



HAL
open science

Continuité écologique, fragmentation et dynamique spatio-temporelle des communautés en rivières intermittentes

Julie Crabot

► **To cite this version:**

Julie Crabot. Continuité écologique, fragmentation et dynamique spatio-temporelle des communautés en rivières intermittentes. Ecologie, Environnement. Université de Lyon, 2019. Français. NNT : 2019LYSE1319 . tel-02482647v1

HAL Id: tel-02482647

<https://theses.hal.science/tel-02482647v1>

Submitted on 18 Feb 2020 (v1), last revised 18 Feb 2020 (v2)

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



N°d'ordre NNT :
2019LYSE1319

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON
opérée au sein de
l'Université Claude Bernard Lyon 1

Ecole Doctorale N°341
Evolution, Ecosystème, Microbiologie, Modélisation (E2M2)

Spécialité de doctorat : Ecologie
Discipline : Ecologie des communautés

Soutenue publiquement le 17/12/2019, par :
Julie Crabot

**Continuité écologique, fragmentation
et dynamique spatio-temporelle des communautés
en rivières intermittentes**

Devant le jury composé de :

Sylvain DOLEDEC (PhD, HDR), UCBL, Lyon
Núria BONADA (PhD), Université de Barcelone, Catalogne
Thierry OBERDORFF (PhD, HDR), IRD, Toulouse
Fabien LAROCHE (PhD), Irstea, Nogent-sur-Vernisson
Claire MAGAND (PhD), OFB, Paris

Président
Rapporteuse
Rapporteur
Examineur
Examinatrice

Thibault DATRY (PhD, HDR), IRSTEA, France

Directeur de thèse

UNIVERSITE Claude BERNARD – LYON 1

Président de l'Université	M. Frédéric FLEURY
Président du Conseil Académique	M. Hamda BEN HADID
Vice-Président du Conseil d'Administration	M. Didier REVEL
Vice-Président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire	M. Philippe CHEVALLIER
Vice-Président de la Commission de Recherche	M. Fabrice VALLEE
Directeur Général des Services	M. Damien VERHAEGHE

COMPOSANTES SANTE

Faculté de Médecine Lyon-Est – Claude Bernard	Doyen : M. Gilles RODE
Faculté de Médecine et Maïeutique Lyon Sud Charles. Mérieux	Doyenne : Mme Carole BURILLON
UFR d'Odontologie	Doyenne : Mme Dominique SEUX
Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques	Directrice : Mme Christine VINCIGUERRA
Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation	Directeur : M. Xavier PERROT
Département de Formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine	Directrice : Mme Anne-Marie SCHOTT

COMPOSANTES & DEPARTEMENTS DE SCIENCES & TECHNOLOGIE

UFR Biosciences	Directrice : Mme Kathrin GIESELER
Département Génie Electrique et des Procédés (GEP)	Directrice : Mme Rosaria FERRIGNO
Département Informatique	Directeur : M. Behzad SHARIAT
Département Mécanique	Directeur M. Marc BUFFAT
UFR - Faculté des Sciences	Administrateur provisoire : M. Bruno ANDRIOLETTI
UFR (STAPS)	Directeur : M. Yannick VANPOULLE
Observatoire de Lyon	Directrice : Mme Isabelle DANIEL
Ecole Polytechnique Universitaire Lyon 1	Directeur : Emmanuel PERRIN
Ecole Supérieure de Chimie, Physique, Electronique (CPE Lyon)	Directeur : Bernard BIGOT
Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1	Directeur : M. Christophe VITON
Institut de Science Financière et d'Assurances	Directeur : M. Nicolas LEBOISNE
ESPE	Administrateur Provisoire : M. Pierre CHAREYRON

Remerciements

J'adresse un grand merci à mon directeur de thèse, Thibault Datry, qui s'est montré incroyablement disponible tout au long de ma thèse. Il a su m'encourager à exploiter mon potentiel quand j'en avais besoin, et il a fait preuve de confiance et m'a laissée libre quand j'en avais besoin aussi. Toujours intéressé et force de proposition, travailler avec lui était une réelle source de motivation.

Je remercie Núria Bonada, Sylvain Dolédec, Fabien Laroche, Claire Magand et Thierry Oberdorff d'avoir accepté d'être membres du jury de soutenance, de s'être déplacés malgré les conditions difficiles, et de m'avoir permis de mener une discussion scientifique enrichissante avec eux ; un grand merci particulièrement à Núria et Thierry qui étaient rapporteurs.

Stéphane Dray, Tibor Erős, Jani Heino, Franck Jabot et Florian Malard ont été membres de mon comité de suivi de thèse et m'ont ouvert des perspectives en me faisant part de leurs commentaires riches et bienveillants.

Merci à Stéphane Dray et Sylvie Clappe pour leur expertise, leurs conseils précieux et leur patience dans la rédaction de mon premier article. J'ai été honorée de collaborer avec Jani Heino et je le remercie pour ses retours constructifs et enthousiastes. Je suis reconnaissante envers mes collègues tchèques, Petr Pařil, Marek Polášek, Michal Straka et Barbora Loskotová de l'université Masaryk à Brno, pour nos échanges scientifiques et culturels, pour leur accueil sympathique au sein de leur laboratoire et le temps qu'ils ont pris pour me faire découvrir leur région.

La COST Action SMIRES (*Science and Management of Intermittent Rivers & Ephemeral Streams*), et en particulier le Working Group 4 dirigé par Rachel Stubbington, ont été une très belle occasion pour moi d'échanger scientifiquement avec une multitude de chercheurs incroyables, notamment en me donnant l'opportunité de me rendre au séminaire de Pécs en Hongrie.

Je remercie tout Dynam du fond du cœur. C'est une équipe incroyable par sa jovialité et sa bienveillance, mais aussi par la diversité des compétences dont m'ont fait bénéficier mes différents collègues durant ma thèse. Un grand merci à Bertrand Launay pour les heures qu'il a passées sur mes données et pour la patience dont il a fait preuve pour que je me les approprie. Merci à Maxence Forcellini et Guillaume Le Goff, mes drôles de collègues invertébristes. Merci à Sophie Cauvy-

Fraunié et Maria Alp d'avoir eu le temps et la gentillesse de relire ma thèse. Merci à Núria Cid, Nicolas Lamouroux, Hervé Capra, Hervé Pella, Raphaël Mons, Marie-Claude Roger et Dominique Lamonica pour toutes les conversations enrichissantes. Et enfin, je remercie chaleureusement Laura Plichard, Maïlys Gauthier, Maxime Morel et Clarisse Judes pour leur soutien amical (et parfois technique et conceptuel) durant chaque jour de ma thèse.

J'adresse un merci à tout le personnel administratif d'Irstea et notamment Adeline Dubost, Marion Debaisieux, Edwige Nappey, Vanessa Aburegaiba, Véronique Delamir et Aline Bazergan. Elles ont eu la patience de répondre à toutes mes questions en gardant toujours le sourire.

Merci à mes proches, notamment les merveilleuses personnes que j'ai rencontrées pendant ces trois années, virtuellement et physiquement, et de manière générale à celles qui ont rendu mon quotidien plus léger : Anthony, Clara, Sam et le Squat, les Nico, Juan, Arthur, Florent et tous les autres, j'associerai cette période de ma vie à de nombreux souvenirs avec vous.

Enfin, je remercie les membres de ma petite famille pour leur soutien inconditionnel, leur amour et leur capacité à me faire rire et m'apaiser quoiqu'il arrive.

Table des matières

Remerciements	5
Table des matières	7
Liste des tableaux	10
Liste des figures	11
Résumé	13
Abstract	14
Avant-propos	15
Chapitre 1 : Cadre conceptuel et objectifs de la thèse.....	19
1. Biodiversité et nécessité de la préserver	19
2. Les facettes de la biodiversité et les outils pour la quantifier	20
3. Ecologie des communautés : de l'échelle locale à l'échelle régionale.....	21
4. Instabilité des mécanismes d'assemblage de communautés en milieux très dynamiques	25
5. Les rivières intermittentes : modèle de milieu très dynamique.....	28
6. Modèle biologique des invertébrés en rivière intermittente.....	32
7. Méthodologie dans l'analyse de la complexité spatiale et temporelle des communautés.....	35
8. Cadre conceptuel	38
9. Références	40
Chapitre 2 : Matériel et Méthode	51
1. Données empiriques sur des rivières intermittentes de France	51
2. Relevés de République Tchèque	55
Chapitre 3 – Effet de la distribution spatiale et temporelle des assecs sur la structuration des communautés en rivière intermittente	59
1. Résumé étendu	59

2. Abstract	62
3. Introduction	63
4. Methods	68
5. Results	73
6. Discussion	82
7. References	87
8. Appendix	93

Chapitre 4 : Les assecs en rivières intermittentes non-naturelles mène à une plus grande variabilité des communautés d'invertébrés..... 109

1. Résumé étendu	109
2. Abstract	110
3. Introduction	111
4. Materials and Methods	114
5. Results	119
6. Discussion	125
7. Acknowledgements	130
8. References	130
9. Appendix	138

Chapitre 5 : Stratégies de dispersion et phénologie : ce que la taille des organismes nous dit sur la réponse des communautés à la dynamique spatio-temporelle des assecs 149

1. Introduction	149
2. Matériel et méthode.....	153
3. Résultats	156
4. Discussion	159
5. References	163

Chapitre 6 : Synthèse et perspectives	167
1. Discussion autour de la méthodologie employée et perspectives de travail	168
1.1. Aller plus loin dans l'analyse des processus structurants les métacommunautés aquatiques le long d'un gradient d'intermittence	168
1.2. Résolution temporelle des données.....	172
1.3. Étude des dynamiques de communautés à large échelle et autres approches en écologie.	175
1.4. Application de ce cadre conceptuel à d'autres milieux et d'autres organismes.....	177
2. Implications possibles en termes de politique de conservation de la biodiversité	179
2.1. Conditions de référence et évaluation de l'état écologique des rivières intermittentes	179
2.2. Priorisation des mesures de conservation et de restauration.....	181
3. Références	183
Annexe : Correction de l'autocorrélation spatiale de l'environnement dans l'analyse des mécanismes structurants les communautés.....	193
1. Résumé étendu	193
2. Summary	197
3. Introduction	198
4. Materials and Methods	199
5. Results	206
6. Discussion	210
7. Acknowledgements	212
8. References	213
9. Appendix	217

Liste des tableaux

Tableau 3.1. Catchment characteristics	69
Tableau 3.2. Values of number and duration in days of drying events	73
Tableau 3.3. Spatial beta diversity, replacement and richness difference for UDB and DDB.....	75
Tableau 3.4. Taxonomic and functional beta diversity and contribution of their components as a function of number and duration of drying events	78
Tableau 3.5. Effect of the drying pattern on the response of taxonomic and functional beta diversity and their components to the number and duration of drying events.....	80
Tableau 4.1. Characteristics of Czech and French rivers.....	115
Tableau 4.2. ANCOVA results of taxonomic richness, functional richness, spatial taxonomic and functional beta diversity and their components, between factors hydroregime and period for the Czech Republic and France.....	120
Tableau 4.3. Interaction terms of ANCOVA tests on taxonomic richness, functional richness spatial taxonomic and functional beta diversity and their components between countries.	121
Tableau 4.4. Tests on the proportion of resistant and resilient taxa between perennial and intermittent sites for the Czech Republic and France.	124
Tableau 5.1. Descriptions des rivières considérées dans les analyses temporelles au niveau de l'espèce....	153
Tableau 5.2. Résultats des modèles à effet mixte sur la diversité bêta spatiale et ses composantes en fonction des classes de taille.	156
Tableau 5.3. Résultats des tests ANCOVA sur la réponse de la richesse spécifique à la durée et la fréquence des assècs selon les classes de taille	157

