

Université de Montréal

L'influence des subsides particulières terrestres et leur stœchiométrie sur les
communautés benthiques littorales d'invertébrés en lacs

Par

Georges-Étienne Charette

Départements des sciences biologiques, Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade Maître ès sciences (M. Sc.) en
sciences biologiques, option Recherche en biologie

Mars 2023

© Georges-Étienne Charette, 2023

Ce mémoire intitulé

**L'influence des subsides particulières terrestres et leur stœchiométrie sur les
communautés benthiques littorales d'invertébrés en lacs**

Présenté par

Georges-Étienne Charrette

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Jean-François Lapierre

Président-rapporteur

Éric Harvey

Directeur de recherche

Christian Nozais

Membre du jury

Résumé

Mots-clés:

Méta-écosystèmes; subsides inter-écosystémiques; invertébrés benthiques; litière de feuilles; liens terrestre-aquatiques; écosystèmes aquatiques; lacs

Résumé :

Il est de plus en plus clair que nos écosystèmes sont liés les uns aux autres de façons multiples et parfois complexes. De plus en plus nous identifions de nouvelles façons dont deux systèmes échangent des ressources et de l'énergie. Le rôle de ces échanges et transferts est encore difficile à quantifier. Nous en savons relativement peu sur les interactions de ceux-ci avec des processus locaux et spatiaux, ainsi que sur leur importance relativement à ces processus locaux et régionaux plus connus. À travers ce projet, nous cherchons à éclaircir l'importance relative des subsides particulières de feuilles (et particulièrement de leur stœchiométrie) sur les communautés littorales d'invertébrés benthiques. Nous avons récolté des invertébrés et des feuilles mortes sur 23 sites à travers 7 lacs relativement isolés de l'influence humaine et avons comparé l'influence de la stœchiométrie de ces subsides à l'influence de facteurs locaux de qualité de l'eau et de facteurs spatiaux. Les résultats suggèrent que l'importance de la qualité nutritive (i.e. stœchiométrie) est secondaire aux facteurs locaux de qualité de l'eau dans des milieux naturels. L'importance des subsides particulières de feuilles semble être grandement dépendante du contexte et pourrait gagner en importance dans des contextes de fortes perturbations. Les résultats indiquent que la qualité nutritive des subsides de feuilles, leur contenu relatif en azote et phosphore, est associée avec de plus grande abondance de plusieurs taxons. La richesse spécifique n'étant pas affecté, c'est à travers l'équitabilité (i.e. une distribution des abondances plus stable) que la qualité nutritive des feuilles pourrait promouvoir une plus grande biodiversité d'invertébrés benthiques.

Abstract

Keywords :

Meta-ecosystems; cross-ecosystem subsidy; benthic invertebrates; leaf litter; terrestrial-aquatic linkages; aquatic ecosystems; lakes

Abstract :

It is clear now, more than ever before, that our ecosystems are linked to one another in multiples and sometimes complex ways. The role of these exchanges and transfers is still hard to quantify. We know little of the interactions of these fluxes with local and spatial processes happening in ecosystems, as well as their relative importance compared to local and regional drivers of ecosystem functions and community structure. With this project, we aim to untangle the relative importance of particulate subsidies of leaves (and specifically their stoichiometry) on littoral communities of benthic invertebrates in lakes. We collected invertebrates and leaf litter on 23 sites across 7 lakes somewhat isolated from human influence and compared the influence of leaf litter stoichiometry to the influence of local water quality and spatial variables. Results suggest that nutritive quality of leaf litter (i.e. stoichiometry) is secondary to water quality. Importance of leaf subsidies appears to be context dependant and could gain in importance in systems with higher degrees of disturbances. Results that nitrogen and phosphorus content of leaf subsidies is associated with higher abundances of several taxonomic groups. Species richness being unaffected, it is through higher evenness (i.e. even distribution of abundances) that higher quality of leaves may promote higher biodiversity of benthic invertebrates.

Table des matières

| | |
|--|-----------|
| LISTE DES TABLEAUX | 6 |
| LISTE DES FIGURES | 7 |
| LISTE DES SIGLES ET ABREVIATIONS | 8 |
| NOM ET CONCEPTS | 8 |
| UNITES DE MESURES | 8 |
| CHIMIE..... | 9 |
| STATISTIQUES..... | 9 |
| REMERCIEMENTS | 10 |
| CHAPITRE 1 : INTRODUCTION | 11 |
| CHAPITRE 2 : METHODOLOGIE | 17 |
| SITES A L'ETUDE..... | 17 |
| COLLECTE D'INVERTEBRES | 19 |
| PRISE DE DONNEES | 20 |
| TRI DES ECHANTILLONS FINS | 21 |
| IDENTIFICATIONS DE INVERTEBRES | 21 |
| ANALYSE DU SUBSTRAT | 22 |
| COLLECTE DES SUBSIDES DE FEUILLES | 22 |
| ANALYSES STATISTIQUES..... | 23 |
| CHAPITRE 3: ARTICLE | 25 |
| ABSTRACT | 26 |
| INTRODUCTION..... | 27 |
| METHODS | 29 |
| RESULTS..... | 33 |
| DISCUSSION..... | 39 |
| BIBLIOGRAPHY..... | 42 |
| CHAPITRE 4 : DISCUSSION | 49 |
| IMPORTANCE RELATIVE DE LA QUALITE DES SUBSIDES..... | 49 |
| VARIATIONS TEMPORELLES | 54 |
| VARIATION INTERANNUELLE DE LA QUALITE DES SUBSIDES | 55 |
| CONCLUSION | 57 |
| BIBLIOGRAPHIE | 59 |
| ANNEXE S : SUPPORTING INFORMATIONS | 71 |
| ANNEXE A : ANALYSES COMPLEMENTAIRES | 99 |

Liste des tableaux

| | |
|--|-----|
| Tableau 1 (Article): Comparison of multivariate and linear models. | 35 |
| Tableau S1 (Article): Coefficients des modèles linéaires de richesse spécifique. | 71 |
| Tableau S2 (Article): Coefficients des modèles linéaires de diversité Shannon. | 84 |
| Tableau A1 : Sommaire des lacs échantillonnés. | 98 |
| Tableau A2 : Comparaison des modèles db-RDA de structure fonctionnelle et taxonomique des communautés. | 99 |
| Tableau A3 : Variation interannuelle des subsides. | 100 |

Liste des figures

| | |
|--|-----|
| Figure M1 : Imagerie satellite de la station de biologie de Laurentides (SBL). | 17 |
| Figure 1 (Article) : Ordination du meilleur modèle de db-RDA sur la matrice de diversité fonctionnelle (R^2 -ajusté=0.644). | 37 |
| Figure 2 (Article) : Régressions simples montrant les relations linéaires simples suggérées par l'association de vecteur de l'ordination de db-RDA. | 38 |
| Figure 3 (Article) : Régressions linéaires de l'indice de diversité Shannon-Wiener en relation avec les variables identifiées comme significatives par le test marginal sur le modèle linéaire ayant le plus bas AICc. | 39 |
| Figure S1 : Régressions simples montrant la relation entre l'abondance de certains groupes fonctionnels et la concentration en phosphore des sédiments et du subside reçu. | 73 |
| Figure A1 : Régressions simples montrant les relations linéaires suggérées par l'association de vecteurs de l'ordination de db-RDA (n=43). | 105 |
| Figure A2 : Régressions simples montrant la relation entre l'abondance de certains groupes taxonomiques et la concentration en phosphore des sédiments ou du subside reçu (n=43). | 106 |
| Figure A3 : Corrélations simples entre la diversité- α (site, n=43) et diversité- γ (lac, n=7) et la taille du lac (périmètre et aire). | 107 |
| Figure A4 : Corrélations simples entre la diversité- γ (lac) et la qualité des subsides reçus (i.e. contenu en azote et phosphore, n=7). | 108 |
| Figure A5 : Relation simple entre la diversité de feuilles des subsides et la diversité d'invertébrés benthiques sur les sites (n=43). | 109 |
| Figure A6 : Représentations graphiques des nMDS des matrices de diversité fonctionnelle et taxonomique d'une saison à l'autre (n=23). | 110 |

Liste des sigles et abréviations

Nom et Concepts

| | |
|------|---|
| CES | Cross-Ecosystem Subsidy (en français, subside inter-écosystémique) |
| DO | Oxygène dissous |
| ODO | Oxygène dissous, tel que mesuré par instrument optique |
| pH | Potentiel hydrogène, échelle logarithmique de 0 à 14, mesure d'acidité |
| ORP | Potentiel d'oxydation réduction, mesure de réactivité des espèces chimiques |
| SBL | Station de Biologie des Laurentides, campus de recherche de l'Université de Montréal à St-Hippolyte |
| CRE | Conseil Régional de l'Environnement |
| OBBN | Ontario Benthos Biomonitoring Network |
| NSO | Nordic Society Oikos |
| vs. | Versus, comparaison ou opposition de deux objets, concepts ou valeurs |
| LLC | Limited Capacity Company, structure d'entreprise |

Unités de mesures

| | |
|------------|--|
| m | Symbole de mètre, unité de distance de base du système international |
| cm | Symbole de centimètre, unité de distance correspondant à un centième de mètre |
| mm | Symbole de millimètre, unité de distance correspondant à un millième de mètre |
| g | Symbole de gramme, unité de masse du système international |
| kg | Symbole de kilogramme, unité de masse correspond à mille grammes |
| mg | Symbole de milligramme, unité de masse, correspond à un millième de gramme |
| L | Symbole de litre, unité de volume |
| mL | Symbole de millilitre, unité de volume correspond à un millième de litre |
| °C | Symbole de degré Celsius, mesure de température |
| mV | Symbole de millivolt, différence de potentiel électrique |
| μ S/cm | Symbole de microsiemens par centimètre, mesure de conductivité |
| FNU | Formazin Nephelometric Unit, mesure de turbidité (l'unité dépend du type/design de l'instrument) |
| mg/L | Symbole pour milligrammes par litre, unité de concentration masse/volume |

Chimie

| | |
|-----|---|
| C | Symbole pour l'élément chimique Carbone |
| N | Symbole pour l'élément chimique Azote |
| P | Symbole pour l'élément chimique Phosphore |
| Ca | Symbole pour l'élément chimique Calcium |
| [X] | Concentration de l'élément entre crochet |

Statistiques

| | |
|------------------------|--|
| AIC | Critère d'Information d'Akaike |
| AICc | Critère d'information d'Akaike de second ordre |
| R ² | Coefficient de détermination |
| R ² -ajusté | Coefficient ajusté, infligeant une pénalité à l'ajout de variable indépendante |
| F | Statistique F |
| p-value | Probabilité de résultat équivalent sous l'assomption de l'hypothèse nulle |
| nMDS | Non-metric Multi-Dimensional Scaling |
| Permanova | Analyse de variance par permutation |
| RDA | Analyse de redondance |
| db-RDA | Analyse de redondance faite sur une matrice de distance (db – distanced based) |
| LOESS | Locally Estimated Scatterplot Smooth, méthode de regression non-paramétrique |

Remerciements

J'aimerais remercier mon superviseur Éric Harvey. Merci pour ta flexibilité, ta compréhension et pour m'avoir introduit au monde de la recherche sans pression. Merci à mes collègues du CREE/Méta-Écolab pour votre support. Merci Charlie pour les nombreuses heures en forêt. Merci à Alice et Anne-Sophie, votre aide m'a été précieuse. Merci Gabriel pour ta flexibilité et ta confiance lors de mes nombreux séjours à la SBL (et merci pour le bel été comme gardien !). Merci Dominic pour ton aide et tes conseils lors de mes journées dans les laboratoires du 5^e. Merci à mes parents, qui m'ont vu changer de direction plusieurs fois, sans jamais perdre confiance. Merci à Christophe, Jean-Philippe (les deux), Lloyd, Luc et Yannick. Grâce à vous, j'ai toujours un endroit pour me laisser aller et décompresser. Merci Keira, rédiger à tes côtés m'a permis de finalement reprendre un rythme de travail qui me satisfaisait. Merci à mes collègues de l'Université de Montréal et de l'Université du Québec à Trois-Rivières. Vous êtes trop nombreuses, mais si vous lisez ceci, c'est que vous faites probablement partie des personnes qui m'ont accompagné pendant mes sept années à l'université. Merci pour votre présence, vos conseils, vos blagues et vos rires.

Chapitre 1 : Introduction

Contexte

Le concept d'écosystème fut proposé pour la première fois par Arthur Tansley au début du 20^e siècle (Tansley, 1935). Bien que le concept ait évolué, il est maintenant au centre de nombreuses recherches et de plusieurs enjeux planétaires. Simplement, un écosystème est un ensemble de composantes biotiques (communautés d'organismes vivants), abiotiques (matrices environnementales) et les interactions que ces composantes ont entre elles. Nous avons souvent tendance à considérer les écosystèmes comme des unités closes et limitées dans l'espace (ou par certaines caractéristiques). Cette isolation/catégorisation est bien utile à la résolution de certaines problématiques environnementales simples ou de questions de recherche. Pourtant, Tansley lui-même savait bien que les limites imposées aux écosystèmes sont uniquement conceptuelles et complètement arbitraires (Pickett & Grove, 2009). Paradoxalement, un écosystème pourrait très bien ne faire que quelques mètres ou inclure la Terre entière. Les écosystèmes se chevauchent, ils échangent et ne sont limités que par les limites qu'on leur a choisies, celles qui permettent le mieux de répondre à la question que l'on aborde.

Au cours des dernières décennies, le besoin grandissant d'étudier des systèmes multiples et leurs connexions a mené à la formulation des concepts de méta-populations, puis de méta-communautés (Hanski & Gilpin, 1991). Plus récemment, cette idée a été étendue aux écosystèmes avec le concept de méta-écosystème (Loreau et al., 2003). La méta-écologie est un cadre de réflexion incluant ces trois niveaux d'organisation (population, communauté et écosystème) et qui cherche à conserver l'unicité et l'identité des écosystèmes tout en les intégrant à un système (méta-écosystème) d'un ordre supérieur qui conserve aussi une définition flexible (Loreau et al., 2003; Schiesari et al., 2019). À la méta-communauté, la méta-écologie intègre une dimension abiotique. Le concept intègre les réseaux trophiques considérés en écologie des communautés dans une vision globale d'échanges plutôt typique de l'écologie du paysage. Cette dernière ignore souvent l'aspect vivant des écosystèmes focalisant principalement sur les patrons. Conceptuellement, on peut imaginer le méta-écosystème comme une toile composée de réseaux très connectés liés par des flux inter-écosystémiques. Alors que le paysage est continu, le méta-écosystème peut être discontinu dépendant des organismes, des systèmes et des processus qui sont considérés (Loreau et al., 2003). Par exemple, on pourrait s'intéresser au flux d'énergie liés à la migration de la bernache du Canada. Celle-ci peut parcourir

plusieurs centaines de kilomètres sans se poser (Wege & Raveling, 1983) et peut donc lier des écosystèmes distants qu'on pourrait intégrer en un méta-écosystème discontinu. Le méta-écosystème, comme l'écosystème peut être considéré à toutes les échelles (Loreau et al., 2003).

Les exemples de flux inter-écosystémique sont nombreux, variés et peuvent être le résultat de processus physiques (tels que l'érosion, l'évaporation, hydrologie, etc.) ou de processus biologiques (tels que migration, changement ontologique, prédation, etc.). Par exemple, l'eau qui s'écoule dans un bassin-versant transporte avec elle, de la matière organique et inorganique, dissoute et particulaire à travers plusieurs milieux, de la crête jusqu'à l'exutoire. L'énergie qui traverse l'écotone le fait sous plusieurs formes, la plus simple étant une molécule inorganique dissoute (Prairie, 2008; Ward et al., 2017). Elle peut toutefois prendre une forme plus complexe comme un organisme entier (exemples : Corbet, 1964; Varpe et al., 2005; Wesner et al., 2020). La nature d'un flux inter-écosystémique influe grandement sur l'effet qu'aura ce transfert sur l'écosystème récepteur (Bartels et al., 2012).

Certains flux inter-écosystémiques sont régulés par des boucles de rétroactions qui agissent de part et d'autre de l'écotone. Des connexions actives pourraient être maintenues par l'influence réciproque de deux espèces l'une sur l'autre, liées par une dynamique de prédateur-proie, comme serait le cas d'un prédateur terrestre piscivore (Richardson & Sato, 2015). Dans cet exemple, un oiseau agirait comme vecteur de transfert d'énergie d'un système aquatique vers un système terrestre. Dans ce cas, l'intensité des transferts d'énergie se régule d'elle-même à travers la dynamique des populations de proies et prédateurs. Dans d'autres cas, les processus dans un écosystème influencent un deuxième système sans qu'il n'y ait de retour ou de modulation du processus par le deuxième système. C'est ce que Richardson & Sato (2015) définissent comme un *subside inter-écosystémique* (*cross-ecosystem subsidy* ou CES), ou dans leur propre mots "flows without fully coupled feedback dynamics, i.e. donor-controlled" (mais voir Sitters et al., 2015). Par exemple, la chute des feuilles à l'automne est un processus du milieu terrestre sur lequel les milieux aquatiques n'exercent aucune influence claire. Les transferts prennent parfois la forme d'une impulsion (lorsqu'ils sont concentrés dans le temps, comme la chute des feuilles), mais ils peuvent aussi être continus (comme l'écoulement de l'eau dans un réseau hydrique). Les échanges inter-écosystémiques peuvent être réguliers ou asynchrones et peuvent être asymétriques en quantité ou en qualité (Bartels et al., 2012).

L'importance de ces transferts dépend de plusieurs facteurs qui caractérisent le flux lui-même (e.g. la durée, la quantité, la fréquence, etc.) et le système récepteur (e.g. sa taille, son réseau trophique,

le point d'entrée du flux dans le réseau, etc.) (Klemmer et al., 2020; Polis et al., 1997; Richardson & Sato, 2015; Yang et al., 2008). Lorsque assez important, un subside peut déclencher une cascade trophique, mais son effet sur un réseau trophique dépend largement du nœud par lequel l'énergie intègre le réseau écologique (Bartels et al., 2012; Polis & Strong, 1996). Si l'apport allochtone d'énergie supporte un producteur primaire, l'effet se propagera du bas vers le haut de la chaîne trophique et son influence sur la communauté sera différente d'un apport similaire qui intégrerait le réseau via un prédateur (e.g. insectes terrestres qui nourrissent des poissons en rivière) (Polis & Strong, 1996). Dans certains cas, un subside peut stabiliser une chaîne trophique et tamponner les cascades trophiques en offrant une ressource alternative à la ressource locale pour les consommateurs (Recalde et al., 2020). L'effet d'un subside peut aussi traverser l'écotone et lier de façon indirecte plus de deux écosystèmes (via des effets en cascade). Un subside peut traverser plus d'un système avant d'être entièrement consommé ou se déplacer sous différentes formes d'un écosystème à l'autre si des facteurs biotiques et abiotiques facilitent le mouvement du matériel entre les systèmes (e.g. écoulement de l'eau, vent, organismes mobiles) (S. F. Collins et al., 2020; Sitters et al., 2015; Vannote et al., 1980). Nous savons maintenant que les écosystèmes peuvent être liés de manières surprenantes et que les cascades trophiques peuvent traverser les écotones. Supporter un prédateur avec un apport allochtone peut grandement améliorer son contrôle sur son écosystème local et affecter les exportations en proies ou en ressources de ce milieu vers les écosystèmes voisins (Knight et al., 2005; Polis & Strong, 1996; Wesner, 2016).

L'écologie stœchiométrique s'intéresse aux proportions dans lesquelles les éléments chimiques sont conservés et transmis à travers les écosystèmes. Les organismes utilisent de nombreux éléments dans leur métabolisme (Kaspari & Powers, 2016). Bien que la disponibilité réduite de n'importe lequel de ces éléments pourrait limiter les organismes, le focus porte généralement sur le trio carbone (C), azote (N) et phosphore (P) (Kaspari & Powers, 2016). Le carbone est l'élément le plus abondant dans les tissus organiques, c'est aussi la base des chaînes de glucides ($C_xH_xO_x$) qui nourrissent la respiration cellulaire (Urry et al., 2016). L'azote est un autre élément très commun dans les molécules organiques, souvent limitant chez les plantes qui l'utilisent l'azote pour la production de chlorophylle (Urry et al., 2016). Le phosphore lui joue un rôle d'importance dans le maintien des cellules et du matériel génétique (Urry et al., 2016). L'azote (N) et le phosphore (P) étant généralement les éléments limitant du trio, une ressource plus riche en N et P est considérée de meilleure qualité nutritive. La stœchiométrie (i.e. les ratio atomiques C:N:P) d'un échantillon peut aussi nous aiguiller sur sa

provenance. La matière organique d'origine aquatique tend à avoir un ratio C : N sous la barre des 12 : 1, alors que le ratio C : N de la matière terrestre est habituellement au-dessus de 20 : 1 (Ishiwatari & Uzaki 1987; Jones 1992; Kahlert 1998; Prah et al. 1994; Wilkinson et al. 2013). Perdue & Koprivnjak (2007) ont estimé que le ratio C : N d'un mélange de matière 50% aquatique - 50% terrestre devrait être d'approximativement 16.7 unité de carbone pour 1 unité d'azote (16.7 : 1).

Les limites écosystémiques (écotones) varient en perméabilité, le mouvement et l'absorption de la matière peut se produire sur des échelles temporelles variables ce qui peut en modifier la stœchiométrie de façon importante (Sitters et al., 2015). Cela peut modifier l'effet d'un subsidence dans le temps ou d'un écosystème à l'autre puisque le ratio stœchiométrique d'un flux peut être un facteur important quant à la réaction du milieu récepteur (Sitters et al., 2015). Cela a mené plusieurs auteurs à émettre l'hypothèse que la perméabilité d'un écotone et le taux de rétention d'un système sont des facteurs importants dans la détermination de l'effet d'un subsidence sur un écosystème (Marczak et al., 2007; Sitters et al., 2015). Bartels et al. (2012) soulignaient que les écosystèmes aquatiques reçoivent beaucoup de carbone et de détritiques des écosystèmes terrestres, alors que le milieu terrestre reçoit plutôt des organismes, un subsidence dont la qualité nutritive est plus élevée. Les deux subsidences semblent être d'importance similaire pour ces milieux malgré le fait que les exports terrestres vers le milieu aquatique sont d'un ordre de grandeurs supérieures (Bartels et al., 2012). Sitters et al. (2015) suggèrent que la stœchiométrie écologique pourrait être un paradigme intéressant pour évaluer l'impact des flux inter-écosystémiques sur les milieux et organismes récipiendaires.

Plusieurs inconnus nuisent encore à l'application du cadre de la méta-écologie. Parmi ceux-ci, l'importance des subsidences inter-écosystèmes relativement à d'autres facteurs locaux et régionaux demeure peu claire. Les recherches sur les méta-communautés ont, jusqu'à présent, surtout mis l'emphase sur l'importance relative des facteurs locaux et régionaux sur des habitats de même type (Gounand, Harvey, Ganesanandamoorthy, et al., 2017), alors que les travaux sur les subsidences inter-écosystèmes se concentrent plutôt sur l'effet d'un type de subsidence sur différents habitats (Richardson & Sato, 2015). Malgré quelques études qui ont montré que le matériel particulaire grossier d'origine terrestre peut jouer un rôle important dans le métabolisme lacustre (France & Peters, 1995; Gasith & Hosier, 1976; Scharnweber et al., 2014), relativement peu d'études ont porté sur les subsidences terrestres en lacs (excluant le carbone organique dissous, voir Prairie, 2008). Les rivières sont plus souvent l'écosystème aquatique de choix dans ce genre d'études (voir Richardson & Sato, 2015). Dans un contexte de fortes modifications des milieux par des pressions anthropiques et climatiques (e.g.

imperméabilisation des sols, déforestations, migration des aires des distributions) il devient urgent de comprendre comment ces transferts inter-écosystèmes seront affectés et comment les perturbations dans un milieu modifieront les processus dans les écosystèmes voisins. Cependant, pour bien comprendre l'impact d'une modification à un flux particulière, il nous manque une connaissance élémentaire des variations naturelles de ces subsides particuliers et de leur impact relatif sur les communautés vivantes. Pour commencer à combler ces lacunes dans notre connaissance, le projet décrit ici se concentre sur les subsides particuliers de feuilles en milieux lacustres. Comprendre l'effet des échanges inter-écosystémiques sur les lacs est essentiel à la formulation d'une vision méta-système des lacs (au sens de Heino et al., 2021). Lorsque les feuilles tombent à l'automne, l'une des principales voies par laquelle cette énergie intègre le réseau trophique aquatique est via la communauté benthique. Les invertébrés benthiques sont régulièrement utilisés comme des proxys de la qualité de l'eau en rivière. Leur diversité et richesse spécifique sont associées au pH, concentration en oxygène dissous et d'autres paramètres physico-chimiques de l'eau (Heino, 2005; Jacobsen, 2008). Qu'ils soient décomposeurs ou prédateurs, ces organismes sont en contact constant et rapproché à cette matière allochtone. Cela en fait un groupe focal intéressant pour étudier les liens entre les milieux terrestres et aquatiques.

