

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

**INFLUENCE DE LA MARÉE SUR LA DISTRIBUTION DE LA BIODIVERSITÉ
DES MACROINVERTÉBRÉS ET LE FONCTIONNEMENT D'ÉTANGS
ARTIFICIELS ET INTERCONNECTÉS**

MÉMOIRE PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA

MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

STÉPHANIE L'ITALIEN-SIMARD

JANVIER 2026

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire, de cette thèse ou de cet essai a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire, de sa thèse ou de son essai.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire, cette thèse ou cet essai. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire, de cette thèse et de son essai requiert son autorisation.

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT (3403)

Direction de recherche :

Eric Harvey

Prénom et nom

directeur de recherche

Jury d'évaluation

Andrea Bertolo

Prénom et nom

Membre du jury

Fonction du membre de jury

Alison Derry

Prénom et nom

Membre du jury

Fonction du membre de jury

Eric Harvey

Prénom et nom

Membre du jury

Fonction du membre de jury

Prénom et nom

Fonction du membre de jury

Prénom et nom

Fonction du membre de jury

À Marie-Rose et Jocelyne.

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche, Eric Harvey, pour ses conseils avisés, son soutien constant et sa grande patience — particulièrement face à mes nombreuses questions en statistiques. Sa rigueur scientifique, sa bienveillance et sa disponibilité ont joué un rôle clé dans l'aboutissement de ce projet. Mille mercis, Eric, pour ton accompagnement inestimable tout au long de ce projet.

Un merci tout spécial à Camille Milot, partenaire de terrain exceptionnelle, dont l'enthousiasme et la bonne humeur ont survécu aux mouches, à la chaleur, à la bouette... et aux perdrix un peu trop audacieuses. Merci également à Charles Gagnon et Louis-Philippe Beauchamp pour leur précieuse aide sur le terrain, leur soutien académique — notamment en statistiques —, ainsi que pour la création de cartes sur ArcGIS (merci Louis-Philippe !).

Je remercie également les professeur·es et professionnel·les de recherche qui m'ont accompagnée tout au long de ce parcours, particulièrement les membres de mon comité d'évaluation pour leurs commentaires pertinents et leurs conseils éclairés. Merci aussi aux collègues des autres laboratoires pour les discussions stimulantes, les idées partagées et les encouragements.

Merci à Conservation de la Nature Canada pour l'accès à l'information sur les étangs et leur soutien chaque fois que nécessaire. Et un grand merci à M. Duval, pour l'accès à un site d'étude unique, dont la richesse et la complexité ont inspiré ce travail.

Je souhaite aussi exprimer toute ma reconnaissance à ma famille — mes parents et mon frère — pour leur présence constante, leurs encouragements et leur confiance inébranlable, parfois même plus forte que la mienne. Et un clin d'œil à mes amies, qui m'ont gardée dans leur cœur même quand j'étais un peu portée disparue — merci pour votre patience et votre fidélité. Enfin, merci à mon amoureux, pour sa présence rassurante, son écoute et son réconfort dans les moments plus exigeants (enfin fini l'école !!!).

RÉSUMÉ

Les perturbations environnementales, qui varient dans l'espace et en intensité, sont des moteurs majeurs de la structure des communautés écologiques et du fonctionnement des écosystèmes. De telles perturbations spatialement hétérogènes génèrent des gradients influençant la composition et l'abondance des espèces via des mécanismes d'assemblage, c'est-à-dire les processus écologiques et environnementaux qui déterminent quelles espèces coexistent et en quelle abondance. Ce projet vise à comprendre comment la marée, en tant que perturbation spatialement hétérogène, façonne les conditions locales, la biodiversité des macroinvertébrés et la décomposition au sein d'une méta-communauté d'étangs artificiels interconnectés à Grondines. Nous nous attendons à ce que l'intensité de la marée influence les conditions locales et crée un gradient d'hétérogénéité le long du système. Nous prévoyons également un effet sur la structure des communautés selon trois mécanismes d'assemblage. Dans le scénario des effets de masse, une forte dispersion entre étangs atténue les perturbations locales, conduisant à une diversité locale élevée en aval, mais à des communautés homogènes (faible diversité bêta). Dans le scénario du tri d'espèces, la composition est surtout déterminée par les conditions locales, entraînant une diversité locale plus faible, mais une diversité bêta plus élevée en aval. Enfin, dans le scénario des effets de priorité, l'ordre d'arrivée des espèces détermine l'assemblage des communautés, générant une diversité bêta élevée indépendamment des conditions locales. La décomposition, pour sa part, devrait être principalement modulée par les effets abiotiques de la marée, comme le brassage de l'eau et la remise en suspension de la matière organique, mais également par l'activité des macroinvertébrés.

En nous appuyant sur des données fournies par Conservation de la Nature Canada et sur un échantillonnage des paramètres physico-chimiques, de l'habitat, de décomposition et des macroinvertébrés, nous avons pu caractériser l'effet de la marée. Les résultats montrent que l'exposition à la marée explique une grande partie de la variation environnementale, que la diversité bêta est maximale à un niveau intermédiaire d'intensité de marée — reflétant le rôle combiné du tri d'espèces et des effets de priorité — et que la

décomposition diminue avec l'intensité. Peu d'études ont examiné l'effet de la marée sur la dynamique des méta-communautés d'étangs interconnectés. Avec l'élévation du niveau de l'eau liée au changement climatique, de plus en plus de milieux humides — naturels, restaurés ou artificiels — seront soumis à de telles dynamiques. Comprendre l'impact des marées sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes est donc essentiel pour la gestion et la restauration efficaces des milieux humides.

Mots-clés : Marée, écologie des perturbations, hétérogénéité environnementale, méta-communauté, étangs interconnectés, étangs artificiels, biodiversité, macroinvertébrés, décomposition.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	IV
RÉSUMÉ	V
LISTE DES TABLEAUX	IX
LISTE DES FIGURES	X
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES	XII
LISTE DES SYMBOLES	XIII
CHAPITRE I	1
INTRODUCTION	1
1.1 Écologie des perturbations.....	1
1.2 Hétérogénéité environnementale et communautés écologiques	8
1.3 Écologie des méta-communautés	9
1.4 Limites des connaissances et justification du projet	11
1.5 Objectifs et hypothèses	13
CHAPITRE II	15
ABSTRACT	16
INTRODUCTION	17
METHODS	19
Study area	19
Pond selection	20
Environmental measurements.....	21
Periodic sampling	21
Habitat characterization	21
Biodiversity sampling.....	22
Macroinvertebrates	22
Decomposition.....	22
Data analysis.....	23
Path analysis	23
Environmental heterogeneity among ponds in the meta-community .	24

Beta diversity among ponds in the meta-community	25
Decomposition across ponds in the meta-community	25
RESULTS	25
Pathways from tidal intensity to ecosystem function	25
Environmental heterogeneity among ponds in the meta-community	26
Beta diversity among ponds in the meta-community	29
Decomposition along the tidal gradient	31
DISCUSSION	32
Environmental heterogeneity along the tidal gradient	32
Macroinvertebrate heterogeneity along the tidal gradient	33
Decomposition along the tidal gradient	34
CONCLUSION	34
ACKNOWLEDGEMENTS	35
REFERENCES	36
SUPPLEMENTARY MATERIAL	41
CHAPITRE III	47
CONCLUSION GÉNÉRALE	47
3.1 Résultats généraux	47
3.2 Discussion	48
3.3 Conclusion et limites du projet	50
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	52

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
Sup.	Pond characteristics: ID, altitude, and tidal intensity	
Table 1.	category.....	39

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
<p>Figure 1. Les quatre processus majeurs qui peuvent faire varier le nombre d'espèces (S) au sein d'une communauté. Chaque petit cercle représente un individu, et le type de remplissage indique l'espèce à laquelle il appartient (adaptée de Vellend 2016).....</p>	5
<p>Figure 2. Représentation de l'hypothèse des perturbations intermédiaires (IDH), illustrant que la biodiversité est la plus élevée lorsque la fréquence et l'intensité des perturbations sont intermédiaires (adaptée de Connell 1978).....</p>	6
<p>Figure 3. Map of the study area in Deschambault-Grondines (between Route 138 and the St. Lawrence River). The site is 1.6 km long and includes a network of artificial, hydrologically connected ponds. Colors represent individual ponds; ponds shown in red were included in this study. The dark green area corresponds to former agricultural land that has reverted to forest, while surrounding light areas represent lands still under cultivation.....</p>	20
<p>Figure 4. Path analysis of tidal influence (altitude) on decomposition via environmental heterogeneity and macroinvertebrate communities...</p>	25
<p>Figure 5. Map of environmental heterogeneity based on axis 1 (PC1) of the PCA of environmental parameters.....</p>	26
<p>Figure 6. Linear regressions between (a) environmental heterogeneity and (b) tb-PCA axis 1 scores and tidal intensity; points represent the 30 ponds, colored by tidal intensity (turquoise = high, orange = intermediate, purple = low)</p>	27
<p>Figure 7. Dispersion of environmental characteristics (a) and macroinvertebrate communities (c), and within-group variability of environmental characteristics (b) and macroinvertebrate communities (d) in ponds across three tidal intensity levels: high (black), intermediate (red), and absent (green). Different symbols represent ponds, grouped by tidal intensity. In panel (c), arrows indicate taxa. Taxa acronyms: CHI = Chironomidae, PCH = Pupae Chironomidae, CER = Ceratopogonidae, TIP = Tipulidae, CUL = Culicidae, DNI = D_NI, NYM = Nymphes, LIB = Libellulidae, AES = Aeshnidae, COE = Coenagrionidae, POL = Polycentropodidae, PHR = Phryganeidae, LIM = Limnephilidae, BAE = Baetidae, EPH</p>	

	= Ephemeraeidae, CAE = Caenidae, HEP = Heptageniidae, POT = Potamanthidae, DYT = Dytiscidae, ELM = Elmidae, HAL = Haliplidae, HYD = Hydrophilidae, VEL = Veliidae, PLE = Pleidae, BEL = Belostomatidae, GER = Gerridae, MES = Mesoveliidae, SAL = Saldidae, COR = Corixidae, SIA = Sialidae, CRA = Crambidae, APH = Aphididae, BIV = Bivalvia, OLI = Oligochaeta, NEM = Nematoda, HIR = Hirudinae, GAS = Gastropoda, ISO = Isopoda, COL = Collembola, AMP = Amphipoda, DEC = Decapoda, HYDRA = Hydracaria, NI = Not Identified.....	28
Figure 8.	Abundance of macroinvertebrates in ponds. The left panel (a) represents taxonomic biodiversity, and the right panel (b) represents functional biodiversity.....	29
Figure 9.	Linear regression between decomposition and tidal intensity.....	30
Sup.	Path analysis testing direct and indirect effects of tidal influence	
Figure 1.	(altitude) on decomposition through environmental heterogeneity and macroinvertebrate communities.....	40
Sup.	Path analysis testing direct and indirect effects of tidal influence	
Figure 2.	(altitude) on decomposition through environmental heterogeneity and macroinvertebrate community structure.....	41

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

AIC	Akaike's Information Criterion
EEE	Espèce exotique envahissante
IDH	Hypothèse des perturbations intermédiaires
OM	Organic matter
PCA	Principal component analysis
PC1	First principal component
SEM	Structural equation modeling
tb-PCA	Hellinger-transformed principal component analysis

LISTE DES SYMBOLES

β	Diversité bêta
km	Kilomètre
m	Mètre
μm	Micromètre
%	Pourcentage

CHAPITRE I

INTRODUCTION

1.1 Écologie des perturbations

Le concept d'écologie des perturbations a été formulé de manière explicite vers la fin du 20^e siècle, notamment par Grime (1977), Connell (1978) et Pickett & White (1985), mettant en lumière le rôle central des perturbations dans la dynamique des communautés biologiques – c'est-à-dire des groupes d'organismes appartenant à différentes espèces coexistant dans un même habitat (Stroud et al., 2015). Aujourd'hui, dans un contexte de changements climatiques entraînant des perturbations plus fréquentes, plus intenses et plus imprévisibles, l'écologie des perturbations occupe une place centrale dans les recherches en écologie et en conservation (Burton et al., 2020; Turner, 2010).

L'écologie est la science qui étudie les interactions entre les organismes vivants ainsi qu'entre ces organismes et leur milieu de vie. L'écologie des perturbations, quant à elle, s'intéresse plus spécifiquement aux effets d'événements perturbateurs — qu'ils soient prévisibles ou imprévisibles — sur les systèmes biologiques (comme les écosystèmes) et les composantes environnementales (comme le type de sol et la végétation) (Battisti et al., 2016).

Plusieurs définitions du terme *perturbation* ont été élaborées depuis la fin du 20^e siècle. La plus adoptée est celle de Pickett & White (1985; Battisti et al., 2016), selon laquelle une perturbation est définie comme « tout événement relativement discret qui perturbe la structure d'un écosystème, d'une communauté ou d'une population, et qui modifie la disponibilité des ressources ou l'environnement physique. » [traduction libre].

Toutefois, de multiples autres chercheurs ont contribué à enrichir le concept en proposant des définitions complémentaires. Certaines insistent sur les impacts directs, comme Grime (1979), qui parle d'événements éliminant ou endommageant la biomasse, ou Sommer et al. (1993), qui soulignent les fluctuations dans la disponibilité des

ressources. D'autres mettent davantage l'accent sur les effets à l'échelle des paysages, comme Brawn et al. (2001), qui décrivent la perturbation comme un processus structurant des mosaïques environnementales — c'est-à-dire un ensemble de zones distinctes à différents stades de succession correspondant à différentes phases d'évolution naturelle d'un écosystème au fil du temps (Burton et al., 2020) —, favorisant la biodiversité entre les sites.

Les perturbations peuvent être classées selon différentes catégories. Une première distinction oppose les perturbations d'origine naturelle à celles d'origine anthropique. Parmi les perturbations naturelles, on peut ensuite différencier celles de type abiotique (caractéristiques non vivantes), dont l'origine est physique, chimique ou mécanique — comme les pluies torrentielles, les glissements de terrain ou les variations de salinité —, et celles de type biotique, qui découlent de l'activité d'organismes vivants, comme le broutement par les herbivores ou l'envahissement par une espèce exotique envahissante (EEE). Les perturbations causées par les humains se distinguent des perturbations naturelles par leur ampleur, leur durée et leur intensité, ce qui nuit à la capacité d'adaptation et de réponse des organismes (Maurice et al., 2024; Rosalino et al., 2022). En raison de ces caractéristiques, les perturbations anthropiques tendent à influencer les écosystèmes différemment et plus fortement que les perturbations naturelles, exerçant souvent des impacts plus marqués et négatifs sur leur structure et leur fonctionnement. On parle de perturbations anthropiques lorsqu'il s'agit de déforestation, d'urbanisation, de pollution ou d'autres formes de pressions exercées par les activités humaines sur les milieux naturels (Schiesari et al., 2019). De plus, ces perturbations peuvent modifier les régimes de perturbations naturelles, lesquelles peuvent jouer un rôle important dans le maintien de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes (Battisti et al., 2016).

Il est également important de distinguer les termes perturbation et stress, dont l'utilisation est souvent faite de manière interchangeable (Battisti et al., 2016). On parle de stress lorsqu'un facteur environnemental ralentit la croissance des organismes sans nécessairement en affecter l'abondance. Par exemple, un sol appauvri en nutriments représente un stress, puisqu'il agit comme un frein à la performance des organismes, sans provoquer leur élimination. À l'inverse, une perturbation correspond à un événement plus ou moins soudain qui modifie la structure du système en réduisant partiellement ou

complètement la biomasse (Grime, 1979). Elle peut ainsi affecter directement l'abondance ou la présence des organismes dans un habitat. Il est important de souligner qu'un même facteur peut agir tantôt comme un stress, tantôt comme une perturbation. Par exemple, un écoulement chronique de polluants à faible concentration dans un cours d'eau constitue un stress, alors qu'un déversement soudain et massif du même polluant représente une perturbation (Schiesari et al., 2019). Selon Rykeil (1985), la distinction peut également être faite en observant la réponse des communautés : si le facteur dévie les populations de leur état stable, il s'agit d'une perturbation ; s'il n'engendre qu'un ralentissement des fonctions sans changer cet état, il s'agit d'un stress.

Enfin, une autre distinction importante est celle entre les *pulse perturbations* et les *press perturbations*, introduite par Bender, Case et Gilpin (1984). Ces auteurs définissent une perturbation comme une « modification sélective de la densité d'une ou de plusieurs espèces d'une communauté » [traduction libre]. Selon eux, une *pulse perturbation* correspond à un événement bref et ponctuel, dont les effets sont de courte durée. Dans ce cas, le système tend à revenir vers son état initial. À l'inverse, une *press perturbation* désigne une contrainte prolongée qui exerce une pression continue sur le système, menant à l'établissement d'un nouvel équilibre.