Liste des figures

Figure 1.1. Échelles spatiales de la diversité taxonomique	20
Figure 1.2. Représentation des composantes de la diversité bêta avec le turnover et la nestedness	21
Figure 1.3. Illustration de la théorie de la niche	22
Figure 1.4. Représentation des mécanismes d'assemblage aux différentes échelles spatiales.....	23
Figure 1.5. Illustration des concepts de fragmentation de l'habitat et de corridors écologiques.	25
Figure 1.6. Crue de la rivière Irrawaddy en Birmanie en août 2015.....	27
Figure 1.7. Photos de l'Ibie à quelques mois d'écart en 2013.....	29
Figure 1.8. Etat d'écoulement sur le bassin versant de la Tude.	29
Figure 1.9. Différentes configurations d'assèchement possibles sur un réseau fluvial.	30
Figure 1.10. Front d'avancée d'eau sur l'Albarine.....	31
Figure 1.11. Alternance des phases hydrologiques et influence sur l'abondance relative des espèces de milieux terrestre, lentique et lotique et sur la contribution relative des mécanismes d'assemblage	32
Figure 1.12. Illustration de la diversité des modes de dispersion des invertébrés aquatiques.....	33
Figure 1.13. Exemples de configurations possibles du lit de la rivière	34
Figure 1.14. Illustration du principe de partitionnement de la variation	36
Figure 1.15. Visualisation de différents niveaux d'autocorrélation spatiale	36
Figure 2.1 Localisation des onze bassins versants au sein de la zone de l'Agence RMC.....	51
Figure 2.2. Photos et cartes des onze rivières du jeu de données.....	53
Figure 2.3. Composition du capteur et positionnement de la sonde au fond du lit de la rivière	54
Figure 2.4. Échantillonnage des invertébrés : benthomètre et passage au tamis.....	55
Figure 2.5. Pose de piège photos et échantillonnage d'invertébrés	55
Figure 2.6. Carte de République Tchèque et localisation des paires de site.....	56
Figure 3.1. Hypothetical processes occurring in the biological communities of intermittent rivers in space and time, and corresponding expected patterns.....	67
Figure 3.2. Map of the 11 basins in France and zoom on two basins.....	69
Figure 3.3. Boxplots of spatial beta diversity, replacement and richness difference for each drying pattern...	76
Figure 3.4. Relationships of taxonomic and functional temporal beta diversity and their relative components with the number of drying events and duration of drying events in days.....	79

Figure 3.5. Taxonomic and functional temporal beta diversity and their components against number of drying events and duration in day as computed on the entire dataset for both drying patterns: DDB and UDB	81
Figure 4.1. Conceptual figure of the community response to drying in the Czech Republic and in France and the expected patterns of taxonomic beta diversity.....	113
Figure 4.2. Localisation of both countries in Europe, localisation of sites in France and sites in the Czech Republic.....	115
Figure 4.3. Temporal beta diversity on Czech and French sites and contribution of its two additive components, turnover and nestedness from a taxonomic and a functional perspective.	122
Figure 4.4. Effect of flow intermittence on the taxa richness of resilient and resistant taxa on Czech and French sites.....	125
Figure 5.1. Comparaison de la diversité bêta et de ses composantes additives entre classes de taille.....	156
Figure 5.2. Diversité alpha et log-abondance en fonction de la fréquence et la durée des assecs pour chaque classe de taille.....	157
Figure 5.3. Abondance de huit espèces différentes selon leur classe de taille en fonction du nombre de jours écoulés depuis la dernière remise en eau.....	158
Figure 5.4. Régressions polynomiales de la log-abondance en fonction du nombre de jours écoulés depuis la remise en eau (REE) pour les différentes classes de taille de <i>Brachyptera risi</i> et <i>Serratella ignita</i>	160
Figure 6.1. Scénarios hypothétiques de dispersion des organismes entre les sites selon quatre métriques régionales différentes.....	171
Figure 6.2. Carte de localisation des sites d'études du Poitou-Charentes.....	174
Figure A.1. Exemple de calcul des matrices de distance à partir de données brutes.....	193
Figure A.2. Exemple d'environnement structuré dans l'espace et MEM hypothétiquement associées.....	195
Figure A.3. Schematic representation of the MSR – Mantel procedure.....	201
Figure A.4. Type I error rates and values of Mantel statistic for simple and partial Mantel tests and MSR-Mantel for irregular sampling.....	207
Figure A.5. Type I error rates and values of Mantel statistic for simple and partial Mantel tests and MSR-Mantel for irregular sampling with increasing number of variables.	208
Figure A.6. Power of simple and partial Mantel tests and MSR-Mantel for irregular sampling when X and Y are linearly related.	209

Résumé

L'écologie vise à comprendre comment les espèces et les individus sont distribués dans l'espace et dans le temps et de nombreux progrès ont récemment été réalisés dans l'analyse spatiale des communautés. Cependant les mécanismes d'assemblage opérant aux différentes échelles spatiales ont longtemps été considérés comme à l'équilibre ou stables dans le temps. Cela pourrait affecter la compréhension du fonctionnement des écosystèmes et d'autant plus en milieu dynamique, régulièrement soumis à des changements drastiques des conditions environnementales. L'objectif de ma thèse était ainsi d'améliorer la connaissance de la structure spatiale et temporelle des communautés en milieu dynamique en s'appuyant sur le cas de rivières intermittentes, sujettes à des cessation d'écoulement et/ou des assèchements. Premièrement, j'ai montré que la distribution spatiale et temporelle des assecs pouvait influencer la dynamique des communautés en rivière intermittente. L'influence de la localisation d'une perturbation sur la structure de communautés avec une dispersion contrainte dans une direction de l'espace avait été envisagée avec des simulations et des mésocosmes mais pas encore été testée sur des données *in situ*. Les résultats suggèrent que des assèchements en amont du réseau freinent plus la recolonisation des organismes, et particulièrement pour ceux à dispersion strictement aquatique, conduisant à moins d'homogénéisation des communautés. La fréquence et la durée des assecs ont également une influence sur la dynamique temporelle des communautés, menant globalement à une plus grande variabilité dans le temps des taxons et des traits biologiques observés à un site, cette relation dépendant par ailleurs de la configuration spatiale d'assèchement. Dans un deuxième temps, j'ai montré, que comparées aux rivières naturellement intermittentes, les rivières aux assecs récents présentaient des communautés moins adaptées fonctionnellement aux assecs, mais résilientes malgré tout. La variabilité de composition taxonomique plus forte dans l'espace et dans le temps suggère un fort impact à court-terme des assecs dans les rivières aux assecs de cause anthropique. De plus, les taxons résilients étaient plus sensibles à l'augmentation de l'intermittence dans les rivières aux assecs récents et l'augmentation de la durée et la longueur des assèchements attendue avec le changement climatique pourraient menacer le rétablissement post-asec des communautés dans ces rivières. Dans d'autres travaux j'ai également contribué à l'amélioration d'un outil largement utilisé dans les analyses spatiales de communautés. En effet, les tests de Mantel sont un outil courant dans l'étude des métacommunautés pour mesurer la contribution du filtre environnemental et de la dispersion mais ils surestiment la corrélation entre deux matrices de distance en présence d'autocorrélation spatiale. Ce chapitre montre comment la Moran Spectral Randomization permet de corriger ce biais et suggère que les analyses de communautés fondées sur ces tests ont pu surestimer la part accordée au filtre environnemental dans la structuration des communautés. Les tests de Mantel étant utilisé dans d'autres domaines tels que la génétique, l'amélioration proposée pourrait avoir des implications plus larges que le cadre de l'écologie des communautés.

Abstract

Ecology aims at understanding how species and individuals are distributed in space and time and progress has been recently made in spatial analyses of communities. However, assemblage mechanisms at different spatial scales are often considered as static or stable over time. This could affect the understanding ecosystem functioning, especially for dynamic ecosystems regularly exposed to drastic changes of environmental conditions. My objective in this thesis was to improve knowledge on spatial and temporal structures of communities in dynamic ecosystems, based on the study of intermittent rivers, experiencing interruption of flow and/ or loss of surface water. First, I showed that spatial and temporal distributions of drying event influenced community dynamics in intermittent rivers. The influence of the spatial pattern of disturbances, defined here as an extreme change of environmental conditions, had been previously tested with simulations and mesocosms but not *in situ*. Upstream drying events restrained more recolonization than downstream drying events and especially for strict aquatic dispersers, leading to a lesser homogenisation of communities. Frequency and duration of drying events also influenced the temporal dynamics of communities and generally led to a higher temporal variability of taxonomic and functional compositions; this relationship was, however, dependent on the spatial drying pattern. Second, I showed that compared to natural intermittent rivers, rivers recently exposed to flow intermittence caused by anthropic disturbances harboured communities less adapted to drying, but still resilient. Variability of taxonomic composition was higher in space and time in non-natural intermittent rivers, suggesting a stronger short-term impact of drying in these systems. In addition, resilient taxa were more sensitive to increasing flow intermittence in non-natural intermittent rivers and the expected increase of drying duration and drying length with climate change might jeopardize the recovery of community after drying in these ecosystems. Then in further work, I contributed to improve a statistical tool routinely used in spatial analyses of community. Mantel tests are frequently used to study to which extent environmental filtering and dispersal structure metacommunities but they overestimate the correlation between distance matrices in presence of spatial autocorrelation. Results show that Moran Spectral Randomization correct this bias and suggest that community analyses based on those tests may have overestimated the structuring role of environmental filtering. In addition, Mantel tests being used in other domains such as genetics, the improvement suggested here will have larger outcomes than community ecology.

Avant-propos

Financement

Ma thèse a été financée par l'Institut National de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture (IRSTEA). Le principal jeu de données exploité dans cette thèse a été financé par l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée Corse. Les échanges avec les collègues Tchèques ont été financés par le projet Barrande Project no.38114TL intitulé DryGrad.

Publications

Inclus dans cette thèse

Publiés :

Crabot J., Clappe S., Dray S., Datry T. 2019. Testing the Mantel statistic with a spatially-constrained permutation procedure. *Methods in Ecology and Evolution* 10: 532–540.

Crabot J., Heino J., Launay B., Datry T. Drying determines the temporal dynamics of stream invertebrate structural and functional beta diversity. *Ecography* 42: 1–16.

Soumis :

Crabot J., Polášek M., Launay B., Pařil P. & Datry T. (in review) *Freshwater Biology*. Drying in non-natural intermittent rivers leads to higher variability of invertebrate communities.

En cours de finalisation :

Crabot J. & Datry T. De la communauté à la population : ce que la taille nous dit sur la dispersion et la phénologie des invertébrés de rivière intermittente

Non inclus dans cette thèse

Jabot, F. Laroche F., Massol F., Arthaud F., **Crabot J.**, Dubart M., Blanchet S., Munoz F., David P., Datry T. 2019. Assessing metacommunity processes through signatures in spatiotemporal turnover of community composition. - bioRxiv: 480335.