Objectifs et attentes

L'objectif général de ce projet était d'établir une base de référence concernant l'influence de la variation naturelle des subsides particuliers (ressources allochtones) sur les communautés benthiques en milieux lacustres dans une zone de conservation où les perturbations humaines sont limitées. Comment se compare le rôle des subsides particuliers terrestres aux rôles de l'environnement local ou des facteurs spatiaux? Nous cherchions à observer la variation des communautés d'invertébrés benthiques sur l'ensemble des lacs étudiés, et visions à déterminer si celle-ci est corrélée à la variation de stœchiométrie des subsides particuliers de feuilles reçus par ces communautés. Dans un premier temps, l'échantillonnage visait à collecter cette diversité benthique aux sites. Considérant la relation aire-espèces en biogéographie des îles, nous nous attendions à observer une plus grande diversité dans les lacs plus grands que dans les petits lacs. Cette relation est parfois obscurcie par l'effet « petite île » (small island effect, SIE en anglais) – dont les causes sont encore peu connues, voir (Menegotto et al., 2020). Comme nos lacs sont tous relativement petits sur une échelle continentale, nous avons

considérés la possibilité que cette relation ne soit pas conservée dans notre échantillon. Nous attendions aussi plus de diversité d'invertébrés aux sites recevant des subsides particuliers de meilleure qualité nutritive (i.e. concentration en azote (N) et phosphore (P) plus élevée ; Gonçalves et al., 2017) et ceux recevant des subsides particuliers plus diversifiés (Leroy & Marks, 2006). Dans un deuxième temps, nous nous sommes penchés sur les subsides particuliers que reçoivent ces sites. Nous pensions pouvoir observer une plus grande dépendance aux subsides de feuilles dans les petits lacs par rapport aux plus grands lacs, considérant leur lien plus étroit avec leur matrice terrestre (plus de rive pour chaque mètre de surface). Nous nous attendions à noter une plus grande variation des subsides particuliers dans les plus grands lacs, dû à l'opportunité accrue de variation des communautés végétales riveraines. Afin de lier la variation des communautés à la variation des subsides particuliers, nous avons comparé les hypothèses génériques que A) la stœchiométrie des subsides détermine la structure de la communauté (ressource allochtone), B) la qualité de l'eau détermine la structure de la communauté (environnement local) et/ou C) les facteurs spatiaux déterminent la structure de la communauté (facteurs régionaux de connectivité et morphométrie lacustre). En bref, avec ce projet, nous cherchions à savoir si la stœchiométrie des feuilles qui tombent dans un lac peut influencer l'assemblage des communautés benthiques et comment cette influence se compare-t-elle à l'influence de facteurs locaux et régionaux.

Chapitre 2 : Méthodologie

Sites à l'étude

L'échantillonnage pour ce projet a été effectué presque exclusivement sur le territoire de la Station de Biologie des Laurentides (SBL) de l'Université de Montréal. Ce territoire d'environ 16 km² se situe à environ 75km au nord-ouest de l'île de Montréal, dans les Laurentides méridionales. C'est une réserve de biodiversité projetée qui comprend 16 lacs relativement isolés et subissant peu de perturbations anthropiques. Le campus comprend quelques bâtiments, dont un dortoir, une cuisine, un laboratoire et une bibliothèque. Plusieurs des lacs sont accessibles via un réseau de sentiers, et des embarcations sont présentes sur plusieurs lacs. Cet emplacement offre donc plusieurs avantages logistiques qui ont grandement simplifier l'échantillonnage.

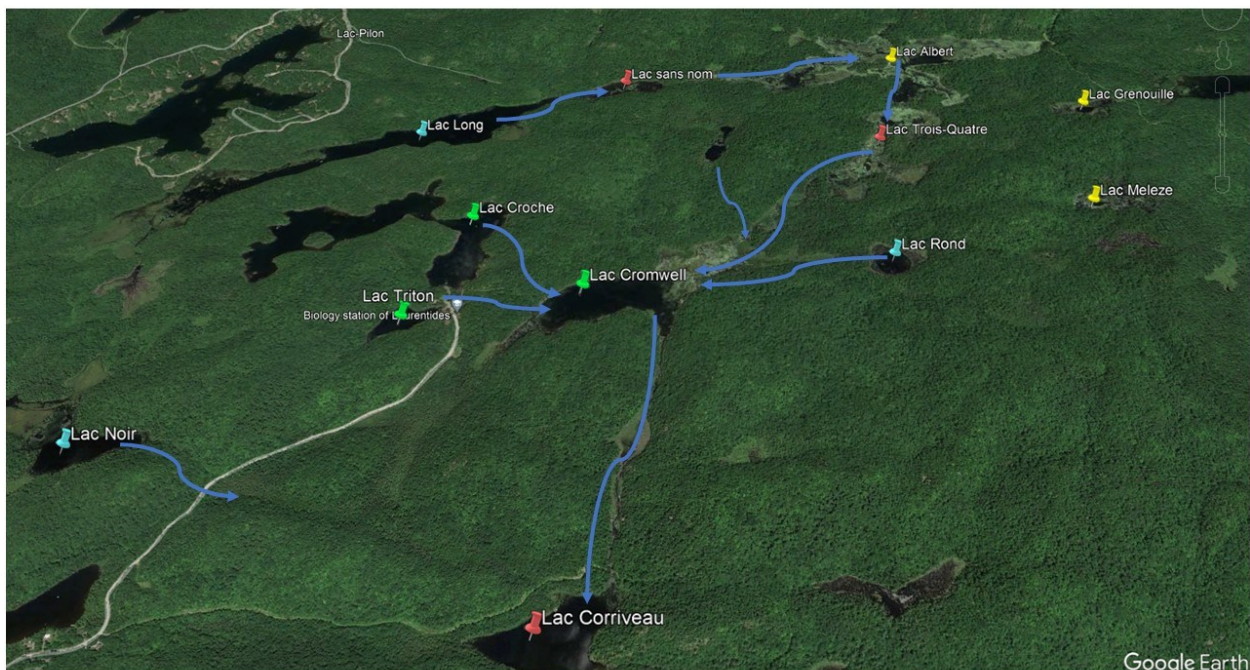


Figure M1 : Imagerie satellite de la station de biologie de Laurentides (SBL). Identifiés en vert, les lacs priorisés pendant l'échantillonnage du printemps et de l'été. En bleu, les lacs du deuxième groupe de priorité. En jaune, les lacs échantillonnés en dernière priorité. En rouge, les lacs qui n'ont pas pu être échantillonnés.

Le plan initial prévoyait l'échantillonnage de 12 lacs sur la station. Le plan d'échantillonnage a été formulé afin de capturer l'hétérogénéité du paysage bordant chacun des lacs. Lorsque possible les

sites sélectionnés avaient des communautés riveraines variables. Les lacs ont été placés dans 4 catégories de tailles en fonction de leur périmètre. Le périmètre a été choisi plutôt que l'aire parce que celui-ci se rapporte plus directement à la taille de l'interface terre-eau, de même qu'au communautés riveraines et littorales benthiques. Nous avons opté pour leur attribuer une catégorie de taille, associée à un nombre de sites, plutôt que d'échantillonner directement de façon proportionnelle à la taille. Cette décision a été prise principalement pour nous permettre de viser un nombre plus grand de lacs et tenter d'observer des patrons liés à la taille ou la position du lac dans le bassin-versant. L'échantillonnage s'est fait à deux emplacements pour la catégorie de lacs plus petits (périmètre sous 800 mètres, n=4), trois fois pour la catégorie supérieure (entre 800 et 2 400m, n=2), quatre fois pour la catégorie suivante (entre 2 400 et 4 800m, n=2) et cinq fois pour le plus grand lac (périmètre supérieur à 4 800m, n=1). Le calcul de l'aire et du périmètre des lacs a été fait grâce au logiciel d'analyse d'images satellites Google Earth Pro (Google, LLC). La procédure de traçage des polygones a été calibrée grâce à des références tirés de l'Atlas des Lacs du CRE-Laurentides (<https://crelaurentides.org/atlas-des-lacs/>) qui inclut plusieurs cartes bathymétriques des lacs de la région (malheureusement pas l'intégralité de la Station) faites par Richard Carignan au début des années 2000. La Station étant un territoire étudié depuis plusieurs décennies, l'hydrologie et l'écoulement des lacs est bien connu. Grâce à cette connaissance du territoire, nous avons pu établir le nombre de connexions hydriques des lacs à d'autres lacs de la station ou de la région et leur position dans le bassin versant. Ce travail en amont a permis d'établir une hiérarchie de priorisation dans l'échantillonnage des lacs. Les lacs ont été visités à trois reprises : au printemps pour la collecte d'invertébrés, en été pour une deuxième collecte d'invertébrés, puis en automne pour collecter les subsides de feuilles. Les lacs Croche (4 sites), Cromwell (3 sites) et Triton (2 sites) se trouvent au haut de cette liste, principalement en raison de leur emplacement dans le bassin-versant, leur accessibilité et leur taille variées. Les lacs Croche et Triton sont des lacs de tête, alors que le lac Cromwell se trouve au bas du bassin-versant à l'étude. Ensuite, suivent les lacs Long (4 sites) et Noir (3 sites), en raison de leur emplacement dans le bassin-versant. Les lacs Rond (2 sites), Mélèze (2 sites) et Grenouille (2 sites) étaient les suivants en raison de leur relative isolation par rapport au reste du réseau hydrique. Le plan initial prévoyait d'échantillonner minimalement ces huit lacs, puis d'y ajouter des lacs si une opportunité se présentait. Les lacs additionnels sont le Albert (5 sites), le Trois/Quatre (4 sites), un lac sans nom (3 sites) et le lac Corriveau (3 sites). Ces lacs ont été placés au bas de la liste de priorité en raison de leur emplacement dans le bassin-versant (les trois premiers sont des intermédiaires entre le Long et le Cromwell ; le Corriveau est en aval du Cromwell, l'exutoire du bassin-versant à l'étude).

Plusieurs des lacs (mais pas tous) ont été visités en automne 2020 dans un cadre préparatoire et la sélection finale des sites s'est faite lors de la visite initiale des sites au printemps 2021. Les sites ont été sélectionnés selon plusieurs facteurs incluant : l'accessibilité, la pente, la communauté végétale riveraine et dans certains cas le partage de sites avec des transects d'identification de poissons. Nous avons considéré la pente principalement par souci de sécurité parce que la procédure de collecte des invertébrés et des feuilles implique de se tenir debout dans l'eau. Une pente trop forte est aussi moins propice à l'accumulation des feuilles qui y tombent (ou du moins, les rends inaccessibles). Nous avons considéré aussi la communauté végétale riveraine pour tenter de capturer l'hétérogénéité du paysage et par association des subsides de feuilles qui tombent sur les sites. Finalement, les lacs qui ont été échantillonnés sont les lacs : Croche, Triton, Cromwell, Long, Noir, Rond, Méléze (printemps seulement), Grenouille (printemps seulement) et Albert (partiellement au printemps, complet en été). Des difficultés logistiques nous ont amené à remplacer les sites des lacs Grenouille et Méléze, par le lac Albert. En raison de la difficulté et les risques associés aux sites de ces deux lacs, combinés avec leur accessibilité réduite nous avons préféré ignorer ces sites lors de la campagne d'échantillonnage suivante.

Collecte d'invertébrés

La collecte des invertébrés s'est divisée en deux campagnes d'échantillonnage de trois semaines. Une première campagne s'est déroulée au printemps 2021 et une deuxième campagne en juillet 2021. Comme une portion importante des organismes collectés sont des insectes qui émergent au courant de la saison, nous avons choisi de concentrer l'échantillonnage dans le temps pour éviter de "perdre" trop d'individus qui auraient émergé entre l'échantillonnage du premier et du dernier site. Cette émergence entraîne aussi une variation de la communauté dans le temps. Pour tenter de capturer cette variabilité, nous avons donc choisi d'effectuer une deuxième campagne au milieu de l'été, après le pic d'émergence printanier. Le réseau ontarien de suivi du benthos (OBBN) recommande un échantillonnage printanier pour de plus gros individus ainsi qu'une richesse spécifique accrue et un échantillonnage estival pour mieux observer les réponses de la communauté à un impact (C. Jones et al., 2007). Se basant sur les travaux de Barton (1996), qui indiquent que les impacts de l'agriculture sur les communautés sont surtout ressentis entre le début de l'été et le mois d'août, l'OBBN suggère que les conditions plus difficiles (température élevées, oxygène bas) de l'été sont susceptibles de faire

ressortir l'effet d'un changement environnemental sur la communauté (C. Jones et al., 2007). Les invertébrés ont été collectés à l'aide d'un filet troubleau rectangulaire de 50 cm de largeur. Le protocole d'échantillonnage est basé sur celui du OBBN (C. Jones et al., 2007). Nous avons effectué trois transects d'environ 1,25m perpendiculaires à la rive. Après chaque transect, le filet était vidé dans un seau et tamisé dans des tamis d'ouvertures de 2mm, 1mm puis 500 micromètres. Le benthos récolté était abondamment rincé avec l'eau du lac puis le matériel capturé par le tamis plus large (2mm) était trié sur un plateau blanc. Le plateau blanc permet d'augmenter le contraste pour mieux distinguer les invertébrés. Effectuer le tri des plus gros individus sur place permet d'accélérer le processus de deux façons : 1) le tamisage permet de réduire le volume de benthos en éliminant les particules et les organismes faisant moins de 500 micromètres (plancton) et 2) le tri est plus rapide et facile lorsque les organismes sont gros (>2mm), colorés (l'éthanol décolore certains taxons) et vivants (leur mouvement les distingue de la matière végétale). Les invertébrés ainsi collectés étaient placés dans un contenant de 250 ml dans de l'éthanol 95% et le reste de l'échantillon tamisé (entre 500 micromètres et 2 millimètres) était conservé dans un contenant de 1L et couvert d'éthanol 95%. Le matériel grossier (>2mm) qui ne contenait plus d'invertébrés étaient conservés dans un sac de plastique hermétique, au réfrigérateur, pour analyses chimiques à notre retour du terrain (maximalement 3 semaines).

À la fin des 3 semaines (15 jours) prévues, les échantillons récoltés étaient rapportés en laboratoire pour en poursuivre l'analyse. Pour chaque site, nous avions : un bocal de 250 ml d'éthanol 95% contenant les invertébrés isolés du substrat ; 1 bocal de 1L d'éthanol 95% contenant au maximum 800 ml de benthos fin, tamisé ; 1 sac plastique contenant un échantillon de substrat grossier (>2mm).

Caractérisation des conditions environnementales

En plus de la collecte d'invertébrés, lors des campagnes de collecte, nous avons pris des données de qualité de l'eau à tous les transects puis avons fait une moyenne des valeurs pour obtenir une valeur par site, par échantillon. Les données (température, conductance, ORP, oxygène dissous, pH, turbidité) ont été collectées grâce à une sonde multi-paramètres YSI ProDSS (YSI/Xylem Group). Nous avons aussi noté la profondeur moyenne des sédiments à l'aide d'une tige graduée ainsi que les espèces végétales dominant la rive immédiate.

Tri des échantillons fins

Le volume de benthos fin récolté aux sites variait entre 200 et 800ml, approximativement. Pour chaque site, nous avons sous-échantillonné aléatoirement 150mL. Ce volume était ensuite trié sous une loupe binoculaire pour trier et isoler les invertébrés de la matière végétale ou en décomposition. Cette deuxième étape de tri était nécessaire pour réduire le biais de taille dans notre échantillonnage de la communauté benthique (le premier tri fait lors de la collecte sélectionne préférentiellement les gros individus). Toutefois, à la vue de la quantité de benthos fin et la lenteur du processus de tri en laboratoire (3-5 minutes/ml pour une personne seule), cette deuxième étape de tri a été limitée à 150 ml. Pour faciliter la progression à travers l'échantillon, nous utilisons des boîtes de pétri quadrillées (1X1 cm) sur lesquelles étaient étendues quelques millilitres de benthos et d'eau. Les invertébrés triés lors de cette étape ont été ajoutés aux invertébrés isolés lors du tri du benthos grossier.

Identifications de invertébrés

À la suite de cette deuxième étape de tri, les invertébrés isolés de leur substrat étaient identifiés à la famille. La famille est généralement suffisante pour faire des estimations de diversité sans perdre de la précision au niveau fonctionnel, cela permet également de réduire le temps consacré à chaque identification (certaines familles sont difficiles à différencier). Dans certains cas, l'identification ne pouvait pas être aussi précise, c'est le cas notamment des annélides qui ont été identifiés à l'embranchement (*Annelida*). Ces organismes sont plus difficiles à identifier pour deux raisons : D'abord, les structures qui les distinguent sont subtiles et peu visible sur des organismes de petite taille (même sous la loupe); ces organismes sont très fragiles et se conservent moins bien dans l'éthanol, ce qui les rends difficiles à trier et identifier. L'identification a été faite basée principalement sur l'ouvrage *An Introduction to the Aquatic insects of North America* (Merritt & Cummins, 2008), avec en complément *Guide d'identifications des principaux macroinvertébrés benthiques d'eau douce du Québec* (Moisan, 2010) ainsi que la ressource web www.macroinvertibrates.org pour des images claires et des informations additionnelles. Les organismes (79 taxons) ont aussi été classés selon leur appartenance à l'un de sept groupes fonctionnels tels qu'identifiés par Merritt & Cummins (2008). Les sept groupes considérés sont : les prédateurs, les collecteurs, les déchiqueteurs, les brouteurs, les filtreurs, les

parasites et les perceurs. Les prédateurs ont été mesurés (devant de la tête au bout de l'abdomen) et leur biomasse a été estimée grâce à une formule de relation masse-longueur (Benke et al., 1999).

Analyse du substrat

Le substrat grossier collecté lors du premier tri des organismes (>2mm) a été déchiqueté à la main en laboratoire avant d'être sous-échantillonné aléatoirement. Un volume d'environ 50 ml était placé dans une capsule de plastique non-hermétique. Les capsules ont été placées dans un lyophilisateur pour en retirer l'eau. Ensuite, les échantillons secs ont été broyés à l'aide d'une tige de verre. Le contenu en carbone et azote des échantillons a été déterminé par spectrographie des gaz dans un analyseur élémentaire (Thermo-Fisher), alors que la concentration en phosphore a été mesurée par colorimétrie (Murphy & Riley, 1962) sur une solution de substrat digéré à l'acide (Wilson et al., 2005). Les ratios C : N obtenus (entre 21 et 61, moyenne de 35 :1) nous indiquent que la majorité des sédiments collectés sont d'origine terrestre (Ishiwatari & Uzaki 1987; Jones 1992; Kahlert 1998; Prahll et al. 1994; Wilkinson et al. 2013, Perdue & Koprivnjak, 2007).

Collecte des subsides de feuilles

Après la chute des feuilles en automne (mi-octobre 2021), nous sommes retournés sur les 23 sites échantillonnés en juillet pour récolter les feuilles tombées sur les sites. Nous avons lancé trois quadrants carrés de 0,25m² sur les sites et avons récolté les feuilles reconnaissables dans chacun des quadrants. La récolte des feuilles ayant été faite après la collecte des invertébrés, il existe un décalage dans nos données. En théorie, les feuilles récoltées à l'automne 2021 nourrissent la génération 2022 d'insectes. Nous devons donc assumer une faible variabilité interannuelle dans la qualité nutritive des subsides de feuilles. Cependant, effectuer la récolte des feuilles avant la collecte des invertébrés aurait eu un effet tout aussi problématique : les invertébrés récoltés n'auraient pas reçu de subsides de feuilles. Les communautés échantillonnées après la récolte des feuilles auraient possiblement été plus affectées par la perturbation (retrait du subside) que par la variation stœchiométrique des feuilles.

À la suite de la collecte des feuilles, celles-ci ont été identifiées et divisées (souvent au genre). Les feuilles ont été placées au four à 40°C pendant un minimum de 12 heures, puis pesées. À la suite

de la pesée, les feuilles de chaque site ont été mélangées puis broyées au moulin avant d'être soumises à des analyses chimiques suivant le même protocole que le substrat broyé pour en déterminer le contenu en carbone, azote et phosphore.

Analyses statistiques

Pour visualiser les dissimilarités entre les communautés, nous avons produit des nMDS. Celles-ci permettent de visualiser les différences de composition entre les sites, et parfois, entre les lacs. Pour produire ces analyses, nous avons utilisé la fonction *metaMDS()* du paquet-logiciel *vegan* (Oksanen et al., 2022). Plusieurs figures ont été produites pour comparer la composition taxonomique ou fonctionnelle, au printemps ou en été ou globalement pour observer les dissimilarités entre les lacs et les saisons.

Pour tester si l'appartenance à un lac ou à une campagne d'échantillonnage (printemps vs. été) impacte significativement la structure de la communauté, nous avons réalisé une série de PERMANOVAs, combinant les fonction *adonis2()* et *betadisper()* du paquet-logiciel *vegan* (Oksanen et al., 2022). La fonction *adonis2()* nous informe sur le centroïde des groupes, alors que *betadisper()* nous informe sur la variation intra-groupe. Nous avons testé l'effet du groupement par lac et du groupement par saison sur la matrice de diversité fonctionnelle, puis l'effet de ces deux mêmes groupements sur la matrice de diversité taxonomiques. Incidemment, la fonction *betadisper()*, nous permet aussi de tester notre hypothèse selon laquelle la diversité augmenterait avec la taille des lacs en comparant la diversité- β (variation de diversité entre sites d'un même lac). Des régressions simples nous ont permis de voir comment les diversité- α et diversité- γ changent avec la taille des lacs.

Pour tenter de démêler l'effet de la qualité des subsides de l'effet de la qualité de l'eau (variables environnementales locales) et des facteurs régionaux, plusieurs modèles multivariés de db-RDA ont été construits, puis comparés sur la base de leur R^2 -ajusté. Le R^2 -ajusté, comme le critère d'information d'Akaike (AIC), inflige une pénalité à l'ajout de chaque variable. Les variables explicatives ont été séparées en quatre groupes. Chaque catégorie de variables étant basée sur l'une de trois hypothèses génériques concernant la détermination des communautés. D'abord, les variables relatives à la stœchiométrie (i.e. la qualité nutritive) des subsides et des sédiments d'origine terrestre ont été regroupées dans une catégorie liée à l'hypothèse que la qualité du subside détermine la structure de la

communauté. Dans une deuxième catégorie, les variables relatives à la qualité de l'eau (pH, turbidité, conductivité, oxygène dissous et ORP) sont plutôt liées à l'hypothèse que les variables environnementales locales sont déterminantes. Finalement le ratio périmètre:aire et le nombre de connexions au réseau hydrique sont toutes deux liées à l'influence des facteurs régionaux et spatiaux sur la détermination des communautés. Ces deux variables ont toutefois été séparées parce qu'elles sont liées à des processus différents. Le ratio périmètre:aire est un proxy de la connectivité latérale du lac, des échanges entre le milieu aquatique et sa matrice terrestre. De l'autre côté, la connectivité hydrique (ou connectivité longitudinale) représente plutôt une limitation dans l'échange/transport/dispersion des organismes ou de la matière. Toutes les combinaisons possibles d'une, deux, trois ou toutes ces catégories ont été testées (n=15). Tous les modèles incluent une variable relative à la campagne d'échantillonnage pour tenir compte de la variation temporelle des communautés. Les modèles ont été construits avec la fonction *capscale()* de *vegan* (Oksanen et al., 2022). La matrice de diversité a été soumise à une transformation de Hellinger et les variables explicatives ont été centrées puis mise à l'échelle pour permettre la comparaison de variables d'échelle et d'unités variées. La distance Bray-Curtis a été choisie pour mettre l'emphase sur les changements de composition et d'abondance relative (Anderson et al., 2011). L'ordination de ces modèles a été construite avec une mise à l'échelle de type 2 pour permettre de visualiser des corrélations (Legendre & Legendre, 2012) et l'ordination utilise des moyennes pondérées pour mieux répondre au bruit environnemental (Oksanen, 2020).

