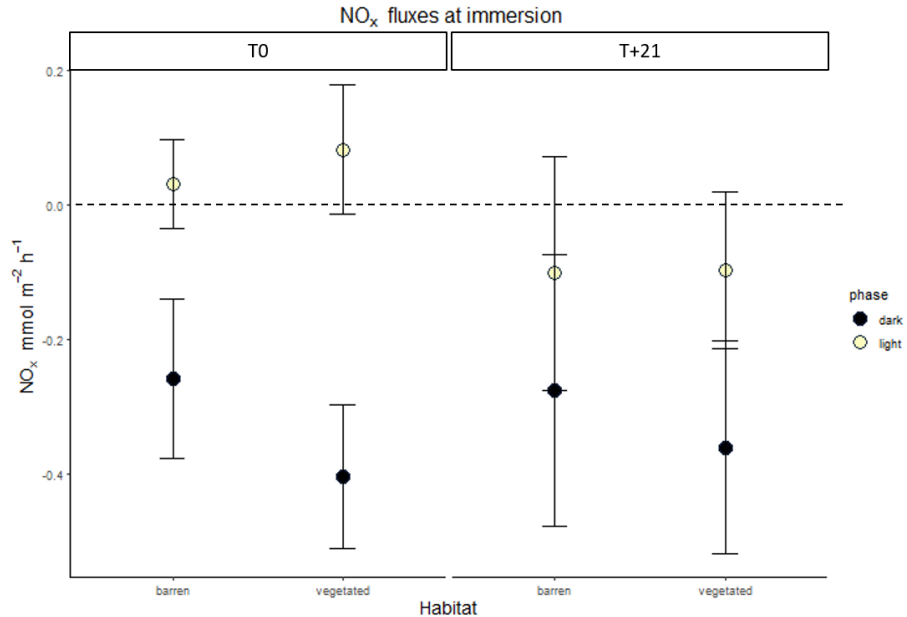


Figure 15 : Nitrite and nitrate utilization under light conditions (yellow dots) and under dark conditions (black dots) mean \pm SE measured at immersion with total NO_x fluxes for vegetated and barren sub-habitats, pre-exposure (T0; n = 6) and after 21 days (T+21; n = 9).

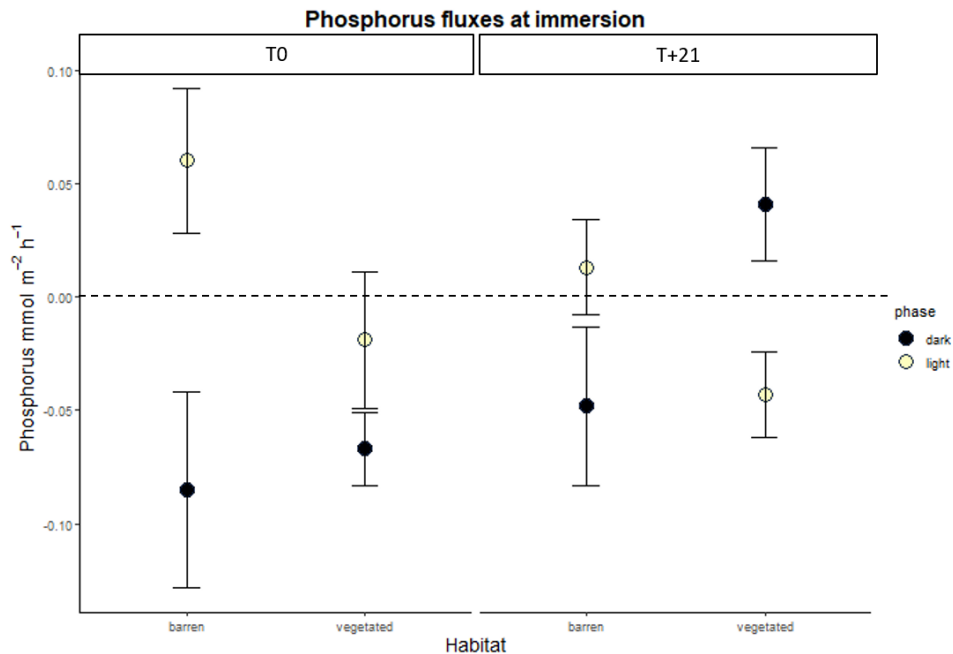


Figure 16 : Phosphorous utilization under light conditions (yellow dots) and under dark conditions (black dots) mean \pm SE measured at immersion with total PO_4 fluxes for vegetated and barren sub-habitats, pre-exposure (T0; $n = 6$) and after 21 days (T+21; $n = 9$).

NO_x fluxes (Figure 15) were not significantly different between habitats nor between exposure conditions for both light and dark conditions. PO_4 fluxes (Figure 16) mean values varied between $-0.05 \text{ mmol m}^{-1} \text{ h}^{-1}$ and $0.10 \text{ mmol m}^{-1} \text{ h}^{-1}$ under light conditions, and between $-0.1 \text{ mmol m}^{-1} \text{ h}^{-1}$ and $0.05 \text{ mmol m}^{-1} \text{ h}^{-1}$ under dark conditions. Under light conditions, PO_4 fluxes were different between habitats ($p = 0.012$), being always higher in bare sediment than in vegetated cores. No difference was observed when comparing T0 and T+21 fluxes ($p = 0.195$). Under dark conditions ANOVA results showed an effect of exposure on PO_4 fluxes (Table 5) that is almost non-significant.

2.2.3.3 Predictors of Community Functioning

As shown in Table 6, “macrofauna biomass” and “habitat” were predictors for NCP at emersion ($p = 0.009$ and $p = 0.067$, respectively). Primary producers (“Chl-a” and “AG biomass”) were predictors of NCP at immersion ($p = 0.017$ and $p = 0.036$, respectively) as

well as “habitat” ($p = 0.003$). Among predictors assessed in this study, the factor “habitat” was the only one significantly related to CR at immersion and at emersion ($p < 0.001$ and $p < 0.001$ respectively). The outcome of the models are in line with ANOVA results obtained earlier.

Table 6: Best linear models predicting community functioning (NCP and CR) from community predictor after exposure. Most significant model for NCP and CR at immersion and emersion are shown (with adjusted R^2), simplified from complete model developed for each function (NCP or CR).

Tide	Flux	Light condition	Model	R^2	P value
Emersion	NCP (CO ₂ flux)	Light	CO ₂ ~ Habitat + Macrofauna biomass	0.391	0.01
	CR (CO ₂ flux)	Dark	CO ₂ ~ Habitat	0.658	< 0.001
Immersion	NCP (O ₂ flux)	Light	O ₂ ~ Habitat + AG biomass + Chl-a	0.573	0.002
	CR (O ₂ flux)	Dark	O ₂ ~ Habitat	0.512	< 0.001

2.2.4 Discussion

This study investigated the ecosystem biodiversity, functioning and their relationship in a fragmented eelgrass meadow, seasonally disturbed by ice-scouring. Our results confirmed our hypothesis that disturbed bare sediment habitat was less diverse (in terms of fauna species) and less productive than undisturbed vegetated habitat. However, net community production (NCP) overall increased according to primary producer biomass, showing the importance of opportunistic algae and microphytobenthos in the functioning of bare sediment habitat. Positive NCP was thus maintained in barren habitats despite the complete absence of the foundation species *Z. marina*. At meadow scale, this points out the resistance of the ecosystem facing seasonal disturbance and its capacity to maintain similar functioning while undergoing specific diversity changes.

Vegetated and bare sediment habitats sampled in the center of the Rimouski eelgrass meadow presented two distinct assemblages of primary producers. Vegetated undisturbed areas were composed of dense eelgrass and abundant microphytobenthos (MPB), since eelgrass particularly enhanced MPB growth by protecting sediments from shear stress and reducing resuspension of microalgae cells (Reidenbach and Timmerman, 2019; Seuront and Spilmont, 2002). Above-ground biomass decreased along the experiment (plants were dying out on the edge of the cores), likely because vegetated cores in the experimental system experienced higher desiccation at low tide than in the field. Indeed, eelgrass *in situ* maintain their humidity and prevent leaf desiccation at low tide, thanks to their uniform and abundant canopy in vegetated areas (Boese et al., 2003). On the contrary in bare sediment cores, opportunistic green algae recruited and grew over the exposure, increasing the above-ground primary producer biomass. This phenomenon is not unusual as it is a seasonal pattern observed *in situ*: *Ulva* algae develop at the edge of the meadow or in large tidal pools with summer warmer water temperature (Nelson and Lee, 2001; Runca et al., 1996).

Both disturbed and undisturbed habitats shared a common species assemblage except for some taxa—arthropods, Polychaeta genus *Pectinaria* and *Polynoidae* and gastropod *Testudinalia testudinalis*—only found in vegetated undisturbed areas. However, filter-feeder mollusks largely dominated undisturbed vegetated habitat while burrowers annelids composed nearly half of the macrofauna in bare sediments. This pattern has also been observed in other North Atlantic meadows (Mattila et al., 1999; Wong, 2018), with the dominance of annelids in poorly vegetated areas. As in other fragmented intertidal meadows, macrofauna species richness and density were lower in areas where eelgrass was absent (Do et al., 2011; Fredriksen et al., 2010; Mattila et al., 1999; Pascal et al., 2020; Tanner, 2005). However, total biomasses were similar between the two areas (*in situ*). Indeed, ice-scouring has been documented to negatively impact infauna and epifauna density and richness (Pugh and Davenport, 1997; Smale et al., 2007), explaining lower species richness and density found in bare sediments areas. While sea ice has been shown to reduce benthic macrofauna biomass on mudflats (Conlan et al., 1998; Gutt, 2001), larger individuals in bare sediments may explain similar total macrofauna biomass between habitats in our study. Even fewer,

individuals of bivalves *Macoma balthica* and *Mya arenaria* as well as *Nereis sp.* were larger in disturbed bare sediments areas compared to vegetated habitats. Larger individuals, mostly burrowers, have an antagonistic relationship with eelgrass (Philippart, 1994; Valdemarsen et al., 2011) and are restricted by the dense roots system in vegetated areas (Brenchley, 1982). Thus, individuals colonizing bare sediment habitat, recently ice-scoured, are more likely to be larger (Pascal et al., 2020). Finally, sediment grain size is likely to influence infauna community composition (Frost et al., 1999). Ice scouring tends to influence sediments grain size as the first centimetre of finer sediments in the column are pulled away with shoots and roots system and coarser sediments are left behind in bare patches (Pascal et al., 2020). Thus, grain size (not measured in this study) is likely to be another factor explaining differences in species assemblages *in situ*. After exposure, while macrofauna density was the same between habitats, total macrofauna biomass was higher in vegetated habitat. Invertebrates living in vegetated tanks had higher individual biomass than in bare sediment ones. This pattern inversion could result from the experimental conditions in which species were not able to choose their preferred habitat unlike *in situ* conditions. The tremendous abundance of bivalves with their heavy shell (especially *Mytilus sp.*) in vegetated core compared to bare sediment ones (respectively 38% of ind. and 11% of ind.) may explain the higher biomass measured in vegetated community.