Pařil P, Polářek M, Loskotová B, Straka M, **Crabot J**, Datry T. An unexpected source of invertebrate community recovery in intermittent streams from a humid continental climate. *Freshwater Biol.* 2019;00:1–13.

Conférences

Crabot J., Clappe S., Dray S., Datry T. 2017. Removing the spatial autocorrelation problem in Mantel tests. Society for European Freshwater Science (SEFS) 10 – Olomouc, République Tchèque

Crabot J., Datry T. 2018. Spatio-temporal variability of metacommunities in intermittent rivers. *Limnologia* – Coimbra, Portugal

Crabot J., Heino J., Datry T. 2019. Spatio-temporal dynamic of communities in intermittent rivers. SEFS 11 – Zagreb, Croatie

Chapitre 1

Cadre conceptuel et objectifs de la thèse

Chapitre 1 : Cadre conceptuel et objectifs de la thèse

1. Biodiversité et nécessité de la préserver

Un rapport historique de la Plateforme intergouvernementale sur la biodiversité et les services écosystémiques (IPBES) a réaffirmé cette année l'importance de la biodiversité en tant que patrimoine mondial apportant des contributions fondamentales aux populations humaines. Elle a été définie comme la variabilité des organismes vivants, au sein des espèces, entre espèces et entre écosystèmes. Cependant la biodiversité décline à un rythme sans précédent avec un taux d'extinction qui s'accélère (1 million d'espèces animales et végétales menacées d'extinction, dont certaines dans la décennie à venir), engendrant des conséquences accablantes pour les écosystèmes dont nous dépendons. En 1992 déjà, le Sommet de la Terre à Rio aboutissait à l'adoption de la Convention sur la Diversité Biologique soulignant l'urgence de mettre en place des mesures de conservation de la biodiversité. Dans la continuité de ces travaux, lors de la conférence mondiale sur la biodiversité de Nagoya en 2010, un des principaux thèmes de travail a porté sur l'établissement d'indicateurs relatifs à la biodiversité. Ces indicateurs sont essentiels pour l'établissement de stratégies de conservation sur le long terme, permettant ainsi de pouvoir comprendre, d'évaluer et de suivre l'état de la biodiversité.

L'écologie, définie à la fin du XIX^{ème} siècle comme la science des relations des organismes avec le monde environnant (Stauffer 1957), contribue à cette compréhension de la biodiversité. En étudiant comment les espèces se répartissent dans l'espace et dans le temps, elle met en lumière les liens qu'entretiennent les individus à leur environnement. L'écologie peut alors permettre d'évaluer la réponse des écosystèmes à des perturbations. À terme, cette connaissance doit pouvoir être transférée aux gestionnaires et aux décideurs politiques pour les aider à identifier les principales causes de perte de biodiversité, prioriser les zones à conserver ou restaurer et atténuer les effets des perturbations anthropiques.

2. Les facettes de la biodiversité et les outils pour la quantifier

La biodiversité comprend plusieurs facettes avec leurs spécificités propres : les diversités taxonomique, génétique, phylogénétique et fonctionnelle qui permettent d'envisager la diversité biologique sous toutes ses formes. La diversité taxonomique rend compte du nombre d'espèces en présence et de l'abondance relative de chacune. C'est la plus simple à mesurer et elle a longtemps été la principale mesure de la biodiversité (Chiarucci et al. 2011). La diversité génétique désigne la variété des gènes présents chez les individus d'une même espèce et décrit donc une diversité intra-spécifique. Cette diversité génétique est un ressort essentiel du potentiel adaptatif des espèces, c'est-à-dire leur capacité à évoluer et s'adapter à leur environnement : c'est en effet par sélection d'individus présentant des mutations génétiques favorables que certaines espèces parviennent à s'adapter à des modifications de l'environnement (Boulding 2009). La diversité phylogénétique mesure la relation de parenté entre les espèces et rend compte de l'histoire évolutive d'un milieu (Faith 1992). Enfin, la diversité fonctionnelle renseigne sur les caractéristiques morphologiques, physiologiques, reproductives ou comportementales des espèces, qu'on appelle traits fonctionnels. Les combinaisons de traits pouvant être exprimées par une seule ou plusieurs espèces présentes à un site, il est possible que la diversité taxonomique et la diversité fonctionnelle ne soient pas réparties de la même façon (Díaz et al. 2008, Riemann et al. 2017).

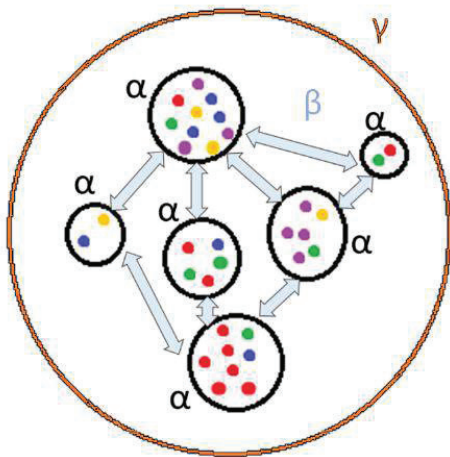


Figure 1.1. Échelles spatiales de la diversité taxonomique. Un cercle noir représente une communauté locale, le cercle orange une région donnée, une tâche de couleur représente un individu d'une espèce donnée.

Différentes composantes de la diversité taxonomique peuvent être envisagées selon l'échelle spatiale considérée (Whittaker 1972). La diversité alpha désigne la composante à l'échelle locale : elle rend compte de la diversité des espèces qu'on trouve sur un site. La diversité gamma rend compte de la diversité spécifique totale à une échelle régionale. La diversité bêta donne la différence de composition des communautés entre les échantillons (Figure 1.1). Les diversités alpha et gamma se concentrent sur une échelle spatiale uniquement, ce qui peut occulter certains mécanismes structurant les communautés.

La diversité bêta en revanche, permet de faire un lien entre l'échelle locale et l'échelle régionale (Aspin et al. 2018), d'autant plus qu'elle peut être partagée en deux composantes additives très informatives : le turnover ou remplacement, qui indique combien d'espèces sont différentes entre deux sites, et l'emboîtement (*nestedness*), qui indique dans quelle mesure les espèces des sites les plus pauvres représentent un sous-ensemble des sites les plus riches (Figure 1.2, Baselga 2010).

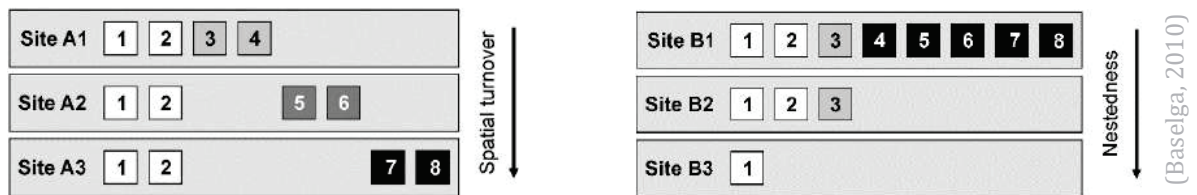


Figure 1.2. Représentation des composantes de la diversité bêta avec le turnover (à gauche) et la nestedness (à droite) : une ligne représente un site et un carré représente une espèce présente à ce site.

L'objectif de prendre en compte ces différentes facettes et composantes ne consiste pas seulement en un état des lieux de la diversité biologique, il s'agit également de comprendre les mécanismes qui la façonnent.

3. Ecologie des communautés : de l'échelle locale à l'échelle régionale

L'écologie s'est longtemps concentrée sur les mécanismes déterminant la distribution spatiale des espèces à une échelle locale. Depuis longtemps déjà, les hommes avaient constaté que les organismes entretiennent des relations spécifiques avec leur environnement. Par exemple, les paysans utilisent les plantes comme des indicateurs des caractéristiques du milieu depuis des siècles (Diekmann 2003). En effet, certaines espèces de plantes se retrouvant systématiquement sur des milieux bien spécifiques (riches en nutriment, humides...), leur présence fournit une information sur les propriétés physico-chimiques du sol autrement invisible à l'œil nu. Ces constats ont été formalisés par les travaux d'Ellenberg (1950) sur la bio-indication dressant pour de nombreuses plantes d'Allemagne une liste de valeurs attendues pour plusieurs caractéristiques du sol telles que l'acidité ou la salinité. De telles réflexions sur les relations entre les organismes et leur environnement ont contribué au développement du concept de niche écologique, désignant les

conditions biotiques (relatives aux autres individus en présence) et abiotiques (relatives aux paramètres de l'environnement) permettant à des espèces de persister et de maintenir des tailles de populations stables (Figure 1.3, Hutchinson 1957).

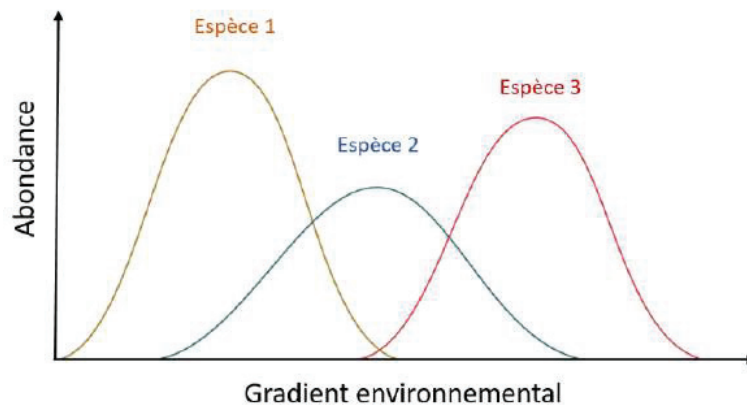


Figure 1.3. Illustration de la théorie de la niche. On observe plus d'individus d'une espèce donnée lorsqu'on approche de l'optimum environnemental de cette espèce (cela peut désigner la température, les précipitations, l'acidité du milieu...). Si leurs niches se recoupent, différentes espèces peuvent coexister et/ou entrer en compétition pour la ressource considérée.

La théorie de la niche écologique suppose une causalité entre des processus déterministes tels que les interactions avec l'environnement ou entre individus, et la présence ou l'abondance des espèces (Hutchinson 1957, Chase and Leibold 2003). Sur ces fondements, de nombreux modèles ont été construits pour expliquer au mieux la distribution des individus d'une même espèce (on parle alors de population) ou des individus d'espèces différentes susceptibles d'interagir entre elles (on parle alors de communauté) (May and Allen 1976, McCann et al. 1998). On peut citer par exemple les modèles permettant de prédire l'évolution du nombre d'individus de deux espèces à partir d'hypothèses sur les relations de compétition ou de prédation entre ces espèces et sur des paramètres spécifiques à chaque espèce tels que leurs taux de mortalité, natalité ou leur taux de croissance (Lotka 1925, Volterra 1926).

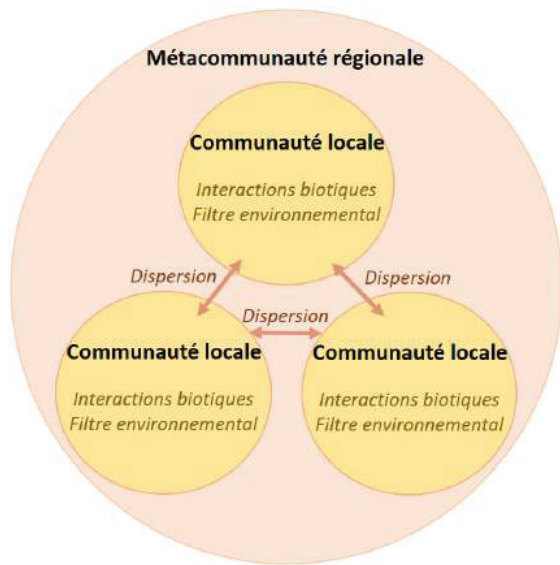


Figure 1.4. Représentation des mécanismes d'assemblage aux différentes échelles spatiales.