Des modèles linéaires de richesse taxonomique et de diversité ont été construits de la même façon. Un modèle nul a été ajouté à chaque comparaison. La diversité a été estimée grâce à l'index de diversité de Shannon-Wiener et les comparaisons ont été faites sur la base du critère d'information d'Akaike de deuxième ordre (AICc) en raison du nombre d'observations relativement faible. Les variables significatives des modèles ayant le meilleur ajustement ont été identifiées à l'aide d'une analyse de variance.

Nous avons aussi utilisé des régressions simples pour mettre en relation simple la variation de l'abondance de certains groupes ou la variation de l'indice de diversité avec des variables comme la diversité du subsidé de feuilles, le ratio stœchiométrique des subsidés, le pH, ou encore la conductance spécifique. Parfois, parce que ces relations étaient identifiées comme significative par une analyse de variance, parfois parce qu'elles étaient suggérées comme importante par l'ordination du modèle de db-RDA.

Chapitre 3: Article

Meta-community processes supersede leaf subsidy effects on lake benthic communities

Authors: Georges-Etienne Charette^{1,2}, Éric Harvey^{1,2,3}

Affiliations:

1 - Groupe de Recherche Interuniversitaire en Limnologie, Université de Montréal, Montréal, QC, Canada

2 - Département des Sciences Biologiques, Université de Montréal, Montréal, QC, Canada

3- Département des sciences de l'environnement, Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières, QC, Canada

Corresponding author: Georges-Etienne Charette

Authors contributions

GEC and EH designed the research project, GEC conducted the field work, conducted data processing and statistical analyses with support from EH and wrote the first draft of the manuscript. Both authors contributed to further manuscript revisions.

Keywords: meta-ecosystem; cross-ecosystem subsidy; benthic invertebrates; leaf litter; terrestrial-aquatic linkages; aquatic ecosystems, lakes

Abstract

There is a growing consensus that cross-ecosystem fluxes significantly influence the structure and stability of aquatic communities. What remains unclear, however, is the relative importance of these fluxes' stoichiometry and their potential interactions to/with other well-studied factors affecting aquatic community structure such as local environmental parameters or regional-scale influences related to connectivity or habitat size. In this study we compare the roles of stoichiometry, local environment and connectivity by investigating their individual and combined influence on the functional structure of littoral benthic invertebrates' communities in 7 temperate Canadian lakes (total of 23 sites) located in a semi-protected area. At each site, we sampled macro-invertebrates, we measured C, N, P content of both benthic litter and terrestrial leaves, and we recorded several standard local (pH, dissolved oxygen, turbidity, conductivity, temperature) and catchment-scale (perimeter to area ratio, lake connectivity) parameters. We then used a combination of model selection and ordination approaches to disentangle the relative importance of local, regional, and cross-ecosystem factors and their interactions. When considered alone, we found that local factors related to water quality performed best at explaining variations of macro-invertebrate community structure. When in combinations, models with both water quality and regional scale variables related to connectivity performed best. Some functional groups abundances were well correlated to C:N and N:P ratio in sediments (of terrestrial origin). Overall, those results suggest that if stoichiometry (i.e. nutritional quality) of particulate terrestrial subsidies can have some effects on lake benthic communities, local and regional factors still dominate in explaining invertebrate biodiversity patterns, at least in lakes without steep human land-use gradients. Closing knowledge gaps on cross-ecosystem subsidy effects is important to improve our understanding of how communities and functioning may change under human and/or climate driven changes in watersheds.

Introduction

It is becoming increasingly apparent that ecological systems, even distant ones, are linked to one another through a wide range of fluxes (Gounand et al., 2018; McCann et al., 2021; Polis et al., 1997). From atmospheric deposition of particles, organic and inorganic nutrient diffusion to long range animal migrations, these exchanges of energy, matter and organisms mean that changes in a single system may propagate to adjacent systems (Gravel et al., 2010; Harvey et al., 2017; McCann et al., 2021). Whether reciprocal, unidirectional, regular, asynchronous or asymmetric, these energy transfers can be major drivers of ecosystem function for the receiving systems (Gounand et al., 2020; Marcarelli et al., 2011; Richardson & Sato, 2015; Yang et al., 2008). The meta-ecosystem framework is increasingly adopted by ecologists for its capacity to bridge important gaps in our understanding of the regulation of biodiversity and ecosystem function in space (Gounand, Harvey, Little, et al., 2017; Richardson & Sato, 2015). However, many challenges remain in the application of those frameworks (Gounand, Harvey, Little, et al., 2017). Among those challenges, it is still unclear how important cross-ecosystem exchanges are relative to other well-studied local and regional drivers of community structure. Past studies on meta-communities have focused on the relative importance of local (abiotic factors) versus regional (dispersal constraints) drivers among same type habitats (i.e., aquatic to aquatic, terrestrial to terrestrial; Gounand, Harvey, Little, et al., 2017) while cross-ecosystem subsidy research has focused solely on isolating the effect of specific sources of subsidy among different habitat types (e.g., aquatic-terrestrial, for a review see Richardson & Sato, 2015). However, the ecological significance of cross-ecosystem subsidy is likely contingent on local and regional conditions (S. M. Collins et al., 2016; Zhang & Richardson, 2011). Thus, developing an integrative understanding of when cross-ecosystem subsidies are ecologically relevant and by how much is essential. This knowledge will eventually help us to predict how alterations to those pulse dynamics (via human-induced perturbations such as harvesting, mining or climate change - Harvey, Gounand, Ward, et al., 2017) will propagate across ecosystem boundaries.

Freshwater ecosystems such as lakes are especially relevant to address those questions given the extensive amount of research previously done on the relative importance of local environmental filtering and regional scale factors in driving biodiversity patterns (for a review see Heino et al., 2021). Interestingly, despite past pioneer studies showing that coarse terrestrial carbon sources (leaf falls) could constitute a significant part of lake metabolism (France & Peters, 1995; Gasith & Hosier, 1976) and trophic energetic pathways (Cole et al., 2006; Scharnweber et al., 2014), a lot of the work on cross-

ecosystem subsidy (excluding dissolved organic carbon (DOC), see Prairie, 2008) have focused on river ecosystems (Richardson & Sato, 2015). Thus, there is a clear gap in our understanding of how sensitive lakes are to particulate cross-ecosystem subsidy (compared to rivers) and of how important those cross-ecosystem fluxes are relative to local and regional drivers. This knowledge is necessary to develop an accurate “meta-system” view of lake ecosystems (*sensu* Heino et al., 2021). Known for their sensibility to local abiotic factors, freshwater benthic macro-invertebrates are often used as proxies of water quality as their diversity and richness is linked to pH, dissolved oxygen saturation and other physico-chemical processes (Heino, 2005; Jacobsen, 2008). These organisms are also in close contact with terrestrial particulate organic matter (e.g. leaf litter) in aquatic systems and are key to the decomposition, recycling and integration of terrestrial carbon (Wetzel, 2001), making them a suitable focal group for investigating terrestrial to aquatic linkages.

Freshwater systems receive large quantities of low-quality subsidies from their terrestrial matrix, as DOC and (to a lesser extent) as fallen leaves when in forested areas. This important import of carbon drives up microbial production and ecosystem respiration rate (Marcarelli et al., 2011) and can strongly support aquatic communities (Tanantzap et al., 2017). Beyond purely quantitative effects, it has been proposed that the stoichiometry (i.e. nutritional value) of subsidies may also be an important factor in community structure and ecosystem functions (Bartels et al., 2012; Marcarelli et al., 2011; Sitters et al., 2015). While terrestrial carbon subsidies may push freshwater systems toward heterotrophy and allow allochthony (Marcarelli et al., 2011, Tanantzap et al., 2017), it is unclear if the stoichiometry of allochthonous materials varies enough naturally to drive difference in community structure. It is likely that context-dependency in subsidy effects is caused by interactions occurring among factors acting at different scales (water quality and/or subsidy quality and/or spatial variables).

With this study, we aimed to untangle the effects of leaf subsidy quality (i.e. stoichiometric ratio of C, N and P) on community structure of lake littoral benthic invertebrates, its relative importance and its potential interactions with other factors such as environmental parameters, spatial connectivity, or habitat size. To achieve this, we compared models based on the competing hypotheses that A) subsidy quality drives community structure (classic ‘cross-ecosystem subsidy’ perspective), B) water quality drives community structure (local drivers), C) spatial parameters (regional drivers) drive community structure. We tested those competing views alone and in combination. Subsidy quality was characterized as sediment stock and leaf subsidy C:N and N:P ratios; water quality metrics included pH, Oxido-reduction potential (ORP), specific conductance, turbidity, and dissolved oxygen (DO);

spatial parameters considered were perimeter to area ratio as a proxy of land to water linkages and lake connectivity within the watershed. Thus, our study integrates both cross-ecosystem subsidy and meta-community perspectives, which are usually studied independently (Gounand, Harvey, Little, et al., 2017) into a more explicit meta-ecosystem view. Based on the limited evidence available on the effect of particulate subsidy in lake ecosystems (France & Peters, 1995; Gasith & Hosier, 1976; Scharnweber et al., 2014), we expected that local and regional drivers would dominate, but that the inclusion of subsidy stoichiometry would significantly enhance the models and that higher nutritional value would lead to higher richness and diversity.

Methods

Site Location and Selection:

The sampling for this project was done at the University of Montreal's research station in the meridional Laurentians mountains, approximately 75 kilometers north-west of Montreal. Sampling was done in 7 lakes with low human influence (mostly from research projects), during the spring (May) and summer (July) of 2021. During each campaign, 23 sites were sampled with 20 sites repeating in two sampling campaigns. Three sites sampled in spring were abandoned and replaced because of logistical difficulties. Prior to sampling, the area and perimeter of all lakes were measured using satellite imagery and Google Earth Pro (Google, LLC). To determine sampling effort, lakes were binned together based on their perimeter. Four size categories were generated. The smallest lakes were sampled at 2 different locations with larger lakes being sampled up to 5 times. Perimeter was chosen over area as a measure of size due to its closer relation to the land-water interface which, in turn, relates to riparian and littoral habitats/communities.

Sampling:

Sampling of invertebrates was based on the Ontario Benthos Biomonitoring Network's protocol (C. Jones et al., 2007). At every site, invertebrates were sampled in three 1.25m transects perpendicular to shoreline, using a rectangle 500 micrometer mesh hand-held net with a collection cup. Material captured by the net was transferred into sieves (2mm, 1mm and 0.5mm) and abundantly rinsed with water. Material caught by the wider mesh sieve (>2mm) was sorted on site using a white

tray to increase contrast. Sorted invertebrates were preserved in 95% ethanol and stored in cool and dark containers. The remaining coarse material (i.e. coarse sediments sorted from the larger invertebrates) was kept in sealed plastic bags for stoichiometry analyses, some of these samples were sub-sampled as material volume was too big. The remainder of the net samples ($0.5\text{mm} < 2\text{mm}$, unsorted) were preserved in 95% ethanol, in a 1L container to be sorted later.

For each site, measures of water quality (i.e. pH, turbidity, conductivity, temperature ORP and dissolved oxygen) were taken using a YSI ProDSS handheld multiparameter probe (YSI Inc/Xylem Inc.). Three measures were taken at every site and averaged.

Each site was revisited in the Fall, after leaf fall, to sample fallen leaves. Three 0.25m^2 quadrats were deposited in the water upon arrival on site, on top of the collection transects, and leaves within the quadrats were collected and stored in sealed plastic bags. Only recognizable leaves were collected as we presumed these were only recently fallen onto the sites.

Processing samples:

The fine material ($< 2\text{mm}$) that was collected by the net was sorted using a stereoscopic microscope. The volume of material varied a lot ranging from around 200mL to over 1L. The sorting was limited to 150mL (randomly collected from the 1L container) for each site, to keep the task manageable while reducing size bias in the sample. Identification of invertebrates was done using *An Introduction to the Aquatic insects of North America* (Merritt & Cummins, 2008) and *Guide d'identification des principaux macroinvertébrés benthiques d'eaux douces du Québec* (Moisan, 2010), as well as online resources such as www.macroinvertebrates.org for images and additional information on groups. Individuals were identified at the family level, except for Annelids that were identified at the phylum. The resulting dataset includes about 19 000 organisms divided into 79 taxonomic groups. We attributed each taxonomic group to one of seven functional groups (i.e. filterers, gatherers, macrophyte piercers, parasites, predators, scrapers and shredders) based on Merritt, Cummins and Berg's grouping from *An Introduction to the Aquatic insects of North America*, with Annelids being ignored because of the higher degree of uncertainty concerning their identification.

Stoichiometry:

To measure spatial variation in the quality of terrestrial subsidy, carbon, nitrogen and phosphorus content were extracted from i) coarse material sampled with the collection net (littoral sediment) and ii) leaves collected in the Fall. The coarse material sampled with the net served as a proxy of terrestrial (CN ratios all higher than 15; Ishiwatari & Uzaki, 1987; Prahl et al., 1994) resource stocks in the littoral zone, while freshly fallen leaves represented the yearly pulse of terrestrial resources.

Coarse (>2mm) material sorted on site was shredded before being freeze-dried and ground to a fine powder. Collected leaves were identified to the genus level (when possible) and dried in an oven at 40 Celsius for 12 hours. Dried leaves were then weighed before being grinded.

Carbon and Nitrogen content were measured by gas chromatography and electro-thermal detection using a Thermo Fisons EA1108 elemental analyser (Thermo Fisher Scientific, U.S.A).

Concentration of phosphorus was measured using a colorimetry method (Murphy & Riley, 1962) on a solution of digested material (Wilson et al., 2005). Analysis was conducted using Environment Canada's TH-2 Standard for phosphorus, with an average extraction efficiency of 88.6% \pm 0.73%.

Data analysis:

db-RDA Models

To untangle the effects of subsidy stoichiometry on spatial variations in community structure, we built several multivariate models to compare their fit. Explanatory variables were split into four categories. Each category was based on a generic hypothesis concerning determination of community structure. The first category included variables relating to the stoichiometry of the collected material (first hypothesis; cross-ecosystem subsidy), it included: C:N ratio of sediments, N:P ratio of sediments, C:N ratio of leaf subsidy, N:P ratio of leaf subsidy. The second category included variables relating to water quality (second main hypothesis; local parameters) captured by the multiparameter probe, it included: specific conductance (μ S/cm), turbidity (FNU), pH, oxidation-reduction potential (ORP, mV), optical dissolved oxygen (ODO, mg/L). Category 3 (perimeter to area ratio) and 4 (lake degree connectivity) represented our third main hypothesis (spatial drivers) but they were split for conceptual

clarity because they represent different spatial processes. Perimeter to area ratio is a proxy for lateral connectivity with the terrestrial matrix and relates to inputs of dissolved organic carbon from the watershed. Lake degree connectivity represents longitudinal connectivity among lakes and thus represents limitations in the exchange of organisms (dispersal) and matter. All possible combinations of one, two, three or all four categories were tested (n=15). All models included sampling season (Spring or Summer) to factor in the effect of time on community variations. All 15 models were compared using adjusted-R². Unlike with linear models, an Akaike Information Criterion score cannot be calculated on RDA objects in R. However, similarly to AIC, adjusted-R² imposes a penalty on each variable addition. Models were constructed using *vegan*'s *capscale()* function (Oksanen et al., 2022). A Hellinger transformation was applied to community data and explanatory variables were scaled and centered around means to make variables of different scales and units comparable. We used a bray-curtis dissimilarity to emphasize changes in community composition and relative abundances (Anderson et al., 2011). Ordination of these db-RDA models were done with weighted-average scores because these scores are less sensitive to environmental noises (Oksanen, 2020) and scaling 2 was used to illustrate correlation between variables/vectors (Legendre & Legendre, 2012).

Linear Models

Using the same methodology to construct models, we compared 15 linear models of species richness and Shannon-Wiener diversity index based on their AIC scores. We included a null linear model to this comparison.

Simple Regressions

To further investigate apparent correlations shown by the db-RDA ordination, we constructed simple linear regressions of vectors that had similar direction (angles between vectors reflect correlation in ordination scaling 2 (Legendre & Legendre, 2012)).

Results

The results from our multivariate model comparison indicated that the model including all parameters was the best and most parsimonious at explaining variations in community structure (adj.-R² = 0.644, see Table 1). When looking at one-way (one category of variables) models, the model including only variables related to local water quality performed the best (adj.-R² = 0.330, which corresponds to more than half of the explained variance by the full model). Among the different model comparisons, any models combining local water quality and regional connectivity variables performed better than models excluding either (Table 1). Models with terrestrial subsidy attributes explained less community variation than other models, except when in combination with water quality and connectivity metrics. This suggests stoichiometry of subsidy is of secondary importance, but that it interacts with local and spatial factors. Our results showed evidence of interactions among parameter sets. For instance, the adj.-R² of the two-way models including water quality and terrestrial subsidy stoichiometric variables did not correspond to the sum of the corresponding one-way models, suggesting that the effect of terrestrial subsidy varies depending on local water quality attributes (Table 1).

Table 1: Comparison of multivariate and linear models. Comparison is based either on their Adjusted-R² or their second order Akaike Information Criterion Score. For all three model types, the better model's score is framed by a black box. Color code refers to each model's comparison to the better model, from darker green being similar, to orange being far less informative.

| Models | Comparative Criteria | 0.Null | 1.Terrestrial | 2.Water Quality | 3.Lateral Connectivity | 4.Longitudinal Connectivity | 5.Terrestrial + Water | 6.Terrestrial + Lat. Co | 7.Terrestrial + Lon. Co. | 8.Water + Lat. Co. | 9.Water + Lon. Co. | 10.Lat. Con. + Lon. Co. | 11.Terr. + Water + Lat. Co. | 12.Terr. + Water + Lon. Co. | 13.Terr. + Lat. Co. +Lon. Co. | 14.Water + Lat. Co. +Lon. Co. | 15.Complete |
|---------------------------|--------------------------|--------|---------------|-----------------|------------------------|-----------------------------|-----------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------|--------------------|-------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------|
| db-RDA, Funct.G ps. | R ² - ajd. | NA | 0.140 | 0.330 | 0.059 | 0.123 | 0.354 | 0.161 | 0.304 | 0.345 | 0.470 | 0.179 | 0.385 | 0.567 | 0.351 | 0.533 | 0.644 |
| Linear, Richness | AICc | 243.0 | 247.4 | 248.2 | 244.5 | 245.4 | 259.4 | 250.4 | 250.4 | 250.9 | 251.2 | 246.5 | 263.4 | 263.5 | 253.1 | 254.3 | 267.9 |
| Linear, Diversity | AICc | 30.8 | 30.2 | 28.6 | 29.4 | 33.7 | 31.8 | 32.3 | 32.2 | 23.7 | 26.6 | 31.7 | 30.1 | 27.7 | 35.3 | 26.6 | 31.7 |

Figure 1 presents the ordination for the best model, combining all variables. Overall, a centroid-to-centroid permutation analysis revealed that lakes differed significantly in functional group composition ($F=4.2196$, $p\text{-value}=0.0001$), but had similar intra-group variance (no difference in beta-diversity, $F=1.1592$, $p\text{-value}=0.3494$). A marginal test of significance on the db-RDA (at $p=0.05$) identified perimeter to area ratio, lake connectivity, specific conductance, turbidity and sediments N:P ratio to be the most important variables to the model.

The ordination showed several apparent correlations between functional groups abundance and explanatory variables that we further tested with linear regression analyses. Among these, scrapers abundance increased with increasing specific conductance ($R^2=0.48$, Figure 2); predator abundance declined with higher C:N ratios ($R^2=0.29$, Figure 2, middle panel); and gatherer abundance declined with increasing pH ($R^2=0.24$, Figure 2 bottom panel). Phosphorus concentrations were excluded from the db-RDA analysis due to collinearity concerns, but nonetheless it had significant influences on some functional group abundances. Notably its concentration in sediments was positively correlated to predator abundance ($R^2=0.44$) and shredder abundance ($R^2=0.12$). Interestingly its concentration in sediments (positive relation, $R^2=0.3$) and leaves (negative relation, $R^2=0.11$) had opposite effects on gatherer abundance (see Supporting Information, Figure S1).

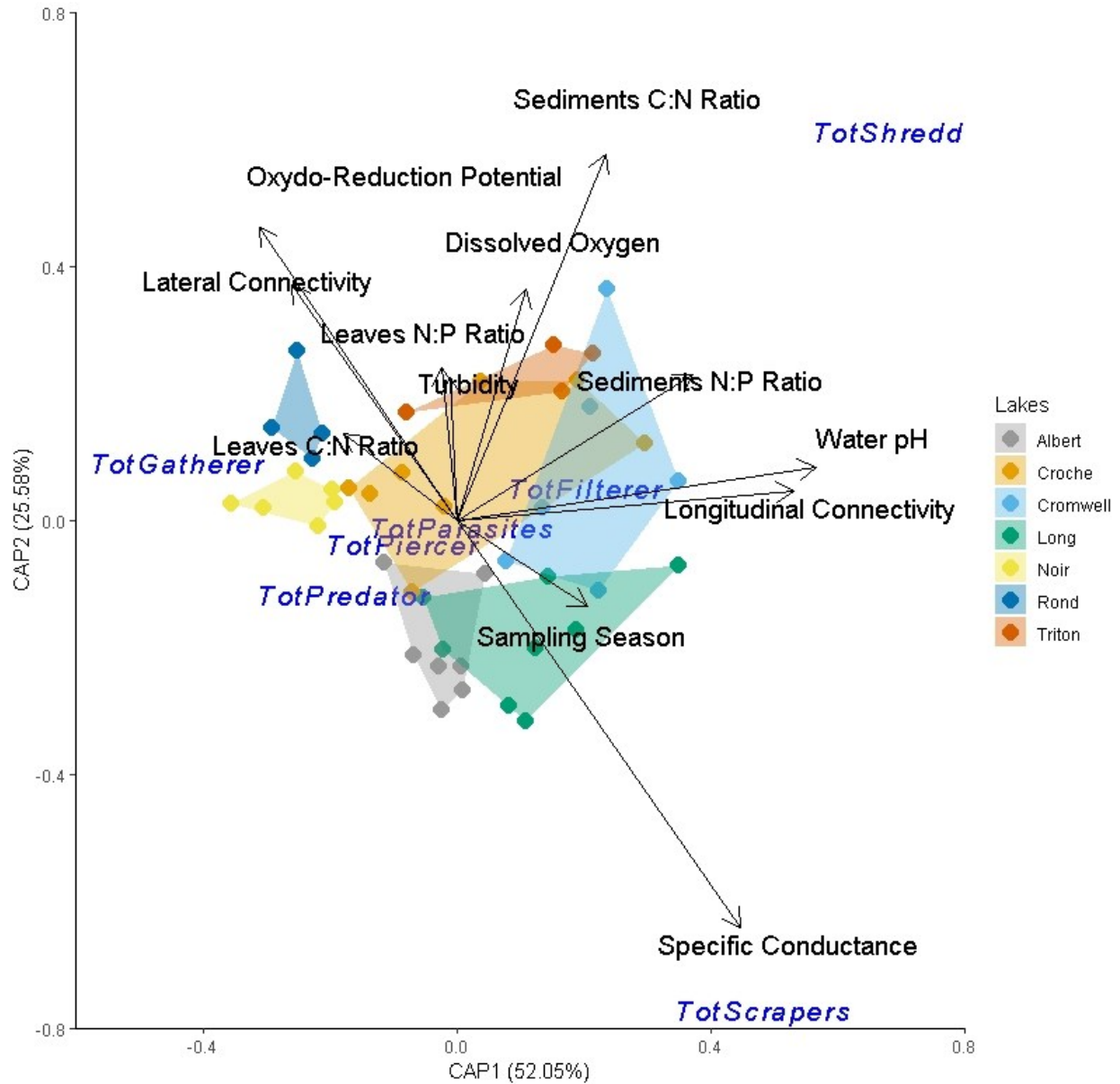


Figure 1: Ordination of sites community structure, db-RDA model (Adjusted-R²=0.644). This ordination uses weighted-average scores and scaling 2. It shows sites distanced by their community composition and related to 12 explanatory variables (complete model). Sites were clustered in 7 groups showing the seven lakes that were sampled for this project. Sites were sampled for invertebrates in spring 2021 (n=20) and again in summer 2021 (n=23), each point representing a single invertebrate sample (n=43).