In our intertidal meadow, community metabolism in vegetated areas measured at emersion and immersion varied globally between -6 and 14 mmol C m⁻² h⁻¹, depending on lighting conditions. These values ranged community net production (NCP) and community respiration (CR) measured in other eelgrass meadow with similar techniques (see Table 7). Community functioning decreases at low tide (during emersion) compared to high tide (during immersion), as also demonstrated by Ouisse et al. (2011). CR is usually 2-times lower and NCP nearly 4-times lower during emersion than during immersion for seagrass meadows.

Table 7: Comparative table of eelgrass meadow community metabolism under light and dark conditions.

A				
Source	Water level	Flux as in original publication	NCP in mmol C m ⁻² h ⁻¹	NCP in mmol O ₂ m ⁻² h ⁻¹
Ouisse et al. (2011)	Immersion	199.52 mg C m ⁻² h ⁻¹	16.62	19.44
Ouisse et al. (2011)	Emersion	54.50 mg C m ⁻² h ⁻¹	4.54	5.31
Martin et al. (2005)	Immersion	21.4 mmol O ₂ m ⁻² d ⁻¹	1.52	1.78
Murray and Wetzel (1987)	Immersion	180 mg O ₂ m ⁻² h ⁻¹	4.81	5.63
Camillini et al. (2021)	Immersion	10.5 mmol O ₂ m ⁻² h ⁻¹	8.97	10.5
Asmala et al. (2019)	Immersion	2.9 g O ₂ m ⁻² d ⁻¹	6.45	7.55
This study T0	Immersion	4.97 mmol O ₂ m ⁻² h ⁻¹	4.24	4.97
This study T0	Emersion	3.17 mmol C m ⁻² h ⁻¹	3.17	3.71
This study T+21	Immersion	16.37 mmol O ₂ m ⁻² h ⁻¹	13.99	16.37
This study T+21	Emersion	0.181 mmol C m ⁻² h ⁻¹	0.181	0.21
B				
Source	Water level	Flux as in original publication	CR in mmol C m ⁻² h ⁻¹	CR in mmol O ₂ m ⁻² h ⁻¹
Ouisse et al., (2011)	Immersion	186.34 mg C m ⁻² h ⁻¹	15.53	18.71
Ouisse et al. (2011)	Emersion	86.25 mg C m ⁻² h ⁻¹	7.19	8.66
Martin et al. (2005)	Immersion	2.3 mmol C m ⁻² h ⁻¹	2.3	2.77
Murray et Wetzel (1987)	Immersion	300 mg O ₂ m ⁻² h ⁻¹	7.78	9.38
Camillini et al. (2021)	Immersion	4.4 mmol O ₂ m ⁻² h ⁻¹	3.65	4.4
Asmala et al. (2019)	Immersion	5 g O ₂ m ⁻² d ⁻¹	10.81	13.02
This study T0	Immersion	4.46 mmol O ₂ m ⁻² h ⁻¹	3.70	4.46
This study T0	Emersion	5.89 mmol C m ⁻² h ⁻¹	5.89	7.11
This study T+21	Immersion	6.62 mmol O ₂ m ⁻² h ⁻¹	5.5	6.63
This study T+12	Emersion	3.04 mmol C m ⁻² h ⁻¹	3.04	3.66

*Measured fluxes are in bold type and converted fluxes are in regular font. NCP fluxes are transformed from values in mmol O₂ m⁻² h⁻¹ or in mmol CO₂ m⁻² h⁻¹ using a Community Photosynthetic Quotient (CPQ) of 1.17 mol O₂ mol⁻¹ CO₂. CR fluxes are transformed from values in mmol CO₂ m⁻² h⁻¹ or in mmol O₂ m⁻² h⁻¹ using a Community Respiration Quotient (CRQ) of 0.83 mol CO₂ mol⁻¹ O₂. CPQ and CRQ were determined according to the quotients proposed by Zimmerman et al. (1995) and Martin et al. (2005). **A:** All NCP fluxes are expressed in positive values where carbon is fixed and oxygen is released. **B:** All CR fluxes are expressed in positive values where carbon is released and oxygen is consumed

Ouisse and collaborators (2011) explain that these differences are mainly driven by an increase in microbial and infaunal activity when immersed. Moreover, shoots bend over when water withdraws creating self-shading and reduced the photosynthetic rate for leaves piling up on the seafloor. The thin water layer at the leaf surface, which enables efficient CO₂ gas exchange at emersion (Leuschner and Rees, 1993), likely evaporated in our study,

inducing hydric stress and decreased metabolism during low tide. Indeed, temperature sometimes rose rapidly in the incubation chamber leaving some shoots to partially dry out during our incubations (pers. obs.). Nutrient fluxes of the community were very low, almost close to 0 and presented variability without a clear pattern emerging. It is not surprising that nutrient concentrations did not greatly fluctuate in the water surrounding the community as the main nitrogen and phosphorus uptakes by eelgrass actually happens in sediments via roots (Short and McRoy, 1984). In addition, desorption at the water-sediment boundary is a slow process, especially in environment with low hydrodynamics (Holtappels et al. 2011) Diffusive fluxes at the sediment-water interface may have been more informative to assess difference between habitats. Linear models show that only NCP was predicted by one or several of the selected predictors in this study (macrofauna biomass, aboveground macrophytes biomass and microphytobenthos biomass). Though predictors that could explain CR were not measured in this study since fluxes were assessed without considering its different compartments contribution to community respiration. For instance, microbial communities in shallow waters sediments is known for its contribution to community respiration (Middelburg et al. 2005) and can represent 29% to 60% of the community respiration depending on the time of the year (Smith 1973). Thus, its density could be a predictor of the community respiration but was not assessed in this study.

Differences in community characteristics mentioned above led to differences in ecosystem functioning between habitats. Especially during immersion, community production and respiration were higher in vegetated habitat than in the bare sediment habitat. This aligns with findings by Davoult and collaborators (2017) who compared production and respiration of vegetated areas and mudflats in an intertidal estuary in Brittany. There, mudflat community metabolism was 4-time lower than the one measured in the areas colonized by the seaweed *Gracilaria vermiculophylla*.

In our study, NCP at T0 was five times higher in vegetated than in barren habitat while it decreased to a twofold difference at T+21. The overall NCP augmentation in both habitats and the dwindled gap between the two were likely driven by changes in community

characteristics observed between T0 and T+21, especially related to primary producers as demonstrated by linear models. Indeed, MPB and aboveground macrophytes biomass (*Ulva* and eelgrass) were the best predictors of NCP at immersion. The physical structure provided by the ecosystem engineer eelgrass influences the abiotic state of the ecosystem, which modulates abiotic then biotic properties in the ecosystem; both properties can feedback positively or negatively to the engineering species (Jones et al., 2010). Among others, physical structure provided by eelgrass reduces hydrodynamics, attenuates light (i.e., abiotic properties; Carpenter and Lodge, 1986), creates a substratum for growth of epiphytes (source of food; Duffy, 2006) and facilitates the settlement of filter feeders (Bologna et al., 2005) (i.e., biotic properties). Moreover, eelgrass is the major primary producer of the whole ecosystem, driving the carbon sink capacity of the community (Duarte and Cebrián, 1996; Macreadie et al., 2014; Röhr et al., 2018). The presence of eelgrass, the ecosystem engineer, usually attenuates wave action, help to stabilize sediments and so enhances microalgae growth (Reidenbach and Timmerman, 2019) explaining MPB biomass increasing in vegetated habitat. Alternately, recruitment of *Ulva* in bare sediment cores benefited from the absence of eelgrass as both species are competing for light nutrients and space (Nelson and Lee, 2001). Because of functional redundancy, the presence of this opportunistic green alga has likely partly compensated for the loss of eelgrass in community functioning, maintaining a positive NCP even in bare sediment habitat. However, *Ulva* did not fulfill the engineer above-mentioned properties of eelgrass for other functions of the ecosystem. For instance, macroalgae tend to support a much sparser animal population than seagrass beds (Deegan, 2002 cited in Duffy, 2006) and are not as strongly fixed nor long-lasting in the community (Nelson and Lee, 2001).

2.2.5 Conclusion

In the boreal eelgrass meadow of Rimouski (Canada), sea ice recurrent disturbance induces an heterogenization of the seascape, creating a fragmented meadow, affecting both biodiversity and functioning. At habitat scale—bare sediment vs. vegetated—where patches of eelgrass are seasonally destroyed by ice scouring, we showed that a loss of diversity and

density of benthic fauna results from the complete disappearance of eelgrass. This fragmentation also changes functioning, creating great contrasts in community metabolism between disturbed and undisturbed part of the meadow. Development of *Ulva* algae and presence of microphytobenthos can mitigate the loss of function linked to eelgrass removal by bringing functional redundancy of primary production at meadow scale. Our findings illustrate that the increase in taxonomic biodiversity is not necessarily linked to a proportional increase in functioning. Environmental change such as fragmentation by ice scouring can cause loss in biodiversity and in functioning, yet simultaneously changes in diversity (i.e., colonization by opportunistic algae) can buffer a loss of function. This highlights the importance of considering not only taxonomic but also functional diversity when investigating biodiversity and ecosystem relationships in marine ecosystems.

2.2.6 Acknowledgments

Authors would like to thank all the helpers who have participated in field sampling and lab work: Élodie Palais, Eve Tremblay-Morel, Lauriane Belles-Isles, Isadora Demarais-Lacourse, and Marie-Ève Lemieux-Chartrand. Thanks to the ISMER-UQAR technicians who helped during lab assessments. We would like to acknowledge the Sud-de-l'Estuaire ZIP Committee, especially Jonathan Pothier, for their collaboration during summer 2021. This work was supported by a MEOPAR Early Career Faculty Grant Funding (2019-2020) awarded to F. Noisette. Finally, we thank Québec-Océan for scientific support and their contribution to the project diffusion.

CONCLUSION GÉNÉRALE

7. REDONDANCE FONCTIONNELLE ET CONSERVATION DES FONCTIONS

Ce travail de maîtrise avait pour but de relier la biodiversité fonctionnelle et taxonomique d'une communauté benthique à certaines fonctions écosystémiques (production, respiration et utilisation des nutriments) dans un herbier médiolittoral fragmenté par la glace. Dans les herbiers de zostère boréaux et subarctiques, le raclage de la glace côtière est source d'hétérogénéité à l'origine d'habitats aux conditions environnementales distinctes au sein de la végétation dense de zostère : les aires de sédiment nu (marelles et chenaux). L'identification taxonomique de la macrofaune benthique dans l'herbier de zostère de Rimouski était une condition préalable afin d'établir la diversité fonctionnelle de l'herbier. Entre autres, les annélides polychètes *E. longa*, *P. minuta* et *C. granulata* et le gastéropode *T. testudinalis* ont été retrouvés dans les échantillons prélevés durant l'été 2021, mais n'étaient pas mentionnés auparavant dans les publications sur la communauté de l'herbier (Desrosiers et Brêthes, 1984). Ces différences dans l'assemblage des communautés seraient expliquées par les méthodes d'échantillonnage, notamment le nombre d'échantillons, la récolte, la taille des carottiers et la taille du tamis utilisé pour trier le benthos (Lewis III et Stoner, 1981). Bon nombre de traits sont exprimés par plusieurs taxons, y compris la production primaire, induisant de la redondance fonctionnelle au sein de l'écosystème. L'assemblage de ces taxons différait en fonction de l'habitat : tous les taxons retrouvés dans les aires de sédiment nu ont aussi été retrouvés dans les échantillons végétalisés, alors que certains arthropodes n'étaient présents que dans les échantillons végétalisés. En l'absence de l'espèce ingénieure d'écosystème *Z. marina*, l'algue opportuniste *Ulva* s'est développée dans les aires dénudées de végétation (Nelson & Lee, 2001). Faute de structure complexe, qu'on retrouve dans l'habitat végétalisé, la communauté macrobenthique des marelles de sédiment

nu avait une richesse spécifique plus faible et était composée d'individus moins abondants, mais de plus grande taille.