À la lumière de ces définitions, j'emploierai, dans ce mémoire, le terme perturbation pour désigner toute modification ponctuelle ou prolongée, susceptible d'altérer la structure ou le fonctionnement d'un écosystème. Ces perturbations influencent directement la façon dont les communautés se structurent dans l'espace et dans le temps. Comprendre comment les communautés biologiques répondent et se réorganisent à la suite d'une perturbation nécessite de s'intéresser aux processus d'assemblage des communautés.

La structure des communautés résulte de quatre grands processus écologiques : la sélection, la dispersion, la dérive et la spéciation, les quatre grands processus identifiés par le cadre théorique des méta-communautés (Vellend, 2016; figure 1). La sélection correspond à la pression exercée par l'environnement sur les organismes, qui favorise certaines espèces ou traits fonctionnels selon leur capacité à exploiter les ressources et à tolérer les conditions abiotiques (climat, conditions physico-chimiques) et biotiques (prédation, compétition). Les traits fonctionnels sont des caractéristiques des organismes,

telles que la taille corporelle, le régime alimentaire ou la stratégie de compétition, qui déterminent leur rôle écologique et influencent leur réponse à l'environnement ainsi que leurs effets sur les écosystèmes (Violle et al., 2007). Par exemple, le mode d'alimentation – comme le fait de râper les algues sur les substrats (brouteurs) ou de filtrer les particules en suspension (filtreurs) – est un trait fonctionnel qui influence directement la place des organismes dans la chaîne alimentaire. La dispersion, quant à elle, correspond au mouvement des organismes entre fragments d'habitats, permettant aux espèces d'en coloniser de nouveaux; elle dépend notamment de la distance entre les fragments et de la capacité de déplacement des organismes. La dérive fait référence aux événements aléatoires qui entraînent des fluctuations dans la composition des communautés, indépendamment des traits fonctionnels des organismes. Ce processus est particulièrement important dans les petites populations, où la perte d'individus peut avoir des effets disproportionnés. Enfin, la spéciation correspond au processus par lequel de nouvelles espèces émergent, notamment à la suite d'un isolement géographique. Elle se distingue principalement des autres processus par son rôle à long terme dans l'augmentation de la biodiversité (Vellend, 2016).

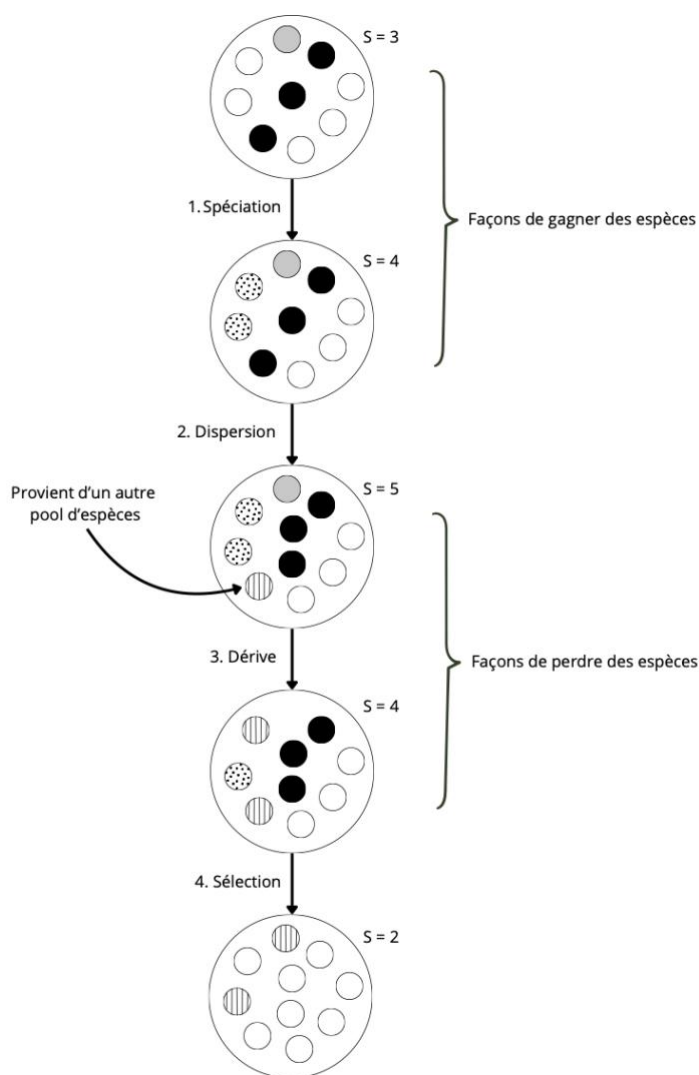


Figure 1. Les quatre processus majeurs qui peuvent faire varier le nombre d'espèces (S) au sein d'une communauté. Chaque petit cercle représente un individu, et le type de remplissage indique l'espèce à laquelle il appartient (adaptée de Vellend, 2016).

En exerçant une pression différente sur les habitats, les événements perturbateurs modifient les conditions locales de manière variée, agissant comme des filtres qui favorisent certains traits fonctionnels au détriment d'autres, induisant ainsi des variations dans la composition et le fonctionnement des communautés d'un habitat à l'autre (Jentsch et White, 2019; Rolls et al., 2023). Selon Connell (1978), des perturbations de fréquence et d'intensité intermédiaires favoriseraient la biodiversité au sein des communautés écologiques (figure 2). Cette idée, connue sous le nom d'hypothèse des perturbations intermédiaires (IDH), repose sur le fait que, en l'absence de perturbations, les systèmes

tendraient vers un état d'équilibre stable, appelé climax, où les communautés seraient dominées par les espèces les plus compétitives. À l'inverse, la présence de perturbations de fortes intensités ou fréquences favoriserait les espèces à croissance rapide de première succession. Finalement, une perturbation intermédiaire permettrait la cohabitation des deux groupes d'espèces et donc l'atteinte d'une diversité maximale (Schiesari et al., 2019).

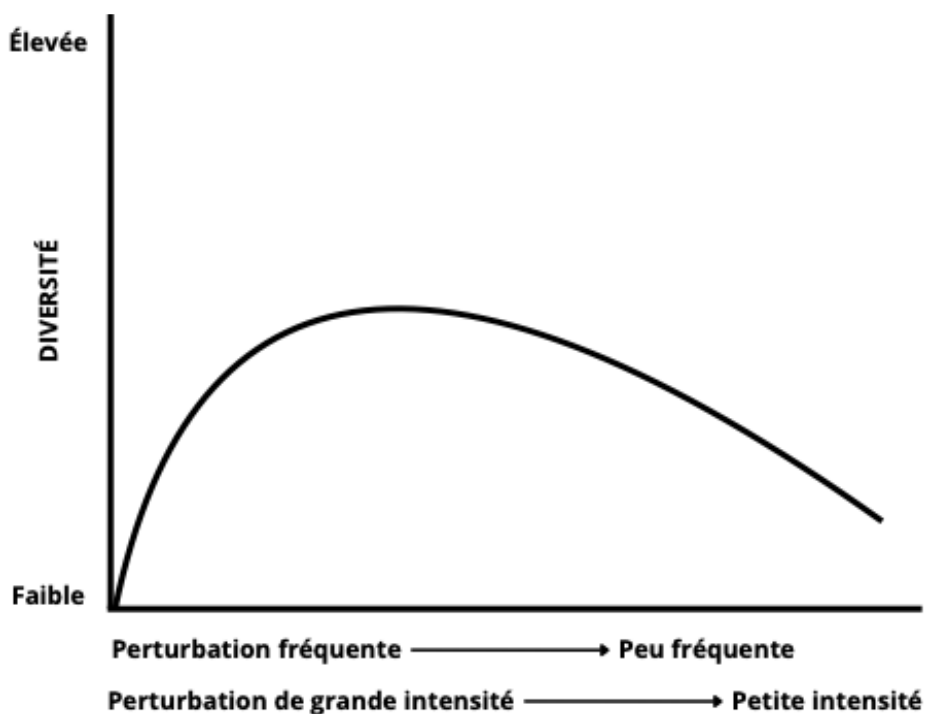


Figure 2. Représentation de l'hypothèse des perturbations intermédiaires (IDH), illustrant que la biodiversité est la plus élevée lorsque la fréquence et l'intensité des perturbations sont intermédiaires (adaptée de Connell, 1978).

L'IDH ne semble toutefois pas universelle. En effet, des auteurs, tels que Mackey & Currie (2001) et Fox (2013) suggèrent que la relation diversité-perturbation n'est pas systématiquement en cloche, comme le sous-entend l'IDH, et que les réponses en cloche apparaissent surtout dans des conditions spécifiques, par exemple lorsque les perturbations sont naturelles ou lorsque la surface échantillonnée est faible. Selon Fox (2013), l'IDH devrait même être abandonnée. Même si l'IDH a émergé dans un contexte marin, son soutien empirique est aujourd'hui moins marqué dans les milieux aquatiques. Selon la synthèse de 637 études de Moi et al. (2020), la majorité des travaux soutenant

l'IDH proviennent de milieux terrestres, alors que les études réalisées en eau douce ou en milieux marins tendent plus souvent à ne pas confirmer cette hypothèse. Les auteurs suggèrent que la forte influence des interactions biotiques – notamment la prédation et les mécanismes « top-down » – ainsi que la complexité des dynamiques spatiales propres aux milieux aquatiques peuvent rendre la relation prédite par l'IDH plus difficile à observer dans ces écosystèmes. Selon Moi et al. (2020), malgré ces résultats, il est trop tôt pour abandonner l'IDH comme le propose Fox (2013). D'autres auteurs, comme Sheil et Burslem (2013), estiment toutefois que les mécanismes fondamentaux de l'IDH (notamment le compromis compétition-colonisation, selon lequel certaines espèces sont meilleures compétitrices mais moins bonnes colonisatrices, tandis que d'autres sont moins bonnes compétitrices mais meilleures colonisatrices) sont logiquement solides et que l'IDH reste une explication possible parmi d'autres pour interpréter la courbe en cloche de diversité. Enfin, Shea et al. (2004) soulignent que, malgré ces divergences, l'IDH reste utile pour orienter la recherche, à condition de combiner les approches théoriques et empiriques afin de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à la diversité des espèces en contexte de perturbation.

Bien que l'IDH se concentre sur les perturbations de fréquence ou d'intensité intermédiaire, certaines perturbations majeures peuvent également générer des effets positifs sur la biodiversité, mais par des mécanismes différents — notamment ceux liés à la succession écologique (Sheil et Burslem, 2013). Par exemple, l'éruption du mont St-Helens en 1980 a détruit 600 km² de terrain. Depuis cet événement, plus de 150 nouveaux lacs et étangs ont vu le jour, créant ainsi de nouveaux habitats. De plus, les nutriments apportés par la cendre ont favorisé la croissance végétale (Crisafulli et Dale, 2018). Un autre exemple intéressant est celui du parc de Yellowstone, où les grands feux de 1988 ont entraîné une succession forestière, avec l'installation d'espèces végétales mieux adaptées aux milieux ouverts. Certaines espèces, comme les cônes de pin et les morilles, sont adaptées aux feux par des traits fonctionnels spécifiques, comme la fructification stimulée par la chaleur, ce qui favorise leur établissement dans les habitats perturbés par le feu (Turner, 2010).

Ces exemples montrent ainsi que l'effet des perturbations sur la biodiversité ne dépend pas uniquement de leur intensité, mais aussi des dynamiques de colonisation et de

succession post-perturbation, qui peuvent permettre à certaines espèces de tirer parti de ces événements. Cependant, la capacité de déplacement des organismes influence fortement l'impact des perturbations sur la biodiversité. Les organismes sessiles – c'est-à-dire fixés à un support, comme une roche – sont particulièrement vulnérables, car ils ne peuvent ni fuir l'évènement perturbateur ni recoloniser rapidement les zones affectées, un processus qui contribuerait normalement à maintenir la diversité au sein de la communauté (Reed et al., 2000, Valdivia et al., 2014).

1.2 Hétérogénéité environnementale et communautés écologiques

Lorsque les perturbations varient dans l'espace — que ce soit en intensité, en fréquence ou en type — elles génèrent des conditions locales contrastées, ce qui peut accroître la divergence des traits fonctionnels entre les communautés, et ainsi augmenter la diversité fonctionnelle et la diversité bêta (β) à l'échelle du paysage (Rolls et al., 2023). La diversité fonctionnelle fait référence à la variété des traits fonctionnels présents au sein d'une communauté ou d'un territoire donné, tandis que la diversité β désigne la variation de la biodiversité entre différents sites ou communautés écologiques (Rolls et al., 2023).

À l'inverse, des perturbations uniformes dans le paysage peuvent entraîner une convergence des traits fonctionnels, menant à une homogénéisation de la biodiversité β ainsi que de celle régionale, c'est-à-dire à l'ensemble de la biodiversité observée à l'échelle du territoire d'étude — qu'il s'agisse d'un étang, d'une forêt ou d'un bassin versant. En règle générale, les espèces qui partagent des traits fonctionnels similaires sont souvent issues de taxons apparentés (Hubbell, 2005; Jeliaskov et Chase, 2024; Rolls et al., 2023). Par conséquent, la modification des traits au sein d'une communauté devrait refléter un changement similaire de la diversité taxonomique (diversité en taxons, c'est-à-dire en familles ou en espèces, entre autres).

Ces effets sur la diversité fonctionnelle et la diversité β dépendent en grande partie du régime de perturbation, autrement dit de l'ensemble des caractéristiques spatiales, temporelles, physiques et écologiques qui décrivent une perturbation et la manière dont elle agit dans un milieu donné (Farina, 2006; Schiesari et al., 2019). Bien connaître ce régime est essentiel pour anticiper les effets d'une perturbation sur l'environnement et

orienter les stratégies de gestion et de conservation. En effet, selon la nature de la perturbation — soit son type, son intensité, sa fréquence ou sa durée — et son influence sur la structure de l'environnement, les patrons d'assemblage de la biodiversité peuvent être profondément modifiés (Escobedo, 2021; Santillan, 2019). L'assemblage d'une communauté correspond à la façon dont les espèces s'organisent pour former des communautés locales, en fonction de processus écologiques, comme la dispersion ou les interactions (Mittelback et Schemske, 2015).

En plus de favoriser la diversité entre les communautés, l'hétérogénéité environnementale influence également la stabilité et la résilience des écosystèmes. Lorsque les conditions varient dans l'espace, les espèces et les processus écologiques (comme la décomposition de la matière organique et la photosynthèse) ne sont pas affectés de façon uniforme par les perturbations. Certaines communautés peuvent y résister, tandis que d'autres se rétabliront plus lentement et certaines ne survivront pas. Cette diversité de réponses locales permet d'atténuer l'impact des perturbations à travers le paysage (Hautier et al., 2014; Jiang et al., 2024).

Ainsi, en répartissant les réponses dans l'espace, l'hétérogénéité spatiale contribue à stabiliser l'équilibre écologique : elle favorise l'asynchronie entre les différentes populations du paysage (Huang, Liu et Zhou, 2020), favorise le maintien des fonctions écologiques, et réduit les risques de perte de biodiversité à l'échelle du paysage.

Néanmoins, avec les changements climatiques, les perturbations multiples – c'est-à-dire des perturbations qui se produisent soit l'une après l'autre ou en même temps – sont de plus en plus fréquentes et leurs effets synergiques peuvent entraîner des conséquences additives et multiplicatives. Lorsque ces perturbations dépassent la capacité de récupération normale des systèmes écologiques, leurs effets peuvent devenir irréversibles (Schiesari et al., 2019). À titre d'exemple, Jacquet et Altermatt (2020) montrent que les communautés de protistes ne retrouvent pas leur état initial après une perturbation dépassant un certain seuil, avec une richesse spécifique et une biomasse considérablement réduite, ainsi qu'une composition fonctionnelle modifiée.

1.3 Écologie des méta-communautés

Ces dynamiques de diversité et de résilience écologiques s'inscrivent pleinement dans le cadre de la méta-écologie, une branche de l'écologie qui étudie les interactions entre les systèmes écologiques via les flux d'organismes, de matière et d'énergie. La méta-écologie étudie donc les interactions entre les populations (métapopulation), entre les communautés (méta-communautés) et entre les écosystèmes (méta-écosystèmes) (Schiesari et al., 2019). La méta-écologie permet ainsi d'étudier les systèmes écologiques dans leur globalité, ce qui contribue notamment à mieux comprendre, appréhender et gérer les effets des changements climatiques (Schiesari et al., 2019).

Par conséquent, étudier la dynamique des perturbations dans le contexte de la méta-écologie offre un cadre élargi qui prend en compte non seulement les effets locaux des perturbations, mais aussi leurs conséquences à plus grande échelle, en améliorant notre compréhension des échanges entre les systèmes écologiques.