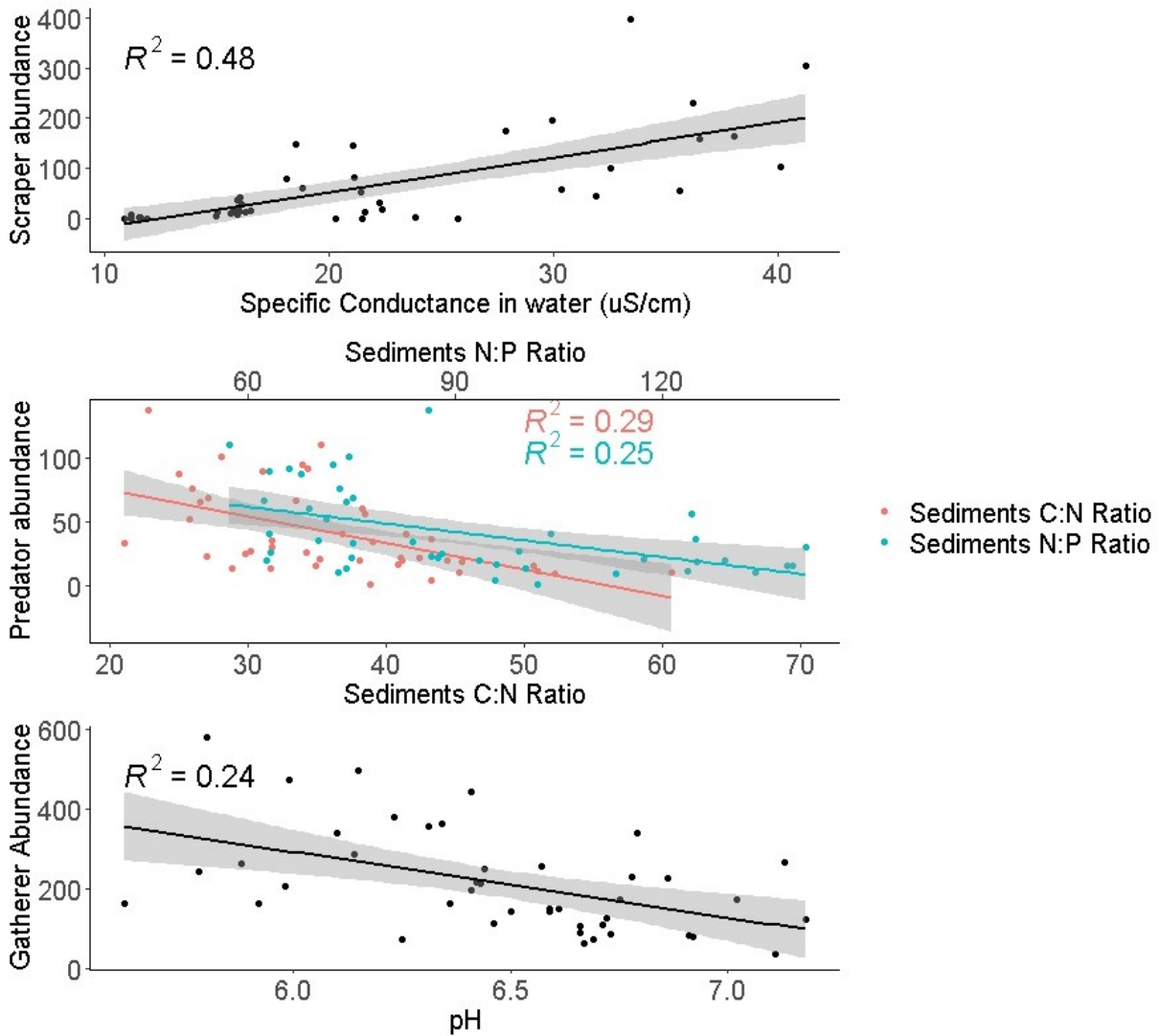


Figure 2: Simple regressions showing linear relations suggested from vectors association of the db-RDA ordination.¹ Top panel shows a strong linear relationship between scraper abundance and specific conductance. Middle panel shows strong linear relationships between predator abundance and nutritional quality of sediments (terrestrial subsidy stock). In red, regression and R^2 for C:N ratio. In blue, regression and R^2 for N:P ratio. Bottom panel shows a good linear relationship of gatherer abundance with pH.

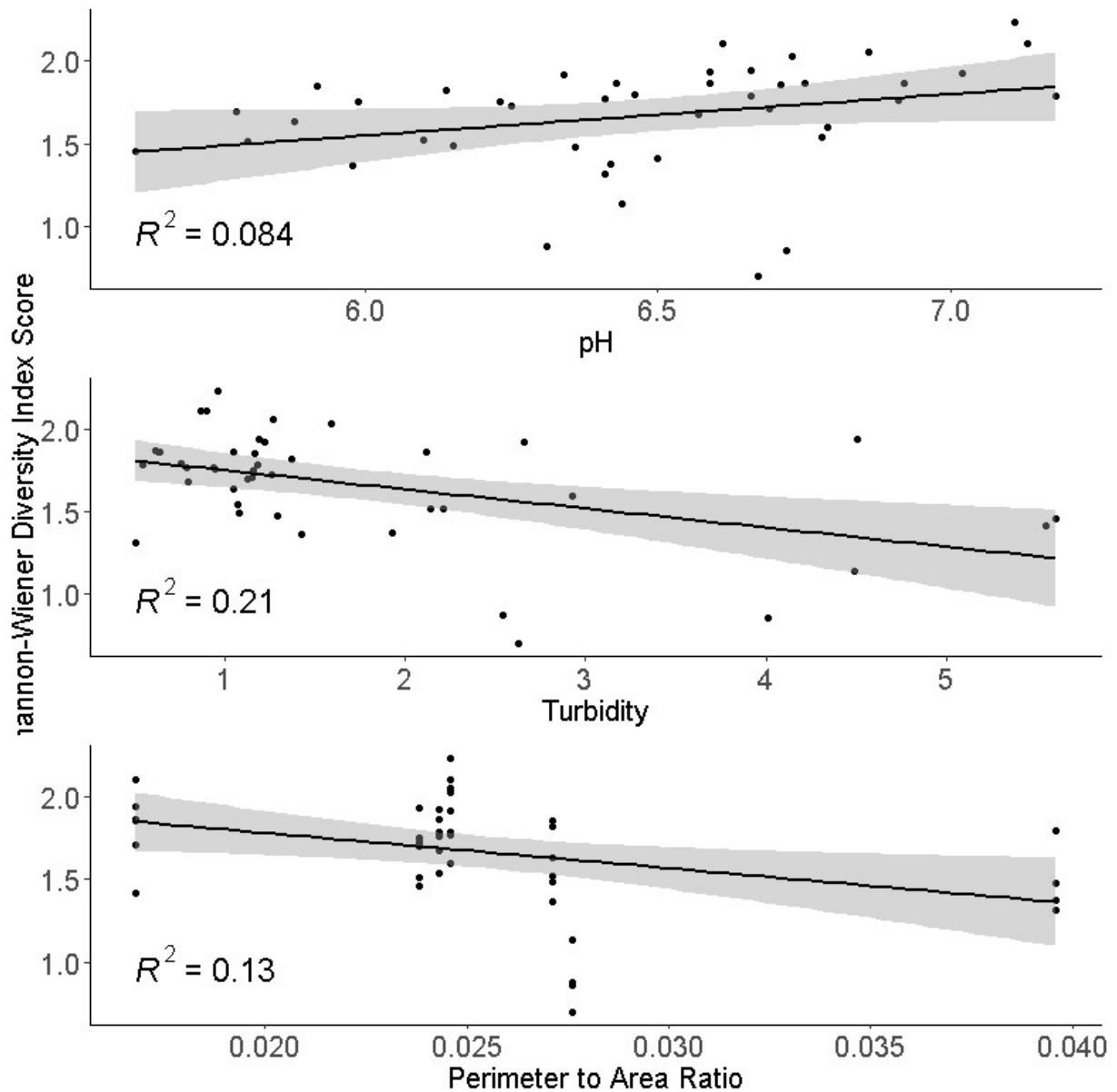


Figure 3: Simple linear regressions of Shannon-Wiener diversity index in relation with the significant variables from the linear model scoring the lowest AIC. Top graph shows the relation of the diversity index with pH (water quality). Middle panel shows the relation between diversity index and turbidity (water quality). Bottom panel shows the relation between diversity index score and lateral connectivity (perimeter to area ratio).

All linear models of macro-invertebrate species richness (range = 6 to 26 species) scored similarly or above the null model. (as expressed by AICc, see Table 1). Therefore, none of the considered variables seemed to have any effect on species richness. On the other hand, variation of diversity indexes (range = 0 :4.37, the latter being the theoretical maximum since 79 taxonomic groups were considered) was best explained by a two-way model. The best model combined water quality related factors and lateral connectivity (perimeter to area ratio). Adding stoichiometry of terrestrial subsidies did not enhance the model fit. Analysis of variance showed perimeter to area ratio, turbidity and pH be the significant terms.

Discussion

Our main objective was to disentangle the relative influence of cross-ecosystem subsidy and meta-community related drivers on lake macroinvertebrates community structure and biodiversity. Comparison of multivariate models showed that, when considered separately, local water quality best predicted macro-invertebrate community structure. Nutritional quality of subsidies and spatial variables, on their own, explained significantly less variation. However, adding among-lake connectivity to water quality led to an important gain in explanatory power (adj.-R² of 0.470 vs. 0.330), suggesting that longitudinal connectivity can interact with local water quality in driving benthic community structure. The addition of both spatial variables (longitudinal and lateral connectivity) leads to an even greater gain in explanatory power (adj.-R²=0.533). The inclusion of terrestrial material nutritional quality in the models did increase predictive power marginally (adj.-R²=0.354 vs. adj.-R²=0.330). Nutritional quality of leaf subsidy does seem to affect species abundances and community structure to some degree, but the increase in predictive power is especially important when also including longitudinal connectivity (adj.-R²=0.567). The complete model, including all variables, scored the highest adjusted-R² (0.644). Marginal testing of its variables indicates that among-lake connectivity (longitudinal connectivity) and lake perimeter to area ratio (lateral connectivity) were among the most important variables. These regional factors scored lowest when considered alone, but this result underlines the interacting influence of spatial drivers on local ones and highlights the importance of considering space in studying communities (and meta-communities), and especially their interacting influence.

The ordination of the best model showed interesting correlation between specific functional group abundances and variables relating to nutritional quality, local and regional drivers. Specifically, the abundance of scrapers was correlated with water conductance (simple linear regression with a R^2 of 0.48, see Figure 2), which is probably related to the presence of calcium (Ca, among other ions) necessary to snails (the most abundant scraper organisms) for their shells. The abundance of predators was negatively correlated to the C:N and N:P ratio of sediments (a proxy of subsidy accumulation) ($R^2 = 0.29$ and 0.25 respectively, see Figure 2), but positively correlated to phosphorus concentration ($R^2=0.44$, see Supporting Information). This is interesting because predators do not feed directly off this material. It may be that predators benefit from the additional phosphorus through higher prey abundances (Bartels et al., 2012; Polis & Strong, 1996). Results also show that gatherer abundances were negatively associated with pH ($R^2=0.24$, see Figure 2) and concentration of phosphorus in leaves (fresh subsidy, $R^2=0.11$, see Supporting Information), but positively associated with phosphorus concentration in sediments ($R^2=0.3$, see Supporting Information). This result could suggest that fresh material does not follow the same energy pathway as sediment material. It would be in line with a recent study showing that initial phosphorus excretion in leaf subsidy mainly feeds the plankton loop (Hirama et al., 2022). Thus, allochthonous material may influence aquatic communities in different ways over the course of its full decomposition or burial. This would also mean that beyond stoichiometric composition, the chemical form under which P (and possibly N) are present in leaves may associate differently with benthic and pelagic communities. Shredder abundances were negatively associated with phosphorus content of sediments ($R^2=0.12$, see Supporting Information). It has been shown that land-use in catchment modifies export of matter and energy to aquatic systems (Canham et al., 2004; Little & Altermatt, 2018). While we also knew of the importance of particulate subsidies to invertebrates' community stability and productivity in streams (Wallace et al., 1997), the importance of nutritional quality remains unclear. Overall, our results suggest that subsidy nutritional quality influences the structure of the community by affecting the abundance of specific functional groups. Supporting previous work that highlighted the probable role of subsidy stoichiometry (Bartels et al., 2012; Marcarelli et al., 2011; Sitters et al., 2015). Our study was done in a relatively homogeneous protected area representing a sort of baseline variation and effects of leaf subsidy on communities. It is possible that disturbances (either man-made or climate-driven) on lakes shores might cause a greater gradient of subsidy quality (both spatially and temporally), which would likely lead to more noticeable changes in benthic community structure.

The comparison of linear models of diversity index also shows that water quality and spatial parameters seem of great importance. The best fit (as suggested by AICc) was obtained with the model combining water quality metrics with lateral connectivity. Contrary to our initial hypothesis, we found no relation to species richness and therefore variation in diversity index score seems mostly driven by changes in evenness. As with the multivariate models, the exclusion of local water quality metric significantly lowers model fit. Although regional drivers and to some extent terrestrial subsidy nutritional quality can modify community structure, these results suggest that local drivers are essential to the determination of community.

Our results indicate that natural variation of leaf subsidies stoichiometry is not big enough to drive major differences in macroinvertebrate community structure, in lakes. While terrestrial subsidy nutritional quality did appear to impact community structure as it was correlated to some groups' abundance and increased predictive power of db-RDA models of community structure, the effect of local water quality and spatial connectivity (lateral or longitudinal) supersedes the influence of terrestrial particulate organic matter stoichiometry. Possibly, insects' dispersion and colonization occur independently from ecosystems subsidy dynamics, and therefore terrestrial leaf nutritional quality would influence communities only after their initial establishment from egg deposition. Hence it appears to modulate groups' abundance and community structure mostly through evenness. All sites were adjacent to forested shorelines and within watersheds dominated by forest cover. Therefore, none of the variation is linked to changes in land-usage. Introduction or exclusion of new tree species through species distribution shifts northwards (Chen et al., 2011) or human intervention may lead to greater variation in riparian plant communities. Whether this would lead to greater variation in benthic communities would need to be investigated, but the results shown here suggest it could be the case. This also has implications for restoration projects targeting riparian habitats, as it suggests the choice of plants used to revegetate will impact functional groups of benthic communities adjacent to these sites. Overall, our results illustrate well the need for more empirical tests of the meta-ecosystem concept and the potential context-dependency of cross-ecosystem subsidy effects on community structure and functioning. This is essential to developing an integrative biodiversity and ecosystem function management framework at landscape extent.

Conflict of interest statement

Authors do not have any conflict of interest to declare.

Bibliography

- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C., & Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity : A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, *14*(1), 19-28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Bartels, P., Cucherousset, J., Steger, K., Eklöv, P., Tranvik, L. J., & Hillebrand, H. (2012). Reciprocal subsidies between freshwater and terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics. *Ecology*, *93*(5), 1173-1182. <https://doi.org/10.1890/11-1210.1>
- Canham, C. D., Pace, M. L., Papaik, M. J., Primack, A. G. B., Roy, K. M., Maranger, R. J., Curran, R. P., & Spada, D. M. (2004). A Spatially Explicit Watershed-Scale Analysis of Dissolved Organic Carbon in Adirondack Lakes. *Ecological Applications*, *14*(3), 839-854. <https://doi.org/10.1890/02-5271>
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, *333*(6045), 1024-1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>

- Cole, J. J., Carpenter, S. R., Pace, M. L., Van de Bogert, M. C., Kitchell, J. L., & Hodgson, J. R. (2006). Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecology Letters*, 9(5), 558-568. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00898.x>
- Collins, S. M., Kohler, T. J., Thomas, S. A., Fetzer, W. W., & Flecker, A. S. (2016). The importance of terrestrial subsidies in stream food webs varies along a stream size gradient. *Oikos*, 125(5), 674-685. <https://doi.org/10.1111/oik.02713>
- France, R. I., & Peters, R. H. (1995). Predictive Model of the Effects on Lake Metabolism of Decreased Airborne Litterfall through Riparian Deforestation. *Conservation Biology*, 9(6), 1578-1586. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09061578.x>
- Gasith, A., & Hosier, A. D. (1976). Airborne litterfall as a source of organic matter in lakes1. *Limnology and Oceanography*, 21(2), 253-258. <https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.2.0253>
- Gounand, I., Harvey, E., Ganesanandamoorthy, P., & Altermatt, F. (2017). Subsidies mediate interactions between communities across space. *Oikos*, 126, 972-979. <https://doi.org/10.1111/oik.03922>
- Gounand, I., Harvey, E., Little, C. J., & Altermatt, F. (2017). Meta-Ecosystems 2.0 : Rooting the Theory into the Field. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(1), 36-46. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.10.006>
- Gounand, I., Little, C. J., Harvey, E., & Altermatt, F. (2018). Cross-ecosystem carbon flows connecting ecosystems worldwide. *Nature Communications*, 9(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07238-2>

- Gounand, I., Little, C. J., Harvey, E., & Altermatt, F. (2020). Global quantitative synthesis of ecosystem functioning across climatic zones and ecosystem types. *Global Ecology and Biogeography*, 29(7), 1139-1176. <https://doi.org/10.1111/geb.13093>
- Gravel, D., Guichard, F., Loreau, M., & Mouquet, N. (2010). Source and sink dynamics in meta-ecosystems. *Ecology*, 91(7), 2172-2184. <https://doi.org/10.1890/09-0843.1>
- Harvey, E., Gounand, I., Little, C. J., Fronhofer, E. A., & Altermatt, F. (2017). Upstream trophic structure modulates downstream community dynamics via resource subsidies. *Ecology and Evolution*, 7(15), 5724-5731. <https://doi.org/10.1002/ece3.3144>
- Harvey, E., Gounand, I., Ward, C. L., & Altermatt, F. (2016). Bridging ecology and conservation : From ecological networks to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology*, 54, 371-379. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12769>
- Heino, J. (2005). Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology*, 50(9), 1578-1587. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01418.x>
- 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>
- Hirama, F., Urabe, J., Doi, H., Kazama, T., Noguchi, T., Tappenbeck, T. H., Katano, I., Yamamichi, M., Yoshida, T., & Elser, J. J. (2022). Terrigenous subsidies in lakes support zooplankton

- production mainly via a green food chain and not the brown food chain. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2022.956819>
- Ishiwatari, R., & Uzaki, M. (1987). Diagenetic changes of lignin compounds in a more than 0.6 million-year-old lacustrine sediment (Lake Biwa, Japan). *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 51(2), 321-328. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(87\)90244-4](https://doi.org/10.1016/0016-7037(87)90244-4)
- Jacobsen, D. (2008). Low oxygen pressure as a driving factor for the altitudinal decline in taxon richness of stream macroinvertebrates. *Oecologia*, 154(4), 795-807. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0877-x>
- Jones, C., Somers, K. M., Craig, B., & Reynoldson, T. B. (2007). *Ontario Benthos Biomonitoring Network : Protocol manual*. Dorset Environmental Science Centre.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology* (3rd edition). Elsevier.
- Little, C. J., & Altermatt, F. (2018). Landscape configuration alters spatial arrangement of terrestrial-aquatic subsidies in headwater streams. *Landscape Ecology*, 33(9), 1519-1531. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0678-0>
- Marcarelli, A. M., Baxter, C. V., Mineau, M. M., & Hall Jr., R. O. (2011). Quantity and quality : Unifying food web and ecosystem perspectives on the role of resource subsidies in freshwaters. *Ecology*, 92(6), 1215-1225. <https://doi.org/10.1890/10-2240.1>
- McCann, K. S., Cazelles, K., MacDougall, A. S., Fussmann, G. F., Bieg, C., Cristescu, M., Fryxell, J. M., Gellner, G., Lapointe, B., & Gonzalez, A. (2021). Landscape modification and nutrient-driven instability at a distance. *Ecology Letters*, 24(3), 398-414. <https://doi.org/10.1111/ele.13644>

- Merritt, R. W., Cummins, K. W., & Berg, M. B. (2009). *An introduction to the aquatic insects of North America* (4th éd.). Kendall/Hunt Publishing Company.
- Moisan, J. (2010). *Guide d'identification des principaux macroinvertébrés benthiques d'eau douce du Québec 2010—Surveillance volontaire des cours d'eau peu profonds*. Ministère du développement durable, de l'environnement et des parcs.
- Murphy, J., & Riley, J. P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, 27, 31-36. [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(00\)88444-5](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5)
- Oksanen, J. (2020). *Design decisions and implementation details in vegan*. 10.
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M. D., Durand, S., ... Weedon, J. (2022). *vegan : Community Ecology Package* (2.6-2). <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Polis, G. A., Anderson, W. B., & Holt, R. D. (1997). Toward an Integration of Landscape and Food Web Ecology : The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 289-316. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289>
- Polis, G. A., & Strong, D. R. (1996). Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist*, 147(5), 813-846. <https://doi.org/10.1086/285880>
- Prahl, F. G., Ertel, J. R., Goni, M. A., Sparrow, M. A., & Eversmeyer, B. (1994). Terrestrial organic carbon contributions to sediments on the Washington margin. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58(14), 3035-3048. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(94\)90177-5](https://doi.org/10.1016/0016-7037(94)90177-5)

- Prairie, Y. T. (2008). Carbocentric limnology : Looking back, looking forward. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(3), 543-548. <https://doi.org/10.1139/f08-011>
- Richardson, J. S., & Sato, T. (2015). Resource subsidy flows across freshwater–terrestrial boundaries and influence on processes linking adjacent ecosystems. *Ecohydrology*, 8(3), 406-415. <https://doi.org/10.1002/eco.1488>
- Scharnweber, K., Syväranta, J., Hilt, S., Brauns, M., Vanni, M. J., Brothers, S., Köhler, J., Knežević-Jarić, J., & Mehner, T. (2014). Whole-lake experiments reveal the fate of terrestrial particulate organic carbon in benthic food webs of shallow lakes. *Ecology*, 95(6), 1496-1505. <https://doi.org/10.1890/13-0390.1>
- Sitters, J., Atkinson, C. L., Guelzow, N., Kelly, P., & Sullivan, L. L. (2015). Spatial stoichiometry : Cross-ecosystem material flows and their impact on recipient ecosystems and organisms. *Oikos*, 124(7), 920-930. <https://doi.org/10.1111/oik.02392>
- Tanentzap, A. J., Kielstra, B. W., Wilkinson, G. M., Berggren, M., Craig, N., del Giorgio, P. A., Grey, J., Gunn, J. M., Jones, S. E., Karlsson, J., Solomon, C. T., & Pace, M. L. (2017). Terrestrial support of lake food webs : Synthesis reveals controls over cross-ecosystem resource use. *Science Advances*, 3(3), e1601765. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1601765>
- Wallace, J. B., Eggert, S. L., Meyer, J. L., & Webster, J. R. (1997). Multiple Trophic Levels of a Forest Stream Linked to Terrestrial Litter Inputs. *Science*, 277(5322), 102-104. <https://doi.org/10.1126/science.277.5322.102>
- Wetzel, R. G. (2001). *Limnology : Lake and River Ecosystems* (3rd edition). Academic Press.

Wilson, B., Braithwaite, A., & Brian Pyatt, F. (2005). An evaluation of procedures for the digestion of soils and vegetation from areas with metalliferous pollution. *Toxicological & Environmental Chemistry*, 87(3), 335-344. <https://doi.org/10.1080/02772240500165570>

Yang, L. H., Bastow, J. L., Spence, K. O., & Wright, A. N. (2008). What Can We Learn from Resource Pulses. *Ecology*, 89(3), 621-634. <https://doi.org/10.1890/07-0175.1>

Zhang, Y., & Richardson, J. S. (2011). Contrasting effects of cross-ecosystem subsidies and predation on benthic invertebrates in two Pacific coastal streams. *Aquatic Sciences*, 73(1), 53-62. <https://doi.org/10.1007/s00027-010-0159-2>

Chapitre 4 : Discussion

Dans le cadre de ce mémoire, je vais tenter d'interpréter les résultats du Chapitre 3. À travers ces interprétations, je présenterai également des résultats exploratoires et préliminaires qui ne sont pas présentés dans le chapitre 3, mais qui me semblent pertinents pour comprendre les dynamiques observées (ces résultats sont présentés dans l'Annexe A). Je vais d'abord présenter une interprétation générale des résultats présentés au chapitre 3 et de l'importance relative de la qualité des subsides particulière. Ensuite, je vais discuter de la variation temporelle des communautés et de la variation annuelle des subsides particuliers. Je terminerai avec les conclusions générales de mon projet, avant d'ouvrir sur les implications de cette recherche en méta-écologie et quelques questions qui sont ressorties de mes résultats ou restées sans réponse.