Ces différences entre les caractéristiques de la communauté ont servi à expliquer les différences de fonctionnement de l'écosystème entre les deux habitats. Au niveau des flux de carbone et d'oxygène, l'habitat végétalisé avait un métabolisme de communauté (production primaire et respiration) plus élevé que les aires de sédiment nu. De plus, le métabolisme de la communauté mesuré était plus élevé à l'immersion qu'à l'émersion dans les deux habitats, ce qui peut être expliqué par la diminution de l'activité des organismes à marée basse. Le principal prédicteur du fonctionnement de la communauté étant la biomasse des producteurs primaires, en l'absence de *Z. marina* le métabolisme de la communauté était moins élevé. Néanmoins, la croissance de l'algue opportuniste *Ulva* dans les marelles de sédiment nu et la croissance du microphytobenthos dans les deux habitats démontrent le caractère hautement dynamique de la communauté de l'herbier. La redondance fonctionnelle des producteurs primaires permet de compenser la perte fonctionnelle de *Z. marina* en maintenant la production primaire nette positive, une fonction importante pour l'herbier. Face à la fragmentation et la parcellisation de l'herbier, celui-ci maintient tout de même son autotrophie et une production primaire élevée à l'échelle de l'écosystème.

Cela démontre que la relation entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème est complexe et qu'elle varie selon les échelles de temps et d'espace auxquelles on l'observe. À l'échelle des habitats, la perturbation de l'herbier par la glace induit une perte de diversité taxonomique, fonctionnelle et une perte de fonctions. Simultanément, on constate le développement d'une nouvelle espèce de macrophyte dans les échantillons de sédiment nu. Aussi observé dans les aires dénudées de végétation *in situ*, ce changement de composition de la communauté augmente la diversité taxonomique à l'échelle de l'herbier. Comme souligné par van der Plas (2019), il importe d'intégrer les pressions environnementales dans l'étude des relations entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème (figure 17). L'étude des communautés naturelles permet de considérer des éléments clés au BEF :

l'arrivée des nouvelles espèces suites aux changements environnementaux et la distribution non aléatoire des organismes dans l'écosystème.

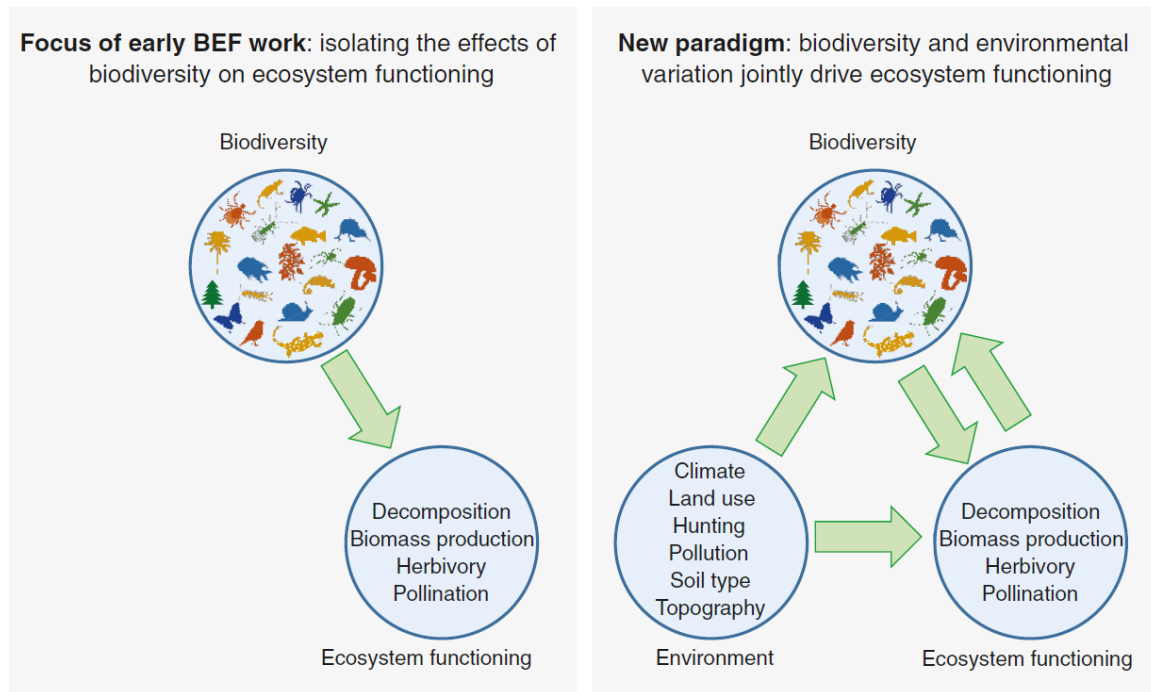


Figure 17 : Évolution du cadre conceptuel de l'étude du BEF. À gauche, les premières théories du BEF relient la biodiversité (variable indépendante) au fonctionnement de l'écosystème (variables dépendantes) dans une relation de causalité sans considérer les pressions environnementales. À droite, le nouveau paradigme implique une relation bilatérale entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème et considère que les effets des pressions environnementales tant sur les fonctions de l'écosystème que sur la biodiversité. Tiré de van der Plas (2019).

8. LIMITES DE L'ETUDE

Bien que nous ayons démontré que, dans un écosystème fragmenté, la production primaire nette de l'écosystème soit maintenue par la redondance fonctionnelle entre les macrophytes, plusieurs autres fonctions de l'herbier n'ont pas été mesurées. Contrairement à la zostère, ancrée dans le sédiment par son réseau racinaire et persistante dans l'écosystème, l'algue *Ulva* est facilement décrochée et emportée par les vagues et sa présence dans l'herbier n'est que temporaire. Elle ne pousse pas en assez grande densité pour reproduire les qualités nourricières et la capacité de réduction de l'hydrodynamisme de la zostère. En l'absence de

système racinaire, *Ulva* n'influence pas non plus la stabilisation du sédiment. Avec les données présentées dans ce mémoire, il n'est pas possible de faire la démonstration que toutes les fonctions de l'écosystème sont conservées dans les aires de sédiment nu suite à l'arrachage des zostères par la glace.

La caractérisation fonctionnelle de la communauté benthique a, quant à elle, permis de définir la contribution des espèces au fonctionnement en mettant en lumière les traits et rôles des organismes au sein de l'écosystème. Ce projet démontre qu'il est pertinent de coupler les informations fournies par la diversité taxonomique à la diversité fonctionnelle pour l'étude du BEF. Compte tenu de la durée et des moyens déployés pour réaliser ce projet, la caractérisation de la communauté de l'herbier s'est limitée à la macrofaune benthique (>500 μm), la quantification du microphytobenthos et la biomasse des macrophytes. La communauté microbienne du sédiment, la méiofaune et la communauté planctonique n'ont pas été considérées, bien qu'elles contribuent sans doute au fonctionnement de l'écosystème. Le cycle et le stade de vie des espèces de la communauté benthique n'ont pas non plus été considérés. L'ontogenèse peut faire varier les traits fonctionnels qui sont exprimés par les individus. Par exemple, des espèces au développement benthopélagique peuvent changer de groupe fonctionnel au cours d'une saison et la diversité fonctionnelle s'en trouvera changée.

L'approche holistique utilisée pour estimer le fonctionnement a permis d'obtenir une vue d'ensemble des intrants et des extrants de l'écosystème. La méthode utilisée n'a pas permis d'évaluer la complexité des transformations et des échanges de matière dans l'écosystème ni de cerner certains prédicteurs du fonctionnement, notamment en termes de respiration de la communauté. Elle n'a pas, par exemple, permis de distinguer les échanges entre la colonne d'eau et les sédiments, entre l'eau et les feuilles des macrophytes, ou encore entre l'eau porale des sédiments et les racines des zostères. Dans le cadre de ce projet, les mesures de fonctionnement ont été réalisées *ex situ* à la station aquicole de Pointe-au-Père en calculant les flux de matière alors que la communauté était placée sous une cloche lors d'incubations de 30 à 90 minutes. Les flux obtenus sont du même ordre de grandeur que ceux mesurés *in situ* sur d'autres herbiers de *Z. marina* et à des latitudes similaires (chap. 2,

tableau 7 p. 52). Mesurer le fonctionnement d'une communauté en mésocosme nécessite des installations adéquates afin d'offrir des conditions semblables au milieu *in situ* comme l'accès à de l'eau de mer puisée à proximité, à la lumière naturelle et les conditions de marée. Cette méthode offre la possibilité de réaliser un plus grand nombre de mesures, et ce, sur une période prolongée. En effet, elle ne nécessite pas de se synchroniser avec les contraintes météorologiques et permet d'effectuer des incubations à l'immersion sans avoir recours à la plongée scientifique. La conservation des échantillons de la communauté en mésocosme demande cependant une attention particulière et un suivi quotidien des conditions adéquates (mentionnées plus haut) au maintien de la communauté. Les mésocosmes restent cependant une simplification de l'environnement naturel et certaines conditions n'ont pas pu être reproduites, comme l'hydrodynamisme, ce qui pourrait affecter le développement de certains organismes. Enfin, en bassin, les échantillons végétalisés avaient un couvert végétal beaucoup moins dense qu'il ne l'est dans l'herbier, ce qui a accru les risques de dessiccation des feuilles.

9. PERSPECTIVES

Cette étude pourrait être complétée en s'attardant davantage aux sédiments dans les deux milieux notamment par l'évaluation de leur granulométrie et de la respiration microbienne ainsi que par la mesure des flux diffusifs de nutriments à l'interface eau-sédiment. Une évaluation comparative de la granulométrie du sédiment entre les habitats pourrait bonifier le plan d'échantillonnage. Celle-ci est simple à réaliser et permettrait d'expliquer davantage les différences observées entre les communautés macrofauniques comme la diversité d'espèces et la taille des individus. La respiration microbienne et la mesure des flux de matière du compartiment sédiment permettraient de cibler des prédicteurs du fonctionnement ainsi que des sites d'échange clé qui n'ont pas été illustrés dans cette étude.

Puisque nous avons souligné l'importance de prendre en compte les facteurs environnementaux qui ont un impact tant sur la biodiversité que sur les fonctions de l'écosystème, il serait pertinent de récolter davantage de données sur les paramètres abiotiques au sein de l'herbier. Par exemple, il serait possible d'évaluer comment l'intensité du raclage par la glace et la persistance de la banquise transforment la biodiversité et le fonctionnement de l'herbier. Enfin, il serait nécessaire de quantifier la biomasse de zostère arrachée par le raclage ainsi que le fonctionnement sur une base annuelle.