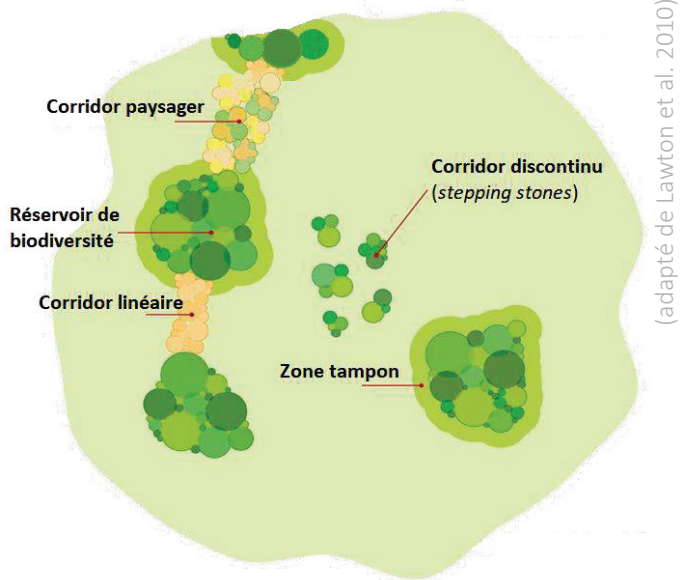
Toutefois, des mécanismes opérants à d'autres échelles spatiales que l'échelle locale peuvent influencer les populations et les communautés locales (Figure 1.4, MacArthur and Wilson 1967, Hubbell 2001). Les organismes sont en effet susceptibles de se déplacer entre différentes localités de façon active, via des processus de dispersion comme dans les dynamiques de sources-puits par exemple (Pulliam 1988) où certains sites très riches représentent un réservoir en terme de diversité d'espèces alimentant d'autres localités. Les organismes peuvent aussi se déplacer de façon passive lorsqu'une grande différence d'abondances crée un flot d'organismes d'un site riche vers un site plus pauvre en organismes (Shmida & Wilson, 1985).

Au-delà des mécanismes déterministes pouvant structurer les communautés, comme le filtrage environnemental et les limitations à la dispersion évoqués ci-dessus, des dynamiques stochastiques peuvent opérer : c'est la théorie du modèle neutre (Hubbell 2001). Celle-ci suggère que si les espèces sont équivalentes en terme de fertilité, mortalité et capacités migratoires, ce ne sont plus des processus déterministes mais stochastiques, c'est-à-dire des événements aléatoires d'extinction et de colonisation, qui sont à l'origine des patrons de distribution des espèces (Bell 2000, Hubbell 2001). Leibold et al. (2004) ont développé un cadre théorique pour envisager les différentes structures de communautés possibles en fonction de la contribution relative des mécanismes opérants à différentes échelles spatiales. Ce cadre est fondé sur le concept de métacommunautés, désignant des communautés locales reliées entre elles à l'échelle régionale par des individus se déplaçant. Selon les paysages et les organismes considérés, les communautés peuvent être structurées plutôt par un effet de filtre environnemental, apparenté à la sélection de niche décrite précédemment, ou par des mécanismes de dispersion (Leibold et al. 2004). Ainsi, quatre paradigmes possibles ont été envisagés par Leibold et al. (2004) pour décrire les structures attendues des communautés en fonction de l'importance relative des processus locaux et régionaux.

Le premier paradigme suppose qu'il y a très peu d'hétérogénéité environnementale à l'échelle régionale et que les processus d'extinctions sont à la fois stochastiques (extinction aléatoire de populations locales) et déterministes (compétition entre espèces, conditions abiotiques défavorables pour certaines espèces). Toutefois certaines localités sont inhabitées ou peu peuplées et les espèces les moins compétitives et les moins adaptées pourront survivre en allant coloniser ces sites. Ce paradigme porte le nom de « dynamique des patchs » (*patch-dynamic*). Le deuxième paradigme envisage que l'environnement structure le plus les communautés : les différentes localités présentent des caractéristiques environnementales très distinctes et les espèces auront tendances à sélectionner celle qui correspond à leur niche écologique. Lors de perturbations environnementales surviennent des épisodes d'extinctions locales et de recolonisation, puis les espèces sélectionnent à nouveau l'habitat qui leur est le plus favorable. Ce paradigme est celui du *species sorting*. Dans le troisième paradigme, la dispersion est le principal mécanisme d'assemblage et on parle d'« effet de masse » (*mass effect*, Shmida & Wilson, 1985). Cela suppose que les différentes localités sont bien connectées entre elles. Dans ce paradigme, les événements de colonisation ne sont pas ponctuels : ils influencent en permanence les dynamiques de population locales par des flux d'émigration pour les sites sources – ce qui peut accentuer les taux d'extinction locale, et des flux d'immigration pour les sites d'arrivée – ce qui conduit à des densités de population élevées. Dans le quatrième paradigme, ce sont les dynamiques stochastiques qui structurent le plus les communautés. Dans ce paradigme, contrairement aux autres, les différentes espèces ont des préférences d'habitat et des capacités de dispersion similaires et les différences de composition taxonomique entre localités sont dues à des épisodes aléatoires d'extinction. Ces paradigmes décrivent différents modèles d'assemblage possibles mais la réalité est souvent plus complexe et présente des combinaisons des différents paradigmes. (Logue et al. 2011, Tonkin et al. 2016b, Brown et al. 2017). Par exemple, Jiménez-Alfaro et al. (2015) ont étudié les communautés de plantes sur des dunes côtières en Espagne : il en est ressorti que dans les dunes stables, la structure des communautés de plante était principalement régie par du *species sorting*, tandis que dans les dunes en mouvement, les communautés étaient structurées par un mélange de dynamique des patchs et de dynamiques neutres. Pour les dunes en mouvement, les perturbations régulières des habitats pionniers pourrait accentuer l'importance de la dispersion et de la recolonisation, et minimiser l'importance de facteurs abiotiques locaux

La question du rôle structurant de la dispersion à l'échelle régionale se pose en particulier dans les paysages présentant des formes de fragmentation, qu'elles soient d'origine anthropique ou naturelle, comme une route coupant une forêt, ou un relief particulier à contourner, ravin ou montagne (Figure 1.5, Burel and Baudry 2003). La fragmentation de l'habitat conduit à des échanges réduits d'organismes entre les différentes localités, ce qui au sein d'une population peut conduire à une diversité génétique moindre (Lowe et al. 2004). Une étude sur les grizzlys au Canada a par exemple révélé que la fragmentation des forêts avait mené à une baisse drastique de leurs déplacements et que les grizzlys mâles ne s'étaient jamais aussi peu déplacés

historiquement, ce qui défavorise le brassage génétique de l'espèce (Proctor et al. 2002).



(adapté de Lawton et al. 2010)

Figure 1.5. Illustration des concepts de fragmentation de l'habitat et de corridors écologiques.

Impactant la diversité génétique, décrite précédemment comme un ressort essentiel du potentiel adaptatif des espèces, la fragmentation a donc une influence néfaste sur la résilience des espèces aux grands changements environnementaux (Frankham et al. 2017). À une autre échelle de temps, les obstacles à la dispersion freinent les processus de recolonisation après une perturbation ponctuelle et cela peut conduire à des extinctions locales de population ou de communauté (Thomas 2000). Tous ces constats reposent sur des observations de la connectivité régionale à un temps donné.

4. Instabilité des mécanismes d'assemblage de communautés en milieux très dynamiques

Jusqu'à présent, les structures de communautés et les mécanismes d'assemblage précédemment cités ont principalement été considérés comme stables dans le temps ou étudiés à quelques dates isolées (Erős et al. 2012, Datry et al. 2016b, Aspin et al. 2018). Cependant, à l'échelle locale déjà, des fluctuations temporelles complexes de la structure des communautés ont été constatées, soulignant l'intérêt de considérer différentes échelles de temps pour comprendre les

mécanismes d'assemblages des communautés (Ricklefs and Schuller 1993). Descamps-Julien and Gonzalez (2005) ont par exemple démontré que les variations des conditions environnementales pouvaient influencer les différents taux de croissance des espèces et que cette variation influençait les mécanismes de compétition entre espèces : les communautés covarient donc dans le temps avec l'environnement. Certains milieux particulièrement dynamiques peuvent voir changer les conditions biotiques et abiotiques locales de façon drastique. C'est le cas de formations végétales comme dans la région méditerranéenne qui subissent des feux réguliers. Ces feux sont cruciaux pour la structure des communautés de plantes car en brûlant une partie de la végétation, des ressources nutritives sont libérées et l'accès à la lumière est facilité, réduisant la compétition pour les plantes qui restent ou qui vont repousser (Kirkman et al. 2004).

Ainsi les conditions biotiques et abiotiques locales varient dans le temps, mais la connectivité entre habitats et entre communautés est également susceptible de varier dans certains milieux. On peut citer le cas de communautés de poissons d'eau douce qui, lors de grandes crues, vont être connectées à de nouveaux habitats et d'autres communautés de poissons (Figure 1.6, Fernandes et al. 2013). En effet, au début de la saison des crues, la structure des communautés est significativement liée aux paramètres de connectivité tandis qu'en fin de saison, la distribution des poissons est mieux expliquée par les spécificités environnementales des différents habitats (Fernandes et al. 2013). De telles variations de la surface d'habitats disponibles et du niveau de connectivité entre les habitats peuvent donc conduire à une variation dans le temps de l'importance relative des différents mécanismes d'assemblage (Vanschoenwinkel et al. 2010, Aiken and Navarrete 2014, Tonkin et al. 2016b). Il a également été montré que des dynamiques stochastiques, comme des épisodes aléatoires d'extinction et de colonisation, peuvent fortement contribuer à une variation temporelle de l'importance relative du filtre environnemental et de la limitation à la dispersion (Heino and Mykrä 2008, Aiken and Navarrete 2011, Fukumori et al. 2015).