Importance relative de la qualité des subsides

Les données que nous avons amassées couvrent 7 lacs, échantillonnés à trois reprises, et plus de 19 000 invertébrés. La taille des lacs varie de 606 à 6 162 mètres de périmètre et ayant de 1 jusqu'à 5 connexions hydriques à d'autres lacs. Deux autres lacs (Mélèze et Grenouille) sont plus petits et plus isolés, mais ont été retirés des campagnes d'été et d'automne en raison de difficultés logistiques. La masse moyenne de subsides de feuilles reçus varie entre 1,61g/m² (Lac Rond) et 24,8g/m² (Lac Albert), mais n'est associée à l'abondance d'aucun groupe fonctionnel. Le tableau A1 présente sommairement les différents lacs et leur communauté. Entre l'échantillonnage de printemps et d'été, trois lacs ont connu des baisses d'abondance, deux ont connu des hausses et deux ont maintenu des abondances similaires. Les lacs les plus grands sont ceux dont l'abondance a le moins varié en cours de saison : Albert (6 162m, -0,3%), Croche (4 342m, -3,0%) et Long (4 140m, +11,7%). À l'inverse, les lacs ayant connu les plus fortes variations sont les lacs Rond (-69%, diminutions majeures de *Chironomidae* et *Caenidae*) et Triton (+71%, augmentations importantes chez *Chironomidae* et *Isopoda*) qui sont les plus petits (606 et 674 mètres, respectivement). Si l'on compare les subsides particuliers de feuilles qu'ont reçus ces petits lacs, le contraste est aussi fort. Le lac Rond n'a reçu que 1,61g/m² alors que le Triton a reçu 22,8g/m². Les trois lacs ayant connu des baisses d'abondance entre l'échantillonnage de printemps et d'été ont tous reçu en moyenne moins de 5g de feuilles par m² sur leur site, les quatre autres ont reçu plus de 20g/m². Ces communautés (Rond, Noir et Cromwell) ont

probablement épuisé les ressources allochtones rapidement et/ou en sont peut-être plus dépendantes que dans d'autres lacs. Des travaux par Pace et al. (2007) suggéraient que les plus petits lacs sont plus dépendants des ressources allochtones pour le maintien de leur processus écologiques (toutefois, il n'était question que des communautés pélagiques) et des travaux en ruisseaux ont montré que la biomasse de subsides joue un rôle important sur la stabilité, diversité et l'abondance des communautés d'invertébrés (Wallace et al., 1997, 2015).

La recherche a été conduite en milieu naturel pour établir une première base de connaissances de l'importance des subsides particuliers terrestres, et de leur variation stœchiométrique, en milieux lacustres dans un contexte d'influence humaine limitée. La comparaison des modèles db-RDA supporte nos attentes initiales que la stœchiométrie des subsides particuliers terrestres influencerait la composition des communautés. Cependant, elle suggère aussi que cet effet est secondaire à l'influence de la qualité de l'eau et des métriques de connectivité latérale et longitudinale. Parmi les modèles uni-dimensionnels (une catégorie de variables, voir Tableau A2) le modèle n'incluant que les variables de qualité de l'eau présente le meilleur R^2 -ajusté ($0,330_{\text{Fonction}}$ ou $0,259_{\text{Taxonomie}}$). L'ajout des variables de stœchiométrie n'ajoute pas autant que les variables spatiales considérant les R^2 -ajusté de ces trois autres modèles uni-dimensionnels. Cela souligne l'importance de considérer l'espace lorsqu'on étudie les communautés (et méta-communautés). Ultimement, le modèle le plus complet est celui qui explique le mieux la variation autant des groupes fonctionnels que des groupes taxonomiques (R^2 -ajustés = $0,644_{\text{F}}$ et $0,498_{\text{T}}$). Le patron est similaire dans les deux cas (diversité fonctionnelle et diversité taxonomique), la différence majeure étant que de façon générale les R^2 -ajustés sont plus élevés à travers la comparaison des modèles de diversité fonctionnelle. Les exceptions à ce patron sont les modèles 1 (subsides terrestres) et 3 (connectivité latérale) qui présentent des R^2 plus grands à travers la comparaison des modèles de diversité taxonomiques. La différence se transmet aussi dans quelques modèles plus complexes qui incluent ces deux catégories. Nous avons contraint les deux modèles complets à un test marginal pour identifier les variables vraisemblablement les plus importantes à la détermination des communautés. Le test a identifié le ratio N:P des sédiments (d'origine terrestre), la turbidité, la conductance spécifique, le ratio périmètre:aire et le nombre de connexions hydriques comme étant les variables significatives dans le cas du modèle de diversité fonctionnelle. Dans le cas du modèle de diversité taxonomique, le test a identifié la saison, les ratios C:N/N:P des sédiments, la turbidité, la conductance spécifique, le ratio périmètre:aire du lac et le nombre de connexions du lac. La saison d'échantillonnage semble être importante seulement dans le cas de la diversité taxonomique,

alors qu'elle ne l'est pas, ou moins, dans le cas de la diversité fonctionnelle (une PERMANOVA a montré la même chose). Plusieurs des organismes collectés sont des insectes qui ont un stade larvaire aquatique et un stade adulte volant (C. Jones et al., 2007; Merritt & Cummins, 2008). Les espèces ont des patrons (et/ou rythmes) d'émergence qui leur sont propres (Corbet, 1964; McLaughlin & Harris, 1990), il n'est pas surprenant d'observer un changement entre les deux collectes, toutefois cette variation temporelle contient peut-être beaucoup de redondance fonctionnelle.

Les figures d'ordinations, ont été construites en utilisant les modèles de db-RDA expliquant le mieux la variation des matrices de diversité fonctionnelle (Figure 1, R^2 -ajusté=0,644) et taxonomique (R^2 -ajusté=0,498). La figure 1 (Fonction) montre que les axes principaux de l'ordination expliquent plus de 75% de la variation (CAP1=52,05% et CAP2=25,58%, total=77,63%). Parmi les corrélations suggérées par l'ordination, plusieurs se sont conservées lorsque les variables étaient comparées directement l'une à l'autre avec de simples régressions. C'est le cas de l'abondance de brouteurs qui est bien corrélée à la valeur de conductance spécifique de l'eau ($R^2=0,48$, Figure 2). Cette forte corrélation est probablement liée à la présence plus importante d'ions (notamment d'ions calcium) à certains sites qui est cruciale à la formation des carapaces des gastéropodes (le principal taxon constituant le groupe des brouteurs dans nos échantillons). Bien que la primauté du calcium dans la distribution et abondance des escargots est contestée, il demeure un facteur important (voir Lodge et al., 1987). La conductance spécifique a été associée au succès d'espèces ailleurs dans le monde (Herbst et al., 2008; Sturm, 2016). Notons que les valeurs de conductance spécifique sur les lacs de la station sont relativement basses, entre 10,87 et 41,23 uS/cm. L'abondance des prédateurs aux sites est corrélée avec la stœchiométrie des sédiments. Leur abondance est associée négativement au ratio C:N ($R^2=0,29$, Figure 2) et au ratio N:P ($R^2=0,25$, Figure 2) des sédiments. Le ratio C:N des stocks de sédiments échantillonnés (entre 21:1 et 61:1, médiane=35:1) suggère que la majorité de ceux-ci sont d'origine terrestre, la matière d'origine aquatique ayant généralement un ratio sous 15:1 (Ishiwatari & Uzaki, 1987; R. I. Jones, 1992; Kahlert, 1998; Perdue & Koprivnjak, 2007; Prahl et al., 1994; Wilkinson et al., 2013).

Dans le cas de la structure taxonomique des communautés, les axes principaux de l'ordination expliquent une proportion moins grande (CAP1=31,66%, CAP2=22,93%, total=54,59%) mais tout de même une majorité de la variation. L'association de vecteurs suggère des corrélations entre : l'abondance de gastropodes et la conductance spécifique ($R^2=0,36$ (*Planorbidae*), $R^2=0,49$ (*Gastropodes UnID*), Figure A3); l'abondance de *Chironomidae* et le ratio C:N des subsides de feuilles ($R^2=0,12$;

Figure A3); l'abondance de *Caenidae* et le ratio N:P des sédiments ($R^2=0,12$; Figure A1) qui sont aussi apparente lorsque comparées en relations directes. D'autres associations sont peu claires lorsque isolées : *Isopoda*-C:N des sédiments; *Caenidae*-Connectivité longitudinale; *Ostracoda*-pH.

L'analyse du contenu phosphore nous a permis d'établir des concentrations dans chacun des échantillons de sédiments et de feuilles que nous avons collectés. Pour les modèles multivariés, cette concentration a été transformée en ratio N:P et nous avons choisi d'écarter la mesure de concentration par souci de colinéarité des variables explicatives (notamment [P] et N:P ; Dormann et al., 2013). En revanche, la concentration en phosphore est corrélée à des variations d'abondance de certains groupes fonctionnels et taxonomiques. Notamment, l'augmentation de la concentration phosphore dans les sédiments est associée à une baisse de l'abondance des déchetiques ($R^2=0,12$; Figure S1), une hausse de l'abondance des prédateurs ($R^2=0,44$; Figure S1) et une hausse de l'abondance de collecteurs ($R^2=0,3$; Figure S1). Une augmentation de la concentration phosphore dans les subsides annuels de feuilles est aussi associée à une diminution de l'abondance de collecteurs ($R^2=0,11$; Figure S1). L'abondance des collecteurs serait donc liée différemment aux intrants récents qu'aux ressources terrestres accumulées. Cela suggère que le "nouveau" phosphore (feuilles) et le "vieux" phosphore (sédiments) n'est pas traité de la même façon dans le système, c'est aussi ce que des travaux récents ont révélé (Hirama et al., 2022). Sans surprise, les abondances de *Chironomidae* suivent la tendance des collecteurs (constituant une grosse partie de ce groupe fonctionnel), associées positivement à la concentration du phosphore dans les sédiments ($R^2=0,34$; Figure A2) et négativement à la concentration dans les nouvelles feuilles ($R^2=0,17$; Figure A2). L'abondance de *Caenidae* est aussi associée positivement à la concentration du phosphore dans les sédiments ($R^2=0,2$; Figure A2), tout comme l'abondance de *Gastropoda* ($R^2=0,14$), *Annelida* ($R^2=0,17$) et de *Acari* ($R^2=0,29$; Figure A2). L'abondance de *Isopoda*, quant à elle, est associée négativement à la concentration du phosphore dans les sédiments ($R^2=0,11$). L'apparente association entre l'abondance des prédateurs et la qualité d'une ressource dont elle ne se nourrit pas, est peut-être le résultat d'une abondance accrue de proies potentielles – *Chironomidae*, *Caenidae*, *Acari* et autres – dont l'abondance est aussi associée positivement à la concentration de phosphore dans les sédiments. Cette association suggère qu'un effet de cascade trophique pourrait être modulé à la fois par la stœchiométrie de la matière particulaire reçue, ainsi que par l'abondance du flux de feuilles (Wallace et al., 1997).

Les modèles linéaires de richesse taxonomique n'ont rien montré de pertinent, il semblerait qu'aucune des variables considérées lors de cette étude ne permet de modéliser cette variation. Le

modèle présentant le meilleur (i.e. plus bas) AICc est le modèle nul. Il est probable que les variables considérées ici n'influencent pas la ponte des insectes et que la richesse en espèces soit plus influencée par la capacité de dispersion des adultes que par un choix de ceux-ci (quoique certains odonates pourraient sélectionner des sites en réponse à des stimuli sensoriels, voir Frati et al., 2016). C'est possible que pour cette raison la richesse taxonomique varie peu à petite échelle si toutes les espèces présentent régionalement ont les mêmes opportunités et sont toutes limitées similairement dans leur dispersion. Il est possible alors que les facteurs locaux de qualité de l'eau et de qualité des subsides influencent donc plutôt les performances de chaque espèce en fonction de leur niche écologique et jouent sur les abondances relatives et l'équitabilité, plutôt que la richesse.

La comparaison des modèles linéaires de diversité (indice de Shannon-Wiener, Tableau 1) montre que la qualité de l'eau est centrale à l'estimation de la diversité, comme pour la détermination de la communauté. Le meilleur AICc (i.e. le plus bas) a été obtenu par le modèle 8 qui combine les variables de qualité de l'eau avec le ratio Périmètre:Aire du lac. Une analyse de variance a permis d'identifier le pH, la turbidité et la ratio Périmètre:Aire comme étant les variables les plus significatives. Lorsque mise en relation ces variables ont des coefficients de corrélation R^2 de 0,084, 0,21 et 0,13 respectivement avec les valeurs de l'indice (Figure 3). Ces variables sont similairement corrélées à la variation du evenness ($R^2=0,12$ (pH), 0,24 (Turbidité) et 0,16 (ratio Per:Aire)), mais pas à la richesse taxonomique ($R^2= 0,0026$, 0,045 et 0,019). La difficulté de l'échantillonnage a limité le nombre de lac que nous avons pu inclure, mais à travers notre petit échantillon, il semble que la diversité- α (locale) et diversité- γ (lac) augmente avec la taille des lacs (Figure A3).

Lors de la conceptualisation du projet, nous pensions pouvoir observer une plus grande diversité dans les communautés recevant des subsides de meilleure qualité nutritive (estimée par leur ratios C:N:P). Cette relation n'est pas ressortie clairement des modèles linéaires que nous avons produits. La stœchiométrie des subsides n'est pas apparue comme un prédicteur important de l'indice de diversité Shannon-Wiener (voir Tableau 1). Toutefois, une hausse de la concentration en phosphore des subsides de feuilles est associée à un indice de diversité- α plus élevé ($R^2=0,21$). La diversité- γ des lacs semble aussi être fortement associée à la qualité moyenne (portions azote et concentration phosphore) des subsides reçus ($R^2=0,4_{Azote}$ et $0,7_{Phosphore}$, voir Figure A4). Une diversité- α d'invertébrés plus haute est aussi associée à une diversité de feuilles plus grande dans les subsides ($R^2=0,14$, Figure A5).

Variations temporelles

Tôt dans l'exploration des communautés échantillonnées, nous avons construit des nMDS pour visualiser les variations à travers les sites. Cette analyse permet d'explorer facilement la variation à travers les communautés. Notre échantillonnage était divisé en deux campagnes pour tenter de capturer la variation temporelle que subissent ces communautés au fil de la saison de croissance et d'émergence. La figure A6 montre les NMDS conduites sur chacune de ces campagnes, en utilisant d'un côté la matrice de groupes taxonomiques (79 groupes) et de l'autre la matrice de groupes fonctionnels (7 groupes). La dispersion des sites (diversité- β) au sein des lacs est la même (p -value=0,349_{Fonction} et 0,357_{Taxonomie}), mais les centroïdes (le 'site moyen' du lac) sont distincts d'un lac à l'autre (p -value=0,0001_{Fonction} et 0,0001_{Taxonomie}). En comparant ces ordinations (Printemps vs. Été et Fonction vs. Taxonomie), on peut noter des similitudes. Le lac Rond se démarque des autres lacs, on le voit en marge du nuage de points. En été, ses sites sont très loin l'un de l'autre et aussi très loin des tous les autres sites, dénotant qu'ils sont tous les deux parmi les sites uniques de l'échantillon à cette saison. Le lac Noir, apparaît aussi en marge sur toutes les ordinations, ses sites sont généralement plus similaires entre eux qu'avec des sites d'autres lacs. Nous notons que d'un point de vue fonctionnel, les sites du lac Noir semblent se distinguer de façon plus importante en été.

Cette apparente unicité des lacs Rond et Noir pourrait peut-être s'expliquer par leur position dans le bassin-versant. Ces deux lacs sont des branches du bassin-versant isolées du reste de l'échantillon. Le lac Rond est un ancien réservoir de castor et n'a aucun tributaire direct. Il se vide dans le Cromwell via un milieu humide arboré. Le lac Noir n'a aucune connexion directe au reste des lacs étudiés, se vidant dans le lac Corriveau que nous n'avons pas pu échantillonner (étant donné le retrait du lac Corriveau, le lac Noir se trouve être dans un bassin-versant différent de tous les autres lacs.). Un regard plus approfondi sur les données révèle que les communautés des lacs Rond et Noir sont différentes de celles des autres lacs. Les échantillons des lacs Rond et Noir contiennent systématiquement moins d'isopodes, d'amphipodes, d'ostracodes et de gastéropodes que l'échantillon moyen, et ce, autant au printemps qu'en été. À la différence du lac Rond, les échantillons du lac Noir ont une abondance d'hydracriens systématiquement plus élevée que les autres lacs.

Les ordinations nous suggèrent aussi que les sites du lac Triton changent de façon importante d'une saison à l'autre. Autant d'un point de vue fonctionnel que taxonomique, on peut voir que les sites du lac Triton sont assez éloignés l'un de l'autre au printemps, étant donc parmi les paires aux

distances plus grandes. Cependant, en été, ces sites sont très près, étant maintenant parmi les paires les plus similaires. Les deux sites du lac Triton sont parmi les sites où nous avons collecté le plus grand nombre d'isopodes. Les isopodes sont des crustacés et n'émergent pas de l'eau au courant de l'été, contrairement à beaucoup d'insectes. L'émergence de beaucoup d'autres taxons entre les deux campagnes d'échantillonnage aurait donc augmenté et rapproché la proportion d'isopodes (30,7% à 43,8% sur Triton-1 et 7,8% à 28,1% sur Triton-2) dans ces deux sites, réduisant la prévalence des taxons qui distinguaient ces deux sites au printemps.

D'un point de vue taxonomique, les sites du lac Croche sont assez similaires entre eux d'une saison à l'autre, formant un petit polygone. Au printemps, ce polygone est clairement isolé, formant des paires inter-lacs dont les distances sont majoritairement parmi les plus grandes de l'échantillon. En été, leur position est plus centrale dans le nuage de points et les sites sont plus près des sites des lacs Cromwell et Long. Il est difficile de dire avec certitude si ce changement est causé par une transition dans les communautés du lac Croche ou par des transitions partout ailleurs. Toutefois, en comparant les sites du Croche au printemps et à l'été, on peut noter qu'à travers le lac, les variations moyennes d'abondance sont les plus grandes chez *Isopoda* (+39), *Caenidae* (-33), *Chironomidae* (-32), *Annelida* (+16). L'échantillon moyen sur le lac Croche contenant 263 individus, cette variation semble importante, représentant entre 6,1 et 14,8% (total 45,6%) de l'échantillon moyen.

Ces analyses permettent de voir que la diversité intra-lac ne change pas vraiment d'un lac à l'autre, même si les communautés ne changent pas toutes de la même façon au fil de la saison estivale. Les communautés des lacs Noir et Rond – lacs plus isolés - semblent se distinguer des celles des autres lacs.

Variation interannuelle de la qualité des subsides

Un deuxième échantillonnage de feuilles a été effectué en automne 2022. Les mêmes 23 sites ont été échantillonnés pour observer si la stœchiométrie des subsides varie annuellement. Au moment d'écrire ce paragraphe, seules les portions C et N des subsides de 2022 sont disponibles. Cependant, il est déjà possible d'observer des différences notables entre les années 2021 et 2022. La masse de subside moyenne reçue par les sites n'as pas changé globalement ($p\text{-value}=0,78$), mais la stœchiométrie varie de façon significative ($p\text{-value}=0,002$). La portion moyenne d'azote des subsides de 2021 est de

0,71% et monte à 1,16% en 2022. Cette importante variation était une surprise, mais souligne que notre choix d'inclure les sédiments (i.e. le stock de subsides passés) dans nos mesures de stœchiométrie était le bon. Il devient donc difficile d'inférer une cause directe entre la qualité des subsides annuels et la communauté du site à l'été suivant dû au décalage dans l'échantillonnage. Toutefois, les sites les plus nutritifs (i.e. teneur en azote plus élevée) en 2021 semblent, généralement, être les mêmes en 2022 ($R^2=0,5$). La variation de la portion azote pourrait être partiellement causée par une variation de la composition spécifique des subsides de feuilles. Par exemple, le site Albert-2 a reçu 11,941g en 2021 puis 11,830g en 2022. Le subside de 2021 était dominé par les aiguilles de pin blanc (*Pinus strobus*, 10,27g), alors que le subside de 2022 est dominé par les feuilles d'érable rouge (*Acer rubrum*, 9,5g ; voir tableau A3, Annexe A). C'est l'un des sites où la variation de stœchiométrie est flagrante, la portion azote y passe de 0,74% en 2021 à 1,58% en 2022. La rive de ce site est dominée par des pins blancs, les feuilles d'érable auraient donc été transportées par le vent. Les travaux de Ferrari et Sugita (1996) ont montré que les aiguilles de pruche (*Tsuga canadensis* - un conifère) se dispersent moins que les feuilles des trois essences de feuillus considérées par leur travaux (*Acer saccharum*, *Betula alleghaniensis* et *Tilia americana*). La forme et la densité des aiguilles de conifère, augmentent probablement leur vitesse de chute, ce qui entraîne une dispersion plus limitée de leur litière de feuilles (Kanasashi & Hattori, 2011; Nickmans et al., 2019) Cependant, aucune corrélation n'a pu être établie entre la variation de feuillus dans les subsides et leur contenu en azote. Et l'étude du tableau A3, indique que la stœchiométrie peut avoir changé sans que la composition spécifique n'ait changé. Exemple : le site Rond-1 où la portion azote est passé de 0,42 à 1,76% alors que les deux échantillons sont dominés par *Thuja occidentalis* En comparant les données météorologiques pour la région (Environnement et Ressources Naturelles Canada, 2023), on observe très peu de variations entre les mois d'octobre 2021 et 2022. Il est possible que la synchronisation des épisodes météorologiques avec la chute des feuilles ait été différente en 2022, mais nous n'avons malheureusement pas cette information. Il y a donc une variation spatio-temporelle de la qualité des subsides qui pourrait faire en sorte que même dans un paysage relativement homogène, de fortes fluctuations pourraient être observées d'une année à l'autre et potentiellement avoir un impact important sur la structure et le fonctionnement des communautés benthiques de la zone littorale des lacs. Cet aspect temporel des échanges entre écosystèmes est connu théoriquement, mais très peu documenté empiriquement. Il serait donc avantageux de considérer l'établissement des suivis temporel de ces flux entre écosystèmes.

Conclusion

Globalement, les résultats montrent une forte dépendance au contexte. La taille des lacs, leur isolation et leurs caractéristiques spatiales semblent être très importantes dans la modulation des communautés, leur réponse aux facteurs locaux de qualité de l'eau et à leur réponse aux intrants d'origines terrestres. Bien que le rôle de la stœchiométrie des subsides semble jouer un rôle secondaire dans la détermination des communautés, celle-ci n'est pas sans conséquences. Ce projet a été conduit en milieu naturel dans un paysage non perturbé et plutôt homogène en termes de couvert forestier. Il est probable qu'un gradient plus important de la qualité nutritive (i.e. stœchiométrie) pourrait entraîner des variations notables dans la communauté benthique. Par exemple, l'abondance de *Chironomidae* variait en fonction de la concentration de phosphore dans les subsides ($R^2=0.17$). Ces espèces qui jouent le rôle de collecteur et peuvent influencer le fonctionnement des écosystèmes lacustres en participant activement à la dégradation de la matière organique sédimentaire et en circulant d'importante quantité de carbone, azote et phosphore vers des niveaux trophiques supérieurs et vers l'écosystème terrestre (Dévai, 1990). Si la végétation riveraine d'un site était amenée à changer drastiquement, quelques indices comme l'apparente relation entre la diversité de feuilles et d'invertébrés suggèrent que la modification des subsides terrestres entraînerait des changements dans la structure des communautés littorales benthiques. La stœchiométrie des subsides de feuilles est associée à l'abondance de plusieurs groupes taxonomiques et fonctionnels, mais ce projet ne présente qu'un portrait limité temporellement. La variabilité annuelle des subsides étant plus grande que nous l'avions initialement estimée, l'étude de ces interactions et échanges sur une période prolongée (i.e. plusieurs cycles de croissance et chute de feuilles, etc. permettrait d'éclaircir davantage l'importance relative des subsides particuliers pour les communautés benthiques. Plus de travaux seront nécessaires pour déterminer avec certitudes l'effet direct de la qualité et/ou l'identité des feuilles sur les communautés benthiques, mais les résultats présentés ici suggèrent que celui-ci serait secondaire à l'influence des facteurs locaux liés à la qualité de l'eau.

Au début du projet, nous avons émis quelques prédictions vis-à-vis des résultats. Nos résultats supportent notre prédiction que la diversité- γ et β serait positivement associée à la taille des lacs. Les milieux ayant reçu des subsides de meilleure qualité présentaient de meilleurs indices de diversité. Une plus grande diversité de feuilles est aussi associée positivement à une plus grande diversité d'invertébrés benthiques. Les lacs de plus grande taille semblent être moins dépendants des subsides

particulaires de feuilles que les petits lacs dans notre échantillon. Toutefois, la taille des lacs ne semble pas jouer sur la variation intra-lac de qualité des subsides.