10. PORTEE DE L'ETUDE

Ce travail démontre que la dynamique d'une communauté dans un écosystème hétérogène est complexe. Les conclusions de ce travail offrent des informations essentielles pour la compréhension des rôles écologiques de l'herbier de zostère de Rimouski et de sa communauté face aux perturbations naturelles périodiques. La résilience de l'écosystème dans ce contexte ne permet cependant pas de prévoir l'effet des pressions d'origine anthropiques sur l'herbier. Dans un contexte de conservation, l'utilisation de la diversité fonctionnelle offre des informations pertinentes pour connaître l'état écologique de l'écosystème, voire des outils pour évaluer son fonctionnement et ses services écosystémiques à partir des indices de diversité. L'identification taxonomique des espèces de la faune benthique n'avait pas fait l'objet d'une publication depuis plus de 30 ans. Elle complète les informations disponibles sur cet écosystème qui sont en cours d'archivage à l'Observatoire global du Saint-Laurent (OGSL). Les données de ce projet pourront être valorisées dans le cadre du monitoring des conditions de l'herbier de zostère de Rimouski qui a cours depuis l'été 2022 et ont été partagées avec nos partenaires locaux responsables de la gestion et de la conservation des zones côtières. L'herbier de zostère de Rimouski se trouvant sur le territoire du Comité de la Zone d'Intervention Prioritaire du Sud-de-l'Estuaire (comité ZIPSE), celui-ci s'est impliqué dans l'échantillonnage de 2021. Les données sur le fonctionnement et les indices de diversité ont été partagées avec le comité lors de plusieurs

rencontres durant l'année 2022. Les biologistes du comité pourront ainsi bénéficier des informations récoltées dans le cadre du projet pour la planification et l'exécution de leurs travaux sur le littoral rimouskois.

ANNEXES

Appendix 1: Macrofauna density (nb of individuals) and biomass (DW g) by taxon (mean \pm SE) in vegetated and bare sediment habitats at T0.

Taxon	T0			
	Vegetated (n = 5)		Bare sediment (n = 4)	
	Density	Biomass	Density	Biomass
Oligochaeta	11.4 \pm 3.9	4 x 10 ⁻⁴ \pm 1 x 10 ⁻⁴	4.25 \pm 0.41	1 x 10 ⁻³ \pm 2,4 x 10 ⁻⁴
Gastropods : <i>Ecrobia truncata</i>	52.2 \pm 10.4	0.05 \pm 7.8 x 10 ⁻³	48 \pm 10.16	0.03 \pm 2.3 x 10 ⁻³
<i>Littorina sp.</i>	92 \pm 15.81	0.21 \pm 0.04	1.25 \pm 0.65	0.02 \pm 0.01
<i>Testudinalia testudinalis</i>	0.6 \pm 0.54	2.8 x 10 ⁻³ \pm 2.5 x 10 ⁻³	0	0
Bivalves : <i>Macoma balthica</i>	30.2 \pm 4.57	0.37 \pm 0.10	13 \pm 1.54	1.07 \pm 0.23
<i>Mytilus sp.</i>	33.4 \pm 8.22	23.44 \pm 18.08	0.25 \pm 0.22	3 x 10 ⁻³ \pm 2 x 10 ⁻³
<i>Mya arenaria</i>	2.8 \pm 1.07	3.01 \pm 1.49	6.25 \pm 2.65	14.80 \pm 7.60
Polychaeta : <i>Nereis pelagica</i>	1.4 \pm 0.54	3.6 x 10 ⁻³ \pm 2.3 x 10 ⁻³	0.25 \pm 0.22	1 x 10 ⁻⁴ \pm 8.7 x 10 ⁻⁵
<i>Hediste diversicolor</i>	0	0	0	0
<i>Nephtys caeca</i>	0.8 \pm 0.33	4 x 10 ⁻³ \pm 2.9 x 10 ⁻³	2.25 \pm 0.65	0.02 \pm 0.01
<i>Eteone longa</i>	0.8 \pm 0.33	< 0.001	0.75 \pm 0.22	6 x 10 ⁻⁴ \pm 2.4 x 10 ⁻⁴
<i>Polydora ciliata</i>	0.4 \pm 0.36	1.8 x 10 ⁻⁴ \pm 1.5 x 10 ⁻⁴	0	0
Polynoidae	0	0	0	0
<i>Pholoë minuta</i>	9.2 \pm 2.98	5.2 x 10 ⁻⁴ \pm 1.8 x 10 ⁻⁴	0.5 \pm 0.43	< 0.0001
<i>Pectinaria granulata</i>	0	0	0	0
Arthropoda: <i>Jaera albifrons</i>	19 \pm 7.63	1.0 x 10 ⁻³ \pm 5 x 10 ⁻⁴	0	0
Gammaridae (incl. <i>Gammarus sp.</i>)	20.8 \pm 12.71	6.4 x 10 ⁻³ \pm 4.7 x 10 ⁻³	0.25 \pm 0.22	< 0.0001
<i>Semibalanus sp.</i>	0	0	0	0
Nematoda	0.4 \pm 0.36	< 0.0001	0	0

Appendix 2: Macrofauna density (nb of individuals) and biomass (DW g) by taxon (mean \pm SE) in vegetated and bare sediment habitats cores at T+21.

Taxon	T+21			
	Vegetated (n = 9)		Bare sediment (n = 9)	
	Density	Biomass	Density	Biomass
Oligochaeta	43.11 \pm 8.96	0.02 \pm 7.9 x 10 ⁻³	105.71 \pm 29.95	0.03 \pm 0.02
Gastropods :				
<i>Ecrobia truncata</i>	17.11 \pm 4	0.02 \pm 5.3 x 10 ⁻³	73.14 \pm 19.07	0.11 \pm 0.03
<i>Littorina sp.</i>	25.67 \pm 4.48	0.25 \pm 0.05	7.14 \pm 3.74	0.04 \pm 0.02
<i>Testudinalia testudinalis</i>	0.22 \pm 0.14	0.02 \pm 0.02	0	0
Bivalves :				
<i>Macoma balthica</i>	55.77 \pm 5.16	1.21 \pm 0.09	14.85 \pm 3.1	1.53 \pm 0.22
<i>Mytilus sp.</i>	21.33 \pm 4.43	22.86 \pm 8.80	1.86 \pm 0.51	0.24 \pm 0.09
<i>Mya arenaria</i>	5 \pm 0.96	6.64 \pm 2.62	5.71 \pm 3.46	5.42 \pm 1.85
Polychaeta :				
<i>Nereis pelagica</i>	15.56 \pm 2.73	0.04 \pm 7 x 10 ⁻³	7.42 \pm 2.24	0.04 \pm 0.01
<i>Hediste diversicolor</i>	0.89 \pm 0.33	0.09 \pm 0.03	1 \pm 0.78	0.01 \pm 0.01
<i>Nephtys caeca</i>	1.44 \pm 0.47	0.03 \pm 0.01	1.29 \pm 0.48	0.02 \pm 0.01
<i>Eteone longa</i>	3.44 \pm 1.48	1.5 x 10 ⁻⁴ \pm 8.29 x 10 ⁻⁵	3.86 \pm 2.46	5 x 10 ⁻⁴ \pm 2.6 x 10 ⁻⁴
<i>Polydora ciliata</i>	1.67 \pm 0.72	1.1 x 10 ⁻⁴ \pm 8 x 10 ⁻⁵	0.29 \pm 0.26	1.1 x 10 ⁻⁵ \pm 1.04 x 10 ⁻⁵
Polynoidae	2.11 \pm 1.32	3.3 x 10 ⁻⁴ \pm 3.3 x 10 ⁻⁴	0	0
<i>Pholoë minuta</i>	4.78 \pm 1.61	1.2 x 10 ⁻³ \pm 7.1 x 10 ⁻⁴	0.29 \pm 0.26	1.1 x 10 ⁻⁵ \pm 1.05 x 10 ⁻⁵
<i>Pectinaria granulata</i>	0.33 \pm 0.22	1.1 x 10 ⁻³ \pm 6.7 x 10 ⁻⁴	0	0
Arthropoda:				
<i>Jaera albifrons</i>	16.44 \pm 6.46	2.2 x 10 ⁻³ \pm 8.6 x 10 ⁻⁴	0	0
Gammaridae (incl. <i>Gammarus sp.</i>)	1.11 \pm 0.43	8.1 x 10 ⁻³ \pm 3 x 10 ⁻³	0.14 \pm 0.13	< 0.0001
<i>Semibalanus sp.</i>	0.22 \pm 0.14	7.9 x 10 ⁻³ \pm 4.9 x 10 ⁻³	0	0
Nematoda	0.33 \pm 0.31	< 0.0001	0	0

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams, S. M. (1976). The ecology of eelgrass, *Zostera marina* (L.), fish communities. I. Structural analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 22(3), 269-291. doi:[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(76\)90007-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(76)90007-1)
- Alpert, S., Spencer, D., & Hidy, G. (1992). Biospheric options for mitigating atmospheric carbon dioxide levels. *Energy Conversion and Management*, 33(5-8), 729-736. doi:[https://doi.org/10.1016/0196-8904\(92\)90078-B](https://doi.org/10.1016/0196-8904(92)90078-B)
- Asmala, E., Gustafsson, C., Krause-Jensen, D., Norkko, A., Reader, H., Staehr, P. A., & Carstensen, J. (2019). Role of eelgrass in the coastal filter of contrasting Baltic Sea environments. *Estuaries and Coasts*, 42(7), 1882-1895. doi:<https://doi.org/10.1007/s12237-019-00615-0>
- Atwood, T. B., Connolly, R. M., Ritchie, E. G., Lovelock, C. E., Heithaus, M. R., Hays, G. C., . . . Macreadie, P. I. (2015). Predators help protect carbon stocks in blue carbon ecosystems. *Nature Climate Change*, 5(12), 1038-1045. doi:<http://dx.doi.org/10.1038/nclimate2763>
- Bachand, É., Joubert, J.-É., & Pothier, J. (2017). *Restauration de l'herbier de Zostère marine dans l'anse de Pointe-au-Père, Rimouski*. Comité ZIP du Sud-de-l'Estuaire
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., & Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81(2), 169-193. doi:<https://doi.org/10.1890/10-1510.1>
- Barnes, D. K. (1999). The influence of ice on polar nearshore benthos. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79(3), 401-407. doi:<https://doi.org/10.1017/S0025315498000514>
- Barnes, D. K., & Clarke, A. (1995). Seasonality of feeding activity in Antarctic suspension feeders. *Polar Biology*, 15(5), 335-340. doi:<https://doi.org/10.1007/BF00238483>
- Barnes, P. W., Rearic, D. M., & Reimnitz, E. (1984). Ice gouging characteristics and processes. In *The Alaskan Beaufort Sea* (pp. 185-212): Elsevier.
- Barnes, R. S. K., & Hendy, I. W. (2015). Seagrass-associated macrobenthic functional diversity and functional structure along an estuarine gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 164, 233-243. doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.07.050>
- Baskin, Y. (1994). Ecosystem function of biodiversity. *Bioscience*, 44(10), 657-660. doi:<https://doi.org/10.2307/1312507>