Par ailleurs, la connectivité entre les différents fragments d'une méta-communauté constitue un élément essentiel de la résilience des écosystèmes face aux perturbations. En effet, lorsque les liens entre les habitats sont rompus, la recolonisation des milieux affectés devient plus difficile, ce qui freine le rétablissement de la biodiversité. Toutefois, les communautés composées d'organismes capables de se disperser au-delà des barrières physiques — comme les insectes volants — montrent généralement une meilleure capacité à se rétablir, en maintenant les flux d'organismes entre les habitats (Jacquet et al., 2022).

La connectivité joue donc un rôle fondamental non seulement dans la résilience, mais aussi dans la manière dont les perturbations influencent la structure spatiale des habitats. En facilitant le déplacement des organismes et la redistribution des espèces, la connectivité modère l'influence des perturbations. Elle contribue ainsi à ce que celles-ci maintiennent une certaine hétérogénéité environnementale favorable à la biodiversité, plutôt qu'une homogénéisation ou un déclin local des communautés.

Les mécanismes d'assemblage, c'est-à-dire les processus qui structurent la composition des communautés (sélection, dispersion, dérive et spéciation), peuvent être influencés par les perturbations. Par exemple, le tri des espèces (*species sorting*) résulte du filtrage environnemental (sélection), où les conditions locales favorisent les espèces

dont les traits fonctionnels sont compatibles avec ces milieux. Ainsi, si le tri des espèces représente le processus d'assemblage dominant, une perturbation générant de l'hétérogénéité environnementale à l'échelle d'une méta-communauté devrait conduire à une diversité locale plus faible, mais à une plus grande divergence entre les communautés (Jentsch et White, 2019; Rolls et al., 2023). À titre d'exemple, Fillinger et al. (2021) ont montré que, suite à des changements environnementaux causés par l'intrusion d'eau de surface, les communautés microbiennes de l'aquifère ont perdu des taxons (diminution de la diversité alpha), principalement en raison d'un fort effet de tri des espèces. À l'inverse, les effets de masse (*mass effects*) surviennent lorsque la dispersion est suffisamment forte pour permettre à des espèces de persister dans des habitats sous-optimaux, soutenus par des échanges réguliers avec des habitats plus favorables. Ces dynamiques sources-puits favorisent une diversité locale élevée tout en homogénéisant les communautés entre elles. Enfin, les effets de priorité (*priority effects*) mettent en évidence que l'ordre d'arrivée aléatoire des espèces peut influencer considérablement l'assemblage subséquent des communautés, notamment après une perturbation, entraînant souvent une diversité bêta plus élevée, puisque la composition des communautés devient dépendante des événements stochastiques de colonisation (Alford et Wilbur, 1985; Fukami, 2015). D'ailleurs, Sarneel et al. (2016) ont constaté que des espèces de plantes de milieux ripariens présentent une croissance supérieure et produisent une densité plus élevée de jeunes plants lorsqu'elles colonisent le milieu en premier. Cet effet de priorité était particulièrement marqué sous des conditions sèches.

1.4 Limites des connaissances et justification du projet

Malgré une littérature abondante sur le rôle des perturbations dans la dynamique des systèmes écologiques, celles-ci sont reconnues comme des variables explicatives et prédictives majeures dans les modèles écologiques, tant en milieux terrestres (Johnstone et al., 2016) qu'aquatiques (Harvey et al., 2018; Piovia-Scott et al., 2019). Ces travaux couvrent une grande diversité d'espèces (Booth et al., 2020; Philippot et al., 2021) et de niveaux d'organisation, allant du microscopique (Barreiro et Díaz-Raviña, 2021) à celui des méta-communautés (Heino et al., 2021). Néanmoins, certaines lacunes persistent

quant à la compréhension des effets des perturbations sur la biodiversité (Gaiser et al., 2020).

Ces incertitudes s'expliquent en partie par le fait que la majorité des recherches s'est concentrée sur des perturbations spontanées, souvent isolées dans l'espace ou dans le temps, et a principalement porté sur la diversité taxonomique (Gutiérrez-Cánovas et al., 2013; Green et al., 2022; Roeder et al., 2018; Séguin et al., 2014). À l'inverse, les effets des perturbations multiples (c'est-à-dire qui se produisent en même temps ou l'une après l'autre) – pourtant de plus en plus fréquentes dans un contexte de changements globaux – ont reçu beaucoup moins d'attention. Ces perturbations récurrentes, comme les cycles de marée ou les fluctuations régulières d'autres facteurs environnementaux, peuvent interagir et générer des effets combinés sur la biodiversité. Enfin, la multiplication des perturbations, combinée à leur intensification et à leurs interactions potentielles, rend essentielle une meilleure compréhension de leurs impacts sur la biodiversité.

Parmi les perturbations multiples, les marées constituent un exemple particulièrement pertinent pour étudier leurs effets sur la biodiversité. Avec la montée des eaux liée au changement climatique, les risques d'inondation sont de plus en plus accrus, et les dommages causés aux milieux naturels (comme l'érosion des côtes) ou aux biens et matériels humains sont multiples. De nombreux chercheurs se sont attardés à ces enjeux (Barendregt et Swarth, 2013; Dixon et al., 2023; Kirwan et Megonigal, 2013) et tentent même de trouver des solutions (Sadat-Noori et al., 2021), mais peu discutent des effets des inondations liées aux marées dans les milieux humides artificiels d'eau douce. Pourtant, ces milieux offrent des systèmes précieux pour étudier les dynamiques écologiques, car ils sont souvent composés d'habitats hydrologiquement connectés qui s'étendent sur des gradients de pressions environnementales qui varient en fonction de la proximité de la marée. Ces variations de paramètres environnementaux – connectivité, température ou encore disponibilité des nutriments – peuvent entraîner des réponses spécifiques des communautés, des fonctions et des processus écosystémiques dans chaque habitat (Findlay et Fisher, 2013). L'étude de ces systèmes fournit donc des connaissances clés sur la manière dont l'hétérogénéité environnementale, entraînée par les perturbations hydrologiques liées aux marées, façonne la structure et le fonctionnement des communautés écologiques à l'échelle d'une méta-communauté.

1.5 Objectifs et hypothèses

Dans ce contexte, le présent projet vise à améliorer la compréhension et la capacité à prédire comment les perturbations de marée d'eau douce influencent la biodiversité et le fonctionnement d'étangs artificiels et interconnectés. Pour répondre à cet objectif, l'étude se concentre sur la biodiversité des macroinvertébrés – des organismes jouant un rôle important et intermédiaire dans la chaîne trophique – offrant ainsi une vision plus globale de la biodiversité du milieu. De plus, les macroinvertébrés sont sensibles aux changements environnementaux, ce qui en fait d'excellents bio-indicateurs de la qualité de l'eau (López-López et Sedeño-Díaz, 2015). Le choix de s'intéresser aux macroinvertébrés s'explique également par leur contribution à de nombreux processus écologiques, tels que le recyclage et la décomposition de la matière organique (Wallace et Webster, 1996).

Le projet repose donc sur trois volets visant à explorer l'influence de la marée sur : (1) les conditions environnementales, (2) la diversité des macroinvertébrés et (3) la décomposition. Tout d'abord, nous nous attendons à ce que la variation de l'intensité de la marée module les conditions environnementales locales et engendre un gradient d'hétérogénéité environnementale dans les habitats le long du gradient d'intensité de marée (Mintrone et al., 2024).

Ensuite, en ce qui concerne la structure des communautés biotiques, différents scénarios écologiques peuvent émerger selon la manière dont l'intensité de la marée influence le mécanisme d'assemblage dominant. Si la marée favorise principalement les effets de masse, la dispersion peut compenser les perturbations locales en augmentant les taux de colonisation dans chaque étang. Ce processus peut mener à une hausse de la biodiversité locale dans les étangs situés en aval, mais à une composition plus uniforme dans les communautés à l'échelle de la méta-communautés (biodiversité β plus faible) (Mittelbach et McGill, 2019). Dans ce scénario, l'influence des marées sur la structure des communautés biologiques ne dépend pas des conditions environnementales locales. Inversement, si la marée influence principalement les communautés par le biais de la sélection environnementale (tri des espèces), ses effets seraient alors fortement liés aux

conditions locales. Dans ce cas, on s'attend à observer une diversité locale plus faible, mais une plus grande diversité bêta dans les étangs en aval (Jentsch et White, 2019; Rolls et al., 2023). Enfin, si la marée engendre principalement des effets de priorité, où l'ordre d'arrivée des espèces détermine la composition des communautés, nous nous attendons – comme dans le scénario d'effet de masse – à ce que l'influence de la marée sur la structure des communautés biologiques ne soit pas modulée par les facteurs environnementaux locaux. Cependant, contrairement au scénario d'effet de masse, nous anticipons une diversité bêta plus élevée entre les étangs en aval, puisque les processus d'assemblage deviennent alors dépendants d'évènements stochastiques de colonisation.

Enfin, les fluctuations de la marée peuvent également accélérer la décomposition par leurs effets physiques de mouvement de l'eau. À marée haute, le niveau d'eau des étangs augmente considérablement, puis redescend à marée basse, générant d'importants mouvements d'eau. Cette activité hydrodynamique – particulièrement forte dans les étangs situés en aval, où la turbidité est plus élevée – favorise la fragmentation et la remise en suspension de la matière organique, deux processus reconnus pour stimuler la décomposition (dos Santos Fonseca et al., 2013; Nuven et al. 2022; Tank et al., 2010). Nous nous attendons donc à ce que l'influence directe et indirecte de l'intensité de la marée sur la décomposition surpasse l'effet connu de la biodiversité et soit principalement modulée par les facteurs abiotiques (Kuntz et Tyler, 2018; Selmeçzy et al., 2015).

CHAPITRE II

Influence of freshwater tidal disturbance on meta-community processes in interconnected ponds

Manuscrit en préparation pour la revue *Oikos*.

Stéphanie L'Italien-Simard, Eric Harvey

Chaire de recherche du Canada sur les échanges entre les écosystèmes (CREE),
Centre de recherche sur les interactions bassins versants - écosystèmes aquatiques
(RIVE),
Département des Sciences de l'environnement, Université du Québec à Trois-Rivières,
3351 boul. des Forges, Trois-Rivières, Québec, Canada, G9A 5H7

ABSTRACT

Environmental disturbances that vary in space and intensity are major drivers of ecological community structure and ecosystem functioning. Such spatially heterogeneous disturbances can generate environmental gradients that influence species composition and abundance through mechanisms including species sorting, mass effects, or priority effects. Understanding how these processes interact with biodiversity and ecosystem functions remains challenging, particularly in well-connected meta-communities where dispersal can either buffer or amplify local disturbance effects. Here, we investigated these dynamics in a network of interconnected artificial ponds exposed to a natural gradient of tidal influence, which generates variation in water chemistry and hydrology across the system. We found that tidal exposure was strongly associated with overall environmental variation among ponds. Beta diversity among downstream ponds was highest at intermediate tidal influence, suggesting that tides shape meta-community structure through a combination of species sorting, dispersal, and stochastic priority effects. Finally, decomposition rates increased with increasing tidal influence, reflecting the combined effects of tidal dynamics on environmental conditions and macroinvertebrate community structure. These findings provide a framework for understanding how spatially heterogeneous disturbances influence biodiversity and ecosystem functioning in freshwater networks, with implications for the management and conservation of connected ponds.

KEYWORDS: Artificial ponds, Biodiversity, Connected ponds, Decomposition, Disturbance ecology, Environmental heterogeneity, Macroinvertebrates, Meta-community, Tide

INTRODUCTION

In natural ecosystems, environmental disturbances often occur in a spatially heterogeneous manner, varying in intensity and frequency from one site to another (Gaiser et al. 2020, Turner 2010). This spatial variation creates a mosaic of distinct local conditions, generating environmental heterogeneity at the landscape scale (Jentsch and White 2019, Rolls et al. 2023). This environmental variability, in theory, promotes the differentiation of biological communities (local species composition, abundance, and ecological processes) leading to a regional biodiversity increase (Legendre and Gauthier 2014, Wang et al. 2019), and potentially influencing landscape-wide dynamics in ecosystem functions. In some cases, however, disturbances can override environmental influences on species leading to stochastic assembly (Chase 2010). Thus, the direct and indirect pathways leading from spatially heterogeneous disturbances to biodiversity and ecosystem functions in the landscape remain unclear, especially in the context of well-connected meta-communities where organism movements may generate contrasting ecological outcomes.

Spatially heterogeneous disturbances are defined as disturbances that vary in their spatial extent, intensity and frequency, and have been shown to create environmental gradients across the landscape, influencing assembly processes and local biodiversity patterns (Turner 2010, Jentsch and White 2019). In well-connected meta-communities, disturbances can propagate through organism movement, generating spatial gradients in intensity and frequency. These gradients may result in contrasting ecological dynamics: dispersal can buffer local disturbance effects through mass effects (Leibold and Chase 2017), it can enhance local environmental filtering via species sorting (Jentsch and White 2019, Rolls et al. 2023), or amplify stochastic mechanisms (Harvey et al. 2018, Siqueira et al. 2020), such as priority effects (Alford and Wilbur 1985, Fukami 2015), depending on the magnitude of disturbances. Together, disturbance and connectivity affect community composition and ecosystem functions, providing a basis to study these effects in connected ponds.

Wetland and aquatic meta-communities influenced by daily tides offer valuable systems for studying these dynamics, as they are often composed of hydrologically connected habitats that span gradients of environmental pressures which vary with distance from the tidal source. Variations in water quality, temperature, nutrient availability, or connectivity can lead to site-specific responses in community structure, function, and ecosystem processes (Findlay and Fischer 2013, Davis et al. 2014, Wu et al. 2021). Studying these systems thus provides key insights into how environmental heterogeneity shapes the structure, stability, and resilience of ecological communities at the landscape scale. In this context, the interconnected artificial ponds used in our study represent a relevant model system, being influenced by both natural processes (e.g., freshwater tidal flows) and anthropogenic modifications (e.g., landscape management).

In this project, we aim to understand how environmental heterogeneity generated by natural disturbances of varying types and intensity influences macroinvertebrate biodiversity and decomposition within a pond meta-community. These ponds, which are interconnected and located in a semi-managed landscape, are subject to a natural disturbance gradient caused by variable tidal influence along an elevational gradient, which differentially affects water chemistry and hydrology depending on each pond's position within the system.

In the context of connected ponds generating a gradient of tidal intensity within the same meta-community, we expected tidal intensity to shape local environmental conditions and to generate a gradient of habitat heterogeneity along the tidal intensity gradient (Mintrone et al. 2024). Regarding biotic community structure, different ecological scenarios can emerge depending on how tidal intensity might influence the dominant assembly mechanism. If tides mainly promote mass effects, dispersal could buffer the impacts of local disturbances by promoting high colonization rates in each pond, leading to higher local diversity in downstream ponds but more homogeneous communities across the system (i.e., lower beta diversity) (Mittelbach and McGill 2019). In this mass effect scenario, the effect of tides on biotic community structure would not be modulated by local environmental factors. Alternatively, if tides primarily act through environmental selection (species sorting), we would expect the influence of tides on community structure to be strongly mediated by local environmental factors, with lower

local diversity but higher beta diversity in downstream ponds that are most affected by tides (Jentsch and White 2019, Rolls et al. 2023). Finally, if tides mainly produce priority effects, where the order of species arrival determines community composition, we would expect, as in the mass effect scenario, that the effect of tides on biotic community structure would not be modulated by local environmental factors. However, contrary to a mass effect scenario, we would expect higher beta diversity among downstream ponds, as community assembly outcomes become more contingent on stochastic colonization events (Alford and Wilbur 1985, Fukami 2015).

Finally, tidal fluctuations may also contribute directly to decomposition via the physical effects of water movement. During high tide, water levels in the ponds rise substantially and then recede at low tide, generating pronounced water movements. This hydrodynamic activity, particularly strong in downstream ponds where turbidity is highest, promotes fragmentation and resuspension of organic matter, processes known to accelerate decomposition (Tank et al. 2010, dos Santos Fonseca et al. 2013, Nuven et al. 2022). Thus, we expected the direct and indirect influence of tidal intensity on decomposition to override the known influence of biodiversity (Kuntz and Tyler 2018, Selmeçzy et al. 2015) and to be mainly modulated by abiotic factors.

METHODS

Study area

We studied 30 artificial ponds distributed over a 1.6 km stretch of land located between Québec provincial road 138 and the Saint Lawrence River in Deschambault-Grondines, Québec, Canada (Fig. 3). These ponds are part of a network of more than 80 interconnected water bodies linked by canals. A daily tidal cycle causes water levels to rise in approximately two-thirds of the ponds (see Supplementary Material), which can sometimes render certain ponds inaccessible during sampling campaigns. The result is a dynamic and spatially heterogeneous aquatic landscape.

Three sampling sites were pre-selected for each pond to ensure sampling was representative of the entire water body.