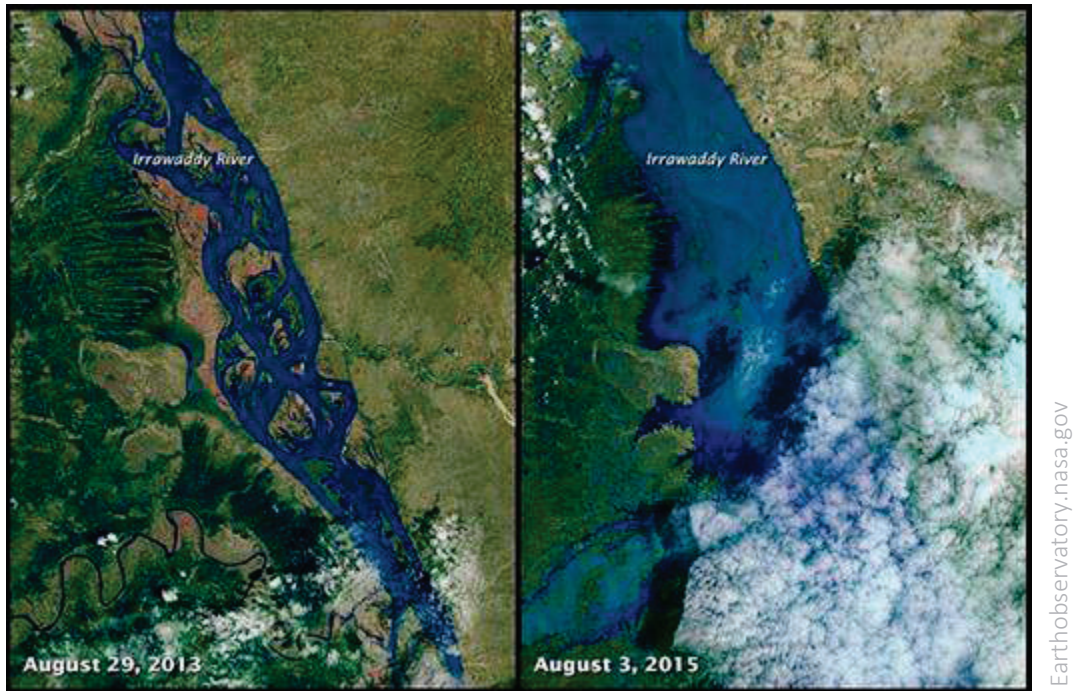


Figure 1.6 Crue de la rivière Irrawaddy en Birmanie en août 2015.

En conséquence, il semble pertinent de ne plus considérer les processus de dispersion et de filtre environnemental comme nécessairement stables (Azeria and Kolasa 2008, Ricklefs 2008) et d'autant plus en milieu dynamique où un relevé à un temps donné sera très peu représentatif du milieu (Palmquist et al. 2015, Datry et al. 2016b). Au contraire, il apparaît nécessaire d'évaluer conjointement les variabilités spatiales et temporelles de la structure des communautés (Heino and Mykrä 2008, Erős et al. 2012, Tonkin et al. 2016b), les étudier séparément risquant d'obscurcir la compréhension des mécanismes à l'œuvre (Nuvoloni et al. 2016). Malgré de tels constats, peu d'études à ce jour ont pris en compte cette variabilité temporelle des structures de communauté au moment d'établir le protocole et le plan d'échantillonnage pour analyser leur dynamique spatiale (Lancaster and Downes 2016, Sarremejane et al. 2017, Aspin et al. 2019).

Dans l'étude des fluctuations temporelles du milieu, plusieurs aspects de la variabilité temporelle sont à étudier. Par exemple, une variation subite de l'environnement constitue-t-elle nécessairement une perturbation ? Des conditions environnementales dans une configuration spatiotemporelle peuvent constituer une perturbation comme elles pourraient constituer une norme dans une autre (Auerbach 2011). En effet, un milieu sujet à de fréquentes fluctuations de l'environnement peut présenter des espèces qui y sont adaptées, voir qui en sont dépendantes : c'est le cas par exemple pour certaines espèces de plantes dans des massifs de végétation méditerranéenne (Moretti et al. 2006), ainsi le contexte historique et évolutif sera à

prendre en compte dans l'étude de la réponse des communautés à des variations temporelles de l'environnement. La fréquence des fluctuations environnementales est également à prendre en compte. La richesse taxonomique des végétations soumises à des feux, les mécanismes de compétition et les ressources à disposition dépendent de la récurrence des feux et du temps écoulé après un feu (Bárcenas-Moreno et al. 2016, Moya et al. 2018). Ensuite, différentes échelles temporelles sont envisageables pour étudier la variabilité de l'environnement et des réponses des organismes : quotidienne, mensuelle, saisonnière ou encore interannuelle. Tonkin et al. (2017) ont ainsi souligné l'importance de considérer la période de temps pertinente en fonction de l'échelle de temps des fluctuations et de la durée de vie des organismes considérés. Par ailleurs, lorsqu'on travaille à une échelle régionale, les fluctuations environnementales ne surviennent pas nécessairement au même moment sur les différents sites considérés. La saisonnalité climatique de la variabilité environnementale peut conduire à une évolution synchronique de sites parfois très éloignés et la façon dont cette synchronie des fluctuations environnementales peut stabiliser ou déstabiliser les structures de communautés reste encore méconnue (Vasseur and Fox 2007, Nuvoloni et al. 2016).

Aujourd'hui encore, on manque de données temporelles pour mieux appréhender l'effet de la variabilité des milieux dynamiques (Palmquist et al. 2015, Datry et al. 2016d). Étant donné que l'occurrence des perturbations extrêmes des écosystèmes se fait de plus en plus fréquente (Wolkovich et al. 2014, Datry et al. 2016b), il devient urgent de palier à ce manque dans un contexte de changement climatique.

5. Les rivières intermittentes : modèle de milieu très dynamique

Les rivières dans lesquelles l'eau vient à cesser de s'écouler ou dont le lit s'assèche tout à fait, qu'on appellera rivières intermittentes dans la suite du manuscrit, sont parmi les écosystèmes les plus extrêmes en termes de variabilité environnementale. On y trouve une alternance entre des conditions aquatiques et terrestres et la variabilité spatio-temporelle des assècs leur donne un aspect de mosaïque en constante mutation (Figure 1.7, Figure 1.8, Larned et al. 2010, Datry et al. 2016b). La variabilité des conditions environnementales locales et de la connectivité en font un sujet d'étude idéal des mécanismes d'assemblage de communautés à différentes échelles d'espace et de temps en milieu dynamique.



Figure 1.7. Photos de l'Ibie, cours d'eau du département de l'Ardèche, à quelques mois d'écart en 2013.

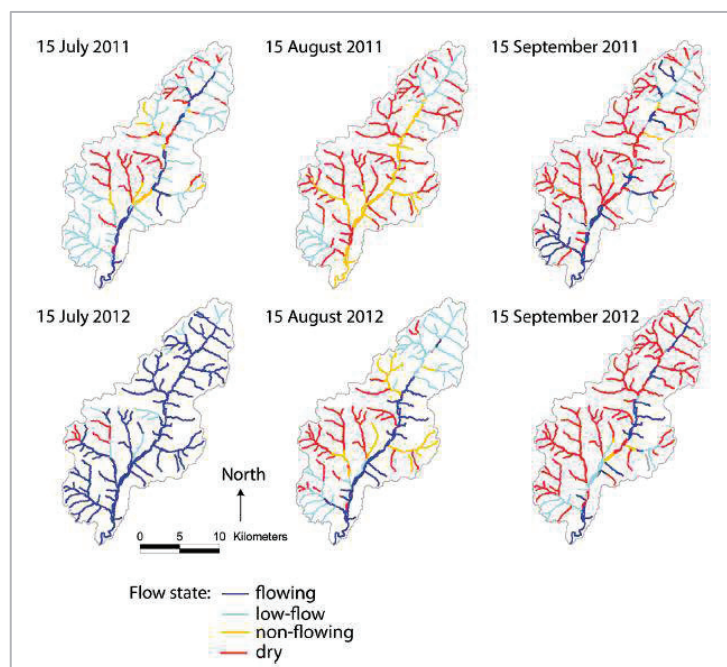


Figure 1.8. Etat d'écoulement sur le bassin versant de la Tude, cours d'eau de Poitou-Charentes, pour l'été 2011 et l'été 2012 : grande variabilité spatiale et temporelle de la répartition des assèchements. Les données ont été collectées à partir d'observations visuelles (Datry et al. 2016a, b).

Plusieurs facteurs peuvent être à l'origine de l'intermittence d'écoulement : le climat (ex : saisonnalité et abondance des précipitations, évaporation), la géologie (ex : imperméabilité des roches sous-jacentes) et les activités humaines (ex : captation d'eau, linéarisation des cours d'eau) en sont les principaux (Jaeger et al. 2017). Ces facteurs déterminant les processus hydrologiques, sédimentaires et géomorphologiques, ils influencent également les processus

biologiques et physico-chimiques des écosystèmes de rivière intermittente. L'intermittence d'écoulement pouvant avoir des origines diverses, il existe une grande diversité de rivières intermittentes dans le monde selon les zones bioclimatiques et géologiques considérées : différences d'échelles spatiales, de durée d'assecs, de composition des communautés...

Par ailleurs, les rivières sont des écosystèmes qui présentent certaines spécificités spatiales intéressantes pouvant impacter les processus de dispersion des organismes et la structure régionale des communautés. D'une part, elles constituent un réseau dendritique, avec des têtes de bassin versant isolées et des chenaux aval très connectés, (Brown and Swan 2010, Paz-Vinas and Blanchet 2015, Tornwall et al. 2017, Tonkin et al. 2018b). D'autre part, le courant s'écoule d'amont en aval, emportant avec lui des sédiments, des ressources nutritives et des organismes : cela implique que des perturbations locales pourraient affecter différemment les communautés selon l'endroit où elles surviennent dans le réseau (Holyoak et al. 2005, Altermatt et al. 2011, Datry et al. 2016b). Par exemple, si les assèchements se situent en amont du réseau, le rétablissement des communautés aquatiques après l'assec pourrait être plus lent que si les assèchements sont en aval car dans le second cas, lors de la remise en eau, la recolonisation peut se faire plus facilement des sites pérennes amont via une dérive passive et une dispersion active vers les sites aval (Datry et al. 2016a, Figure 1.9).

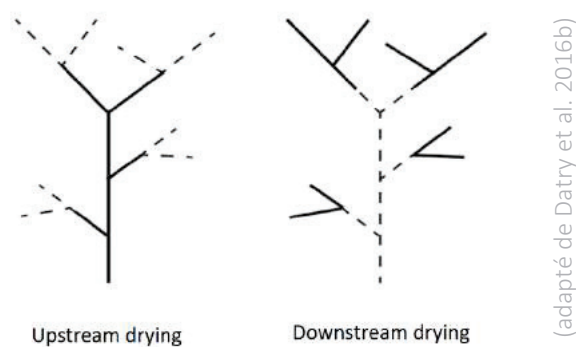


Figure 1.9. Différentes configurations d'assèchement possibles sur un réseau fluvial.

De plus, les modifications des conditions locales, de la surface d'habitat disponible et de la connectivité en rivière intermittente peuvent survenir à différentes échelles de temps : l'assèchement du lit de la rivière se fait généralement de façon progressive tandis que la remise en eau est souvent rapide (Corti and Datry 2012, Datry et al. 2016b, Boulton et al. 2017). En effet, le recul du front d'eau au début de l'assèchement peut s'étaler sur plusieurs jours à

plusieurs mois, tandis que lors de la remise en eau, le front d'avancée d'eau peut atteindre des vitesses de 3 m/s, les valeurs les plus fréquentes se situant entre 1 et 2 m/s (Figure 1.10, Corti and Datry 2012).