- Bergeron, P., & Bourget, E. (1986). Shore topography and spatial partitioning of crevice refuges by sessile epibenthos in an ice disturbed environment. *Mar Ecol Prog Ser*, 28, 129-145.
- Bertelli, C. M., & Unsworth, R. K. (2014). Protecting the hand that feeds us: Seagrass (*Zostera marina*) serves as commercial juvenile fish habitat. *Marine pollution bulletin*, 83(2), 425-429. doi:<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.08.011>
- Boese, B. L., Alayan, K. E., Gooch, E. F., & Robbins, B. D. (2003). Desiccation index: a measure of damage caused by adverse aerial exposure on intertidal eelgrass (*Zostera marina*) in an Oregon (USA) estuary. *Aquatic Botany*, 76(4), 329-337. doi:[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(03\)00068-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(03)00068-8)
- Boisvert, V., & Vivien, F.-D. (2005). The convention on biological diversity: A conventionalist approach. *Ecological Economics*, 53(4), 461-472. doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.06.030>
- Bologna, P. A., Fetzer, M. L., McDonnell, S., & Moody, E. M. (2005). Assessing the potential benthic–pelagic coupling in episodic blue mussel (*Mytilus edulis*) settlement events within eelgrass (*Zostera marina*) communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 316(2), 117-131. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.10.009>
- Bouma, T., De Vries, M., Low, E., Peralta, G., Tánčzos, I. v., van de Koppel, J., & Herman, P. M. J. (2005). Trade-offs related to ecosystem engineering: A case study on stiffness of emerging macrophytes. *Ecology*, 86(8), 2187-2199. doi:<https://doi.org/10.1890/04-1588>
- Bourget, E. (1997). *Les animaux littoraux du Saint-Laurent: guide d'identification*: Presses Université Laval.
- Boyé, A., Thiébaud, É., Grall, J., Legendre, P., Broudin, C., Houbin, C., . . . Gauthier, O. (2019). Trait-based approach to monitoring marine benthic data along 500 km of coastline. *Diversity and Distributions*, 25(12), 1879-1896. doi:<https://doi.org/10.1111/ddi.12987>
- Braeckman, U., Provoost, P., Gribsholt, B., Van Gansbeke, D., Middelburg, J. J., Soetaert, K., . . . Vanaverbeke, J. (2010). Role of macrofauna functional traits and density in biogeochemical fluxes and bioturbation. *Marine Ecology Progress Series*, 399, 173-186. doi:<https://doi.org/10.3354/meps08336>
- Brenchley, G. (1982). Mechanisms of spatial competition in marine soft-bottom communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 60(1), 17-33. doi:[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(81\)90177-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(81)90177-5)
- Brodersen, K. E., Trevathan-Tackett, S. M., Nielsen, D. A., Connolly, R. M., Lovelock, C. E., Atwood, T. B., & Macreadie, P. I. (2019). Oxygen Consumption and Sulfate Reduction in Vegetated Coastal Habitats: Effects of Physical Disturbance. *Frontiers in Marine Science*, 6(14). doi:10.3389/fmars.2019.00014

- Brunel, P., Bossé, L., & Lamarche, G. (1998). *Catalogue des Invertébrés marins de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent*: Fisheries and Aquatic Sciences.
- Burkholder, J. M., Tomasko, D. A., & Touchette, B. W. (2007). Seagrasses and eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2), 46-72. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.024>
- Byrne, M.-L., & Dionne, J.-C. (2002). Typical aspects of cold regions shorelines. In *Landscapes of Transition: Landform Assemblages and Transformations in Cold Regions* (pp. 141-158): Kluwer Academic Publishers.
- Camillini, N., Attard, K. M., Eyre, B. D., & Glud, R. N. (2021). Resolving community metabolism of eelgrass *Zostera marina* meadows by benthic flume-chambers and eddy covariance in dynamic coastal environments. *Marine Ecology Progress Series*, 661, 97-114. doi:<https://doi.org/10.3354/meps13616>
- Cardinale, B. J., Nelson, K., & Palmer, M. A. (2000). Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos*, 91(1), 175-183. doi:<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910117.x>
- Carey Jr, A. G. (1991). Ecology of North American Arctic continental shelf benthos: a review. *Continental Shelf Research*, 11(8-10), 865-883. doi:[https://doi.org/10.1016/0278-4343\(91\)90083-I](https://doi.org/10.1016/0278-4343(91)90083-I)
- Caron, A., Desrosiers, G., Olive, P., Retière, C., & Nozais, C. (2004). Comparison of diet and feeding activity of two polychaetes, *Nephtys caeca* (Fabricius) and *Nereis virens* (Sars), in an estuarine intertidal environment in Québec, Canada. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 304(2), 225-242. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.12.014>
- Carpenter, S. R., & Lodge, D. M. (1986). Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 26, 341-370. doi:[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(86\)90031-8](https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90031-8)
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science advances*, 1(5), e1400253. doi:<https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Ceccherelli, G., Oliva, S., Pinna, S., Piazzini, L., Procaccini, G., Marin-Guirao, L., . . . Bulleri, F. (2018). Seagrass collapse due to synergistic stressors is not anticipated by phenological changes. *Oecologia*, 186(4), 1137-1152. doi:<https://doi.org/10.1007/s00442-018-4075-9>
- Chabot, R., & Rossignol, A. (2003). *Algues et faune du littoral du Saint-Laurent maritime : Guide d'identification*. Rimouski et Mont-Joli (Québec): Institut des sciences de la mer de Rimouski et Pêches et Océans Canada (Institut Maurice-Lamontagne).

- Conlan, K., Lenihan, H., Kvitek, R., & Oliver, J. (1998). Ice scour disturbance to benthic communities in the Canadian High Arctic. *Marine Ecology Progress Series*, 166, 1-16.
- Cullain, N., McIver, R., Schmidt, A. L., & Lotze, H. K. (2018). Spatial variation of macroinfaunal communities associated with *Zostera marina* beds across three biogeographic regions in Atlantic Canada. *Estuaries and Coasts*, 41(5), 1381-1396. doi:10.1007/s12237-017-0354-7
- Cullen-Unsworth, L., & Unsworth, R. (2013). Seagrass meadows, ecosystem services, and sustainability. *Environment: Science and policy for sustainable development*, 55(3), 14-28. doi:https://doi.org/10.1080/00139157.2013.785864
- Davis, G., Midgley, GF, & Hoffman, M. (1994). Linking biodiversity to ecosystem function: a challenge to fynbos ecology. *South African Journal of Science*, 90(6), 319-321.
- Davison, I. R., & Pearson, G. A. (1996). Stress tolerance in intertidal seaweeds. *Journal of Phycology*, 32(2), 197-211. doi:https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1996.00197.x
- Davoult, D., Surget, G., Stiger-Pouvreau, V., Noisette, F., Riera, P., Stagnol, D., . . . Poupart, N. (2017). Multiple effects of a *Gracilaria vermiculophylla* invasion on estuarine mudflat functioning and diversity. *Marine Environmental Research*, 131, 227-235. doi:https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.09.020
- Deegan, L. A. (2002). Lessons learned: the effects of nutrient enrichment on the support of nekton by seagrass and salt marsh ecosystems. *Estuaries*, 25(4), 727-742. doi:https://doi.org/10.1007/BF02804902
- Delgard, M. L. (2013). *Study of the effect and the role of Zostera noltii seagrass meadows on the biogeochemical dynamic of intertidal sediments*. Université Sciences et Technologies - Bordeaux I, Retrieved from <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00847777> (2013BOR14780)
- Desrosiers, G., & Brêthes, J.-C. F. (1984). Étude bionomique de la communauté à *Macoma baltica* de la bature de Rimouski. *Sciences et technologies de l'eau*, Vol. 17(no 1), 25-31.
- DFO-MPO. (2009). Does Eelgrass (*Zostera marina*) meet the criteria as an ecologically significant species? (Rep. 2009/018). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis Rep. 2009/018
- Díaz, S., Wardle, D. A., & Hector, A. (2009). Incorporating biodiversity in climate change mitigation initiatives. In *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing—An Ecological and Economic Perspective* (pp. 149-166).
- Dierssen, H. M., Zimmerman, R. C., Drake, L. A., & Burdige, D. (2010). Benthic ecology from space: optics and net primary production in seagrass and benthic algae across the Great Bahama Bank. *Marine Ecology Progress Series*, 411, 1-15. doi:https://doi.org/10.3354/meps08665

- Dionne, J.-C. (1985). Formes, figures et faciès sédimentaires glaciels des estrans vaseux des régions froides. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 51(1-4), 415-451. doi:[https://doi.org/10.1016/0031-0182\(85\)90097-5](https://doi.org/10.1016/0031-0182(85)90097-5)
- Do, V. T., de Montaudouin, X., Lavesque, N., Blanchet, H., & Guyard, H. (2011). Seagrass colonization: Knock-on effects on zoobenthic community, populations and individual health. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 95(4), 458-469. doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.10.022>
- Dreujou, E., McKindsey, C. W., Grant, C., Tréau de Coeli, L., St-Louis, R., & Archambault, P. (2020). Biodiversity and habitat assessment of coastal benthic communities in a sub-Arctic industrial harbor area. *Water*, 12(9), 2424. doi:<https://doi.org/10.3390/w12092424>
- Duarte, C. M. (2002). The future of seagrass meadows. *Environmental conservation*, 192-206. doi:<https://doi.org/10.1017/S0376892902000127>
- Duarte, C. M., & Cebrián, J. (1996). The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography*, 41(8), 1758-1766. doi:<https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.8.1758>
- Duarte, C. M., & Chiscano, C. L. (1999). Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic Botany*, 65(1), 159-174. doi:[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00038-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00038-8)
- Duarte, C. M., Marbà, N., Gacia, E., Fourqurean, J. W., Beggins, J., Barrón, C., & Apostolaki, E. T. (2010). Seagrass community metabolism: Assessing the carbon sink capacity of seagrass meadows. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(4). doi:<https://doi.org/10.1029/2010GB003793>
- Duffy, J. E. (2006). Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 311, 233-250. doi:[doi:doi:10.3354/meps311233](https://doi.org/10.3354/meps311233)
- Duffy, J. E. (2021a). Estuaries and Coastal Seas. In P. U. Press (Ed.), *Ocean Ecology : Marine Life in the Age of Humans*. Princeton, New Jersey.
- Duffy, J. E. (2021b). Life in the Ocean. In P. U. Press (Ed.), *Ocean Ecology : Marine Life in the Age of Humans*. Princeton, New Jersey.
- ECCC. (2018). *Pointe-au-Père National Wildlife Area Management Plan*. Quebec Region: Environment et Changements Climatique Canada; Service canadien de la faune
- ECCC. (2020). *Canadian Environmental Sustainability Indicators: Eelgrass in Canada*. Canada: Environment et Changements Climatique Canada
- Ehrlich, P. R., & Mooney, H. A. (1983). Extinction, substitution, and ecosystem services. *Bioscience*, 33(4), 248-254. doi:<https://doi.org/10.2307/1309037>
- Eicken, H. (1992). The role of sea ice in structuring Antarctic ecosystems. *Polar Biology*, 12, 3-13. doi:<https://doi.org/10.1007/BF00239960>