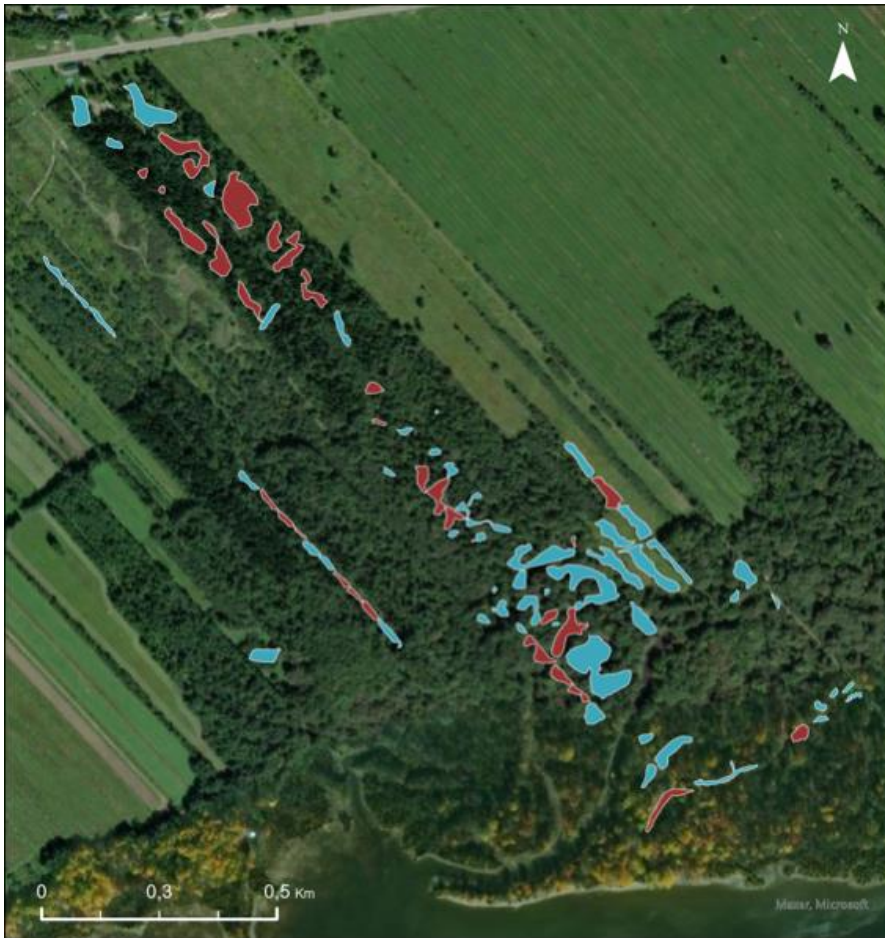


Figure 3. Map of the study area in Deschambault-Grondines (between Route 138 and the St. Lawrence River). The site is 1.6 km long and includes a network of artificial, hydrologically connected ponds. Colors represent individual ponds; ponds shown in red were included in this study. The dark green area corresponds to former agricultural land that has reverted to forest, while surrounding light areas represent land still under cultivation.

Pond selection

The 30 ponds were selected based on their spatial distribution, to ensure coverage across the full length of the study area, as well as on specific physical and biological characteristics, including pond length, area, and fish diversity (based on previous private reports by environmental firms hired by the landowner over the years – see Supplementary Material for detailed environmental characteristic of each pond).

Environmental measurements

Periodic sampling

Physico-chemical parameters were measured using an Ultrapen™ (for temperature, pH, and conductivity) and an Aquafluor® (for turbidity and chlorophyll *a*). Sampling campaigns occurred three times during the summer of 2024: June (20, 25, 27; except pond E23 on July 3), July (26, 27, 29), and August (23, 24, 26). Measurements were taken at three randomly selected sampling sites for each pond (Site 1, Site 2 and Site 3).

Habitat characterization

Between July 26 and 29, environmental and habitat features were noted using a standardized qualitative approach adapted from the Quebec monitoring program (Moisan and Pelletier 2011, Environment Canada 2012). Recorded features included shoreline composition (percentage of herbaceous cover, trees, artificial banks), substrate composition (percentage of organic matter, clay–silt, sand, etc.), presence of mosses and algae, condition of connecting channels (obstructed or not), forest cover percentage, macrophyte cover percentage, and macrophyte dominance by growth form (e.g., rooted emergent, rooted submerged). Some information was obtained from data shared by the Nature Conservancy of Canada, including, for example, geographic coordinates of ponds, pond sinuosity, fish diversity, depth, surface area, and altitude.

Nutrient concentration

Total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) were also sampled. A single sampling event was conducted on July 9. For each pond, a 30 mL sterile container was collected, yielding two replicates. Samples were subsequently analyzed using a Lachat flow injection analyzer on July 10 and 11. TN and TP were initially considered as potential predictors of decomposition. Preliminary modeling indicated that neither variable had a significant effect and they were therefore not retained in subsequent analyses.

Biodiversity sampling

Macroinvertebrates

Macroinvertebrates were sampled in August 2024 at the pond scale. The sampling method followed the protocol described by Moisan and Pelletier (2011). Sampling was conducted at Site 1 of each pond, a few meters from the water's edge. At each site, a kick net (500 μm mesh) was first used to disturb the pond bottom to dislodge organisms present in the substrate, then dragged over approximately 1.5 m in a back-and-forth motion, repeated about ten times to maximize collection. The collected organisms were placed in a first 1 mm sieve positioned above a second 500 μm sieve. The first sieve containing coarse material was sorted directly in the field to extract organisms, which were preserved in a 95% ethanol solution. The contents of the second sieve containing finer material (sediments, organic matter, and organisms) were preserved in ethanol diluted to 50% with pond water, without prior sorting.

In the laboratory, organisms were sorted and identified under a binocular microscope. Most organisms were identified to the family level based on Merritt and Cummins (1996), although some were identified only to the class level when it was not possible.

Decomposition

Decomposition rates were measured following Tiegs et al. (2013) using cotton strip assays. A total of 540 cotton strips (from 100% cotton canvas) were prepared. At each sampling site, three strips were placed in fruit mesh bags (allowing bacteria access, but not macroinvertebrates) and three in holsters made from fencing material (allowing bacterial and macroinvertebrate decomposer access), totaling 18 strips in each pond. Since no differences in decomposition were observed between the fine-mesh and coarse-mesh bags, the decomposition results from both mesh types were combined for subsequent analyses. To measure the decomposition rate, a pair of cotton strips from each sampling site was removed every two weeks. At week 0, 18 cotton strips were placed at each sampling site. At week 2, one strip from the mesh bag and one strip from the holster were

removed from each site. This process was repeated at weeks 4 and 6, so that by the end of week 6, no cotton strips remained in the ponds. Every time cotton strips were removed (weeks 2, 4, and 6), they were rinsed with water to remove debris and adhering organisms, then soaked in ethanol (95% concentration) for approximately 45 seconds. Afterward, the strips were dried in an oven at 40 °C for at least 12 hours. Once dried, the tension of each cotton strip was measured using a tensiometer. The decomposition rate of each strip was calculated using the following equation.

$$\text{Tensile Loss} = 1 - \left[\left(\frac{\text{Tensile Strength treatment strips}}{\text{Tensile Strength reference strips}} \times 100 \right) \right] / \text{Incubation Time}$$

Data analysis

All statistical analyses were conducted in R (version 2024.09.0+375).

Path analysis

To evaluate the direct and indirect relationships between tidal intensity, environmental heterogeneity, macroinvertebrate communities, and organic matter decomposition, we conducted a series of path analyses (SEM) using the *lavaan* package (Rosseel 2012). Altitude was used as a proxy for tidal intensity, with ponds located at lower elevations being subject to stronger tidal influence. Data from water-level loggers, along with field observations and photographs taken at high and low tide, confirmed that lower-altitude ponds experienced stronger tidal influence than higher-altitude ponds, supporting the use of altitude as a proxy for tidal intensity (see Supplementary Material for details). Environmental heterogeneity was summarized by the first axis (PC1) of a principal component analysis (PCA) performed on physico-chemical variables (explaining 40.5% of the variation), while macroinvertebrate communities were summarized by the first axis of a Hellinger-transformed principal component analysis (tb-PCA), representing a gradient of taxon composition and abundance (Legendre and Gallagher 2001). Hellinger distance emphasizes changes in proportion (Anderson et al. 2011), which corresponds best to our preliminary observation of the data. Decomposition was measured using the tensile

loss of cotton strips. Different path models were then built and compared using structural equation modeling (SEM) and Akaike's Information Criterion (AIC). We evaluated three alternative models reflecting different hypotheses about how tidal influence affects decomposition. Model 1 allowed both environmental conditions (PC1) and community composition (tb_PCA1) to mediate the effect of altitude. Model 2 included both direct and indirect effects of altitude on decomposition. Model 3 assumed that altitude affected PC1, which in turn affected tb_PCA1, and only community composition explained decomposition. The best-fitting model is presented in the Results, while full model structures are provided in the Supplementary Material.

Environmental heterogeneity among ponds in the meta-community

To characterize environmental heterogeneity among ponds in response to tide, six variables that responded the most to tidal intensity (altitude) were selected: temperature, pH, conductivity, turbidity, and the proportion of organic matter (OM) and clay–silt substrate. All variables were standardized prior to analysis. A PCA was then performed on these standardized variables to extract the main gradients of variation among ponds, and the first axis (PC1) scores were extracted as a proxy of environmental heterogeneity.

The relationship between environmental heterogeneity and tidal intensity was explored using a simple linear regression, with standardized PC1 as the response and standardized tidal intensity as the predictor.

Finally, to assess whether ponds were more similar to each other in terms of environmental characteristics depending on tidal intensity, Euclidean distances were calculated among ponds based on their environmental variables. Ponds were categorized into three tidal intensity groups based on their altitude as a proxy for tidal influence: low-altitude ponds (2–4 m; $n = 9$) were classified as strongly influenced by tides, mid-altitude ponds (4–5 m; $n = 11$) as moderately influenced, and high-altitude ponds (>5 m; $n = 10$) as not influenced, as previously described. The *betadisper()* function from the *vegan* package (Oksanen et al. 2024) was then used to quantify and test the dispersion of ponds within each tidal intensity group.

Beta diversity among ponds in the meta-community

To explore potential shifts in macroinvertebrate community structure in response to tidal intensity, we used the same Hellinger-transformed tb-PCA approach as described above (Legendre and Gallagher 2001). Raw abundance data were Hellinger-transformed using *decostand()* from the *vegan* package (Oksanen et al. 2024) and the PCA was performed using *prcomp()*. Within-group dispersion of macroinvertebrate communities across tidal intensity categories was assessed following the same approach as for environmental heterogeneity.

Decomposition across ponds in the meta-community

To quantify decomposition at the pond scale, tensile loss values were calculated relative to a reference tension ($T_0 = 281.62$), averaged by site and by pond, and standardized for subsequent analyses. The effect of tidal intensity on decomposition was explored using a simple linear regression (*lm()*).

RESULTS

Pathways from tidal intensity to ecosystem function

To test the direct and indirect pathways by which tidal intensity influenced biodiversity and decomposition, we used a path analysis. The best model tested (lowest AIC) showed excellent fit to the data ($\chi^2 = 1.27$, $p = 0.53$, RMSEA = 0.00) and indicated that tidal intensity strongly influences environmental heterogeneity (PC1; coefficient = -0.78, $R^2 = 0.61$) as well as macroinvertebrate community structure (tb_PCA1; coefficient = -0.60, $R^2 = 0.35$) (Fig. 4). Both environmental heterogeneity (coefficient = 0.24) and macroinvertebrate communities (coefficient = 0.31) contribute to explaining decomposition, with a combined R^2 of 0.22. Overall, these results suggest that the influence of tidal intensity on macroinvertebrate community structure is not related to its influence on environmental conditions. Tidal intensity affected decomposition indirectly

via two independent pathways, by simultaneously shaping environmental conditions and structuring macroinvertebrate biodiversity.

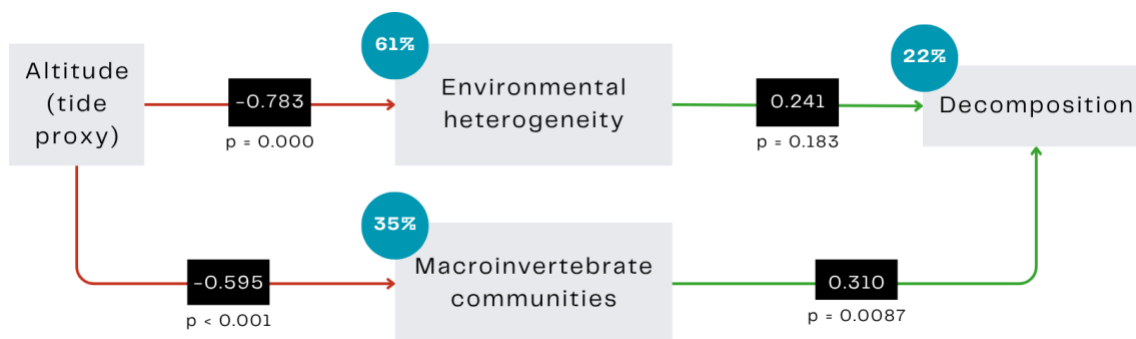


Figure 4. Path analysis of tidal influence (altitude) on decomposition via environmental heterogeneity and macroinvertebrate communities.

Environmental heterogeneity among ponds in the meta-community

The influence of tidal intensity on environmental conditions is shown by the clear separation along axis 1 (PC1; see Fig. 5). Positive PC1 values (high tidal intensity) were associated with high turbidity and clay–silt substrates, whereas negative values (low to no tide intensity) corresponded to higher temperature, pH, and conductivity, linked to organic matter-rich substrates. Mapping PC1 scores across the pond meta-community (Fig. 5) indicated a gradient of environmental heterogeneity along the tidal influence: downstream, where tidal influence is stronger, ponds tended toward negative PC1 scores, whereas upstream, where tidal influence is absent, ponds showed more positive PC1 scores. A linear regression (Fig. 6a) confirmed a strong and significant negative relationship between tidal intensity and PC1 (slope = -0.78 , $R^2 = 0.61$, $p < 0.001$), confirming tidal intensity as a key driver of environmental heterogeneity, as also shown in the path analysis (Fig. 6).

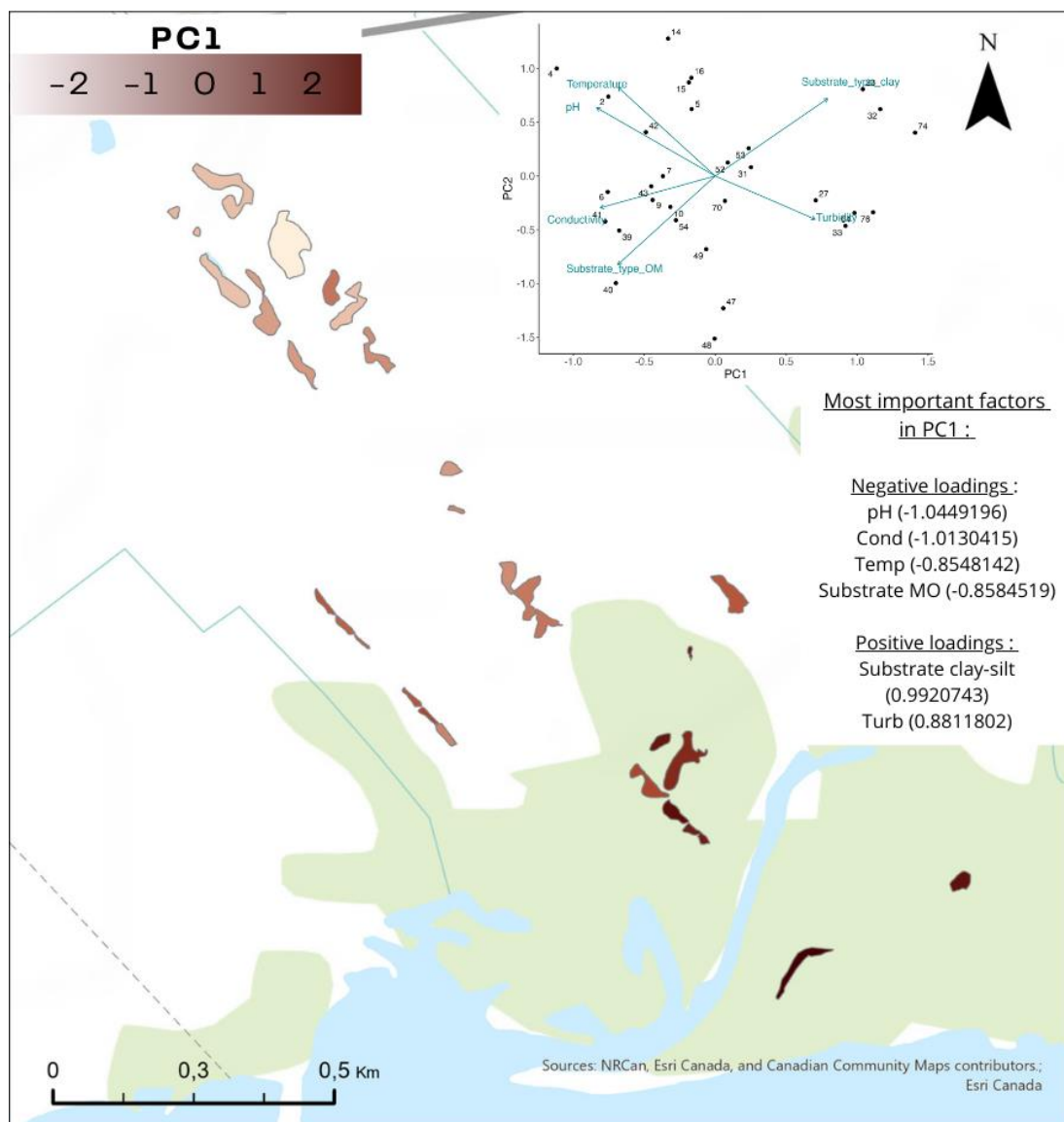


Figure 5. Map of environmental heterogeneity based on axis 1 (PC1) of the PCA of environmental parameters.