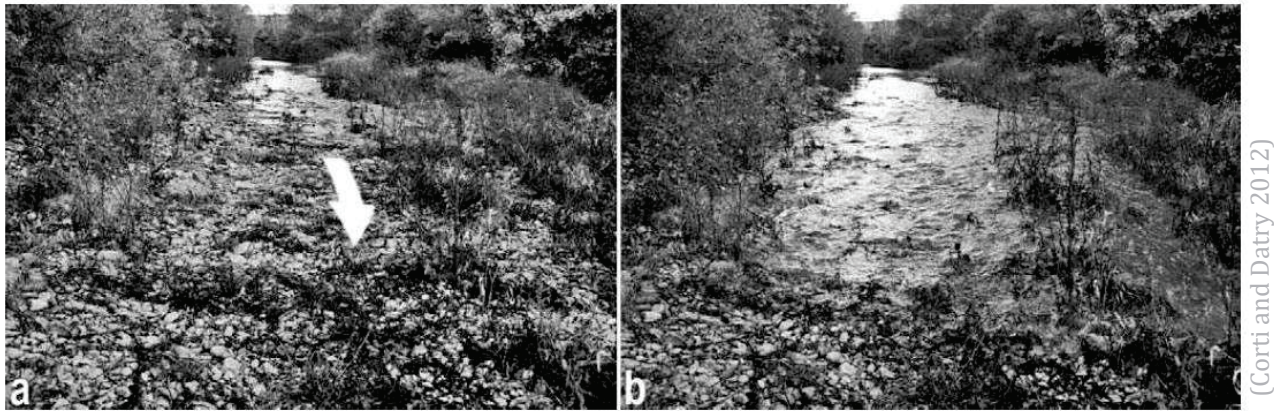


Figure 1.10. Front d'avancée d'eau sur l'Albarine, le 2 novembre 2009. Le lit de la rivière s'était asséché environ 4 mois et la végétation y avait poussé. La flèche indique le sens d'écoulement, le front avance à une vitesse de 0.8 m/s.

Si certains passages d'une phase hydrologique à l'autre peuvent être rapide, la transition entre types d'écosystèmes est en revanche progressive, avec des phénomènes d'immigration et d'émigration, de mortalité des organismes précédemment présents, d'éclosion, de réactivation d'organismes dormants (Larned et al. 2007, 2010). L'alternance des phases hydrologiques conduit donc à des modifications profondes de la structure des communautés. Par exemple, lors des phases d'écoulement de la rivière, les espèces caractéristiques de milieu lotique (eau courante) devraient dominer, tandis que les espèces caractéristiques de milieu lentique (eau calme) dominent pendant les phases de rupture d'écoulement et les espèces terrestres pendant les phases d'assec (Datry et al. 2016b). Datry et al. (2016b) ont également fait l'hypothèse que les changements drastiques de conditions environnementales conduisent à une modification des processus structurant les communautés. Ainsi, lors de l'arrêt de l'écoulement de la rivière et du passage à un milieu lentique, on s'attend à observer un rôle essentiel du filtre environnemental car les conditions abiotiques changent (diminution de l'oxygène disponible, augmentation de la température; Gómez et al. 2017) et la prédation augmente grandement du fait de la diminution de la taille des habitats aquatiques et de l'arrivée d'espèces terrestres. La dispersion pourrait ensuite devenir le processus dominant, avec notamment la colonisation d'espèces prédatrices se déplaçant efficacement (Bonada et al. 2012). Puis, lors de la remise en eau, la dispersion continuerait de dominer avec la recolonisation des espèces aquatiques depuis l'amont et les refuges avoisinant. Enfin, après ces épisodes de dispersion intenses, le rôle du filtre environnemental pourrait à nouveau gagner en importance (Figure 1.11, Datry et al. 2016b).

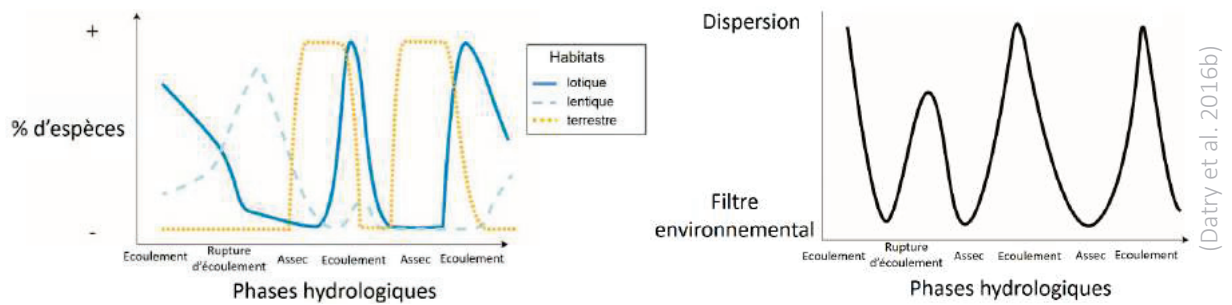


Figure 1.11. Alternance des phases hydrologiques et influence hypothétique sur l'abondance relative des espèces de milieux terrestre, lentique et lotique (gauche) et sur la contribution relative des mécanismes d'assemblage (droite)

Le rétablissement après un changement extrême de l'environnement étant donc un processus étalé dans le temps, la dynamique temporelle des asssecs et notamment leur fréquence et leur durée pourrait fortement influencer la dynamique temporelle des communautés dans ces écosystèmes (Datry et al. 2016b, Sarremejane et al. 2017, Aspin et al. 2019). De plus, dans un contexte de changement climatique, la longueur des sections asséchées, la fréquence et la durée des asssecs pourraient venir à croître en raison d'une modification des débits et d'une baisse du niveau des nappes phréatiques (Datry et al. 2014b, Acuña et al. 2014, Döll et al. 2018). Comprendre la réponse des communautés à la dynamique spatiale et temporelle actuelle des asssecs pourrait donc contribuer à évaluer l'impact du changement climatique sur elles.

6. Modèle biologique des invertébrés en rivière intermittente

Les rivières intermittentes présentent de nombreux groupes taxonomiques différents (Heino 2013) mais les invertébrés présentent la particularité d'avoir de nombreux modes de dispersion et une grande diversité fonctionnelle de manière générale (Figure 1.12). Ainsi, la perception de l'environnement et les contraintes que représentent des barrières à la dispersion (comme l'absence d'eau pour des organismes aquatiques) peuvent varier grandement d'un organisme à l'autre au sein de ce groupe taxonomique. Il a par exemple été montré que la force de dispersion des invertébrés déterminait leur capacité à coloniser des habitats viables et donc, influençait la contribution relative de l'environnement et de la dispersion dans la structure de ces groupes d'invertébrés (Bie et al. 2012, Cañedo-Argüelles et al. 2015, Saito et al. 2015), et que cette dispersion pouvait dépendre de la taille des organismes (Heino et al. 2015, Bailey et al. 2018). En travaillant sur un tel nombre de taxons – souvent de quelques dizaines à quelques centaines en fonction de la résolution taxonomique (famille, genre, espèce), il peut être particulièrement intéressant de les considérer par groupe (selon leur mode de dispersion ou leur mode

d'alimentation) pour mettre en évidence des patrons de distribution spécifiques (Marquet et al. 2004, Presley et al. 2012, Heino and Tolonen 2017).

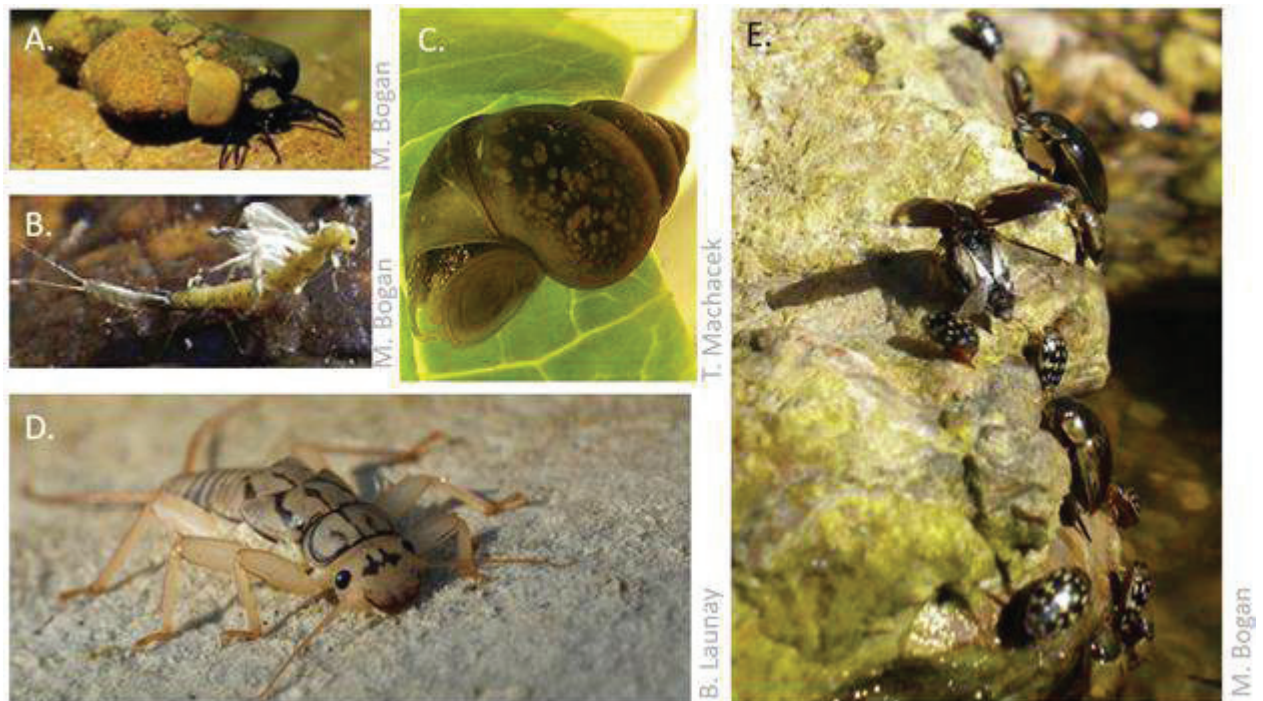


Figure 1.12. Illustration de la diversité des modes de dispersion des invertébrés aquatiques avec une larve de trichoptère de la famille des Limnephilidae (A.), un Plécoptère de la famille des Capniidae en train d'émerger (B.), un mollusque de la famille des Bithyniidae (C.), une larve de Plécoptère de la famille des Perlidae (D.) et des coléoptères aquatiques adultes de la famille des Dytiscidae et Hydrophilidae (E.).

Les communautés d'invertébrés aquatiques observées dans les rivières naturellement intermittentes présentent une grande capacité de rétablissement face aux assècs, dans le sens où elles parviennent efficacement à retourner à un état pré-assèc une fois que l'écoulement de la rivière reprend (Stanley et al. 1994, Datry et al. 2014a, Bogan et al. 2017). Cette faculté repose sur des espèces adaptées aux assècs car présentant une combinaison de stratégies de résistances et de bonnes capacités de dispersion, acquises au fil de l'évolution. Le terme de résistance désigne l'aptitude à supporter les périodes d'assèc en tolérant des conditions environnementales particulièrement sévères : en survivant dans des petits bassins qui subsistent (mais où la température de l'eau se fait plus élevée, l'oxygène plus rare et la prédation plus intense; Boulton and Lake 1992), en colonisant la zone hyporhéique – zone de sédiment saturée en eau sous le lit de la rivière (Figure 1.13, Vander Vorste et al. 2016), ou en entrant dans une forme de dormance qui survit à la dessiccation (Stubbington and Datry 2013, Strachan et al. 2015, Bogan et al. 2017).