Ce projet de recherche ouvre la porte à une vision intégrative de la gestion des écosystèmes et à la recherche sur les échanges d'énergie entre les systèmes terrestres et d'eaux douces. Les milieux riverains (de même que côtiers) sont la cible de nombreux efforts de conservation et de restauration. Généralement, on restaure ces milieux pour limiter l'érosion riveraine ou tamponner les rejets d'engrais dans les milieux aquatiques (souvent blâmés pour l'éclosion de cyanobactéries et l'eutrophisation des plans d'eau). Il semblerait que de tels travaux puissent aussi impacter les communautés littorales benthiques s'ils modifient les exportations du milieu riverain vers le benthos littoral. Si le type de subside et la qualité nutritive importe, alors les milieux riverains n'ont pas tous la même influence sur le milieu aquatique. À termes, mieux comprendre les interactions entre ces deux milieux permettra de A) mieux choisir le modèle de communauté riveraine à établir/restaurer pour favoriser une plus grande diversité (ou mieux intégrer le littoral restauré à la méta-communauté du plan d'eau); et B) de mieux cibler les zones critiques autour d'un lac en considérant une vision méta-système qui pourrait intégrer les dynamiques de méta-communautés aquatiques dans le choix de zone riveraine à protéger.

Les questions soulevées par les résultats et réflexions qui ont accompagné ces travaux sont nombreuses. Parmi celles-ci, il apparaît important de comprendre comment (i.e. dans quelle mesure) est-ce que les subsides particuliers varient annuellement. Nous n'avons pu échantillonner les sites que deux années. Est-ce que l'importante variation interannuelle de composition spécifique que nous avons observée est standard ou est-elle le résultat de l'incidence simultanée d'un événement météorologique avec un événement de chute de feuilles ? Est-ce que les communautés benthiques varient annuellement de la même façon que les subsides des feuilles qu'elles reçoivent ? Cela soulève aussi la question de la synchronisation. L'effet des subsides particuliers demeure-t-il le même lorsqu'une masse de feuilles intègrent le milieu benthique sur une échelle de temps différente ? Certaines de ces questions nécessiteraient une étude longitudinale des communautés benthiques et de leurs subsides, mais des études expérimentales pourraient aussi aider à éclaircir les relations entre l'écosystème forestier et lacustre.

Bibliographie

- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C., & Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity : A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, *14*(1), 19-28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Bartels, P., Cucherousset, J., Steger, K., Eklöv, P., Tranvik, L. J., & Hillebrand, H. (2012). Reciprocal subsidies between freshwater and terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics. *Ecology*, *93*(5), 1173-1182. <https://doi.org/10.1890/11-1210.1>
- Barton, D. (1996). The use of Percent Model Affinity to assess the effects of agriculture on benthic invertebrate communities in headwater streams of southern Ontario, Canada. *Freshwater Biology*, *36*(2), 397-410. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1996.00053.x>
- Benke, A. C., Huryn, A. D., Smock, L. A., & Wallace, J. B. (1999). Length-Mass Relationships for Freshwater Macroinvertebrates in North America with Particular Reference to the Southeastern United States. *Journal of the North American Benthological Society*, *18*(3), 308-343. <https://doi.org/10.2307/1468447>
- Canham, C. D., Pace, M. L., Papaik, M. J., Primack, A. G. B., Roy, K. M., Maranger, R. J., Curran, R. P., & Spada, D. M. (2004). A Spatially Explicit Watershed-Scale Analysis of Dissolved Organic Carbon in Adirondack Lakes. *Ecological Applications*, *14*(3), 839-854. <https://doi.org/10.1890/02-5271>

- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, *333*(6045), 1024-1026.
<https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Cole, J. J., Carpenter, S. R., Pace, M. L., Van de Bogert, M. C., Kitchell, J. L., & Hodgson, J. R. (2006). Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecology Letters*, *9*(5), 558-568. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00898.x>
- Collins, S. F., Baxter, C. V., Marcarelli, A. M., Felicetti, L., Florin, S., Wipfli, M. S., & Servheen, G. (2020). Reverberating effects of resource exchanges in stream–riparian food webs. *Oecologia*, *192*(1), 179-189. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04574-y>
- Collins, S. M., Kohler, T. J., Thomas, S. A., Fetzer, W. W., & Flecker, A. S. (2016). The importance of terrestrial subsidies in stream food webs varies along a stream size gradient. *Oikos*, *125*(5), 674-685. <https://doi.org/10.1111/oik.02713>
- Corbet, P. S. (1964). Temporal Patterns of Emergence in Aquatic Insects. *The Canadian Entomologist*, *96*(1-2), 264-279. <https://doi.org/10.4039/Ent96264-1>
- Dévai, G. (1990). Ecological background and importance of the change of chironomid fauna (Diptera : Chironomidae) in shallow Lake Balaton. *Hydrobiologia*, *191*(1), 189-198.
<https://doi.org/10.1007/BF00026052>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity : A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, *36*(1), 27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>

Environnement et Ressources Naturelles Canada (2023); www.climat.meteo.gc.ca

Ferrari, J. B., & Sugita, S. (1996). A spatially explicit model of leaf litter fall in hemlock–hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(11), 1905-1913. <https://doi.org/10.1139/x26-215>

France, R. I., & Peters, R. H. (1995). Predictive Model of the Effects on Lake Metabolism of Decreased Airborne Litterfall through Riparian Deforestation. *Conservation Biology*, 9(6), 1578-1586. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09061578.x>

Frati, F., Piersanti, S., Rebora, M., & Salerno, G. (2016). Volatile cues can drive the oviposition behavior in Odonata. *Journal of Insect Physiology*, 91-92, 34-38. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.06.007>

Gasith, A., & Hosier, A. D. (1976). Airborne litterfall as a source of organic matter in lakes. *Limnology and Oceanography*, 21(2), 253-258. <https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.2.0253>

Gonçalves, J. F., Couceiro, S. R. M., Rezende, R. S., Martins, R. T., Ottoni-Boldrini, B. M. P., Campos, C. M., Silva, J. O., & Hamada, N. (2017). Factors controlling leaf litter breakdown in Amazonian streams. *Hydrobiologia*, 792(1), 195-207. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3056-4>

Gounand, I., Harvey, E., Ganesanandamoorthy, P., & Altermatt, F. (2017). Subsidies mediate interactions between communities across space. *Oikos*, 126, 972-979. <https://doi.org/10.1111/oik.03922>

Gounand, I., Harvey, E., Little, C. J., & Altermatt, F. (2017). Meta-Ecosystems 2.0 : Rooting the Theory into the Field. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(1), 36-46. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.10.006>

- Gounand, I., Little, C. J., Harvey, E., & Altermatt, F. (2018). Cross-ecosystem carbon flows connecting ecosystems worldwide. *Nature Communications*, *9*(1), Article 1.
<https://doi.org/10.1038/s41467-018-07238-2>
- Gounand, I., Little, C. J., Harvey, E., & Altermatt, F. (2020). Global quantitative synthesis of ecosystem functioning across climatic zones and ecosystem types. *Global Ecology and Biogeography*, *29*(7), 1139-1176. <https://doi.org/10.1111/geb.13093>
- Gravel, D., Guichard, F., Loreau, M., & Mouquet, N. (2010). Source and sink dynamics in meta-ecosystems. *Ecology*, *91*(7), 2172-2184. <https://doi.org/10.1890/09-0843.1>
- Hanski, I., & Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics : Brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, *42*(1-2), 3-16. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x>
- Harvey, E., Gounand, I., Little, C. J., Fronhofer, E. A., & Altermatt, F. (2017). Upstream trophic structure modulates downstream community dynamics via resource subsidies. *Ecology and Evolution*, *7*(15), 5724-5731. <https://doi.org/10.1002/ece3.3144>
- Harvey, E., Gounand, I., Ward, C. L., & Altermatt, F. (2016). Bridging ecology and conservation : From ecological networks to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology*, *54*, 371-379.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12769>
- Heino, J. (2005). Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology*, *50*(9), 1578-1587.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01418.x>
- 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>
- Herbst, D. B., Bogan, M. T., & Lusardi, R. A. (2008). Low specific conductivity limits growth and survival of the New Zealand mud snail from the Upper Owens River, California. *Western North American Naturalist*, 68(3), 324-333. [https://doi.org/10.3398/1527-0904\(2008\)68\[324:LSCLGA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3398/1527-0904(2008)68[324:LSCLGA]2.0.CO;2)
- Hirama, F., Urabe, J., Doi, H., Kazama, T., Noguchi, T., Tappenbeck, T. H., Katano, I., Yamamichi, M., Yoshida, T., & Elser, J. J. (2022). Terrigenous subsidies in lakes support zooplankton production mainly via a green food chain and not the brown food chain. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2022.956819>
- Ishiwatari, R., & Uzaki, M. (1987). Diagenetic changes of lignin compounds in a more than 0.6 million-year-old lacustrine sediment (Lake Biwa, Japan). *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 51(2), 321-328. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(87\)90244-4](https://doi.org/10.1016/0016-7037(87)90244-4)
- Jacobsen, D. (2008). Low oxygen pressure as a driving factor for the altitudinal decline in taxon richness of stream macroinvertebrates. *Oecologia*, 154(4), 795-807. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0877-x>
- Jones, C., Somers, K. M., Craig, B., & Reynoldson, T. B. (2007). *Ontario Benthos Biomonitoring Network : Protocol manual*. Dorset Environmental Science Centre.
- Jones, R. I. (1992). The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiologia*, 229(1), 73-91. <https://doi.org/10.1007/BF00006992>
- Kahlert, M. (1998). C : N : P ratios of freshwater benthic algae. Dans C. Forsberg & K. Pettersson (Éds.), *Advances in Limnology 51 : Lake Erken—50 Years of Limnological Research* (Vol. 51, p.

105-114). E Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.

<https://www.webofscience.com/wos/woscc/full-record/WOS:000078414300007>

Kanasashi, T., & Hattori, S. (2011). Seasonal variation in leaf-litter input and leaf dispersal distances to streams : The effect of converting broadleaf riparian zones to conifer plantations in central Japan. *Hydrobiologia*, 661(1), 145-161. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0520-4>

Kaspari, M., & Powers, J. S. (2016). Biogeochemistry and Geographical Ecology : Embracing All Twenty-Five Elements Required to Build Organisms. *The American Naturalist*, 188(S1), S62-S73.

<https://doi.org/10.1086/687576>

Klemmer, A. J., Galatowitsch, M. L., & McIntosh, A. R. (2020). Cross-ecosystem bottlenecks alter reciprocal subsidies within meta-ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1929), 20200550. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0550>

Knight, T. M., McCoy, M. W., Chase, J. M., McCoy, K. A., & Holt, R. D. (2005). Trophic cascades across ecosystems. *Nature*, 437(7060), Article 7060. <https://doi.org/10.1038/nature03962>

Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology* (3rd edition). Elsevier.

Leroy, C. J., & Marks, J. C. (2006). Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 51(4), 605-617.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01512.x>

Little, C. J., & Altermatt, F. (2018). Landscape configuration alters spatial arrangement of terrestrial-aquatic subsidies in headwater streams. *Landscape Ecology*, 33(9), 1519-1531.

<https://doi.org/10.1007/s10980-018-0678-0>

- Lodge, D., Brown, K., Klosiewski, S., Stein, R., Covich, A., Leathers, B., & Bronmark, C. (1987). Distribution of Fresh-Water Snails—Spatial Scale and the Relative Importance of Physicochemical and Biotic Factors. *American Malacological Bulletin*, 5(1), 73-84.
- Loreau, M., Mouquet, N., & Holt, R. (2003). Meta-ecosystems : A theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, 6, 673-679. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00483.x>
- Marcarelli, A. M., Baxter, C. V., Mineau, M. M., & Hall Jr., R. O. (2011). Quantity and quality : Unifying food web and ecosystem perspectives on the role of resource subsidies in freshwaters. *Ecology*, 92(6), 1215-1225. <https://doi.org/10.1890/10-2240.1>
- Marczak, L. B., Thompson, R. M., & Richardson, J. S. (2007). Meta-Analysis : Trophic Level, Habitat, and Productivity Shape the Food Web Effects of Resource Subsidies. *Ecology*, 88(1), 140-148. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[140:MTLHAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[140:MTLHAP]2.0.CO;2)
- McCann, K. S., Cazelles, K., MacDougall, A. S., Fussmann, G. F., Bieg, C., Cristescu, M., Fryxell, J. M., Gellner, G., Lapointe, B., & Gonzalez, A. (2021). Landscape modification and nutrient-driven instability at a distance. *Ecology Letters*, 24(3), 398-414. <https://doi.org/10.1111/ele.13644>
- McLaughlin, D. B., & Harris, H. J. (1990). Aquatic insect emergence in two Great Lakes marshes. *Wetlands Ecology and Management*, 1(2), 111-121. <https://doi.org/10.1007/BF00177285>
- Menegotto, A., Rangel, T. F., Schrader, J., Weigelt, P., & Kreft, H. (2020). A global test of the subsidized island biogeography hypothesis. *Global Ecology and Biogeography*, 29(2), 320-330. <https://doi.org/10.1111/geb.13032>

- Merritt, R. W., Cummins, K. W., & Berg, M. B. (2009). *An introduction to the aquatic insects of North America* (4th éd.). Kendall/Hunt Publishing Company.
- Moisan, J. (2010). *Guide d'identification des principaux macroinvertébrés benthiques d'eau douce du Québec 2010—Surveillance volontaire des cours d'eau peu profonds*. Ministère du développement durable, de l'environnement et des parcs.
- Murphy, J., & Riley, J. P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, 27, 31-36. [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(00\)88444-5](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5)
- Nickmans, H., Jonard, M., Verheyen, K., & Ponette, Q. (2019). Modelling leaf dispersal and nutrient return in tree species mixtures. *Forest Ecology and Management*, 436, 68-78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.001>
- Oksanen, J. (2020). *Design decisions and implementation details in vegan*. 10.
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M. D., Durand, S., ... Weedon, J. (2022). *vegan : Community Ecology Package* (2.6-2). <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pace, M. L., Carpenter, S. R., Cole, J. J., Coloso, J. J., Kitchell, J. F., Hodgson, J. R., Middelburg, J. J., Preston, N. D., Solomon, C. T., & Weidel, B. C. (2007). Does terrestrial organic carbon subsidize the planktonic food web in a clear-water lake? *Limnology and Oceanography*, 52(5), 2177-2189. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.5.2177>

- Perdue, E. M., & Koprivnjak, J.-F. (2007). Using the C/N ratio to estimate terrigenous inputs of organic matter to aquatic environments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73(1), 65-72.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.12.021>
- Pickett, S. T. A., & Grove, J. M. (2009). Urban ecosystems : What would Tansley do? *Urban Ecosystems*, 12(1), 1-8. <https://doi.org/10.1007/s11252-008-0079-2>
- Polis, G. A., Anderson, W. B., & Holt, R. D. (1997). Toward an Integration of Landscape and Food Web Ecology : The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 289-316. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289>
- Polis, G. A., & Strong, D. R. (1996). Food Web Complexity and Community Dynamics. *The American Naturalist*, 147(5), 813-846. <https://doi.org/10.1086/285880>
- Prahl, F. G., Ertel, J. R., Goni, M. A., Sparrow, M. A., & Eversmeyer, B. (1994). Terrestrial organic carbon contributions to sediments on the Washington margin. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58(14), 3035-3048. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(94\)90177-5](https://doi.org/10.1016/0016-7037(94)90177-5)
- Prairie, Y. T. (2008). Carbocentric limnology : Looking back, looking forward. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(3), 543-548. <https://doi.org/10.1139/f08-011>
- Recalde, F. C., Breviglieri, C. P. B., & Romero, G. Q. (2020). Allochthonous aquatic subsidies alleviate predation pressure in terrestrial ecosystems. *Ecology*, 101(8), e03074.
<https://doi.org/10.1002/ecy.3074>
- Richardson, J. S., & Sato, T. (2015). Resource subsidy flows across freshwater–terrestrial boundaries and influence on processes linking adjacent ecosystems. *Ecohydrology*, 8(3), 406-415.
<https://doi.org/10.1002/eco.1488>

- Scharnweber, K., Syväranta, J., Hilt, S., Brauns, M., Vanni, M. J., Brothers, S., Köhler, J., Knežević-Jarić, J., & Mehner, T. (2014). Whole-lake experiments reveal the fate of terrestrial particulate organic carbon in benthic food webs of shallow lakes. *Ecology*, *95*(6), 1496-1505.
<https://doi.org/10.1890/13-0390.1>
- Schiesari, L., Matias, M. G., Prado, P. I., Leibold, M. A., Albert, C. H., Howeth, J. G., Leroux, S. J., Pardini, R., Siqueira, T., Brancalion, P. H. S., Cabeza, M., Coutinho, R. M., Diniz-Filho, J. A. F., Fournier, B., Lahr, D. J. G., Lewinsohn, T. M., Martins, A., Morsello, C., Peres-Neto, P. R., ... Vázquez, D. P. (2019). Towards an applied metaecology. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *17*(4), 172-181. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.11.001>
- Sitters, J., Atkinson, C. L., Guelzow, N., Kelly, P., & Sullivan, L. L. (2015). Spatial stoichiometry : Cross-ecosystem material flows and their impact on recipient ecosystems and organisms. *Oikos*, *124*(7), 920-930. <https://doi.org/10.1111/oik.02392>
- Sturm, R. (2016). Modelling ecological specificities of freshwater molluscs : The exemplary case of *Bythinella austriaca* (v. Frauenfeld, 1857) (Gastropoda, Prosobranchia). *Journal of Limnology*, *75*(3), 626-633. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1468>
- Tanentzap, A. J., Kielstra, B. W., Wilkinson, G. M., Berggren, M., Craig, N., del Giorgio, P. A., Grey, J., Gunn, J. M., Jones, S. E., Karlsson, J., Solomon, C. T., & Pace, M. L. (2017). Terrestrial support of lake food webs : Synthesis reveals controls over cross-ecosystem resource use. *Science Advances*, *3*(3), e1601765. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1601765>
- Tansley, A. G. (1935). The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology*, *16*(3), 284-307. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/1930070>

- Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., & Reece, J. B. (2016). *Campbell Biology* (11e édition). Pearson.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (2011). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
<https://doi.org/10.1139/f80-017>
- Varpe, Ø., Fiksen, Ø., & Slotte, A. (2005). Meta-ecosystems and biological energy transport from ocean to coast : The ecological importance of herring migration. *Oecologia*, 146(3), 443-451.
<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0219-9>
- Wallace, J. B., Eggert, S. L., Meyer, J. L., & Webster, J. R. (1997). Multiple Trophic Levels of a Forest Stream Linked to Terrestrial Litter Inputs. *Science*, 277(5322), 102-104.
<https://doi.org/10.1126/science.277.5322.102>
- Wallace, J. B., Eggert, S. L., Meyer, J. L., & Webster, J. R. (2015). Stream invertebrate productivity linked to forest subsidies : 37 stream-years of reference and experimental data. *Ecology*, 96(5), 1213-1228. <https://doi.org/10.1890/14-1589.1>
- Ward, N. D., Bianchi, T. S., Medeiros, P. M., Seidel, M., Richey, J. E., Keil, R. G., & Sawakuchi, H. O. (2017). Where Carbon Goes When Water Flows : Carbon Cycling across the Aquatic Continuum. *Frontiers in Marine Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00007>
- Wege, M. L., & Raveling, D. G. (1983). Factors Influencing the Timing, Distance, and Path of Migrations of Canada Geese. *The Wilson Bulletin*, 95(2), 209-221.
- Wesner, J. S. (2016). Contrasting effects of fish predation on benthic versus emerging prey : A meta-analysis. *Oecologia*, 180(4), 1205-1211. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3539-4>

- Wesner, J. S., Swanson, D. L., Dixon, M. D., Soluk, D. A., Quist, D. J., Yager, L. A., Warmbold, J. W., Oddy, E., & Seidel, T. C. (2020). Loss of Potential Aquatic-Terrestrial Subsidies Along the Missouri River Floodplain. *Ecosystems*, 23(1), 111-123. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00391-9>
- Wetzel, R. G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems* (3rd edition). Academic Press.
- Wilkinson, G. M., Pace, M. L., & Cole, J. J. (2013). Terrestrial dominance of organic matter in north temperate lakes. *Global Biogeochemical Cycles*, 27(1), 43-51. <https://doi.org/10.1029/2012GB004453>
- Wilson, B., Braithwaite, A., & Brian Pyatt, F. (2005). An evaluation of procedures for the digestion of soils and vegetation from areas with metalliferous pollution. *Toxicological & Environmental Chemistry*, 87(3), 335-344. <https://doi.org/10.1080/02772240500165570>
- Yang, L. H., Bastow, J. L., Spence, K. O., & Wright, A. N. (2008). What Can We Learn from Resource Pulses. *Ecology*, 89(3), 621-634. <https://doi.org/10.1890/07-0175.1>
- Zhang, Y., & Richardson, J. S. (2011). Contrasting effects of cross-ecosystem subsidies and predation on benthic invertebrates in two Pacific coastal streams. *Aquatic Sciences*, 73(1), 53-62. <https://doi.org/10.1007/s00027-010-0159-2>

Annexe S : Supporting Informations

Cette première annexe est l'annexe accompagnant l'article *Meta-community processes supercede leaf subsidy effect on aquatic communities in lake* lors de sa révision et éventuelle publication.

Figure S1

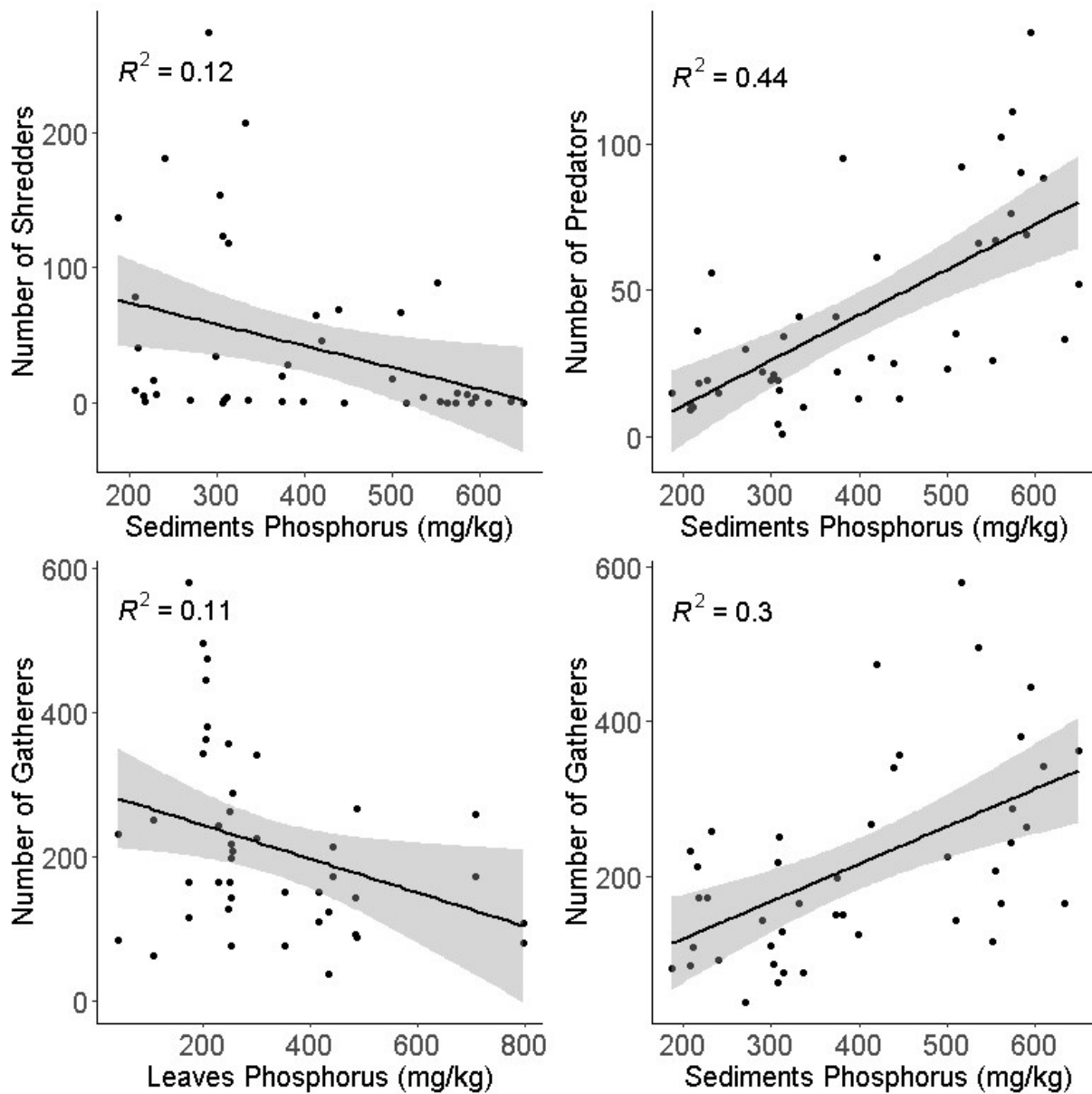


Figure S1 : Régressions simples montrant les relations linéaires de certains groupes fonctionnels avec la concentration phosphore dans le subside de feuilles ou dans les sédiments. Top-left: Shredder abundance and phosphorus concentration in sediments. Top-right: Predator abundance and phosphorus content of sediments. Bottom panels: Gatherer abundance with phosphorus concentration in leaf subsidies (left) and sediments (right).