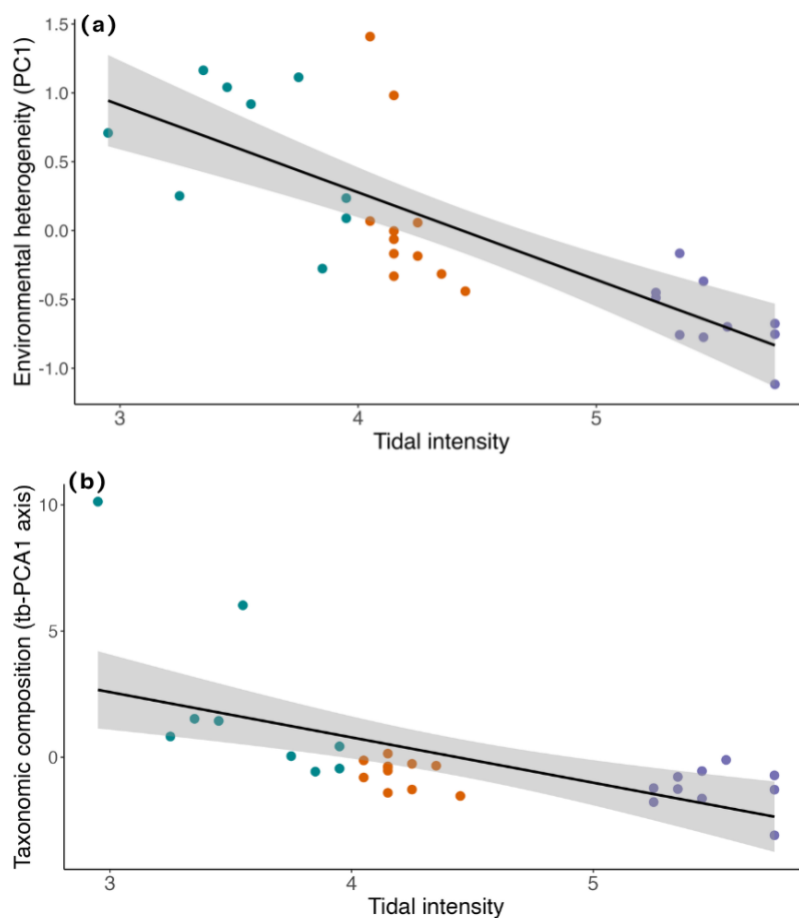


Figure 6. Linear regressions between (a) environmental heterogeneity and (b) tb-PCA axis 1 scores and tidal intensity; points represent the 30 ponds, colored by tidal intensity (turquoise = high, orange = intermediate, purple = low).

Ponds exposed to intermediate tidal intensity exhibited greater variability in their environmental characteristics compared to ponds at high or absent tidal levels (Fig. 7b). Quantification of within-group variability confirmed that intermediate-tide ponds showed significantly higher dispersion in environmental conditions than low-tide ponds ($p = 0.0410$) and high-tide ponds ($p = 0.0073$), while no significant difference was observed between high- and low-tide ponds ($p = 0.8050$). These results suggest that environmental variability among ponds reaches a maximum at intermediate tidal intensities.

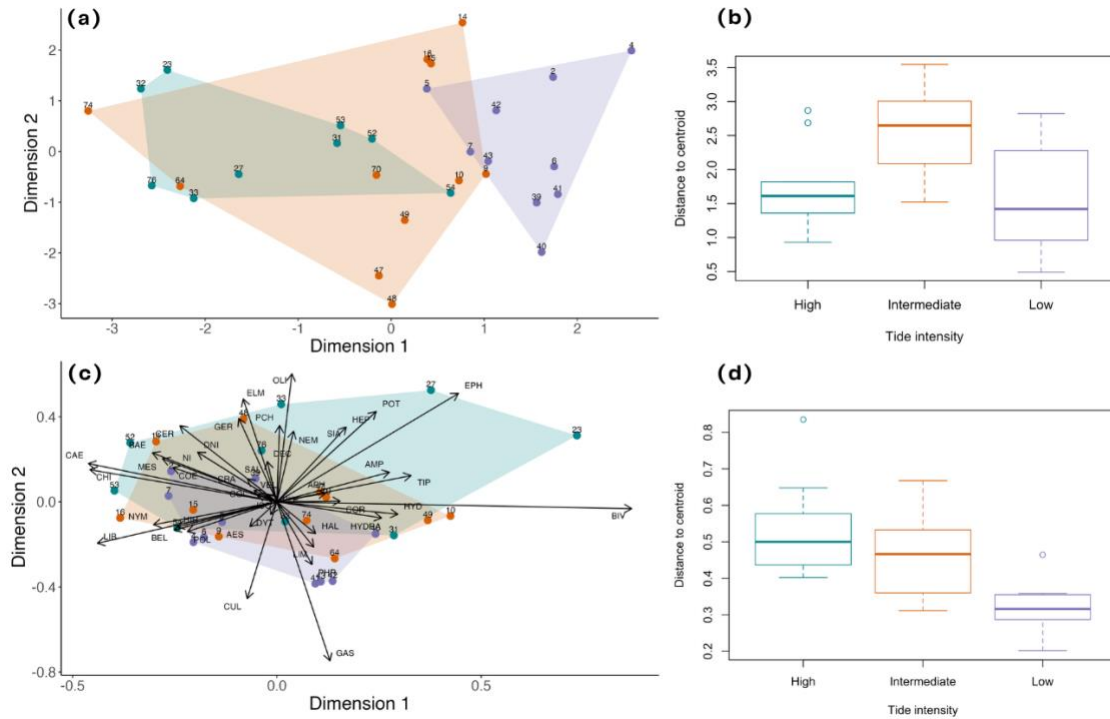


Figure 7. Dispersion of environmental characteristics (a) and macroinvertebrate communities (c), and within-group variability of environmental characteristics (b) and macroinvertebrate communities (d) in ponds across three tidal intensity levels: high (turquoise), intermediate (orange), and absent (purple). Different symbols represent ponds, grouped by tidal intensity. In panel (c), arrows indicate taxa. Taxa acronyms: CHI = Chironomidae, PCH = Pupae Chironomidae, CER = Ceratopogonidae, TIP = Tipulidae, CUL = Culicidae, DNI = D_NI, NYM = Nymphes, LIB = Libellulidae, AES = Aeshnidae, COE = Coenagrionidae, POL = Polycentropodidae, PHR = Phryganeidae, LIM = Limnephilidae, BAE = Baetidae, EPH = Ephemeroidea, CAE = Caenidae, HEP = Heptageniidae, POT = Potamanthidae, DYT = Dytiscidae, ELM = Elmidae, HAL = Haliplidae, HYD = Hydrophilidae, VEL = Veliidae, PLE = Pleidae, BEL = Belostomatidae, GER = Gerridae, MES = Mesoveliidae, SAL = Saldidae, COR = Corixidae, SIA = Sialidae, CRA = Crambidae, APH = Aphididae, BIV = Bivalvia, OLI = Oligochaeta, NEM = Nematoda, HIR = Hirudinae, GAS = Gastropoda, ISO = Isopoda, COL = Collembola, AMP = Amphipoda, DEC = Decapoda, HYDRA = Hydracaria, NI = Not Identified.

Beta diversity among ponds in the meta-community

First, gastropods showed a strong taxonomic dominance in the ponds in terms of abundance, followed by bivalves, chironomids, and oligochaetes. From a functional

perspective, scrapers predominated, followed by filter feeders and collector-gatherers (Fig. 8).

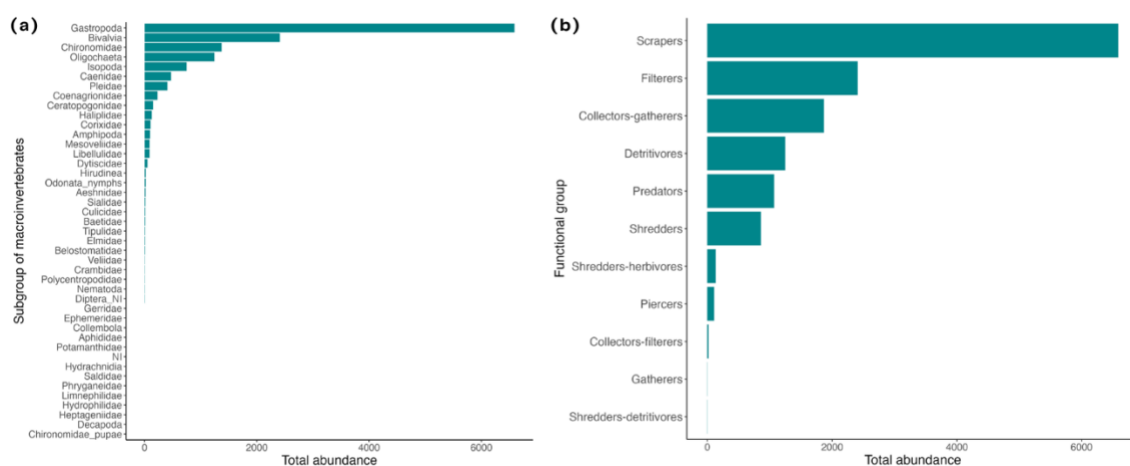


Figure 8. Abundance of macroinvertebrates in ponds. The left panel (a) represents taxonomic biodiversity, and the right panel (b) represents functional biodiversity.

Our results revealed a clear gradient in community composition. Some taxa were more strongly associated with specific ponds, such as Bivalvia with pond 23 (high tide intensity, see Fig. 7c). Overall, many sites were strongly dominated by Gastropoda, while others showed lower gastropod dominance but higher abundances of diverse taxa such as Bivalvia, Ephemeridae, Sialidae, Elmidae, and Amphipoda.

The regression between tb-PCA axis 1 and tidal intensity (slope = -1.75, $R^2 = 0.35$) (Fig. 6b) further highlights these patterns: ponds exposed to higher tides tended to host taxa such as Sialidae (0.325), Heptageniidae (0.312), and Potamanthidae (0.312), whereas ponds under lower tidal influence were more often dominated by Gastropoda (-0.273), Libellulidae (-0.168), and Halplidae (-0.131). Considering functional composition, high-tide ponds were associated with shredders (0.46) and shredder-detritivores (0.25), while low-tide ponds were linked to collector-filterers (-0.47), scrapers (-0.37), and piercers (-0.33).

Ponds exposed to high tidal intensity exhibited greater variability in macroinvertebrate community composition compared to ponds at low or intermediate tidal levels (Fig. 7 c and d). Quantification of within-group variability confirmed that

communities in high-tide ponds showed significantly higher dispersion than low-tide ponds ($p = 0.00085$), while the difference between high- and intermediate-tide ponds was not significant ($p = 0.3356$). Low- and intermediate-tide ponds also differed significantly ($p = 0.0203$). These results suggest that community variability among ponds reaches a maximum under high tidal influence.

Decomposition along the tidal gradient

Finally, a linear regression between tidal intensity and decomposition (Fig. 9) revealed a significant negative relationship (slope = -0.471 , $R^2 = 0.222$), indicating that stronger tidal influence is associated with higher decomposition rates. Together with the path analysis, these results highlight that tidal dynamics influence decomposition through two complementary pathways: by shaping environmental conditions (indirect effect = 0.189) and by structuring macroinvertebrate communities (indirect effect = 0.184 ; see Fig. 4). Lower decomposition of the cotton strips was associated with lower tidal intensity and a dominance of taxa such as Bivalvia ($\rho = 0.48$), Amphipoda ($\rho = 0.38$), and Sialidae ($\rho = 0.35$), as well as functional groups including filterers ($\rho = 0.48$) and piercers ($\rho = 0.36$).

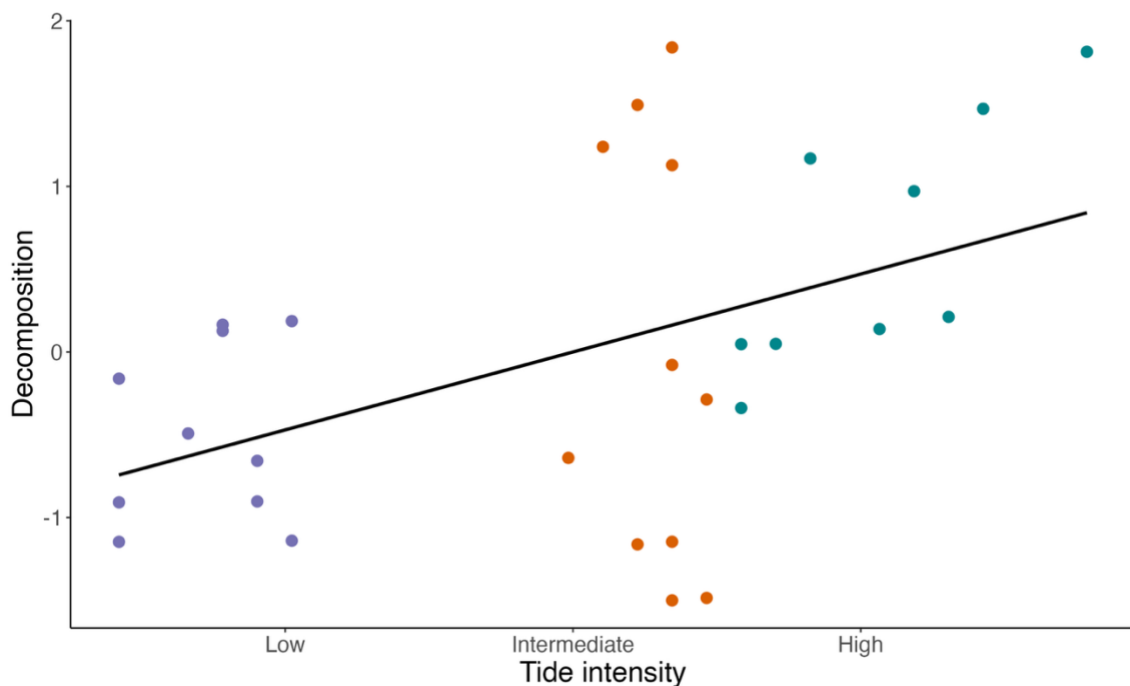


Figure 9. Linear regression between decomposition and tidal intensity.

DISCUSSION

Environmental heterogeneity along the tidal gradient

In this study, we looked at how environmental variation caused by different levels of freshwater tidal influence affects macroinvertebrate biodiversity and decomposition in a pond meta-community. We expected tides to shape local conditions and influence community assembly through mass effects, species sorting, or priority effects, while also directly affecting decomposition through water movement. Our results help fill a gap in metacommunity theory by showing that spatially uneven disturbances can change the dominant ecological processes, creating a patchwork of biodiversity and ecosystem functioning. Studying this rare freshwater tidal system also provides new insights into metacommunity dynamics and offers clues about how small ponds might respond to global environmental change.

Our results showed that freshwater tidal disturbances generated strong environmental heterogeneity across the pond meta-community. Upstream ponds, which are not directly influenced by tides, were characterized by warmer water, higher conductivity and pH, and organic matter–dominated substrates. In contrast, downstream ponds exposed to stronger tidal influence were more turbid and dominated by clay–silt substrates. This is consistent with the hydrological dynamics of the system: the twice-daily rise and fall of the tide generates intense water movements that increase turbidity and re-suspends fine particles. In addition, slightly denser forest cover and stronger hydrological connectivity to the St. Lawrence River in downstream sites likely contribute to cooler water temperatures relative to upstream ponds.