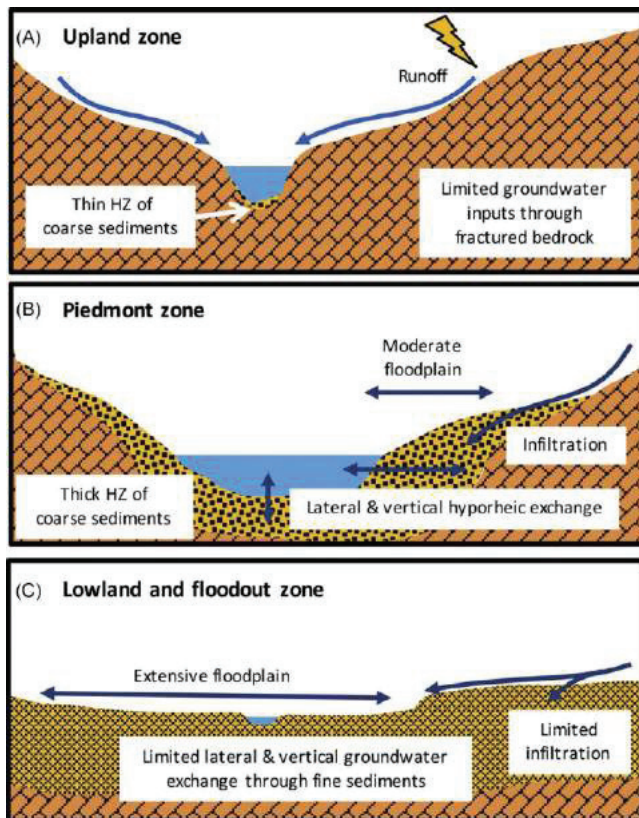


Figure 1.13. Exemples de configurations possibles du lit de la rivière et des apports en eau en fonction de la zone géographique. (a) Zones de montagne, avec un chenal en forme de V ou de U, reposant sur un fond rocheux, avec un lit majeur étroit. (b) Zones de piémont, avec un chenal rectangulaire, des dépôts alluvionnaires grossiers, des berges peu épaisses et un lit majeur de taille modérée. (c) Zones de plaine avec un chenal très peu encaissé, des dépôts alluvionnaires fins et stratifiés, et un lit majeur très large. *HZ* : zone hyporhéique. (Bogan et al. 2017)

D'autres espèces ne présentent pas de telles stratégies mais restent adaptées à un écosystème fragmenté car capables de recoloniser rapidement et efficacement un site remis en eau (Chester and Robson 2011). Cette recolonisation peut se faire via la dispersion aquatique depuis les sites pérennes les plus proches (Fagan 2002, Robson et al. 2008, Altermatt 2013) ou par dispersion aérienne à travers les terres (Bilton et al. 2001, Robson et al. 2008). Les communautés d'invertébrés en rivière intermittente présentent donc une palette de traits biologiques uniques et il convient d'étudier leur diversité en parallèle de la diversité taxonomique via des analyses qu'on appelle fonctionnelles.

Toutefois, dans certaines rivières qui ne sont pas naturellement intermittentes depuis des siècles ou plus, et où l'intermittence a pour origine des perturbations anthropiques comme les captages d'eau (Vörösmarty et al., 2010), les organismes aquatiques pourraient ne pas encore présenter autant d'adaptations aux assecs. Certaines régions du monde présentant jusqu'à maintenant des rivières principalement pérennes sont susceptibles de voir s'assécher de plus en plus de rivières dans un avenir proche (Zahrádková et al. 2015, Spinoni et al. 2018). Dans ces régions où les assecs surviennent depuis récemment, la réponse des communautés aquatiques aux assecs est encore méconnue, et cela pourrait affecter notre capacité à évaluer l'impact du changement climatique sur leur biodiversité (Datry et al. 2017, Tonkin et al. 2018a).

7. Méthodologie dans l'analyse de la complexité spatiale et temporelle des communautés

Dans l'étude des patrons spatiaux et temporels complexes des communautés se pose la question de la méthodologie à appliquer et des interprétations possibles des résultats d'analyses. De nombreuses études visent à démêler la part de la structure des communautés qui serait due à un filtre environnemental et celle qui s'expliquerait par la limitation à la dispersion (Peres-Neto and Legendre 2010, Logue et al. 2011, Heino 2011). Dans les écosystèmes d'eau douce, il n'existe pas encore de consensus sur la part relative que jouent les variables environnementales et spatiales dans la dynamique des communautés (Erős et al. 2012). Certains facteurs influencent cette contribution relative des mécanismes d'assemblage tels que le type d'habitat (lac ou rivière), le type d'organisme (invertébrés ou poissons), les capacités de dispersion (strictement aquatique ou à dispersion aérienne) ou encore l'échelle spatiale considérée (Soininen et al. 2007, Cañedo-Argüelles et al. 2015, Heino et al. 2015). Cependant, même au sein d'un même système ou d'un même groupe d'organismes, les conclusions tirées sur la part relative des mécanismes d'assemblage peuvent varier d'une étude à l'autre (Erős et al. 2012, Schmera et al. 2018). Cette absence de consensus peut s'expliquer par une dépendance très forte au contexte et aux spécificités de chaque système considéré (Tonkin et al. 2016a) ou encore par le manque de prise en compte de la variabilité temporelle des structures de communauté (Sarremejane et al. 2017), mais il n'est pas à exclure que les outils statistiques employés dans les analyses présentent des biais qui masquent et obscurcissent l'interprétation des mécanismes d'assemblage.

Diverses approches existent mais la majorité des études sur ces questions se sont basées sur des méthodes de partitionnement en utilisant soit des méthodes d'ordinations contraintes soit des régressions sur des matrices de distance et méthodes affiliées (Heino 2013, Clappe et al. 2018). La première méthode consiste à décomposer la variation totale de la composition des communautés en quatre parts : la variation expliquée par l'environnement uniquement, la part expliquée par l'espace uniquement, une part expliquée par la combinaison de l'environnement et de l'espace et enfin une part de variation résiduelle, expliquée ni par l'environnement ni par l'espace (Figure 1.14).

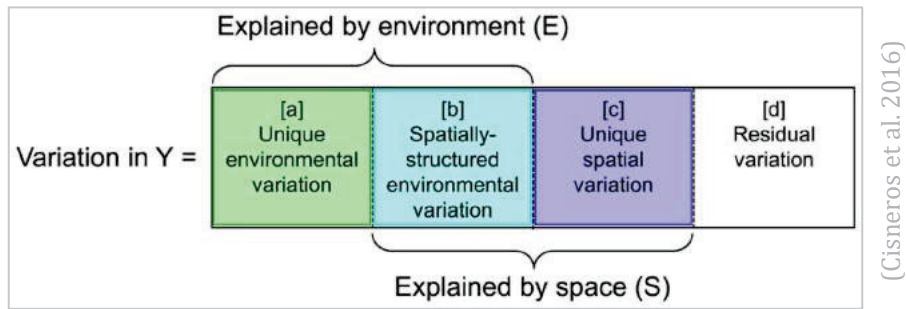


Figure 1.14. Illustration du principe de partitionnement de la variation, où Y représente la composition en espèces.

La seconde méthode consiste à calculer pour chaque paire de sites la différence de composition taxonomique, la différence entre les valeurs environnementales et la distance géographique et d'établir si pour l'ensemble des paires de sites considérées, il existe une corrélation entre ces trois types de distance (Soininen et al. 2007). Toutefois, l'environnement peut présenter une structure spatiale que ça soit à petite échelle (par exemple des différences d'ombrages sur un site en fonction de la végétation présente) ou à grande échelle (par exemple des différences climatiques ou des différences de composition des roches entre différents massifs géologiques) (Figure 1.15). Ainsi la différence de valeur de variables environnementales entre deux localités peut être corrélée à la distance géographique entre ces deux points, c'est ce qu'on nomme autocorrélation spatiale.

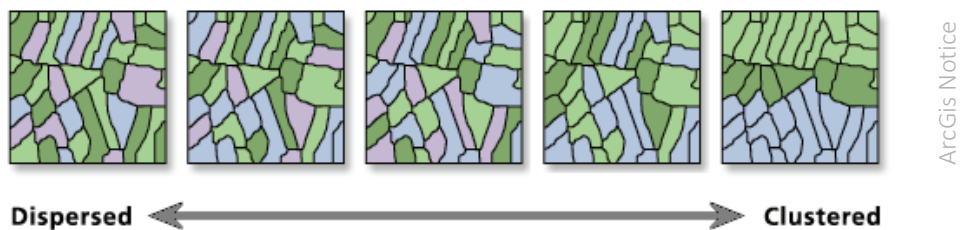


Figure 1.15. Visualisation de différents niveaux d'autocorrélation spatiale de variables environnementales, très positive à droite avec des unités semblables groupées et un gradient à large échelle, très négative à gauche avec des unités adjacentes très différentes les unes des autres.

Une forte autocorrélation spatiale dans les variables environnementales empêche de tirer des conclusions sur le rôle relatif de l'environnement et de la dispersion : si la donnée environnementale porte en elle une donnée spatiale, l'effet de l'environnement risque d'être surestimé (Legendre 1993, Smith and Lundholm 2010, Guillot and Rousset 2013, Heino et al. 2015, Clappe et al. 2018). Ainsi, la distinction entre les différents processus écologiques

structurant les communautés requiert une amélioration des outils existants susceptibles d'être biaisés par l'autocorrélation spatiale.

Par ailleurs, de nouvelles méthodes pour mesurer la différence de composition taxonomique entre deux localités ou entre deux dates d'échantillonnage sont adaptées à l'étude d'écosystèmes présentant une grande dynamique spatio-temporelle. La diversité bêta présentée dans la section 2, en liant l'échelle locale à l'échelle régionale, renseigne sur la structure spatiale des communautés et permet de faire des hypothèses sur les mécanismes d'assemblage à l'œuvre. Cependant, les facteurs déterminant la diversité bêta et ses composantes en milieu très dynamique restent assez méconnus et particulièrement l'effet de leur variabilité temporelle (mais voir Sarremejane et al. 2017, Leigh et al. 2019). Un cadre théorique se développe néanmoins pour étudier la composante temporelle de la diversité bêta (Ruhí et al. 2017, Jabot et al. 2018, Legendre and Condit 2019), offrant des perspectives prometteuses à l'analyse de la variabilité spatiale et temporelle des écosystèmes dynamiques. De plus, comme pour la diversité bêta taxonomique, la diversité bêta fonctionnelle peut être calculée, renseignant alors la dissimilarité des traits biologiques présents sur deux sites, et peut être décomposée en deux composantes additives (Villéger et al. 2013, Cardoso et al. 2014). Cela permet de compléter la donnée taxonomique en indiquant comment le fonctionnement écosystémique est susceptible de varier dans le temps et l'espace. Toutefois, la façon dont la diversité fonctionnelle répond aux changements environnementaux est encore méconnue (Naeem et al. 2012, Matthews et al. 2015, Aspin et al. 2018, Leigh et al. 2019) et de manière générale, la littérature actuelle sur la diversité fonctionnelle repose sur une vision statique des écosystèmes avec un manque de prise en compte de sa dynamique temporelle (Datry et al. 2018).

8. Cadre conceptuel

Ainsi, étudier le fonctionnement des communautés en milieu dynamique présente actuellement de nombreux défis. Dans un milieu dynamique, la distribution spatiale et temporelle de modifications extrêmes de l'environnement pourrait avoir un rôle décisif sur la dynamique des communautés. En rivière intermittente notamment, on s'attend à un effet structurant de la position des assecs sur le réseau, de leur fréquence et leur durée pour les communautés aquatiques. L'axe 1 analysera cette réponse grâce à un jeu de données collecté pendant trois ans sur 11 rivières de France. De telles analyses visant à connaître l'influence de la dynamique spatio-temporelle des assecs sur les communautés aquatiques devraient mener à des questionnements et des perspectives pour la gestion de conservation des rivières intermittentes.