Table S1

Table S1: Coefficients, standard errors, adjusted R² values and AICc scores for linear models of species richness.

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| Null Model | | | | | 243.0 | | |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5991 | | | | |
| Model 1 | | | | 0.06787 | 247.4 | 1.612 | 0.1812 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5784 | | | | |
| | Campaign | -0.8693 | 0.5866 | | | | |
| | Sediments C:N | -1.4133 | 0.7540 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.1862 | 0.6987 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.7618 | 0.6685 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.3104 | 0.6455 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| Model 2 | | | | 0.09172 | 248.2 | 1.707 | 0.1476 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5710 | | | | |
| | Campaign | -0.6806 | 0.7536 | | | | |
| | pH | -1.5162 | 1.0533 | | | | |
| | Conductance | 1.0957 | 0.7261 | | | | |
| | Dissolved O | 1.2877 | 1.1316 | | | | |
| | Turbidity | -0.9707 | 0.6260 | | | | |
| | ORP | -1.0203 | 0.8298 | | | | |
| Model 3 | | | | 0.02603 | 244.5 | 1.561 | 0.2224 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5913 | | | | |
| | Campaign | -0.9116 | 0.5984 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | P:A Ratio | -0.5536 | 0.5984 | | | | |
| Model 4 | | | | 0.005318 | 245.4 | 1.112 | 0.3388 |
| | Intercept | 17.39535 | 0.59754 | | | | |
| | Campaign | -0.90136 | 0.60467 | | | | |
| | Connections | 0.04281 | 0.60467 | | | | |
| Model 5 | | | | 0.04461 | 259.4 | 1.196 | 0.3299 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5856 | | | | |
| | Campaign | -0.6272 | 0.8042 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.9714 | 0.9022 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.4332 | 0.8838 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.5735 | 0.7607 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Leaves N:P | -0.2386 | 0.6728 | | | | |
| | pH | -1.2251 | 1.6002 | | | | |
| | Conductance | 0.9579 | 0.8802 | | | | |
| | Dissolved O | 0.9912 | 1.2979 | | | | |
| | Turbidity | -0.9072 | 0.6993 | | | | |
| | ORP | -0.5691 | 0.9906 | | | | |
| Model 6 | | | | 0.04346 | 250.4 | 1.318 | 0.2744 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5860 | | | | |
| | Campaign | -0.8774 | 0.5952 | | | | |
| | Sediments C:N | -1.3621 | 0.7939 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.1896 | 0.7079 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Leaves C:N | -0.6633 | 0.7952 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.3203 | 0.6553 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.1659 | 0.7021 | | | | |
| Model 7 | | | | 0.04425 | 250.4 | 1.324 | 0.2718 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5857 | | | | |
| | Campaign | -0.8632 | 0.5944 | | | | |
| | Sediments C:N | -1.3992 | 0.7650 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.1265 | 0.7363 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.8212 | 0.7068 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.3426 | 0.6628 | | | | |
| | Connections | -0.1883 | 0.6433 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| Model 8 | | | | 0.0767 | 250.9 | 1.498 | 0.2001 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5757 | | | | |
| | Campaign | -0.6184 | 0.7659 | | | | |
| | pH | -1.5577 | 1.0639 | | | | |
| | Conductance | 1.0886 | 0.7322 | | | | |
| | Dissolved O | 1.3071 | 1.1414 | | | | |
| | Turbidity | -1.0083 | 0.6339 | | | | |
| | ORP | -0.8497 | 0.8777 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.4209 | 0.6540 | | | | |
| Model 9 | | | | 0.06868 | 251.2 | 1.442 | 0.2201 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5782 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Campaign | -0.6488 | 0.7691 | | | | |
| | pH | -1.5398 | 1.0689 | | | | |
| | Conductance | 1.1248 | 0.7405 | | | | |
| | Dissolved O | 1.3143 | 1.1487 | | | | |
| | Turbidity | -1.0125 | 0.6464 | | | | |
| | ORP | -0.9656 | 0.8565 | | | | |
| | Connections | 0.2078 | 0.6286 | | | | |
| Model 10 | | | | 0.01407 | 246.5 | 1.2 | 0.3226 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5949 | | | | |
| | Campaign | -0.9108 | 0.6021 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.9351 | 0.8033 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Connections | -0.5762 | 0.8033 | | | | |
| Model 11 | | | | 0.01699 | 263.4 | 1.066 | 0.418 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5940 | | | | |
| | Campaign | -0.6322 | 0.8159 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.9511 | 0.9173 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.4491 | 0.8979 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.4021 | 0.9416 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.2662 | 0.6880 | | | | |
| | pH | -1.1487 | 1.6409 | | | | |
| | Conductance | 0.8842 | 0.9226 | | | | |
| | Dissolved O | 0.9351 | 1.3284 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Turbidity | -0.9822 | 0.7476 | | | | |
| | ORP | -0.5007 | 1.0276 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.2634 | 0.8293 | | | | |
| Model 12 | | | | 0.01677 | 263.5 | 1.065 | 0.4186 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.5941 | | | | |
| | Campaign | -0.6123 | 0.8173 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.9942 | 0.9182 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.5505 | 0.9747 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.4982 | 0.8099 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.1987 | 0.6949 | | | | |
| | pH | -1.3130 | 1.6484 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Conductance | 0.9913 | 0.8996 | | | | |
| | Dissolved O | 1.0257 | 1.3215 | | | | |
| | Turbidity | -0.9878 | 0.7564 | | | | |
| | ORP | -0.5468 | 1.0075 | | | | |
| | Connections | 0.2263 | 0.7379 | | | | |
| Model 13 | | | | 0.02731 | 253.1 | 1.168 | 0.3455 |
| | Intercept | 17.39535 | 0.59089 | | | | |
| | Campaign | -0.87992 | 0.60026 | | | | |
| | Sediments C:N | -1.18391 | 0.84848 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.01623 | 0.76442 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.58469 | 0.81140 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Leaves N:P | -0.44474 | 0.68927 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.60436 | 0.98959 | | | | |
| | Connections | -0.57532 | 0.90711 | | | | |
| Model 14 | | | | 0.04981 | 254.3 | 1.275 | 0.2887 |
| | Intercept | 17.39535 | 0.58402 | | | | |
| | Campaign | -0.62288 | 0.77831 | | | | |
| | pH | -1.55383 | 1.07999 | | | | |
| | Conductance | 1.07629 | 0.75309 | | | | |
| | Dissolved O | 1.29913 | 1.16063 | | | | |
| | Turbidity | -0.99676 | 0.65354 | | | | |
| | ORP | -0.84916 | 0.89041 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | P:A Ratio | -0.47500 | 0.86001 | | | | |
| | Connections | -0.08142 | 0.82296 | | | | |
| Model 15 | | | | -0.01532 | 267.9 | 0.9472 | 0.5163 |
| | Intercept | 17.3953 | 0.6037 | | | | |
| | Campaign | -0.6223 | 0.8335 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.9708 | 0.9474 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.5068 | 1.0371 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.4239 | 0.9748 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.2345 | 0.7497 | | | | |
| | pH | -1.2241 | 1.7878 | | | | |
| | Conductance | 0.9291 | 1.0132 | | | | |

| Species Richness Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|-------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Dissolved O | 0.9742 | 1.3908 | | | | |
| | Turbidity | -0.9984 | 0.7723 | | | | |
| | ORP | -0.5136 | 1.0501 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.1673 | 1.1763 | | | | |
| | Connections | 0.1225 | 1.0464 | | | | |

Table S2

Table S2: Coefficients, standard errors, adjusted R² values and AICc scores for linear models of Shannon-Wiener Diversity Index Score.

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| Null Model | | | | 0 | 30.78471 | | |
| | Intercept | 1.6682 | 0.0508 | | | | |
| Model 1 | | | | 0.1708 | 30.18277 | 2.73 | 0.03385 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.04626 | | | | |
| | Campaign | -0.01534 | 0.04692 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.12617 | 0.06031 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.06585 | 0.05588 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.15794 | 0.05347 | | | | |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Leaves N:P | -0.01380 | 0.05163 | | | | |
| Model 2 | | | | 0.2351 | 28.56845 | 3.151 | 0.01377 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.04443 | | | | |
| | Campaign | -0.05323 | 0.5864 | | | | |
| | pH | 0.07216 | 0.08196 | | | | |
| | Conductance | 0.02524 | 0.05650 | | | | |
| | Dissolved O | -0.04796 | 0.08806 | | | | |
| | Turbidity | -0.17084 | 0.04872 | | | | |
| | ORP | -0.07942 | 0.06457 | | | | |
| Model 3 | | | | 0.09044 | 29.36337 | 3.088 | 0.05661 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.04845 | | | | |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|----------|
| | Campaign | -0.02350 | 0.04903 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.12001 | 0.04903 | | | | |
| Model 4 | | | | -0.00718 | 33.74682 | 0.8504 | 0.4348 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.05098 | | | | |
| | Campaign | -0.02206 | 0.05159 | | | | |
| | Connections | 0.06387 | 0.05159 | | | | |
| Model 5 | | | | 0.3334 | 31.75334 | 3.1 | 0.007183 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.4148 | | | | |
| | Campaign | -0.04026 | 0.05696 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.12087 | 0.06390 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.07633 | 0.06390 | | | | |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Leaves C:N | -0.10194 | 0.05388 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.02510 | 0.04766 | | | | |
| | pH | 0.06125 | 0.11334 | | | | |
| | Conductance | 0.02808 | 0.06235 | | | | |
| | Dissolved O | -0.06332 | 0.09193 | | | | |
| | Turbidity | -0.15742 | 0.04953 | | | | |
| | ORP | -0.02494 | 0.07016 | | | | |
| Model 6 | | | | 0.1665 | 32.25841 | 2.399 | 0.04719 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.04638 | | | | |
| | Campaign | -0.01777 | 0.04711 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.11073 | 0.06284 | | | | |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Sediments N:P | 0.06688 | 0.05603 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.12821 | 0.06294 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.01679 | 0.05186 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.05009 | 0.05557 | | | | |
| Model 7 | | | | 0.1672 | 32.22428 | 2.405 | 0.4668 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.046361 | | | | |
| | Campaign | -0.016860 | 0.047047 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.12669 | 0.060555 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.080656 | 0.058279 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.143192 | 0.055941 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.005825 | 0.052463 | | | | |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|----------|
| | Connections | 0.046716 | 0.050920 | | | | |
| Model 8 | | | | 0.3484 | 23.68067 | 4.208 | 0.001853 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.04101 | | | | |
| | Campaign | -0.03467 | 0.05456 | | | | |
| | pH | 0.05978 | 0.07578 | | | | |
| | Conductance | 0.02313 | 0.05215 | | | | |
| | Dissolved O | -0.04217 | 0.08130 | | | | |
| | Turbidity | -0.18205 | 0.04515 | | | | |
| | ORP | -0.02851 | 0.06252 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.12554 | 0.04659 | | | | |
| Model 9 | | | | 0.3026 | 26.60225 | 3.603 | 0.005027 |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Intercept | 1.66821 | 0.04243 | | | | |
| | Campaign | -0.3825 | 0.05644 | | | | |
| | pH | 0.06108 | 0.07843 | | | | |
| | Conductance | 0.03892 | 0.05433 | | | | |
| | Dissolved O | -0.03544 | 0.08429 | | | | |
| | Turbidity | -0.19048 | 0.04743 | | | | |
| | ORP | -0.05368 | 0.06284 | | | | |
| | Connections | 0.09768 | 0.04612 | | | | |
| Model 10 | | | | 0.0713 | 31.73887 | 2.075 | 0.1193 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.04896 | | | | |
| | Campaign | -0.02346 | 0.04955 | | | | |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|----------|
| | P:A Ratio | -0.13836 | 0.06611 | | | | |
| | Connections | -0.002772 | 0.06610 | | | | |
| Model 11 | | | | 0.399 | 30.08377 | 3.535 | 0.002714 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.039384 | | | | |
| | Campaign | -0.042472 | 0.054097 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.111909 | 0.060820 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.083356 | 0.059530 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.026100 | 0.062430 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.037299 | 0.045614 | | | | |
| | pH | 0.095058 | 0.108791 | | | | |
| | Conductance | -0.004572 | 0.061168 | | | | |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|----------|
| | Dissolved O | -0.088151 | 0.088072 | | | | |
| | Turbidity | -0.190588 | 0.049564 | | | | |
| | ORP | 0.005327 | 0.068132 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.116564 | 0.054985 | | | | |
| Model 12 | | | | 0.431 | 27.73386 | 3.892 | 0.001372 |
| | Intercept | 1.668208 | 0.038322 | | | | |
| | Campaign | -0.032299 | 0.052722 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.133065 | 0.059231 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.139152 | 0.062875 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.061578 | 0.052244 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.003717 | 0.044823 | | | | |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | pH | 0.014177 | 0.106334 | | | | |
| | Conductance | 0.045948 | 0.058027 | | | | |
| | Dissolved O | -0.044822 | 0.085246 | | | | |
| | Turbidity | -0.200559 | 0.048795 | | | | |
| | ORP | -0.012999 | 0.064992 | | | | |
| | Connections | 0.121233 | 0.047596 | | | | |
| Model 13 | | | | 0.1466 | 35.28458 | 2.03 | 0.07873 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.04693 | | | | |
| | Campaign | -0.01764 | 0.04768 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.11959 | 0.06739 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.07549 | 0.06071 | | | | |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|----------|
| | Leaves C:N | -0.13212 | 0.06445 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.01061 | 0.05475 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.02830 | 0.07860 | | | | |
| | Connections | 0.02859 | 0.07205 | | | | |
| Model 14 | | | | 0.3366 | 26.62973 | 3.663 | 0.003546 |
| | Intercept | 1.66821 | 0.04138 | | | | |
| | Campaign | -0.03270 | 0.05515 | | | | |
| | pH | 0.05807 | 0.07652 | | | | |
| | Conductance | 0.02853 | 0.05336 | | | | |
| | Dissolved O | -0.03869 | 0.08223 | | | | |
| | Turbidity | -0.18711 | 0.04631 | | | | |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|----------|
| | ORP | -0.02873 | 0.06309 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.10181 | 0.06093 | | | | |
| | Connections | 0.03570 | 0.05831 | | | | |
| Model 15 | | | | 0.418 | 31.74346 | 3.513 | 0.002556 |
| | Intercept | 1.668208 | 0.038758 | | | | |
| | Campaign | -0.034801 | 0.053511 | | | | |
| | Sediments C:N | -0.127230 | 0.060821 | | | | |
| | Sediments N:P | 0.128209 | 0.066580 | | | | |
| | Leaves C:N | -0.042979 | 0.062580 | | | | |
| | Leaves N:P | -0.012685 | 0.048129 | | | | |
| | pH | 0.036416 | 0.114774 | | | | |

| Diversity Index Models | Included Variables | Coefficients | Standard Error | Adjusted-R ² value | AICc score | F-stat | p-value |
|------------------------|--------------------|--------------|----------------|-------------------------------|------------|--------|---------|
| | Conductance | 0.030385 | 0.065049 | | | | |
| | Dissolved O | -0.057710 | 0.089291 | | | | |
| | Turbidity | -0.203228 | 0.049584 | | | | |
| | ORP | -0.004683 | 0.067419 | | | | |
| | P:A Ratio | -0.041884 | 0.075516 | | | | |
| | Connections | 0.095243 | 0.067179 | | | | |

Annexe A : Analyses Complémentaires

L'Annexe A contient les tableaux et figures correspondant aux analyses complémentaires à l'article, faites dans le cadre du projet et discutées dans le chapitre 4 du mémoire.

Tableau A1

Tableau A1 : Sommaire des lacs échantillonnés. Le tableau regroupe pour chaque lac : le nombre de sites, l'abondance moyenne aux sites lors des deux échantillonnages, le périmètre des lacs (taille), la masse sèche moyenne reçue par les sites (automne 2021), la variation d'abondance observées entre les échantillonnages du printemps et de l'été. La dernière colonne énumère les groupes taxonomiques variant le plus par rapport à la moyenne de tous les lacs, indiquant si les sites du lac ont systématiquement moins (-) ou plus (+) d'abondance de ces groupes que la moyenne des autres échantillons.

| Lac | Sites (n) | Printemps (abondance) | Été (abondance) | Périmètre (m) | Feuilles reçues | Variation d'abondance | Groupes distinctifs |
|----------|-----------|-----------------------|-----------------|---------------|-----------------|-----------------------|--|
| Albert | 5 | 518 | 517 | 6162 | 24,67 | -0,20% | <i>Isopoda</i> (-) ; <i>Amphipoda</i> (-) ; <i>Ostracoda</i> (-) ; <i>Elmidae</i> (-) |
| Croche | 4 | 267 | 259 | 4342 | 23,5 | -3,00% | <i>Chironomidae</i> (-) ; <i>Caenidae</i> (été, -) ; <i>Gastropoda</i> (-); <i>Acari</i> (-); <i>Elmidae</i> (+) |
| Cromwell | 3 | 408 | 302 | 1715 | 4,86 | -25,90% | <i>Chironomidae</i> (-) |
| Long | 4 | 503 | 562 | 4140 | 22,51 | 11,70% | <i>Isopoda</i> (-) ; <i>Acari</i> (-) ; <i>Gasropoda</i> (+) |
| Noir | 3 | 474 | 361 | 1251 | 2,23 | -23,80% | <i>Isopoda</i> (-) ; <i>Amphipoda</i> (-) ; <i>Ostracoda</i> (-) ; <i>Gastropoda</i> (-) ; <i>Acari</i> (+) |
| Rond | 2 | 332 | 103 | 606 | 1,6 | -69% | <i>Isopoda</i> (-) ; <i>Amphipoda</i> (-) ; <i>Ostracoda</i> (-) ; <i>Gastropoda</i> (-) |
| Triton | 2 | 262 | 448 | 674 | 22,73 | 70,80% | <i>Caenidae</i> (+) ; <i>Gastropoda</i> (-) ; <i>Isopoda</i> (+) |

Tableau A2

Tableau A2 : Comparaison des modèles db-RDA de structure fonctionnelle et taxonomique des communautés. Le tableau compare les modèles de db-RDA sur la base de leur R^2 -ajusté. On y voit les modèles basés sur la matrice de diversité fonctionnelle (aussi présenté dans Table 1 de l'article du Chapitre 3) et les modèles basés sur la matrice de diversité taxonomique. Dans chaque cas, le meilleur modèle (R^2 plus grand) est encadré en noir. Les modèles en vert sont ceux relativement proche du meilleur modèle (ratio de $R^2 > 0.8$), en vert pâle sont les modèle moins bons (ratio >0.6), en jaune les modèles peu ajustés (ratio >0.4) et en orange les modèles ayant des R^2 nettement inférieur au meilleur modèle (ratio <0.4).

| Models | Comparative Criteria | 1.Terrestrial | 2.Water Quality | 3.Lateral Connectivity | 4.Longitudinal Connectivity | 5.Terrestrial + Water | 6.Terrestrial + Lat. Co | 7.Terrestrial + Lon. Co. | 8.Water + Lat. Co. | 9.Water + Lon. Co. | 10.Lat. Con. + Lon. Co. | 11.Terr. + Water + Lat. Co. | 12.Terr. + Water + Lon. Co. | 13.Terr. + Lat. Co. +Lon. Co. | 14.Water + Lat. Co. +Lon. Co. | 15.Complete |
|------------------------------------|----------------------|-------------------------------------|-----------------|------------------------|-----------------------------|-----------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------|--------------------|-------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------|
| | | db-RDA, Groupes Fonctionnels. | R^2 - ajd. | 0,140 | 0,330 | 0,059 | 0,123 | 0,354 | 0,161 | 0,304 | 0,345 | 0,470 | 0,179 | 0,385 | 0,567 | 0,351 |
| db-RDA, Groupes Taxonomiques | R^2 - ajd. | 0,218 | 0,259 | 0,101 | 0,111 | 0,340 | 0,239 | 0,296 | 0,294 | 0,338 | 0,202 | 0,363 | 0,443 | 0,364 | 0,417 | 0,498 |

Tableau A3

Tableau A3 : Comparaison sommaire des subsides de feuilles reçus en 2021 et 2022 par les 23 sites à l'étude.

| Sites | | Subsides 2021 | | | Subsides 2022 | | |
|-----------------|------|---------------|------------------------------------|------|---------------|-----------------------------------|------|
| Lac | Site | Masse(g) | Dominance(g) | %N | Masse(g) | Dominance(g) | %N |
| Albert | 1 | 7,281 | <i>Acer rubrum</i> (6,259) | 0,79 | 6,590 | <i>Thuja occidentalis</i> (3,600) | 1,00 |
| | 2 | 11,941 | <i>Pinus strobus</i> (10,270) | 0,74 | 11,830 | <i>Acer rubrum</i> (9,50) | 1,58 |
| | 3 | 56,459 | <i>Pinus strobus</i> (31,974) | 0,45 | 40,020 | <i>Pinus strobus</i> (28,800) | 0,80 |
| | 4 | 13,822 | <i>Acer rubrum</i> (11,375) | 0,50 | 10,280 | <i>Acer rubrum</i> (8,720) | 0,88 |
| | 5 | 3,254 | <i>Acer rubrum</i> (2,736) | 0,47 | 6,450 | <i>Acer rubrum</i> (5,390) | 0,85 |
| Croche | 1 | 23,870 | <i>Acer rubrum</i> (20,490) | 1,69 | 20,180 | <i>Acer rubrum</i> (19,150) | 1,94 |
| | 2 | 31,571 | <i>Betula spp.</i> (13,246+14,856) | 1,82 | 7,590 | <i>Betula populifolia</i> (4,870) | 3,00 |
| | 3 | 7,295 | <i>Acer pensylvannica</i> (4,579) | 0,81 | 3,220 | <i>Betula papyrifera</i> (2,150) | 0,99 |
| | 4 | 7,936 | <i>Thuja occidentalis</i> (4,456) | 0,93 | 1,900 | <i>Betula papyrifera</i> (0,920) | 1,14 |
| Cromwell | 1 | 0,920 | <i>Pteridium aquilinum</i> (0,515) | 0,96 | 0,690 | <i>Acer rubrum</i> (0,690) | 1,04 |
| | 2 | 9,245 | <i>Betula papyrifera</i> (2,454) | 0,37 | 9,840 | <i>Betula papyrifera</i> (4,960) | 1,23 |
| | 3 | 0,618 | <i>Acer rubrum</i> (0,618) | 0,46 | 0,690 | <i>Acer rubrum</i> (0,310) | 1,10 |
| Long | 1 | 31,502 | <i>Acer rubrum</i> (16,295) | 0,68 | 29,760 | <i>Betula papyrifera</i> (15,580) | 1,09 |
| | 2 | 10,267 | <i>Betula papyrifera</i> (9,728) | 0,60 | 8,300 | <i>Betula papyrifera</i> (8,100) | 1,08 |
| | 3 | 2,885 | <i>Acer rubrum</i> (0,996) | 0,85 | 9,660 | <i>Pinus strobus</i> (6,180) | 0,64 |
| | 4 | 23,041 | <i>Pinus strobus</i> (22,879) | 0,35 | 12,270 | <i>Pinus strobus</i> (9,030) | 0,91 |

| Sites | | Subsides 2021 | | | Subsides 2022 | | |
|---------------|---|---------------|------------------------------------|------|---------------|------------------------------------|------|
| Noir | 1 | 3,608 | <i>Acer rubrum</i> (2,476) | 0,57 | 4,310 | Non-identifié (2,330) | 0,93 |
| | 2 | 0,111 | Non-identifié (0,068) | 0,61 | 0,050 | <i>Fagus grandifolia</i> (0,050) | 0,95 |
| | 3 | 1,308 | <i>Thuja occidentalis</i> (0,532) | 0,61 | 7,970 | <i>Acer rubrum</i> (3,420) | 0,76 |
| Rond | 1 | 2,035 | <i>Thuja occidentalis</i> (2,035) | 0,42 | 2,670 | <i>Thuja occidentalis</i> (1,870) | 1,76 |
| | 2 | 0,377 | <i>Acer rubrum</i> (0,303) | 0,61 | 4,750 | <i>Acer rubrum</i> (2,880) | 1,60 |
| Triton | 1 | 25,136 | <i>Thuja occidentalis</i> (21,648) | 0,36 | 37,660 | <i>Thuja occidentalis</i> (26,080) | 0,70 |
| | 2 | 9,042 | <i>Acer rubrum</i> (5,050) | 0,61 | 23,100 | <i>Thuja occidentalis</i> (10,510) | 0,63 |