Beyond these longitudinal contrasts, tidal exposure also structured heterogeneity within groups of ponds. Ponds experiencing intermediate tidal influence displayed the greatest environmental divergence among them, whereas upstream and downstream ponds were more homogeneous within their respective groups. This pattern reflects how contrasting conditions at both ends of the disturbance gradient—absence of tidal influence upstream and strong tidal influence downstream—tend to homogenize the abiotic environments in this study system. Downstream ponds are strongly influenced by the St. Lawrence River; during intense tidal events, some may even be temporarily flooded, with

increased flow through connecting channels reinforcing exchanges among ponds. This pattern aligns with studies in other hydrological dynamic systems, where flooding has been shown to homogenize environmental conditions (Bozelli et al. 2015). Upstream ponds, by comparison, are mainly shaped by local factors such as canopy cover, which tends to be lower than in downstream ponds and may contribute to more uniform thermal and chemical conditions within this group. Similar effects of canopy cover on water temperature and chemistry have been observed in streams, highlighting the role of local vegetation in creating more uniform environmental conditions (Dugdale et al. 2018). Intermediate ponds, on the other hand, are subject to two overlapping influences: a regular but moderate tidal signal and local environmental conditions (e.g., forest cover, substrate inputs). This dual influence likely explains why ponds in this intermediate zone exhibit greater heterogeneity among them (Rolls et al. 2023, Zhang et al. 2019).

Macroinvertebrate heterogeneity along the tidal gradient

At the meta-community scale, tidal disturbances did not generate strong differentiation in macroinvertebrate communities: taxa found in upstream ponds were generally also present downstream, albeit at different proportions. In other words, tidal exposure did not create a clear longitudinal gradient in community composition. However, tidal influence affected heterogeneity within groups of ponds experiencing a common tidal intensity level. Upstream ponds were relatively similar to one another, whereas central and downstream ponds showed greater variation in community structure (mainly in terms of variations in proportions and dominance).

These patterns can likely be explained at the landscape scale by the interplay of environmental filtering, connectivity, and priority effects across the spatial tidal gradient. Upstream ponds, which are less influenced by the St. Lawrence River and experience no tidal flooding, are primarily shaped by local environmental conditions, or environmental filtering. Because environmental conditions are relatively homogeneous within this group, intra-group variation is low. This environmental similarity is expected to select for a comparable set of species across sites, resulting in lower beta diversity. Central ponds, subject to moderate tidal influence, experience both elevated environmental heterogeneity

and connectivity to downstream ponds. This combination likely generated the observed higher variation in community composition compared to upstream ponds, reflecting both local environmental differences and the potential influence of priority effects propagated from connected ponds. Finally, downstream ponds, strongly connected to the river, are exposed to a richer species pool, and community composition appears consistent with priority effects, where the order of species arrival can determine local assemblages (Alford and Wilbur 1985, Fukami 2015). Thus, although the direct influence of high tidal intensity in connected ponds is to override environmental filtering and promote stochastic processes, at the landscape scale the intensity gradient generates a mosaic of habitats driven by contrasting levels of environmental heterogeneity and biotic community dynamics.

Decomposition along the tidal gradient

In our system, decomposition appears to be influenced indirectly by tidal dynamics, primarily through environmental heterogeneity and the associated macroinvertebrate communities. Both macroinvertebrate activity and water movement are recognized as important drivers of organic matter breakdown in aquatic systems (Lin et al. 2020, Santonja et al. 2020). Consistent with our predictions, decomposition rates were higher in downstream ponds, where stronger tidal influence generates greater hydrodynamic activity and turbidity. In contrast, upstream ponds, which are not subject to significant tidal fluctuations, showed lower decomposition rates. Contrary to our initial expectations, the indirect influence of tidal intensity on decomposition was equally distributed between the abiotic and biotic pathways. Although, cotton strip assay standardizes litter quality across each pond in contrast with natural variation in leaf litter inputs that may have influences decomposer communities and decomposition rates, these results nonetheless highlight the combined role of both abiotic conditions and biotic activity in driving organic matter breakdown along the tidal gradient.

CONCLUSION

Few studies have explored the role of tidal influence in connected ponds on meta-community dynamics. With rising water levels due to climate change, an increasing number of wetlands—natural, restored, or artificial—will experience similar tidal dynamics. Understanding how tides affect biodiversity and ecosystem functioning is therefore critical for informing wetland management and restoration. Overall, our results highlight how tidal disturbances shape the pond meta-community. In our study, tides affected ecosystem function through both biotic (shift in macroinvertebrate community structure) and abiotic (landscape-scale environmental heterogeneity pathways), eventually leading to varying dominant assembly mechanisms and beta-diversity patterns. Together, these findings demonstrate that natural disturbances of varying intensity can influence both biodiversity and ecosystem functioning, albeit through different pathways and at different spatial scales within a connected pond network, addressing our main objective and providing insights for the management and restoration of tidal wetlands. Future research could explore whether similar tidal effects occur in natural wetlands, to assess the generality of these patterns across different wetland types.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Camille Milot, Carl Vesco, Charles Gagnon, Louis-Philippe Beauchamp, and Pierre-Luc Charbonneau for their assistance in the field and in the laboratory. We also thank Raphaël Proulx and Vincent Fugère for their advice and for lending field equipment. Many thanks to Nature Conservancy of Canada for sharing data. Finally, we sincerely thank Mr. Duval for allowing this study to take place on his property and in his ponds; without his permission, this project would not have been possible.

REFERENCES

- Alford, R. A., & Wilbur, H. M. (1985). Priority effects in experimental pond communities: Competition between *Bufo* and *Rana*. *Ecology*, 66(4), 1097–1105. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2307/1939161>
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., ... & Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14(1), 19–28. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Bozelli, R. L., Thomaz, S. M., Padial, A. A., Lopes, P. M., & Bini, L. M. (2015). Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. *Hydrobiologia*, 753(1), 233–241. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10750-015-2209-1>
- Chase, J. M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*, 328(5984), 1388–1391. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.1187820>
- Davis, B., Baker, R., & Sheaves, M. (2014). Seascape and metacommunity processes regulate fish assemblage structure in coastal wetlands. *Marine Ecology Progress Series*, 500, 187–202. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v500/meps10680>
- dos Santos Fonseca, A. L., Bianchini Jr, I., Pimenta, C. M. M., Soares, C. B. P., & Mangiavacchi, N. (2013). The flow velocity as driving force for decomposition of leaves and twigs. *Hydrobiologia*, 703(1), 59–67. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10750-012-1342-3>
- Dugdale, S. J., Malcolm, I. A., Kantola, K., & Hannah, D. M. (2018). Stream temperature under contrasting riparian forest cover: Understanding thermal dynamics and heat exchange processes. *Science of the Total Environment*, 610, 1375–1389. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969717321952>
- Environnement Canada. (2012). Réseau canadien de biosurveillance aquatique : Manuel de terrain – Cours d'eau accessibles à gué. Environnement Canada. https://publications.gc.ca/collections/collection_2012/ec/En84-87-2012-fra.pdf

- Findlay, S., & Fischer, D. (2013). Ecosystem attributes related to tidal wetland effects on water quality. *Ecology*, 94(1), 117–125. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/12-0464.1>
- Fukami, T. (2015). Historical contingency in community assembly: Integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 1–23. <https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev-eco-1sys-110411-160340>
- Gaiser, E. E., Bell, D. M., Castorani, M. C. N., Childers, D. L., Groffman, P. M., Jackson, C. R., Kominoski, J. S., Peters, D. P. C., Pickett, S. T. A., Ripplinger, J., & Zinnert, J. C. (2020). Long-term ecological research and evolving frameworks of disturbance ecology. *BioScience*, 70(2), 141–156. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz162>
- Harvey, E., Gounand, I., Fronhofer, E. A., & Altermatt, F. (2018). Disturbance reverses classic biodiversity predictions in river-like landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1893), 20182441. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2441>
- Jentsch, A., & White, P. (2019). A theory of pulse dynamics and disturbance in ecology. *Ecology*, 100, e02734. <https://doi.org/10.1002/ecy.2734>
- Kuntz, K. L., & Tyler, A. C. (2018). Bioturbating invertebrates enhance decomposition and nitrogen cycling in urban stormwater ponds. *Journal of Urban Ecology*, 4(1), juy015. <https://academic.oup.com/jue/article/4/1/juy015/5063272>
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271–280. <https://link.springer.com/article/10.1007/S004420100716>
- Legendre, P., & Gauthier, O. (2014). Statistical methods for temporal and space–time analysis of community composition data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1778), 20132728. <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2013.2728>
- Leibold, M. A., & Chase, J. M. (2017). *Metacommunity ecology*. Princeton University Press. <https://www.degruyterbrill.com/document/doi/10.1515/9781400889068/html>
- Lin, Q., Zhang, Y., Marrs, R., Sekar, R., Luo, X., & Wu, N. (2020). Evaluating ecosystem functioning following river restoration: The role of hydromorphology, bacteria, and

- macroinvertebrates. *Science of the Total Environment*, 743, 140583. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S004896972034105X>
- Merritt, R. W., & Cummins, K. W. (Eds.). (1996). *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall Hunt. <https://books.google.ca/books?id=UUtEoRejk0AC>
- Mintrone, C., Rindi, L., & Benedetti-Cecchi, L. (2024). Stabilizing effects of spatially heterogeneous disturbance via reduced spatial synchrony on a rocky shore community. *Ecology*, 105(3), e4246. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ecy.4246>
- Mittelbach, G. G., & McGill, B. J. (2019). *Community ecology*. Oxford University Press. <https://books.google.ca/books?id=vN2ZDwAAQBAJ>
- Moisan, J., & Pelletier, L. (2011). Protocole d'échantillonnage des macroinvertébrés benthiques d'eau douce du Québec: Cours d'eau peu profonds à substrat meuble. Plan Saint-Laurent pour un développement durable. https://www.environnement.gouv.qc.ca/eau/eco_aqua/macroinvertebre/protocole/protocole-echantill-macrobenthique.pdf
- Nuven, D. M., Tonin, A. M., de Souza Rezende, R., Rabelo, R. S., Sena, G., Bambi, P., & Gonçalves Jr, J. F. (2022). Habitat heterogeneity increases leaf litter retention and fragmentation in a Cerrado savanna stream. *Limnologica*, 92, 125945. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0075951121000980>
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., ... & Weedon, J. (2024). *Vegan: Community Ecology Package (Version 2.6–8)* [R package]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Yves Rosseel (2012). *lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling*. *Journal of Statistical Software*, 48(2), 1-36. <https://doi.org/10.18637/jss.v048.i02>
- Rolls, R. J., Deane, D. C., Johnson, S. E., Heino, J., Anderson, M. J., & Ellingsen, K. E. (2023). Biotic homogenisation and differentiation as directional change in beta diversity: Synthesising driver–response relationships to develop conceptual models across ecosystems. *Biological Reviews*, 98(4), 1388–1423. <https://doi.org/10.1111/brv.12958>
- Santonja, M., Rodriguez-Perez, H., Le Bris, N., & Piscart, C. (2020). Leaf nutrients and macroinvertebrates control litter mixing effects on decomposition in temperate

- streams. *Ecosystems*, 23(2), 400–416.
<https://link.springer.com/article/10.1007/s10021-019-00410-9>
- Selmeçzy, G. B., Padişak, J., & Schmera, D. (2015). Food, substrate or both? Decomposition of reed leaves (*Phragmites australis*) by aquatic macroinvertebrates in a large shallow lake (Lake Balaton, Hungary). *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 51(1), 79–88. <https://www.limnology-journal.org/articles/limn/abs/2015/01/limn140036/limn140036.html>
- Siqueira, T., Saito, V. S., Bini, L. M., Melo, A. S., Petsch, D. K., Landeiro, V. L., Tolonen, K. T., Jyrkänkallio-Mikkola, J., Soinen, J., & Heino, J. (2020). Community size can affect the signals of ecological drift and niche selection on biodiversity. *Ecology*, 101(6), e03014. <https://doi.org/10.1002/ecy.3014>
- Tank, J. L., Rosi-Marshall, E. J., Griffiths, N. A., Entekin, S. A., & Stephen, M. L. (2010). A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 118–146. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1899/08-170.1>
- Tiegs, S. D., Clapcott, J. E., Griffiths, N. A., & Boulton, A. J. (2013). A standardized cotton-strip assay for measuring organic-matter decomposition in streams. *Ecological Indicators*, 32, 131–139. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1470160X13001192>
- Turner, M. G. (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91(10), 2833–2849. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/10-0097.1>
- Vellend, M. (2016). *The theory of ecological communities* (MPB-57). Princeton University Press. <https://www.jstor.org/stable/j.ctt1kt82jg>
- Wang, S., Zhang, Y., Zhao, S., et al. (2019). Stability and synchrony across ecological hierarchies in heterogeneous metacommunities: Linking theory to data. *Ecography*, 42(6), 1200–1211. <https://doi.org/10.1111/ecog.04290>
- Wu, Y., Zhao, S., Dai, L., Liu, Y., Xie, L., Zhang, Z., & Zhang, M. (2021). Tides affect plant connectivity in coastal wetlands on a small-patch scale. *Chemosphere*, 262, 127977. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S004565352032172X>
- Zhang, Y., Cheng, L., Li, K., Zhang, L., Cai, Y., Wang, X., & Heino, J. (2019). Nutrient enrichment homogenizes taxonomic and functional diversity of benthic

macroinvertebrate assemblages in shallow lakes. *Limnology and Oceanography*, 64(3), 1047–1058. <https://doi.org/10.1002/lno.11096>

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Pond altitude and tidal influence

As mentioned, the intensity of tidal influence on each pond was determined based on the pond's altitude. To divide the ponds into three categories of tidal intensity, ponds with an altitude above 5 meters relative to the St. Laurence River were placed in the low tidal intensity category; those with an altitude between 4 and 5 meters were placed in the intermediate tidal intensity category; and ponds with an altitude between 2 and 4 meters were assigned to the high tidal intensity category. The following table presents the altitude of each pond and its corresponding tidal intensity category.

Supplementary Table 1. Pond characteristics: ID, altitude, and tidal intensity category.

Pond ID	Pond altitude (m)	Tidal intensity category
2	5.75	>5: Low tide
4	5.75	>5: Low tide
5	5.35	>5: Low tide
6	5.35	>5: Low tide
7	5.45	>5: Low tide
9	4.45	>4-5: Intermediate tide
10	4.35	>4-5: Intermediate tide
14	4.15	>4-5: Intermediate tide
15	4.25	>4-5: Intermediate tide
16	4.15	>4-5: Intermediate tide
23	3.45	>2-4: High tide
27	2.95	>2-4: High tide
31	3.25	>2-4: High tide
32	3.35	>2-4: High tide
33	3.55	>2-4: High tide
39	5.75	>5: Low tide
40	5.55	>5: Low tide

41	5.45	>5: Low tide
42	5.25	>5: Low tide
43	5.25	>5: Low tide
47	4.25	>4-5: Intermediate tide
48	4.15	>4-5: Intermediate tide
49	4.15	>4-5: Intermediate tide
52	3.95	>2-4: High tide
53	3.95	>2-4: High tide
54	3.85	>2-4: High tide
64	4.15	>4-5: Intermediate tide
70	4.05	>4-5: Intermediate tide
74	4.05	>4-5: Intermediate tide
76	3.75	>2-4: High tide

The following photos illustrate that ponds do not all experience the same tidal influence. Shown are examples of a pond that experiences little to no effect from the tide and a pond that is strongly influenced by tidal fluctuations.

Pond #43 – June 27, 2024: Comparison between high tide (12:36 PM) and low tide (8:27 AM), showing minimal differences.

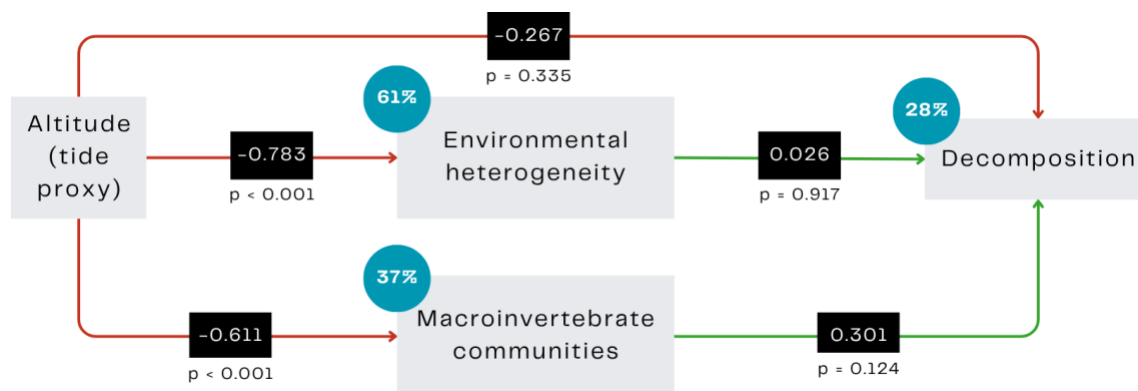


Pond #23 – August 22, 2024: Comparison between high tide (11:30 AM) and low tide (7:30 AM), showing noticeable differences.