- 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(9), 488-494. doi:[https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001)
- Eriander, L., Infantes, E., Olofsson, M., Olsen, J. L., & Moksnes, P.-O. (2016). Assessing methods for restoration of eelgrass (*Zostera marina* L.) in a cold temperate region. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 479, 76-88. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.03.005>
- Forbes, D., & Taylor, R. (1994). Ice in the shore zone and the geomorphology of cold coasts. *Progress in Physical Geography*, 18(1), 59-89.
- Fredriksen, S., De Backer, A., Boström, C., & Christie, H. (2010). Infauna from *Zostera marina* L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas. *Marine Biology Research*, 6(2), 189-200. doi:<https://doi.org/10.1080/17451000903042461>
- Frost, M. T., Rowden, A. A., & Attrill, M. J. (1999). Effect of habitat fragmentation on the macroinvertebrate infaunal communities associated with the seagrass *Zostera marina* L. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 9(3), 255-263. doi:[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-0755\(199905\)06](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-0755(199905)06)
- Fu, B., Wang, S., Su, C., & Forsius, M. (2013). Linking ecosystem processes and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5(1), 4-10. doi:<https://doi.org/10.1016/j.cosust.2012.12.002>
- Furness, E., & Unsworth, R. K. (2020). Demersal fish assemblages in NE Atlantic seagrass and Kelp. *Diversity*, 12(10), 366. doi:<https://doi.org/10.3390/d12100366>
- Gage, J. D., Hughes, D. J., & Vecino, J. L. G. (2002). Sieve size influence in estimating biomass, abundance and diversity in samples of deep-sea macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 97-107. doi:[doi:10.3354/meps225097](https://doi.org/10.3354/meps225097)
- Ganter, B. (2000). Seagrass (*Zostera* spp.) as food for brent geese (*Branta bernicla*): an overview. *Helgoland Marine Research*, 54(2), 63-70. doi:<https://doi.org/10.1007/s101520050003>
- Ganthy, F., Soissons, L., Sauriau, P. G., Verney, R., & Sottolichio, A. (2015). Effects of short flexible seagrass *Zostera noltii* on flow, erosion and deposition processes determined using flume experiments. *Sedimentology*, 62(4), 997-1023. doi:<https://doi.org/10.1111/sed.12170>
- Garbary, D. J., Miller, A. G., Seymour, N., & Williams, J. (2004). *Status and Conservation of Eelgrass (Zostera marina) in Eastern Canada: Destruction of eelgrass beds in Nova Scotia by the invasive green crab*. Canadian Wildlife Service, Atlantic Region
- Gilbert, N. (2022). Nations forge historic deal to save species: what's in it and what's missing. *Nature*. doi:[10.1038/d41586-022-04503-9](https://doi.org/10.1038/d41586-022-04503-9)

- Grasshoff, K., Kremling, K., & Ehrhardt, M. (2009). *Methods of seawater analysis* John Wiley & Sons.
- Green, E. P., & Short, F. T. (2003). *World atlas of seagrasses*: University of California Press.
- Gregory, R. S. (2004). *Status and Conservation of Eelgrass (Zostera marina) in Eastern Canada: Eelgrass as nursery habitat for juvenile fish in the coastal marine environment*. Canadian Wildlife Service, Atlantic Region
- Greiner, J. T., McGlathery, K. J., Gunnell, J., & McKee, B. A. (2013). Seagrass restoration enhances “blue carbon” sequestration in coastal waters. *PLoS One*, 8(8), e72469. doi:<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072469>
- Grime, J. P. (1997). Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, 277(5330), 1260-1261. doi:<https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1260>
- Guruswamy, L. D. (1999). The Convention on Biological Diversity: exposing the flawed foundations. *Environmental Conservation*, 26(2), 79-82. doi:<https://doi.org/10.1017/S0376892999000120>
- Gusmao, J. B. (2017). *Sediments and functional traits: Applying a functional trait approach to assess marine macrobenthic function*. University of Groningen, Groningen, Netherlands.
- Gustafsson, C., & Boström, C. (2011). Biodiversity influences ecosystem functioning in aquatic angiosperm communities. *Oikos*, 120(7), 1037-1046. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19008.x>
- Gutt, J. (2001). On the direct impact of ice on marine benthic communities, a review. *Polar Biology*, 24(8), 553-564. doi:<https://doi.org/10.1007/s003000100262>
- Gutt, J., & Starmans, A. (2001). Quantification of iceberg impact and benthic recolonisation patterns in the Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biology*, 24, 615-619. doi:<https://doi.org/10.1007/s003000100263>
- Hanson, A. R. (2004). *Status and Conservation of Eelgrass, Zostera Marina, in Eastern Canada*. (0662366298). Canadian Wildlife Service, Atlantic Region
- Harrop, S. R. (2011). ‘Living in harmony with nature’? Outcomes of the 2010 Nagoya Conference of the Convention on Biological Diversity. *Journal of Environmental Law*, 23(1), 117-128. doi:<https://doi.org/10.1093/jel/eqq032>
- Hauxwell, J., Cebrián, J., & Valiela, I. (2003). Eelgrass *Zostera marina* loss in temperate estuaries: relationship to land-derived nitrogen loads and effect of light limitation imposed by algae. *Marine Ecology Progress Series*, 247, 59-73. doi:[doi:10.3354/meps247059](https://doi.org/10.3354/meps247059)
- Heck, K., Able, K., Fahay, M., & Roman, C. (1989). Fishes and decapod crustaceans of Cape Cod eelgrass meadows: species composition, seasonal abundance patterns and comparison with unvegetated substrates. *Estuaries*, 12(2), 59-65. doi:<https://doi.org/10.2307/1351497>

- Heck, K., Able, K., Roman, C., & Fahay, M. (1995). Composition, abundance, biomass, and production of macrofauna in a New England estuary: comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. *Estuaries*, 18(2), 379-389. doi:<https://doi.org/10.2307/1352320>
- Heck, K., & Orth, R. (1980). Structural components of eelgrass (*Zostera marina*) meadows in the lower Chesapeake Bay—decapod Crustacea. *Estuaries*, 3(4), 289-295. doi:<https://doi.org/10.2307/1352084>
- Hiebert, T. C. (2015). *Nephtys caeca*. In *Oregon Estuarine Invertebrates. : Rudys' Illustrated Guide to Common Species, 3rd ed.* Charleston, OR: University of Oregon Libraries and Oregon Institute of Marine Biology.
- Hillebrand, H. (2009). Meta-analysis of Grazer control of periphyton Biomass across Aquatic Ecosystems. *Journal of Phycology*, 45(4), 798-806. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00702.x>
- Holtappels, M., Kuypers, M. M., Schlüter, M., & Brüchert, V. (2011). Measurement and interpretation of solute concentration gradients in the benthic boundary layer. *Limnology and Oceanography: Methods*, 9(1), 1-13. doi:<https://doi.org/10.4319/lom.2011.9.1>
- Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., . . . Naeem, S. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3-35. doi:<https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hootsmans, M., & Vermaat, J. (1985). The effect of periphyton-grazing by three epifaunal species on the growth of *Zostera marina* L. under experimental conditions. *Aquatic Botany*, 22(1), 83-88. doi:[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(85\)90032-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(85)90032-4)
- IPBES. (2019). *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.* (978-3-947851-13-3). Bonn, Germany
- Jankowska, E., Michel, L. N., Zaborska, A., & Włodarska-Kowalczyk, M. (2016). Sediment carbon sink in low-density temperate eelgrass meadows (Baltic Sea). *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 121(12), 2918-2934. doi:<https://doi.org/10.1002/2016JG003424>
- Johnson, K. H., Vogt, K. A., Clark, H. J., Schmitz, O. J., & Vogt, D. J. (1996). Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(9), 372-377. doi:[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10040-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10040-9)
- Jones, C., Lawton, J., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69(3), 373-386. doi:<https://doi.org/10.2307/3545850>
- Jones, C. G., Gutiérrez, J. L., Byers, J. E., Crooks, J. A., Lambrinos, J. G., & Talley, T. S. (2010). A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos*, 119(12), 1862-1869. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18782.x>

- Joseph, V., Schmidt, A., & Gregory, R. (2013). *Use of eelgrass habitats by fish in eastern Canada*. Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2012/138
- Joubert, J.-É. (2016). *Inventaire des oiseaux de rivage dans la réserve nationale de faune de Pointe-au-Père à l'automne 2015*. Comité ZIP du Sud-de-l'Estuaire.
- Joubert, J.-É., Bachand, É., & Lelièvre-Mathieu, A. (2012). *Rapport de caractérisation du marais de la Réserve nationale de Faune de Pointe-au-Père. Les communautés végétales du marais maritime de Pointe-au-Père et caractérisation géomorphologique.*: Comité ZIP du Sud-de-l'Estuaire
- Joubert, J.-É., & Bruaux, F. (2009). *La baie de Rimouski : Des habitats côtiers en milieu urbain*. Rimouski, Québec
- Kerr, J. T., & Currie, D. J. (1995). Effects of human activity on global extinction risk. *Conservation biology*, 9(6), 1528-1538. doi:<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09061528.x>
- Kindeberg, T., Ørberg, S. B., Röhr, M. E., Holmer, M., & Krause-Jensen, D. (2018). Sediment stocks of carbon, nitrogen, and phosphorus in Danish eelgrass meadows. *Frontiers in Marine Science*, 5, 474. doi:<https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00474>
- Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C. O., & Banta, G. T. (2012). What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series*, 446, 285-302. doi:<https://doi.org/10.3354/meps09506>
- Lalumière, R., Messier, D., Fournier, J.-J., & McRoy, C. P. (1994). Eelgrass meadows in a low arctic environment, the northeast coast of James Bay, Québec. *Aquatic Botany*, 47(3-4), 303-315. doi:[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(94\)90060-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)90060-4)
- Laprise, R., & Dodson, J. J. (1994). Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St. Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 107, 67-81. doi:<http://www.jstor.org/stable/24844779>
- Lavorel, S., & Garnier, É. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556. doi:<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Leakey, R. E. (1996). *The sixth extinction: patterns of life and the future of humankind*: Anchor Books.
- Leblanc, M. L., O'Connor, M. I., Kuzyk, Z. Z. A., Noisette, F., Davis, K. E., Rabbitskin, E., . . . Ehn, J. K. (2022). Limited recovery following a massive seagrass decline in subarctic eastern Canada. *Global Change Biology*, 29(2), 432-450. doi:<https://doi.org/10.1111/gcb.16499>