Figure A1

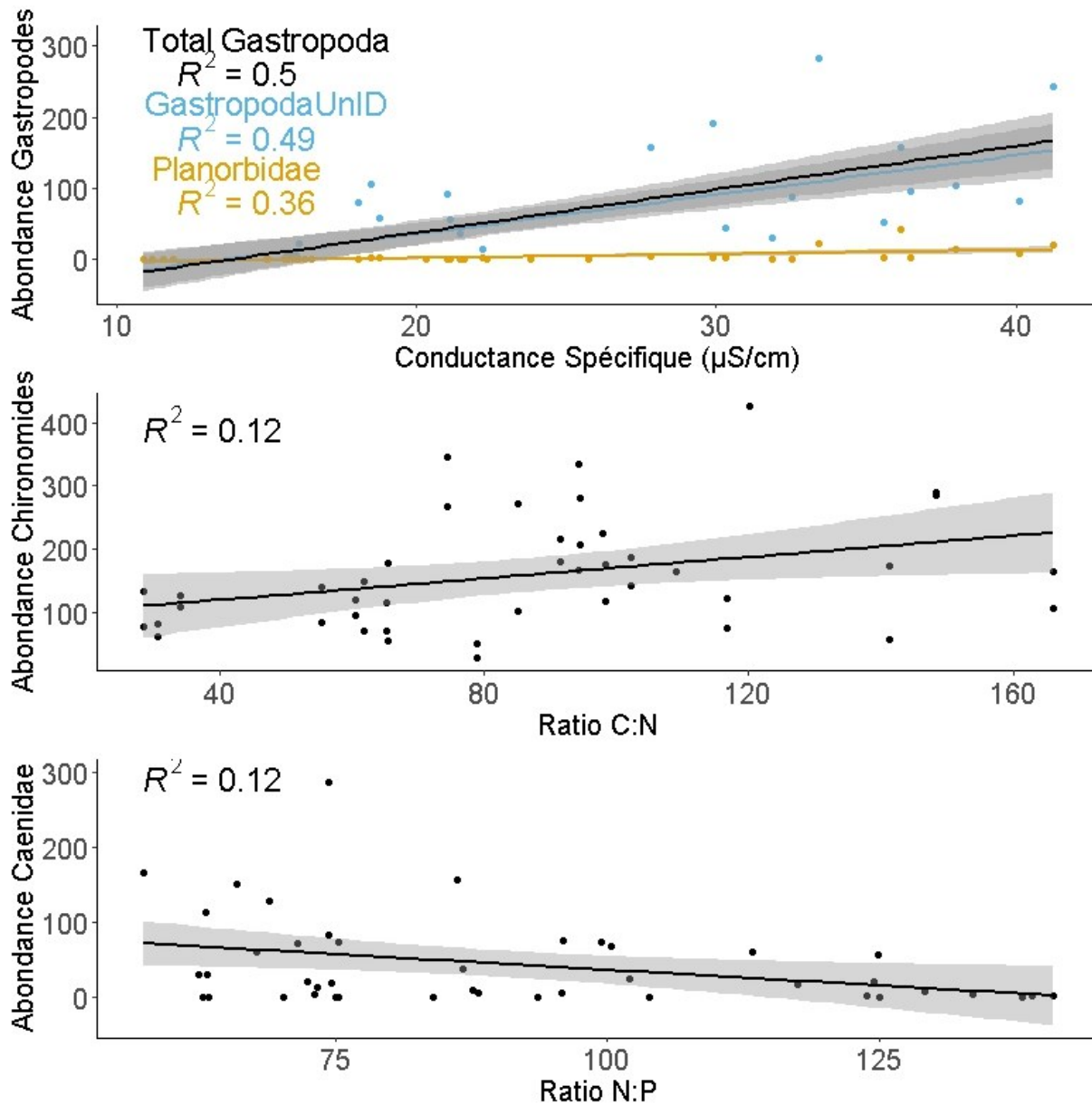


Figure A1 : Régressions simples présentant certaines des corrélations suggérées par la db-RDA de la matrice de diversité fonctionnelle.

Figure A2

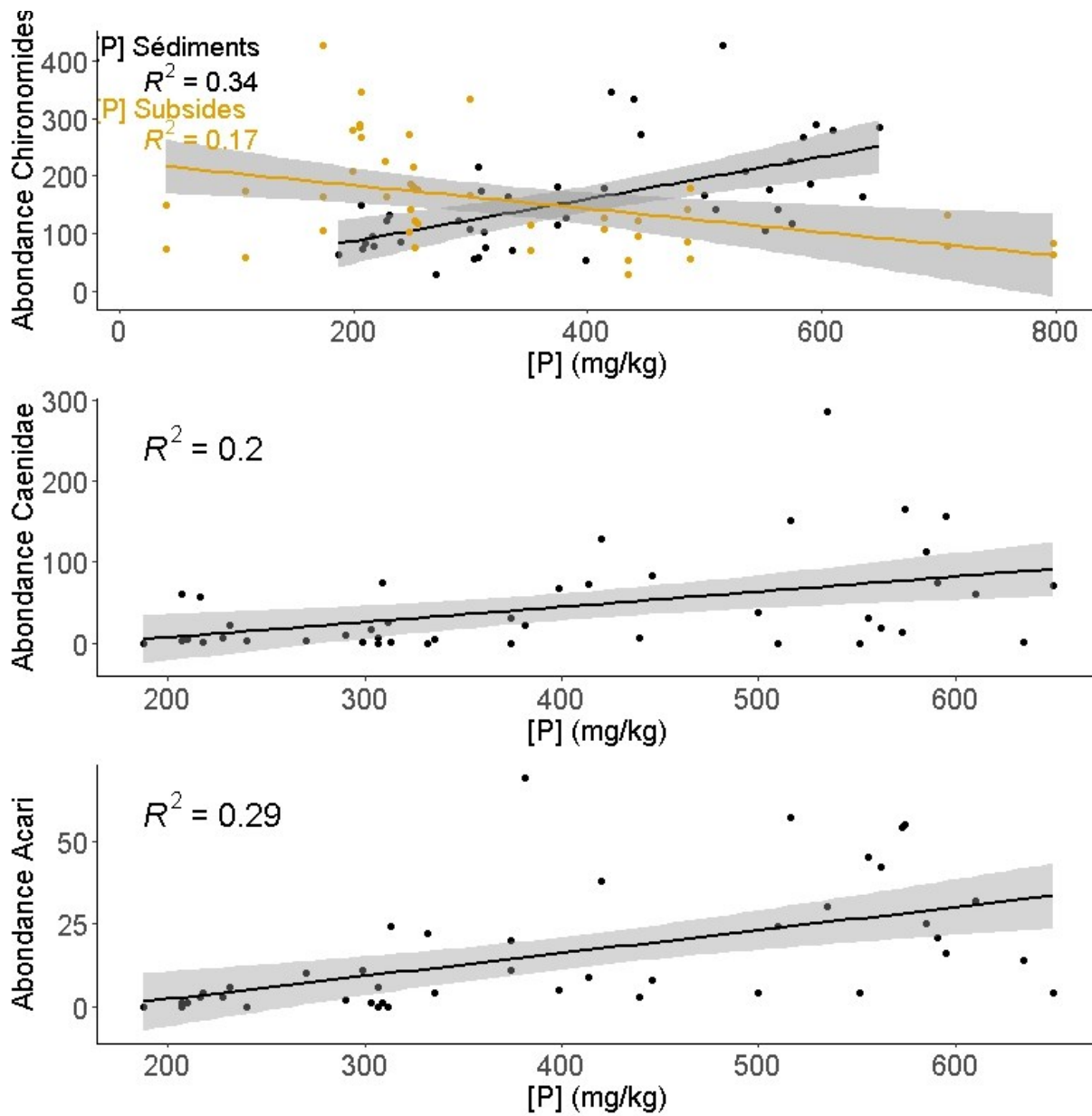


Figure A2 : Régressions simples, corrélations entre l'abondance de certains groupes taxonomiques et la concentration phosphore des sédiments et des subsidés de feuilles.

Figure A3

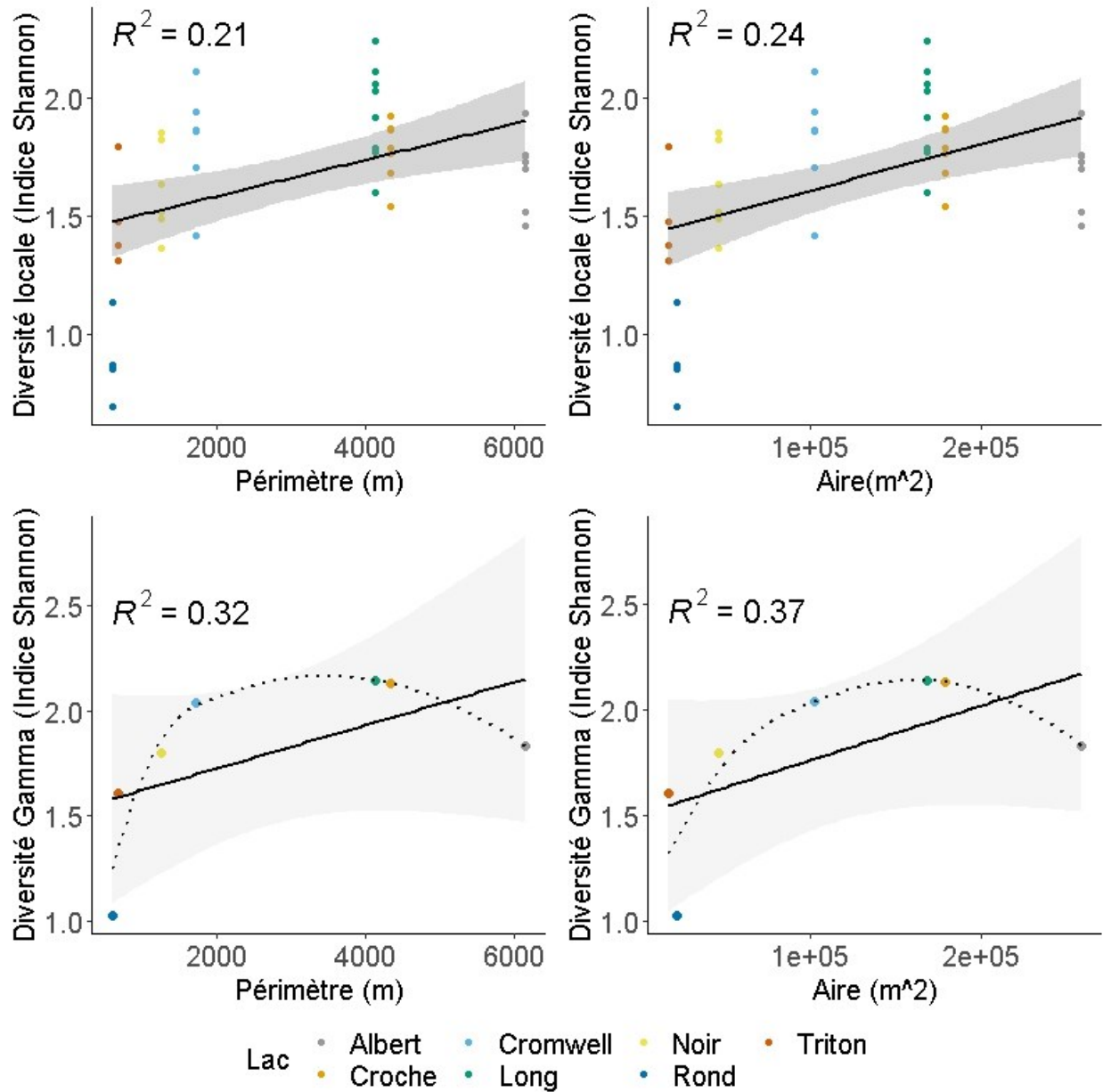


Figure A3 : Corrélations simples entre la diversité- α (site, $n=43$) et diversité- γ (lac, $n=7$) et la taille du lac (périmètre et aire). La ligne pointillée sur les graphiques de diversité gamma sont des courbes LOESS, présente seulement pour faire ressortir l'apparence d'une relation non-linéaire.

Figure A4

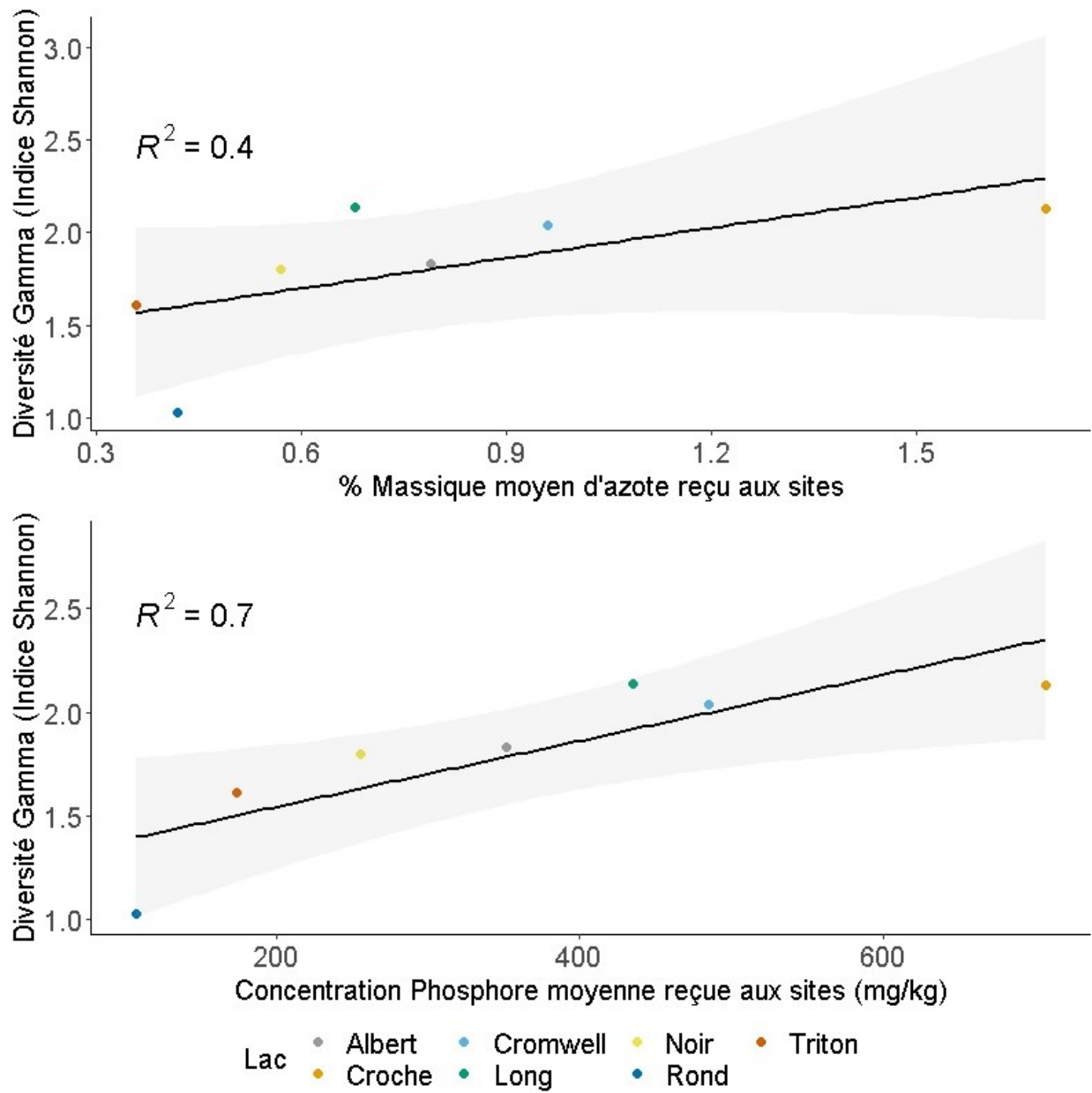


Figure A4 : Corrélation simples entre la diversité- γ (lac) et la qualité des subsides reçus (i.e. contenu en azote et phosphore, n=7).

Figure A5

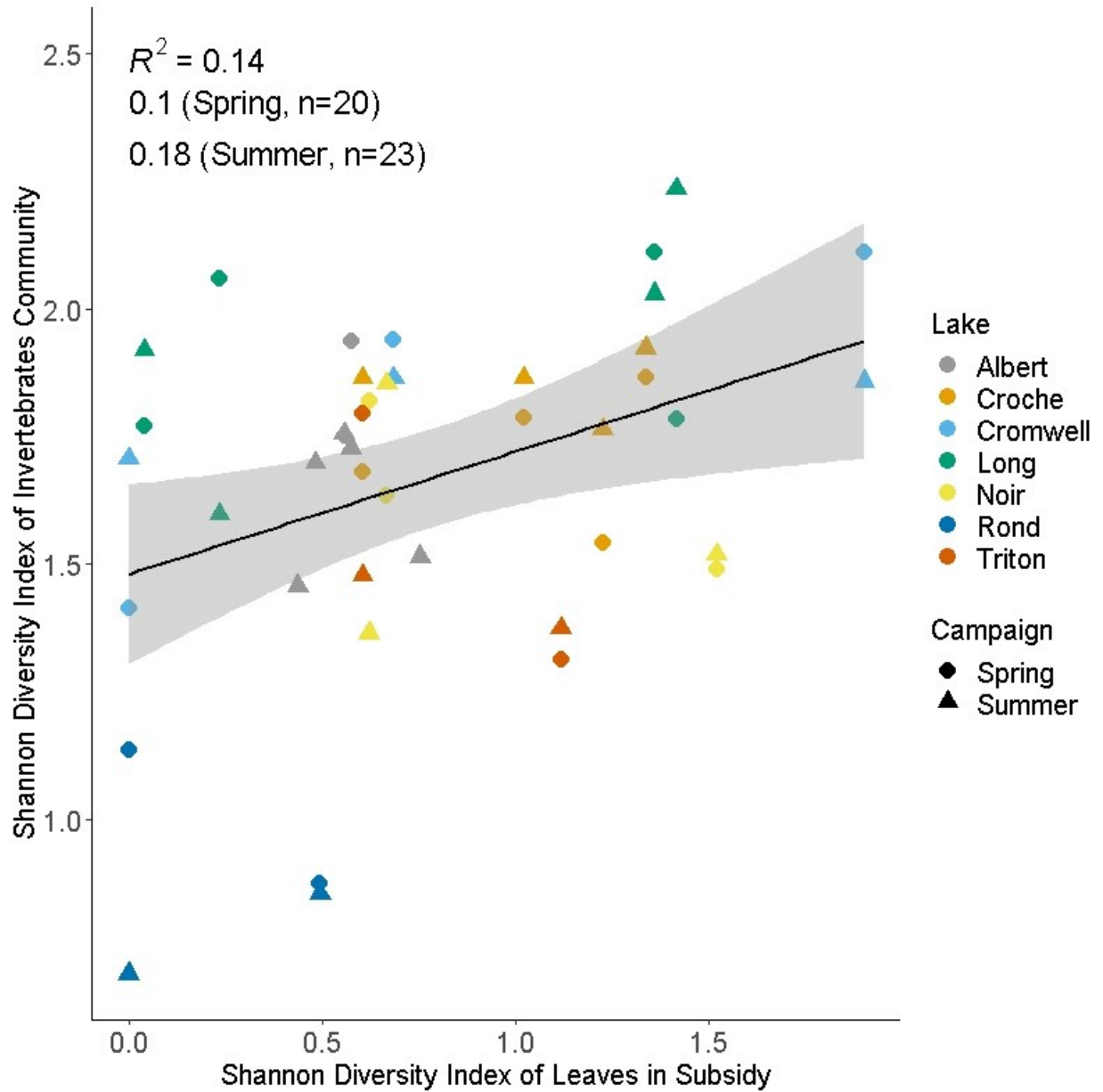


Figure A5 : Corrélation et régressions simple de l'indice de diversité Shannon-Wiener des invertébrés collectés aux sites en fonction de la diversité de feuilles collectés en automne.

Figure A6

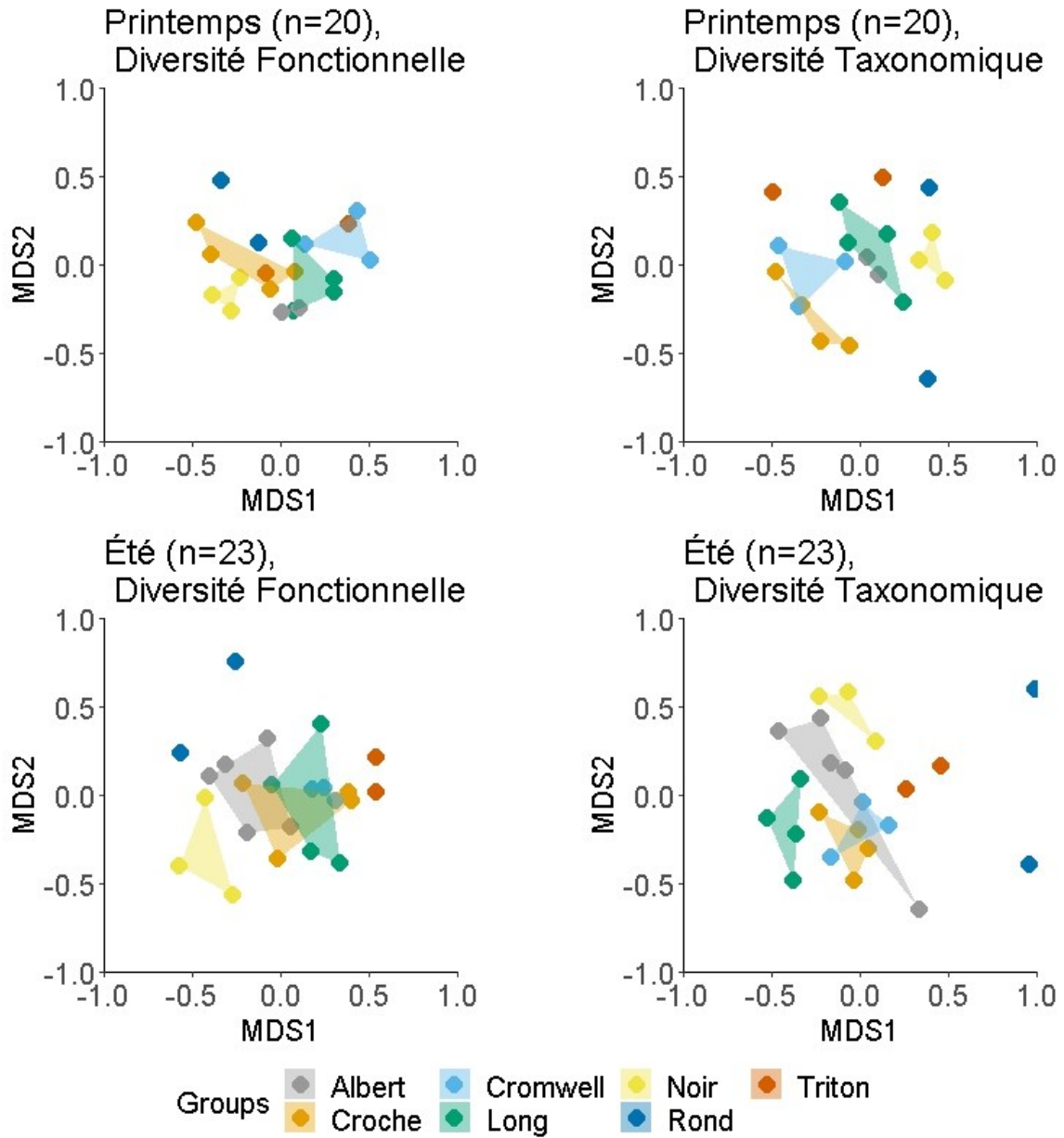


Figure A6 : Quatre représentations graphiques des nMDS, présentant les sites et leur différence de composition en fonction de la saison d'échantillonnage (haut vs. bas) et/ou des groupements considérés (gauche vs. droite).