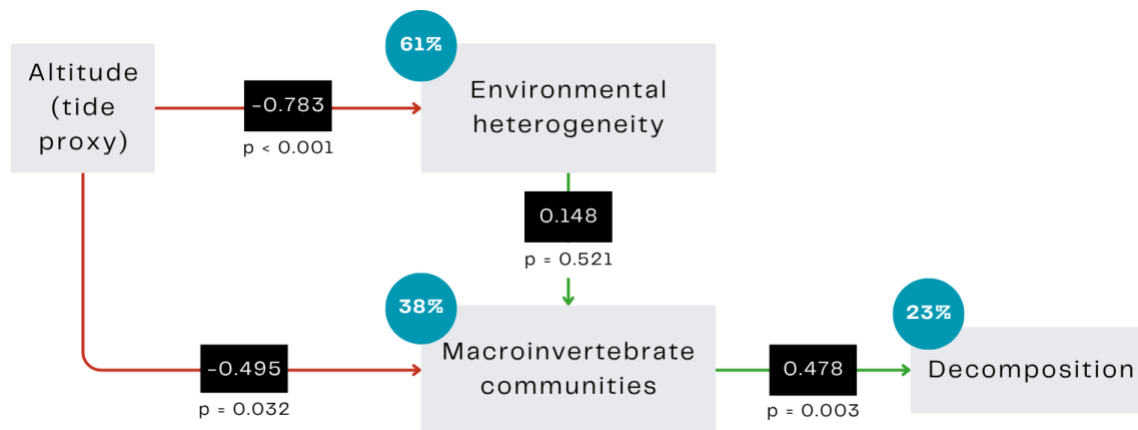


Path analysis

To better understand the relationships among the main components of the system, several path analyses were performed. The model presented in the Results section was the one selected, but two other models were also considered. The Fit1 model was selected as the most parsimonious, showing the lowest AIC (214.99) among competing models. Alternative models, such as Fit2 ($\chi^2 = 0.41$, $p = 0.52$, RMSEA = 0.00, AIC = 216.01) and Fit3 ($\chi^2 = 2.06$, $p = 0.36$, RMSEA = 0.03, AIC = 215.67), showed slightly higher AIC values and were therefore considered less optimal.



Supplementary Figure 1. Path analysis (Fit2) testing direct and indirect effects of tidal influence (altitude) on decomposition through environmental heterogeneity and macroinvertebrate communities.



Supplementary Figure 2. Path analysis (Fit3) testing direct and indirect effects of tidal influence (altitude) on decomposition through environmental heterogeneity and macroinvertebrate community structure.

Physical and chemical characteristics of the study ponds

Physical and chemical characteristics of the study ponds measured during the sampling period are summarized in Table A1.

Supplementary Table 2. Physical and chemical variables measured in the study ponds

Pond ID	Turbidity (NTU)	pH	Conductivity ($\mu\text{S/cm}$)	Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Substrate organic matter (%)	Substrate clay/silt (%)	Mean depth (cm)	Surface area (m^2)	Latitude	Longitude
2	1,89	8,12	352,04	24,16	30	60	75	1433.87	46.595003	72.1032497
4	1,66	8,60	234,59	25,50	40	40	97	1688.54	46.5942472	72.1025673
5	0,53	7,9	245,70	22,26	30	70	88	539.18	46.5937371	72.1017188
6	1,3	7,83	240	23,02	60	30	92	1086.81	46.5935533	72.1014685
7	0,5	7,73	242,63	21,53	40	40	91	642.02	46.5930748	72.1010218
9	1,7	7,54	277,3	22,37	50	40	NA	266.21	46.5918364	72.0998315
10	5,8	7,47	429,44	21,90	40	60	29	111.76	46.5913971	72.0997082
14	1,43	8,26	151,70	24,88	30	70	75	365.03	46.5906759	72.0988872
15	1,6	8,23	186,52	22,21	30	70	75	711.83	46.590473	72.0985947
16	1,7	8,08	183,93	23,24	30	70	54	413.93	46.5901311	72.098333
23	13,62	7,90	118,15	21,81	10	90	16	217.22	46.588955	72.0962864
27	8,21	7,38	119,46	20,47	40	60	NA	1455.57	46.5886914	72.0960898
31	3,9	7,5	266,96	20,81	30	70	91	599.27	46.5883813	72.096533
32	7,3	7,39	106,31	21,04	10	90	85	358.13	46.5880798	72.0961962
33	10,1	7,31	117,54	19,43	40	60	88	216.96	46.5878731	72.0959012

39	1,39	7,94	324,67	19,76	60	40	95	134.37	46.5946646	72.1042021
40	1,1	7,75	336,41	18,71	70	30	76	69.22	46.5944605	72.1038434
41	0,50	7,76	245,22	22,11	30	30	93	1144.01	46.5938728	72.1034305
42	2,07	8,14	185,41	22,69	40	40	77	912.71	46.5933779	72.1026916
43	0,48	7,85	226,93	21,17	40	40	77	641.52	46.5930067	72.1022003
47	10,35	7,61	217,11	18,73	30	30	54	223.86	46.5903615	72.1017873
48	12,37	7,6	205,44	18,86	20	20	73	263.23	46.5901522	72.1015098
49	11,10	7,8	241,77	20,70	40	40	46	171.14	46.5899637	72.1012271
52	6,34	7,8	214,74	21,31	40	40	75	332.8	46.5893446	72.1004273
53	4,18	7,76	221,78	20,58	70	70	81	253.87	46.5891277	72.1001411
54	3,55	7,76	220,19	20,19	10	10	71	289.82	46.5889305	72.0998621
64	2,13	7,13	181,74	17,01	25	75	106	69.94	46.589832	72.0959755
70	1,33	7,51	296	19,06	25	50	58	512.79	46.5904482	72.0952861
74	5,1	7,31	113,85	18,19	0	90	87	787.87	46.5863876	72.0943061
76	8,52	7,16	130,81	18,94	30	70	97	385.76	46.5872961	72.0916571

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

3.1 Résultats généraux

Dans cette étude, 30 étangs artificiels et interconnectés ont été analysés afin de mieux comprendre les influences directes et indirectes des perturbations liées à la marée sur la diversité des macroinvertébrés et sur la décomposition de la matière organique. Ces étangs se situent le long d'un gradient d'intensité de marée – déterminé à partir de leur altitude – permettant de comparer des milieux fortement, modérément ou faiblement soumis à la marée. Pour chacun, des données environnementales, biologiques et fonctionnelles ont été collectées afin d'évaluer les effets directs et indirects de la marée.

Les résultats révèlent une méta-communauté présentant une hétérogénéité environnementale marquée. En amont, les étangs sont caractérisés par des températures plus élevées, une conductivité et un pH supérieurs, ainsi qu'un substrat riche en matière organique, tandis qu'en aval, les étangs sont plus turbides et présentent un substrat de type argile-limon. Ces différences peuvent notamment s'expliquer par la dynamique hydrologique du système. En aval, les variations quotidiennes du niveau de l'eau entraînent des mouvements d'eau intenses, favorisant la turbidité et la remise en suspension de particules fines. De plus, la forte connexion hydrologique avec le fleuve Saint-Laurent contribue à des températures légèrement plus basses que dans les étangs en amont. Outre le gradient observé dans les paramètres abiotiques, la présence de la marée augmente la variabilité des conditions environnementales entre les étangs : ceux soumis à une marée plus intense présentent des différences marquées entre eux, alors que les étangs non influencés par la marée sont relativement homogènes. En d'autres mots, les étangs fortement soumis à la marée diffèrent davantage les uns des autres sur les divers paramètres abiotiques (température, pH, etc.), tandis que les étangs non influencés par la marée présentent des conditions plus similaires entre eux.

La diversité des macroinvertébrés reste relativement similaire à l'échelle de la méta-communauté, les principaux taxons étant retrouvés tant en amont qu'en aval. Cette homogénéité pourrait s'expliquer par la dispersion des organismes, facilitée par les canaux reliant les étangs, qui permettent aux individus de se déplacer volontairement ou d'être transportés par le mouvement de l'eau. Bien que cet aspect n'ait pas été directement étudié dans le cadre de ce projet, il est plausible que la dispersion constitue un moyen important de colonisation des habitats et contribue à l'homogénéité observée, comme le suggèrent Savary et al. (2024) et Fodelianakis et al. (2019). Cependant, certains groupes dominent localement certains étangs, comme les Gastéropodes, plus abondants en amont, ou les Sialidés (*Mégaloptera*) plus nombreux en aval. Cette répartition peut être liée à la capacité de dispersion : les Gastéropodes, moins mobiles, tendent à rester dans les étangs d'aval, tandis que les Sialidés, capables de se déplacer par le vol, colonisent plus facilement les étangs en amont. Tout comme pour les caractéristiques environnementales, la variabilité entre les étangs est plus faible en amont. En effet, ces étangs se ressemblent davantage entre eux qu'avec ceux du centre ou de l'aval, tandis que les étangs soumis à une influence de marée forte ou intermédiaire présentent une plus grande variabilité dans la composition de leurs communautés de macroinvertébrés.

Enfin, la marée influence la décomposition de la matière organique dans les étangs, principalement de manière indirecte, via son effet sur les conditions environnementales et sur les communautés de macroinvertébrés, qui expliquent ensemble 22 % de la variation de la décomposition. Les étangs situés en aval, fortement soumis à la marée, présentent les taux de décomposition les plus élevés, tandis que les étangs en amont montrent une décomposition plus lente.

De par son effet spatialement hétérogène au sein de la méta-communauté, la marée génère une variabilité importante des conditions environnementales et de la biodiversité des macroinvertébrés. Cet effet se manifeste à la fois à l'échelle de l'ensemble de la méta-communauté et à celle des étangs les plus fortement perturbés, soulignant le rôle clé de la marée dans la structuration des habitats et du fonctionnement écosystémique.

3.2 Discussion

Il est généralement admis que les perturbations qui produisent des effets hétérogènes, tant spatialement que temporellement, au sein d'une méta-communauté, favorisent la diversité en générant une variété de ressources et d'habitats (Legendre & Gauthier, 2014; Viljur et al., 2022; Wang et al., 2019). À l'inverse, lorsque les conditions environnementales sont uniformes, seules quelques niches écologiques sont disponibles, ce qui permet à un nombre restreint de taxons de dominer rapidement la communauté (Clavel et al., 2011; Knop, 2016; Vellend, 2016).

Dans notre méta-communauté, les étangs sont physiquement connectés par des canaux, ce qui peut faciliter la dispersion des organismes ainsi que le transfert de variables abiotiques, telles que le type de substrat ou la température de l'eau. Toutefois, les étangs situés en aval sont davantage connectés au fleuve Saint-Laurent, un milieu offrant un bassin d'espèces plus riche et une physico-chimie différente de celle des petits étangs. Cette proximité au fleuve menant à une marée plus fréquente et intense expose les étangs en aval à des effets de priorité, selon lesquels l'ordre d'arrivée aléatoire des espèces influence la composition finale des communautés. À l'inverse, les étangs situés en amont ou au centre de la méta-communauté, moins directement influencés par le fleuve, sont davantage soumis au filtrage environnemental, c'est-à-dire que la composition de leurs communautés est principalement déterminée par les conditions abiotiques locales, telles que la température, le pH ou la disponibilité en matière organique. Cependant, lorsque la perturbation due à la marée devient plus intense, le rôle dominant du filtre environnemental tend à diminuer, laissant place à d'autres mécanismes, tels que les effets de priorité ou la dérive écologique, qui prennent alors une importance prépondérante dans la structuration des communautés (Chase et Myers, 2011).

Les étangs situés en aval sont donc fortement influencés par le fleuve Saint-Laurent et les conditions qu'on y retrouve. Lors de marées intenses, certains étangs peuvent être temporairement inondés et le débit dans les canaux augmente, renforçant les échanges entre les étangs. À l'inverse, les étangs situés en amont sont davantage dominés par l'environnement local. Leur isolement hydrologique les rend moins influencés par l'eau plus froide du fleuve, et la température y dépend donc davantage des conditions

locales, comme le couvert forestier. Ainsi, il est naturel d'observer des habitats relativement homogènes dans ces environnements eux-mêmes homogènes (Rolls et al., 2023; Zhang et al., 2019). Les étangs aux extrémités de la méta-communauté sont donc soumis à des processus qui tendent à uniformiser les conditions abiotiques. En revanche, les étangs situés au centre du site subissent deux types de pression : une marée régulière mais modérée, et des conditions environnementales variables qui influencent la physico-chimie de l'eau. Cela pourrait expliquer pourquoi ces étangs intermédiaires présentent une plus grande hétérogénéité entre eux.

Dans notre système, la décomposition semble être influencée indirectement par la marée, via l'hétérogénéité environnementale et les communautés de macroinvertébrés. Ce type de relation a d'ailleurs été observé à plusieurs reprises dans différents systèmes aquatiques (Lin et al., 2020; Santonja et al., 2020). Toutefois, la marée pourrait aussi contribuer plus directement à la décomposition de la MO par l'effet abrasif du brassage de l'eau associé aux cycles de marée. Lors de la montée, le volume d'eau dans les étangs augmente considérablement, puis diminue à marée descendante, générant ainsi un brassage marqué. Cette dynamique, particulièrement prononcée en aval où la turbidité est la plus élevée, favorise la fragmentation et la remise en suspension de la matière organique, processus reconnus comme importants pour accélérer sa dégradation (dos Santos Fonseca et al., 2013; Nuven et al., 2022; Tank et al., 2010). Cette dynamique est cohérente avec les taux de décomposition plus élevés mesurés en aval, par rapport aux étangs en amont, qui ne sont pas soumis à ces variations de marée.

3.3 Conclusion et limites du projet

Peu d'études se sont intéressées au rôle des marées dans la distribution de la biodiversité et la décomposition de la matière organique au sein des étangs artificiels. Pourtant, avec la montée des eaux liée aux changements climatiques, un nombre croissant de milieux humides — qu'ils soient naturels, restaurés ou artificiels— sera soumis à des variations hydrologiques similaires. Mieux comprendre comment les marées influencent la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes apparaît donc comme un enjeu clé pour orienter efficacement la gestion, la conservation et la restauration des milieux

humides riverains, et pour anticiper leurs réponses face aux perturbations naturelles et anthropiques de plus en plus fréquentes.

Notre projet présente certaines limites. Tout d'abord, parmi les trois échantillons de macroinvertébrés collectés par étang, un seul a été utilisé, en raison de contraintes de temps. De plus, l'échantillonnage des macroinvertébrés a été réalisé uniquement au mois d'août, ce qui laisse ouverte la possibilité qu'une partie des taxons ait subi une mortalité accrue plus tôt durant la saison estivale. Un double échantillonnage, par exemple un premier en début de saison de croissance (fin mai) suivi d'un second en août, aurait permis de mieux capturer la dynamique temporelle des communautés. Par ailleurs, l'ajout d'échantillons provenant du fleuve Saint-Laurent, ainsi que d'autres étangs ou milieux humides situés ailleurs dans la région (connectés ou non au fleuve), aurait offert une base comparative précieuse pour évaluer les différences de taux de décomposition, de physico-chimie et de diversité en macroinvertébrés.