- Lee, K.-S., Park, S. R., & Kim, Y. K. (2007). Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: a review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2), 144-175. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.016>
- Legagneux, P., Casajus, N., Cazelles, K., Chevallier, C., Chevrinai, M., Guéry, L., . . . Noisette, F. (2018). Our house is burning: discrepancy in climate change vs. biodiversity coverage in the media as compared to scientific literature. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 175. doi:<https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00175>
- Léger-Daigle, R., Noisette, F., Bélanger, S., Cusson, M., & Nozais, C. (2022). Photoacclimation and light thresholds for cold temperate seagrasses. *Frontiers in Plant Science*, 13, e805065. doi:<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.805065>
- Leuschner, C., & Rees, U. (1993). CO₂ gas exchange of two intertidal seagrass species, *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem., during emersion. *Aquatic Botany*, 45(1), 53-62. doi:[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(93\)90052-X](https://doi.org/10.1016/0304-3770(93)90052-X)
- Lewis III, F. G., & Stoner, A. W. (1981). An examination of methods for sampling macrobenthos in seagrass meadows. *Bulletin of Marine Science*, 31(1), 116-124.
- Lilley, R. J., & Unsworth, R. K. (2014). Atlantic Cod (*Gadus morhua*) benefits from the availability of seagrass (*Zostera marina*) nursery habitat. *Global Ecology and Conservation*, 2, 367-377. doi:<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.10.002>
- Loreau, M., Naeem, S., & Inchausti, P. (2002). *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*: Oxford University Press
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., . . . Schmid, B. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543), 804-808. doi:<https://doi.org/10.1126/science.1064088>
- Lovelock, C. E., & Duarte, C. M. (2019). Dimensions of blue carbon and emerging perspectives. *Biology Letters*, 15(3), 20180781. doi:<http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2018.0781>
- Macreadie, P. I., Baird, M. E., Trevathan-Tackett, S. M., Larkum, A. W. D., & Ralph, P. J. (2014). Quantifying and modelling the carbon sequestration capacity of seagrass meadows – A critical assessment. *Marine pollution bulletin*, 83(2), 430-439. doi:<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.07.038>
- Magurran, A. E. (2012). Biodiversity in the context of ecosystem function. In *Marine biodiversity & ecosystem functioning-frameworks, methodologies and integration* (Vol. 16, pp. 16-23): Oxford University Press.
- Malyshev, A., & Quijón, P. A. (2011). Disruption of essential habitat by a coastal invader: new evidence of the effects of green crabs on eelgrass beds. *ICES Journal of Marine Science*, 68(9), 1852-1856. doi:<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr126>

- Marbà, N., Arias-Ortiz, A., Masqué, P., Kendrick, G. A., Mazarrasa, I., Bastyan, G. R., . . . Duarte, C. M. (2015). Impact of seagrass loss and subsequent revegetation on carbon sequestration and stocks. *Journal of Ecology*, *103*(2), 296-302. doi:<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12370>
- Marbà, N., Holmer, M., Gacia, E., & Barron, C. (2006). Seagrass beds and coastal biogeochemistry. In *Seagrasses: biology, ecology and conservation* (pp. 135-157).
- Martel, M.-C., Provencher, L., Grant, C., Ellefsen, H.-F., & Pereira, S. (2009). *Distribution et description des herbiers de zostère du Québec*. Secrétariat canadien de consultation scientifique 2009/050. viii + 37p.
- Martin, S., Clavier, J., Guarini, J.-M., Chauvaud, L., Hily, C., Grall, J., . . . Richard, J. (2005). Comparison of *Zostera marina* and maerl community metabolism. *Aquatic Botany*, *83*(3), 161-174. doi:<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.06.002>
- Martini, S., Larras, F., Boyé, A., Faure, E., Aberle, N., Archambault, P., . . . Castella, E. (2020). Functional trait-based approaches as a common framework for aquatic ecologists. *Limnology and Oceanography*, *66*(3), 965-994. doi:<https://doi.org/10.1002/lno.11655>
- Matheson, K., McKenzie, C., Gregory, R., Robichaud, D., Bradbury, I., Snelgrove, P., & Rose, G. (2016). Linking eelgrass decline and impacts on associated fish communities to European green crab *Carcinus maenas* invasion. *Marine Ecology Progress Series*, *548*, 31-45. doi:<https://doi.org/10.3354/meps11674>
- Mattila, J., Chaplin, G., Eilers, M. R., Heck Jr, K. L., O'Neal, J. P., & Valentine, J. F. (1999). Spatial and diurnal distribution of invertebrate and fish fauna of a *Zostera marina* bed and nearby unvegetated sediments in Damariscotta River, Maine (USA). *Journal of Sea Research*, *41*(4), 321-332. doi:[https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(99\)00006-4](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(99)00006-4)
- McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, *14*(11), 450-453. doi:[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)
- McNeill, S., & Bell, J. (1992). Comparison of beam trawls for sampling macrofauna of *Posidonia* seagrass. *Estuaries*, *15*(3), 360-367. doi:<https://doi.org/10.2307/1352783>
- Middelburg, J. J., Duarte, C. M., & Gattuso, J. P. (2005). Respiration in coastal benthic communities. Respiration in aquatic ecosystems. Oxford University Press, Oxford, 206-224.
- MPO. (2009). *Does eelgrass (Zostera marina) meet the criteria as an ecologically significant species?* : Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report. 2009/018. Moncton.
- Murphy, G. E., Dunic, J. C., Adamczyk, E. M., Bittick, S. J., Côté, I. M., Cristiani, J., . . . O'Connor, M. I. (2021). From coast to coast to coast: ecology and management of seagrass ecosystems across Canada. *FACETS*, *6*, 139-179. doi:<https://doi.org/10.1139/facets-2020-0020>

- Murphy, G. E., Wong, M. C., & Lotze, H. K. (2019). A human impact metric for coastal ecosystems with application to seagrass beds in Atlantic Canada. *FACETS*, 4(1), 210-237. doi:<https://doi.org/10.1139/facets-2018-0044>
- Murray, L., & Wetzel, R. L. (1987). Oxygen production and consumption associated with the major autotrophic components in two temperate seagrass communities. *Mar Ecol Prog Ser*, 38, 231-239.
- Naeem, S., Loreau, M., & Inchausti, P. (2002). Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. In *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives* (pp. 3-11): Oxford University Press.
- Namba, M., Lotze, H. K., & Schmidt, A. L. (2018). Large-scale differences in community structure and ecosystem services of eelgrass (*Zostera marina*) beds across three regions in Eastern Canada. *Estuaries and Coasts*, 41(1), 177-192. doi:<https://doi.org/10.1007/s12237-017-0271-9>
- Nejrup, L. B., & Pedersen, M. F. (2008). Effects of salinity and water temperature on the ecological performance of *Zostera marina*. *Aquatic Botany*, 88(3), 239-246. doi:<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.10.006>
- Nelson, T. A., & Lee, A. (2001). A manipulative experiment demonstrates that blooms of the macroalga *Ulvaria obscura* can reduce eelgrass shoot density. *Aquatic Botany*, 71(2), 149-154. doi:[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00183-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00183-8)
- Nienhuis, P., & Groenendijk, A. (1986). Consumption of eelgrass (*Zostera marina*) by birds and invertebrates: an annual budget. *Marine Ecology Progress Series*, 29.
- Nock, C. A., Vogt, R. J., & Beisner, B. E. (2016). Functional traits. *eLS John Wiley & Sons, Ltd: Chichester*, 1-8. doi:10.1002/9780470015902.a0026282
- Ogden, J., Done, T., & Salvat, B. (1994). Ecosystem function and biodiversity on coral reefs. *Naga, the ICLARM Quarterly*, 17(1), 13.
- ONU. (1993). *Convention sur la diversité biologique. 1992*.
- ONU. (2022). *Cadre Mondial de la biodiversité de Kunming à Montréal*. Montréal
- Oreska, M. P. J., McGlathery, K. J., & Porter, J. H. (2017). Seagrass blue carbon spatial patterns at the meadow-scale. *PLoS One*, 12(4), e0176630. doi:<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176630>
- Orth, R. J., Carruthers, T. J., Dennison, W. C., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., . . . Olyarnik, S. (2006). A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience*, 56(12), 987-996. doi:<https://doi.org/10.1641/0006-3568>
- Ouisse, V., Migné, A., & Davoult, D. (2011). Community-level carbon flux variability over a tidal cycle in *Zostera marina* and *Z. noltii* beds. *Marine Ecology Progress Series*, 437, 79-87. doi:<https://doi.org/10.3354/meps09274>

- Pascal, L., Bernatchez, P., Chaillou, G., Nozais, C., Saint-Pierre, M. L., & Archambault, P. (2020). Sea ice increases benthic community heterogeneity in a seagrass landscape. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 243, 106898. doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106898>
- Paterson, D. M., Defew, E. C., & Jabour, J. (2012). Ecosystem function and co-evolution of terminology in marine science and management. In *Marine Biodiversity and Ecosystem Functioning: Frameworks, methodologies, and integration* (pp. 24-33): Oxford University Press.
- Perissinotto, R., Iyer, K., & Nozais, C. (2006). Response of microphytobenthos to flow and trophic variation in two South African temporarily open/closed estuaries. *Botanica Marina*, 49, 10-22. doi:<https://doi.org/10.1515/BOT.2006.002>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Petchey, O. L., O’Gorman, E. J., & Flynn, D. F. (2009). A functional guide to functional diversity measures. In *Biodiversity, Ecosystem Functioning, & Human Wellbeing* (pp. 49-59): Oxford University Press.
- Petzold, W., Willers, M. T., & Scrosati, R. A. (2014). Visual record of intertidal disturbance caused by drift ice in the spring on the Atlantic coast of Nova Scotia. *F1000Research*, 3(112). doi:[10.12688/f1000research.4146.1](https://doi.org/10.12688/f1000research.4146.1)
- Philippart, C. J. (1994). Interactions between *Arenicola marina* and *Zostera noltii* on a tidal flat in the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 111(3), 251-257.
- Pievani, T. (2014). The sixth mass extinction: Anthropocene and the human impact on biodiversity. *Rendiconti Lincei*, 25, 85-93. doi:<https://doi.org/10.1007/s12210-013-0258-9>
- Plummer, M. L., Harvey, C. J., Anderson, L. E., Guerry, A. D., & Ruckelshaus, M. H. (2013). The role of eelgrass in marine community interactions and ecosystem services: results from ecosystem-scale food web models. *Ecosystems*, 16(2), 237-251. doi:<https://doi.org/10.1007/s10021-012-9609-0>
- Provencher-Nolet, L., Paquette, L., Pitre, L. D., Grégoire, B., & Desjardins, C. (2023). *Cartographie des algues et des plantes estuariennes et marines du Québec*. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. [Soumis]
- Pugh, P., & Davenport, J. (1997). Colonisation vs. disturbance: the effects of sustained ice-scouring on intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 210(1), 1-21. doi:[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(96\)02711-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02711-6)
- Queirós, A. M., Birchenough, S. N., Bremner, J., Godbold, J. A., Parker, R. E., Romero-Ramirez, A., . . . Van Colen, C. (2013). A bioturbation classification of European marine infaunal invertebrates. *Ecology and evolution*, 3(11), 3958-3985. doi:<https://doi.org/10.1002/ece3.769>