Par conséquent, un projet qui tiendrait compte des différences entre les étangs de Grondines, d'autres milieux humides et le fleuve Saint-Laurent serait pertinent afin de mieux mettre en perspective les effets de tels aménagements – en l'occurrence un réseau d'étangs artificiels et interconnectés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alford, R. A., & Wilbur, H. M. (1985). Priority effects in experimental pond communities: competition between *Bufo* and *Rana*. *Ecology*, 66(4), 1097-1105. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2307/1939161>
- Barendregt, A., & Swarth, C. W. (2013). Tidal freshwater wetlands: variation and changes. *Estuaries and Coasts*, 36(3), 445-456. <https://link.springer.com/article/10.1007/s12237-013-9626-z>
- Barreiro, A., & Díaz-Raviña, M. (2021). Fire impacts on soil microorganisms : Mass, activity, and diversity. *Current Opinion in Environmental Science & Health*, 22, 100264. <https://doi.org/10.1016/j.coesh.2021.100264>
- Battisti, C., Poeta, G., & Fanelli, G. (2016). An introduction to disturbance ecology. Cham: Springer, 13-29. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-319-32476-0>
- Bender, E. A., Case, T. J., & Gilpin, M. E. (1984). Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology*, 65(1), 1-13. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2307/1939452>
- Booth, C. G., Sinclair, R. R., & Harwood, J. (2020). Methods for Monitoring for the Population Consequences of Disturbance in Marine Mammals : A Review. *Frontiers in Marine Science*, 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2020.00115>
- Brawn, J. D., Robinson, S. K., & Thompson III, F. R. (2001). The role of disturbance in the ecology and conservation of birds. *Annual review of Ecology and Systematics*, 32(1), 251-276. <https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114031>
- Burton, P. J., Jentsch, A., & Walker, L. R. (2020). The ecology of disturbance interactions. *BioScience*, 70(10), 854-870. <https://academic.oup.com/bioscience/article/70/10/854/5901988>
- Chase, J. M., & Myers, J. A. (2011). Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical transactions of the Royal*

Society B: Biological sciences, 366(1576), 2351-2363.
<https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2011.0063>

Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222-228.
<https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/080216>

Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs: high diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science*, 199(4335), 1302-1310. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.199.4335.1302>

Crisafulli, C. M., & Dale, V. H. (Eds.). (2018). *Ecological responses at Mount St. Helens: Revisited 35 years after the 1980 eruption* (pp. 47-111). New York, NY: Springer.
<https://link.springer.com/book/10.1007/978-1-4939-7451-1>

Dixon, O., Gammal, J., Clark, D., Ellis, J. I., & Pilditch, C. A. (2023). Estimating effects of sea level rise on benthic biodiversity and ecosystem functioning in a large meso-tidal coastal lagoon. *Biology*, 12(1), 105. <https://www.mdpi.com/2079-7737/12/1/105>

dos Santos Fonseca, A. L., Bianchini Jr, I., Pimenta, C. M. M., Soares, C. B. P., & Mangiavacchi, N. (2013). The flow velocity as driving force for decomposition of leaves and twigs. *Hydrobiologia*, 703(1), 59-67.
<https://link.springer.com/article/10.1007/s10750-012-1342-3>

Escobedo, V. M., Rios, R. S., Alcayaga-Olivares, Y., & Gianoli, E. (2021). Disturbance reinforces community assembly processes differentially across spatial scales. *Annals of Botany*, 127(2), 175-189.
<https://academic.oup.com/aob/article/127/2/175/5901032>

Farina, A. (2006). *Principles and methods in landscape ecology: toward a science of landscape*. Dordrecht: Springer Netherlands.
https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-5535-5_4

Findlay, S., & Fischer, D. (2013). Ecosystem attributes related to tidal wetland effects on water quality. *Ecology*, 94(1), 117-125.
<https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/12-0464.1>

- Fillinger, L., Hug, K., & Griebler, C. (2021). Aquifer recharge viewed through the lens of microbial community ecology: Initial disturbance response, and impacts of species sorting versus mass effects on microbial community assembly in groundwater during riverbank filtration. *Water research*, 189, 116631. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0043135420311660>
- Fox, J. W. 2013. The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in Ecology & Evolution* 28:86–92. [https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347\(12\)00209-1?cc=y%3Fcc%3Dy](https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347(12)00209-1?cc=y%3Fcc%3Dy)
- Fodelianakis, S., Lorz, A., Valenzuela-Cuevas, A., Barozzi, A., Booth, J. M., & Daffonchio, D. (2019). Dispersal homogenizes communities via immigration even at low rates in a simplified synthetic bacterial metacommunity. *Nature Communications*, 10(1), 1314. <https://www.nature.com/articles/s41467-019-09306-7>
- Fukami, T. (2015). Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 46(1), 1-23. <https://www.annualreviews.org/content/journals/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340>
- Gaiser, E. E., Bell, D. M., Castorani, M. C. N., Childers, D. L., Groffman, P. M., Jackson, C. R., Kominoski, J. S., Peters, D. P. C., Pickett, S. T. A., Ripplinger, J., & Zinnert, J. C. (2020). Long-Term Ecological Research and Evolving Frameworks of Disturbance Ecology. *BioScience*, 70(2), 141-156. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz162>
- Green, S. J., Brookson, C. B., Hardy, N. A., & Crowder, L. B. (2022). Trait-based approaches to global change ecology: moving from description to prediction. *Proceedings of the Royal Society B*, 289(1971), 20220071. <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2022.0071>
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/283244>

- Grime, J. P. (1979). Primary strategies in plants. In *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh* (Vol. 43, No. 2, pp. 151-160). Taylor & Francis Group. <https://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/03746607908685348>
- Gutiérrez-Cánovas, C., Millán, A., Velasco, J., Vaughan, I. P., & Ormerod, S. J. (2013). Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. *Global Ecology and Biogeography*, 22(7), 796-805. <https://doi.org/10.1111/geb.12060>
- Hautier, Y., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Adler, P. B., Harpole, W. S., Hillebrand, H., ... & Hector, A. (2014). Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. *Nature*, 508(7497), 521-525. <https://www.nature.com/articles/nature13014>
- Harvey, E., Gounand, I., Fronhofer, E. A., & Altermatt, F. (2018). Disturbance reverses classic biodiversity predictions in river-like landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1893), 20182441. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2441>
- Heino, J., Alahuhta, J., Bini, L. M., Cai, Y., Heiskanen, A.-S., Hellsten, S., Kortelainen, P., Kotamäki, N., Tolonen, K. T., Vihervaara, P., Vilmi, A., & Angeler, D. G. (2021). Lakes in the era of global change : Moving beyond single-lake thinking in maintaining biodiversity and ecosystem services. *Biological Reviews*, 96(1), 89-106. <https://doi.org/10.1111/brv.12647>
- Hubbell, S. P. (2005). Neutral Theory in Community Ecology and the Hypothesis of Functional Equivalence. *Functional Ecology*, 19(1), 166-172. <https://www.jstor.org/stable/3599285>
- Huang, M., Liu, X., & Zhou, S. (2020). Asynchrony among species and functional groups and temporal stability under perturbations: Patterns and consequences. *Journal of Ecology*, 108(5), 2038-2046. <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/1365-2745.13418>
- Jacquet, C., & Altermatt, F. (2020). The ghost of disturbance past: long-term effects of pulse disturbances on community biomass and composition. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1930), 20200678. <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2020.0678#d1e1128>
- Jacquet, C., Munoz, F., Bonada, N., Datry, T., Heino, J., & Jabot, F. (2022). Disturbance-driven alteration of patch connectivity determines local biodiversity recovery within

metacommunities. *Ecography*, 2022(12), e06199.
<https://nsojournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/ecog.06199>

Jentsch, A., & White, P. (2019). A theory of pulse dynamics and disturbance in ecology. *Ecology*, 100, e02734. <https://doi.org/10.1002/ecy.2734>

Jeliazkov, A., & Chase, J. M. (2024). When Do Traits Tell More Than Species about a Metacommunity? A Synthesis across Ecosystems and Scales. *The American Naturalist*, 203(1), E1-E18. <https://doi.org/10.1086/727471>

Jiang, X., Peng, D., Alahuhta, J., Heino, J., Li, Z., & Xie, Z. (2024). Eutrophication modifies the relationships between multiple facets of macroinvertebrate beta diversity and geographic distance in freshwater lakes. *Diversity and Distributions*, 30(5), e13830. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/ddi.13830>

Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., Mack, M. C., Meentemeyer, R. K., Metz, M. R., Perry, G. L., Schoennagel, T., & Turner, M. G. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7), 369-378. <https://doi.org/10.1002/fee.1311>

Kirwan, M. L., & Megonigal, J. P. (2013). Tidal wetland stability in the face of human impacts and sea-level rise. *Nature*, 504(7478), 53-60. <https://www.nature.com/articles/nature12856>

Kuntz, K. L., & Tyler, A. C. (2018). Bioturbating invertebrates enhance decomposition and nitrogen cycling in urban stormwater ponds. *Journal of Urban Ecology*, 4(1), juy015. <https://academic.oup.com/jue/article/4/1/juy015/5063272>

Knop, E. (2016). Biotic homogenization of three insect groups due to urbanization. *Global Change Biology*, 22(1), 228-236. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.13091>

Legendre, P., & Gauthier, O. (2014). Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1778), 20132728. <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2013.2728>

Lin, Q., Zhang, Y., Marrs, R., Sekar, R., Luo, X., & Wu, N. (2020). Evaluating ecosystem functioning following river restoration: The role of hydromorphology, bacteria, and

macroinvertebrates. *Science of the Total Environment*, 743, 140583.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S004896972034105X>

López-López, E., & Sedeño-Díaz, J. E. (2015). Biological Indicators of Water Quality : The Role of Fish and Macroinvertebrates as Indicators of Water Quality. In R. H. Armon & O. Hänninen (Éds.), *Environmental Indicators* (p. 643-661). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9499-2_37

Mackey, R. L., and D. J. Currie. 2001. The Diversity-Disturbance Relationship: Is It Generally Strong and Peaked? *Ecology* 82:3479–3492.
[https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3479:TDDRII\]2.0.CO;2](https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/0012-9658(2001)082[3479:TDDRII]2.0.CO;2)

Maurice, K., Bourceret, A., Youssef, S., Boivin, S., Laurent-Webb, L., Damasio, C., ... & Ducouso, M. (2024). Anthropogenic disturbances impact the soil microbial network structure and stability to a greater extent than natural disturbances in an arid ecosystem. *Science of the Total Environment*, 907, 167969.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969723065968>

Mittelbach, G. G., & Schemske, D. W. (2015). Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in ecology & evolution*, 30(5), 241-247.
[https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347\(15\)00048-8](https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347(15)00048-8)

Mittelbach, G. G., & McGill, B. J. (2019). *Community ecology*. Oxford University Press.
<https://books.google.ca/books>

Mintrone, C., Rindi, L., & Benedetti-Cecchi, L. (2024). Stabilizing effects of spatially heterogeneous disturbance via reduced spatial synchrony on a rocky shore community. *Ecology*, 105(3), e4246.
<https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ecy.4246>

Moi, D. A., García-Ríos, R., Hong, Z., Daquila, B. V., & Mormul, R. P. (2020, May). Intermediate disturbance hypothesis in ecology: a literature review. In *Annales Zoologici Fennici* (Vol. 57, No. 1-6, pp. 67-78). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board. <https://bioone.org/journals/annales-zoologici-fennici/volume-57/issue-1-6/086.057.0108/Intermediate-Disturbance-Hypothesis-in-Ecology-A-Literature-Review/10.5735/086.057.0108.short>

Nuven, D. M., Tonin, A. M., de Souza Rezende, R., Rabelo, R. S., Sena, G., Bambi, P., & Gonçalves Jr, J. F. (2022). Habitat heterogeneity increases leaf litter retention and

fragmentation in a Cerrado savanna stream. *Limnologia*, 92, 125945.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0075951121000980>

Philippot, L., Griffiths, B. S., & Langenheder, S. (2021). Microbial Community Resilience across Ecosystems and Multiple Disturbances. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 85(2), 10.1128/membr.00026-20.
<https://doi.org/10.1128/membr.00026-20>

Pickett, S. T., & White, P. S. (Eds.). (1985). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic press. <https://books.google.ca/books>

Piovia-Scott, J., Yang, L. H., Wright, A. N., Spiller, D. A., & Schoener, T. W. (2019). Pulsed seaweed subsidies drive sequential shifts in the effects of lizard predators on island food webs. *Ecology Letters*, 22(11), 1850-1859.
<https://doi.org/10.1111/ele.13377>

Reed, D. C., Raimondi, P. T., Carr, M. H., & Goldwasser, L. (2000). The role of dispersal and disturbance in determining spatial heterogeneity in sedentary organisms. *Ecology*, 81(7), 2011-2026.
[https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2011:TRODAD\]2.0.CO;2](https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/0012-9658(2000)081[2011:TRODAD]2.0.CO;2)

Rolls, R. J., Deane, D. C., Johnson, S. E., Heino, J., Anderson, M. J., & Ellingsen, K. E. (2023). Biotic homogenisation and differentiation as directional change in beta diversity : Synthesising driver–response relationships to develop conceptual models across ecosystems. *Biological Reviews*, 98(4), 1388-1423.
<https://doi.org/10.1111/brv.12958>

Roeder, K. A., Roeder, D. V., & Kaspari, M. (2018). Disturbance Mediates Homogenization of Above and Belowground Invertebrate Communities. *Environmental Entomology*, 47(3), 545-550. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy022>

Rosalino, L. M., Teixeira, D., Camarinha, C., Pereira, G., Magalhães, A., Castro, G., ... & Fonseca, C. (2022). Even generalist and resilient species are affected by anthropic disturbance: evidence from wild boar activity patterns in a Mediterranean landscape. *Mammal Research*, 67(3), 317-325.
<https://link.springer.com/article/10.1007/s13364-022-00632-8>

Rykiel Jr, E. J. (1985). Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, 10(3), 361-365.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1442-9993.1985.tb00897.x>

- Sarneel, J. M., Kardol, P., & Nilsson, C. (2016). The importance of priority effects for riparian plant community dynamics. *Journal of Vegetation Science*, 27(4), 658-667. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jvs.12412>
- Santillan, E., Seshan, H., Constancias, F., Drautz-Moses, D. I., & Wuertz, S. (2019). Frequency of disturbance alters diversity, function, and underlying assembly mechanisms of complex bacterial communities. *npj Biofilms and Microbiomes*, 5(1), 8. <https://www.nature.com/articles/s41522-019-0079-4>
- Sadat-Noori, M., Rankin, C., Rayner, D., Heimhuber, V., Gaston, T., Drummond, C., ... & Glamore, W. (2021). Coastal wetlands can be saved from sea level rise by recreating past tidal regimes. *Scientific reports*, 11(1), 1196. <https://www.nature.com/articles/s41598-021-80977-3>
- Santonja, M., Rodriguez-Perez, H., Le Bris, N., & Piscart, C. (2020). Leaf nutrients and macroinvertebrates control litter mixing effects on decomposition in temperate streams. *Ecosystems*, 23(2), 400-416. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10021-019-00410-9>
- Savary, P., Lessard, J. P., & Peres-Neto, P. R. (2024). Heterogeneous dispersal networks to improve biodiversity science. *Trends in Ecology & Evolution*, 39(3), 229-238. [https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347\(23\)00267-7](https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347(23)00267-7)
- Schiesari, L., Matias, M. G., Prado, P. I., Leibold, M. A., Albert, C. H., Howeth, J. G., ... & Vázquez, D. P. (2019). Towards an applied metaecology. *Perspectives in ecology and conservation*, 17(4), 172-181. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2530064419301142>
- Séguin, A., Gravel, D., & Archambault, P. (2014). Effect of Disturbance Regime on Alpha and Beta Diversity of Rock Pools. *Diversity*, 6(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/d6010001>
- Selmeczy, G. B., Padisak, J., & Schmera, D. (2015). Food, substrate or both? Decomposition of reed leaves (*Phragmites australis*) by aquatic macroinvertebrates in a large shallow lake (Lake Balaton, Hungary). In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (Vol. 51, No. 1, pp. 79-88). EDP Sciences. <https://www.limnology-journal.org/articles/limn/abs/2015/01/limn140036/limn140036.html>

- Shea, K., S. H. Roxburgh, and E. S. J. Rauschert. 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters* 7:491–508. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2004.00600.x>
- Sheil, D., and D. F. R. P. Burslem. 2013. Defining and defending Connell's intermediate disturbance hypothesis: a response to Fox. *Trends in ecology & evolution* 28:571–2. [https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347\(13\)00201-2](https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347(13)00201-2)
- Sommer U, Padisak J, Reynolds CS, Puhász-Nagy P (1993) Hutchinson' heritage: the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. *Hydrobiologia* 249:1–7 <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00008837>
- Stroud, J. T., Bush, M. R., Ladd, M. C., Nowicki, R. J., Shantz, A. A., & Sweatman, J. (2015). Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and evolution*, 5(21), 4757-4765. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ece3.1651>
- Tank, J. L., Rosi-Marshall, E. J., Griffiths, N. A., Entekin, S. A., & Stephen, M. L. (2010). A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 118-146. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1899/08-170.1>
- Turner, M. G. (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91(10), 2833-2849. <https://doi.org/10.1890/10-0097.1>
- Valdivia, N., Buschbaum, C., & Thiel, M. (2014). Succession in intertidal mussel bed assemblages on different shores: species mobility matters. *Marine Ecology Progress Series*, 497, 131-142. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v497/meps10593>
- Vellend, M. (2016). *The Theory of Ecological Communities (MPB-57)*. Princeton University Press. <https://www.jstor.org/stable/j.ctt1kt82jg>
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892. <https://nsojournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

- Viljur, M. L., Abella, S. R., Adámek, M., Alencar, J. B. R., Barber, N. A., Beudert, B., ... & Thorn, S. (2022). The effect of natural disturbances on forest biodiversity: an ecological synthesis. *Biological Reviews*, 97(5), 1930-1947. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/brv.12876>
- Wallace, J. B., & Webster, J. R. (1996). The Role of Macroinvertebrates in Stream Ecosystem Function. *Annual Review of Entomology*, 41(1), 115-139. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.000555>
- Wang, S., Zhang, Y., Zhao, S., et al. (2019). Stability and synchrony across ecological hierarchies in heterogeneous metacommunities: Linking theory to data. *Ecography*, 42(6), 1200–1211. <https://doi.org/10.1111/ecog.04290>
- Zhang, Y., Cheng, L., Li, K., Zhang, L., Cai, Y., Wang, X., & Heino, J. (2019). Nutrient enrichment homogenizes taxonomic and functional diversity of benthic macroinvertebrate assemblages in shallow lakes. *Limnology and Oceanography*, 64(3), 1047–1058. <https://doi.org/10.1002/lno.11096>