- Reidenbach, M. A., & Timmerman, R. (2019). Interactive effects of seagrass and the microphytobenthos on sediment suspension within shallow coastal bays. *Estuaries and Coasts*, 42(8), 2038-2053. doi:<https://doi.org/10.1007/s12237-019-00627-w>
- Reimerson, E. (2013). Between nature and culture: exploring space for indigenous agency in the Convention on Biological Diversity. *Environmental Politics*, 22(6), 992-1009. doi:<https://doi.org/10.1080/09644016.2012.737255>
- Renkawitz, M., Gregory, R., & Schneider, D. (2011). Habitat dependant growth of three species of bottom settling fish in a coastal fjord. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 409(1-2), 79-88. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.08.004>
- Rivers, D. O., & Short, F. T. (2007). Effect of grazing by Canada geese *Branta canadensis* on an intertidal eelgrass *Zostera marina* meadow. *Marine Ecology Progress Series*, 333, 271-279. doi:<https://doi.org/10.3354/meps333271>
- Roberts, C. M., & Hawkins, J. P. (1999). Extinction risk in the sea. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(6), 241-246. doi:[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01584-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01584-5)
- Robertson, A., & Mann, K. (1984). Disturbance by ice and life-history adaptations of the seagrass *Zostera marina*. *Marine Biology*, 80(2), 131-141. doi:<https://doi.org/10.1007/BF02180180>
- Röhr, M. E., Holmer, M., Baum, J. K., Björk, M., Boyer, K., Chin, D., . . . Dahl, M. (2018). Blue carbon storage capacity of temperate eelgrass (*Zostera marina*) meadows. *Global Biogeochemical Cycles*, 32(10), 1457-1475. doi:<https://doi.org/10.1029/2018GB005941>
- Romero, J., Lee, K.-S., Pérez, M., Mateo, M. A., & Alcoverro, T. (2006). Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. In *Seagrasses: biology, ecology and conservation* (pp. 227-254). Dordrecht, the Netherlands: Springer.
- Runca, E., Bernstein, A., Postma, L., & Di Silvio, G. (1996). Control of macroalgae blooms in the Lagoon of Venice. *Ocean & Coastal Management*, 30(2-3), 235-257. doi:[https://doi.org/10.1016/0964-5691\(95\)00065-8](https://doi.org/10.1016/0964-5691(95)00065-8)
- Schein, A., Courtenay, S. C., Crane, C. S., Teather, K. L., & van den Heuvel, M. R. (2012). The role of submerged aquatic vegetation in structuring the nearshore fish community within an estuary of the southern Gulf of St. Lawrence. *Estuaries and Coasts*, 35(3), 799-810. doi:<https://doi.org/10.1007/s12237-011-9466-7>
- Schmidt, A. L., Coll, M., & Lotze, H. K. (2017). Regional-scale differences in eutrophication effects on eelgrass-associated (*Zostera marina*) macrofauna. *Estuaries and Coasts*, 40(4), 1096-1112. doi:<https://doi.org/10.1007/s12237-016-0204-z>
- Schulze, E.-D., & Mooney, H. A. (2012). *Biodiversity and ecosystem function*: Springer Science & Business Media.

- Scrosati, R., & Eckersley, L. K. (2007). Thermal insulation of the intertidal zone by the ice foot. *Journal of Sea Research*, 58(4), 331-334. doi:https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.08.003
- Scrosati, R. A. (2011). Subarctic shores without an ice foot: low extremes in intertidal temperature during winter. *Current Development in Oceanography* 3(2), 153-160, (Published on MarXiv in 2020).
- Scrosati, R. A. (2022). Low winter extremes in intertidal temperature in Nova Scotia in the absence of an ice foot. *Frontiers in Marine Science*, 8, 2113. doi:https://doi.org/10.3389/fmars.2021.811545
- Seuront, L., & Spilmont, N. (2002). Self-organized criticality in intertidal microphytobenthos patch patterns. *Physica A: statistical mechanics and its applications*, 313(3-4), 513-539. doi:https://doi.org/10.1016/S0378-4371(02)00989-5
- Seymour, N. R., Miller, A. G., & Garbary, D. J. (2002). Decline of Canada geese (*Branta canadensis*) and common goldeneye (*Bucephala clangula*) associated with a collapse of eelgrass (*Zostera marina*) in a Nova Scotia estuary. *Helgoland Marine Research*, 56(3), 198-202. doi:https://doi.org/10.1007/s10152-002-0112-4
- Shivanna, K. (2020). The sixth mass extinction crisis and its impact on biodiversity and human welfare. *Resonance*, 25(1), 93-109. doi:https://doi.org/10.1007/s12045-019-0924-z
- Short, F. T. (2003). *World atlas of seagrasses*: University of California Press.
- Short, F. T., & Burdick, D. M. (1996). Quantifying eelgrass habitat loss in relation to housing development and nitrogen loading in Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries*, 19, 730-739. doi:https://doi.org/10.2307/1352532
- Short, F. T., Burdick, D. M., & Kaldy III, J. E. (1995). Mesocosm experiments quantify the effects of eutrophication on eelgrass, *Zostera marina*. *Limnology and Oceanography*, 40(4), 740-749. doi:https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.4.0740
- Short, F. T., Carruthers, T., Dennison, W., & Waycott, M. (2007). Global seagrass distribution and diversity: a bioregional model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2), 3-20. doi:https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.012
- Short, F. T., & McRoy, C. (1984). Nitrogen uptake by leaves and roots of the seagrass *Zostera marina* L. *Botanica Marina*, 27(12), 547-555. doi:https://doi.org/10.1515/botm.1984.27.12.547
- Short, F. T., Muehlstein, L. K., & Porter, D. (1987). Eelgrass wasting disease: cause and recurrence of a marine epidemic. *The Biological Bulletin*, 173(3), 557-562.
- Short, F. T., Polidoro, B., Livingstone, S. R., Carpenter, K. E., Bandeira, S., Bujang, J. S., . . . Dennison, W. C. (2011). Extinction risk assessment of the world's seagrass species.

Biological Conservation, 144(7), 1961-1971.
doi:<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.010>

- Smale, D. A. (2007). Ice disturbance intensity structures benthic communities in nearshore Antarctic waters. *Marine Ecology Progress Series*, 349, 89-102. doi:<https://doi.org/10.3354/meps07104>
- Smale, D. A., Barnes, D. K., & Fraser, K. P. (2007). The influence of ice scour on benthic communities at three contrasting sites at Adelaide Island, Antarctica. *Austral Ecology*, 32(8), 878-888. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01776.x>
- Smith Jr, K. L. (1973). Respiration of a sublittoral community. *Ecology*, 54(5), 1065-1075.
- Solan, M., Aspden, R. J., & Paterson, D. M. (2012). *Marine biodiversity and ecosystem functioning: frameworks, methodologies, and integration*: Oxford University Press.
- Strong, J. A., Andonegi, E., Bizsel, K. C., Danovaro, R., Elliott, M., Franco, A., . . . Moncheva, S. (2015). Marine biodiversity and ecosystem function relationships: the potential for practical monitoring applications. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 161, 46-64. doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.04.008>
- Szeman, I. (2017). On the politics of extraction. *Cultural studies*, 31(2-3), 440-447. doi:<https://doi.org/10.1080/09502386.2017.1303436>
- Tanner, J. E. (2005). Edge effects on fauna in fragmented seagrass meadows. *Austral Ecology*, 30(2), 210-218. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01438.x>
- Terrados, J., & Duarte, C. M. (2000). Experimental evidence of reduced particle resuspension within a seagrass (*Posidonia oceanica* L.) meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 243(1), 45-53. doi:[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00110-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00110-0)
- Valdemarsen, T., Wendelboe, K., Egelund, J. T., Kristensen, E., & Flindt, M. R. (2011). Burial of seeds and seedlings by the lugworm *Arenicola marina* hampers eelgrass (*Zostera marina*) recovery. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 410, 45-52. doi:<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.10.006>
- van der Plas, F. (2019). Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews*, 94(4), 1220-1245. doi:<https://doi.org/10.1111/brv.12499>
- Van Katwijk, M., Bos, A., Hermus, D., & Suykerbuyk, W. (2010). Sediment modification by seagrass beds: Muddification and sandification induced by plant cover and environmental conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 89(2), 175-181. doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.06.008>
- Veríssimo, D., MacMillan, D. C., Smith, R. J., Crees, J., & Davies, Z. G. (2014). Has climate change taken prominence over biodiversity conservation? *Bioscience*, 64(7), 625-629. doi:<https://doi.org/10.1093/biosci/biu079>

- Violle, C., Reich, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J., & Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(38), 13690-13696. doi:<https://doi.org/10.1073/pnas.1415442111>
- Walker, B. H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, *6*(1), 18-23. doi:<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.610018.x>
- Ward, L. G., Kemp, W. M., & Boynton, W. R. (1984). The influence of waves and seagrass communities on suspended particulates in an estuarine embayment. *Marine Geology*, *59*(1-4), 85-103. doi:[https://doi.org/10.1016/0025-3227\(84\)90089-6](https://doi.org/10.1016/0025-3227(84)90089-6)
- Waycott, M., Duarte, C. M., Carruthers, T. J. B., Orth, R. J., Dennison, W. C., Olyarnik, S., . . . Williams, S. L. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(30), 12377-12381. doi:<https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106>
- Weiss, K. C., & Ray, C. A. (2019). Unifying functional trait approaches to understand the assemblage of ecological communities: synthesizing taxonomic divides. *Ecography*, *42*(12), 2012-2020. doi:<https://doi.org/10.1111/ecog.04387>
- Welsh, D. T., Bartoli, M., Nizzoli, D., Castaldelli, G., Riou, S. A., & Viaroli, P. (2000). Denitrification, nitrogen fixation, community primary productivity and inorganic-N and oxygen fluxes in an intertidal *Zostera noltii* meadow. *Marine Ecology Progress Series*, *208*, 65-77. doi:[doi:10.3354/meps208065](https://doi.org/10.3354/meps208065)
- Wilkie, L., O'Hare, M. T., Davidson, I., Dudley, B., & Paterson, D. M. (2012). Particle trapping and retention by *Zostera noltii*: A flume and field study. *Aquatic Botany*, *102*, 15-22. doi:<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.04.004>
- Wong, M. C. (2018). Secondary production of macrobenthic communities in seagrass (*Zostera marina*, eelgrass) beds and bare soft sediments across differing environmental conditions in Atlantic Canada. *Estuaries and Coasts*, *41*(2), 536-548. doi:<https://doi.org/10.1007/s12237-017-0286-2>
- Wong, M. C., & Dowd, M. (2015). Patterns in taxonomic and functional diversity of macrobenthic invertebrates across seagrass habitats: a case study in Atlantic Canada. *Estuaries and Coasts*, *38*(6), 2323-2336. doi:<https://doi.org/10.1007/s12237-015-9967-x>
- Wong, M. C., & Dowd, M. (2016). A model framework to determine the production potential of fish derived from coastal habitats for use in habitat restoration. *Estuaries and Coasts*, *39*(6), 1785-1800. doi:<https://doi.org/10.1007/s12237-016-0121-1>
- Zimmerman, R. C., Hill, V. J., & Gallegos, C. L. (2015). Predicting effects of ocean warming, acidification, and water quality on Chesapeake region eelgrass. *Limnology and Oceanography*, *60*(5), 1781-1804. doi:<https://doi.org/10.1002/lno.10139>
- Zimmerman, R. C., Reguzzoni, J. L., & Alberte, R. S. (1995). Eelgrass (*Zostera marina* L.) transplants in San Francisco Bay: role of light availability on metabolism, growth and

survival. *Aquatic Botany*, 51(1-2), 67-86. doi:[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(95\)00472-C](https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00472-C)