La réponse des communautés pourrait par ailleurs être dépendante de l'histoire évolutive du milieu. Le paragraphe précédent porte sur la réponse aux assecs de communautés adaptées. En effet, dans des rivières naturellement intermittentes depuis des millénaires, la sélection a pu filtrer des espèces avec des traits biologiques leur permettant de résister aux conditions environnementales particulières des périodes d'assec. Mais la réponse aux assecs dans des rivières qui commencent tout juste à s'assécher est encore méconnue. Les communautés aquatiques pourraient y être drastiquement affectées car elles ne présenteraient pas de traits biologiques particuliers sélectionnés au fil du temps. Ainsi, l'axe 2 de la thèse porte sur la comparaison des réponses de communauté aux assecs dans des rivières naturellement intermittentes et dans des rivières dont l'intermittence est causée par des modifications anthropiques récentes.

La recolonisation des organismes aquatiques après un assec étant dépendante des capacités de dispersion et ce trait pouvant être associé à la taille des organismes, l'axe 3 de la thèse vise à explorer comment des différences de capacité de dispersion affectent la structure spatiale et temporelle des communautés de rivières intermittentes en utilisant une mesure de la taille de chaque organisme échantillonné. Par ailleurs, les travaux envisagés dans la thèse reposent jusque là sur des analyses de communautés, mais une analyse des dynamiques spatio-temporelles au sein d'une même population pourrait permettre une compréhension plus fine des mécanismes structurant. Étudier la taille des individus au sein de quelques espèces données dans le temps permettrait par exemple de préciser certaines adaptations du cycle de vie des espèces considérées. L'axe 3 de la thèse propose donc d'explorer en quoi l'étude d'organismes

de différentes tailles à l'échelle d'une communauté et d'une population peut informer sur la dynamique spatio-temporelle des invertébrés de rivière intermittente.

Dans des travaux complémentaires, j'ai abordé la difficulté de démêler les signaux environnementaux, spatiaux ou temporels et de les interpréter en termes de processus structurant les communautés. L'étude présentée en annexe traitera de l'amélioration d'un outil statistique, le test de Mantel, largement utilisé dans les analyses de métacommunautés aujourd'hui : visant à identifier la part relative des processus locaux et régionaux dans la structuration des communautés, cet outil est connu pour surestimer la part attribuée à l'environnement. La prise en compte et la correction de ce biais pourrait améliorer la compréhension de la contribution des différents mécanismes d'assemblage.

Objectifs

Cette thèse vise à caractériser la variabilité spatiale et temporelle de la structure des communautés en milieu très dynamique. Les travaux réalisés doivent permettre de : 1) évaluer l'influence de la répartition spatiale et temporelle des assecs sur la structure des communautés aquatiques en rivière intermittente, 2) comprendre la réponse des communautés aquatiques aux assecs dans des contextes évolutifs différents et 3) identifier si différentes classes de taille d'une même espèce présentent des patterns spatiaux et temporels distincts les uns des autres.

9. Références

- Acuña, V. et al. 2014. Why Should We Care About Temporary Waterways? - *Science* 343: 1080–1081.
- Aiken, C. M. and Navarrete, S. A. 2011. Environmental fluctuations and asymmetrical dispersal: generalized stability theory for studying metapopulation persistence and marine protected areas. - *Marine Ecology Progress Series* 428: 77–88.
- Aiken, C. M. and Navarrete, S. A. 2014. Coexistence of competitors in marine metacommunities: environmental variability, edge effects, and the dispersal niche. - *Ecology* 95: 2289–2302.
- Altermatt, F. 2013. Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. - *Aquat Ecol* 47: 365–377.
- Altermatt, F. et al. 2011. Interactive effects of disturbance and dispersal directionality on species richness and composition in metacommunities. - *Ecology* 92: 859–870.
- Aspin, T. W. H. et al. 2018. Drought intensification drives turnover of structure and function in stream invertebrate communities. - *Ecography* 41: 1992–2004.
- Aspin, T. W. H. et al. 2019. Drought intensification alters the composition, body size, and trophic structure of invertebrate assemblages in a stream mesocosm experiment. - *Freshwater Biology* 64: 750–760.
- Azeria, E. T. and Kolasa, J. 2008. Nestedness, niche metrics and temporal dynamics of a metacommunity in a dynamic natural model system. - *Oikos* 117: 1006–1019.
- Bárcenas-Moreno, G. et al. 2016. Plant community influence on soil microbial response after a wildfire in Sierra Nevada National Park (Spain). - *Science of The Total Environment* 573: 1265–1274.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. - *Global Ecology and Biogeography* 19: 134–143.
- Bell, G. 2000. The Distribution of Abundance in Neutral Communities. - *The American Naturalist* 155: 606–617.
- Bie, T. D. et al. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. - *Ecology Letters* 15: 740–747.
- Bilton, D. T. et al. 2001. Dispersal in Freshwater Invertebrates. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 159–181.

- Bogan, M. T. et al. 2017. Chapter 4.8 - Resistance, Resilience, and Community Recovery in Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. - In: Datry, T. et al. (eds), Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. Academic Press, pp. 349–376.
- Bonada, N. et al. 2012. Spatial autocorrelation patterns of stream invertebrates: exogenous and endogenous factors. - *Journal of Biogeography* 39: 56–68.
- Boulding, E. 2009. Genetic Diversity, Adaptive Potential, and Population Viability in Changing Environments. - In: pp. 212–232.
- Boulton, A. j. and Lake, P. s. 1992. The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. - *Freshwater Biology* 27: 123–138.
- Boulton, A. J. et al. 2017. Chapter 2.3 - Hydrological Connectivity in Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. - In: Datry, T. et al. (eds), Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. Academic Press, pp. 79–108.
- Brown, B. L. and Swan, C. M. 2010. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. - *Journal of Animal Ecology* 79: 571–580.
- Brown, B. L. et al. 2017. Making sense of metacommunities: dispelling the mythology of a metacommunity typology. - *Oecologia*: 1–10.
- Burel, F. and Baudry, J. 2003. *Landscape Ecology: Concepts, Methods, and Applications*. - Science Publishers.
- Cañedo-Argüelles, M. et al. 2015. Dispersal strength determines meta-community structure in a dendritic riverine network. - *J. Biogeogr.* 42: 778–790.
- Cardoso, P. et al. 2014. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. - *Journal of Biogeography* 41: 749–761.
- Chase, J. M. and Leibold, M. A. 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. - University of Chicago Press.
- Chester, E. T. and Robson, B. J. 2011. Drought refuges, spatial scale and recolonisation by invertebrates in non-perennial streams. - *Freshwater Biology* 56: 2094–2104.
- Chiarucci, A. et al. 2011. Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. - *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 366: 2426–2437.
- Clappe, S. et al. 2018. Beyond neutrality: disentangling the effects of species sorting and spurious correlations in community analysis. - *Ecology* in press.
- Corti, R. and Datry, T. 2012. Invertebrates and sestonic matter in an advancing wetted front travelling down a dry river bed (Albarine, France). - *Freshwater Science* 31: 1187–1201.

- Datry, T. et al. 2014a. Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence. - *Ecography* 37: 94–104.
- Datry, T. et al. 2014b. Intermittent Rivers: A Challenge for Freshwater Ecology. - *BioScience* 64: 229–235.
- Datry, T. et al. 2016a. A landscape approach to advance intermittent river ecology. - *Freshwater Biology* 61: 1200–1213.
- Datry, T. et al. 2016b. Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. - *Oikos* 125: 149–159.
- Datry, T. et al. 2016c. Metacommunity patterns across three Neotropical catchments with varying environmental harshness. - *Freshw Biol* 61: 277–292.
- Datry, T. et al. 2017. Context-dependent resistance of freshwater invertebrate communities to drying. - *Ecol Evol* 7: 3201–3211.
- Datry, T. et al. 2018. Flow intermittence and ecosystem services in rivers of the Anthropocene. - *Journal of Applied Ecology* 55: 353–364.
- Díaz, A. M. et al. 2008. Biological traits of stream macroinvertebrates from a semi-arid catchment: patterns along complex environmental gradients. - *Freshwater Biology* 53: 1–21.
- Döll, P. et al. 2018. Risks for the global freshwater system at 1.5°C and 2°C global warming. - *Environ. Res. Lett.* 13: 044038.
- Erős, T. et al. 2012. Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacommunity organization – stream fish in a human-modified landscape. - *Freshwater Biology* 57: 1914–1928.
- Fagan, W. F. 2002. Connectivity, Fragmentation, and Extinction Risk in Dendritic Metapopulations. - *Ecology* 83: 3243–3249.
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. - *Biological Conservation* 61: 1–10.
- Frankham, R. et al. 2017. Loss of genetic diversity reduces ability to adapt. in press.
- Fukumori, K. et al. 2015. Disturbance-mediated colonization-extinction dynamics in experimental protist metacommunities. - *Ecology* 96: 3234–3242.
- Gómez, R. et al. 2017. Chapter 3.1 - Water Physicochemistry in Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. - In: Datry, T. et al. (eds), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams*. Academic Press, pp. 109–134.
- Guillot, G. and Rousset, F. 2013. Dismantling the Mantel tests. - *Methods Ecol Evol* 4: 336–344.

- Heino, J. 2011. A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. - *Freshwater Biology* 56: 1703–1722.
- Heino, J. 2013. The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. - *Biological Reviews* 88: 166–178.
- Heino, J. and Mykrä, H. 2008. Control of stream insect assemblages: roles of spatial configuration and local environmental factors. - *Ecological Entomology* 33: 614–622.
- Heino, J. and Tolonen, K. T. 2017. Ecological drivers of multiple facets of beta diversity in a lentic macroinvertebrate metacommunity. - *Limnology and Oceanography* 62: 2431–2444.
- Heino, J. et al. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. - *Freshw Biol* 60: 845–869.
- Holyoak, M. et al. 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. - University of Chicago Press.
- Hubbell, S. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*. - Princeton University Press.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. - *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–427.
- Jabot, F. et al. 2018. Assessing metacommunity processes through signatures in spatiotemporal turnover of community composition. - *bioRxiv*: 480335.
- Jaeger, K. L. et al. 2017. Chapter 2.1 - Geomorphology and Sediment Regimes of Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. - In: Datry, T. et al. (eds), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams*. Academic Press, pp. 21–49.
- Jiménez-Alfaro, B. et al. 2015. Regional metacommunities in two coastal systems: spatial structure and drivers of plant assemblages. - *Journal of Biogeography* 42: 452–462.
- Kirkman, L. K. et al. 2004. Predicting plant species diversity in a longleaf pine landscape. - *Ecoscience* 11(1):80-93 in press.
- Lancaster, J. and Downes, B. J. 2016. A landscape-scale field experiment reveals the importance of dispersal in a resource-limited metacommunity. - *Ecology* 98: 565–575.
- Larned, S. T. et al. 2007. Invertebrate and microbial responses to inundation in an ephemeral river reach in New Zealand: effects of preceding dry periods. - *Aquat. Sci.* 69: 554–567.
- Larned, S. T. et al. 2010. Emerging concepts in temporary-river ecology. - *Freshwater Biology* 55: 717–738.
- Legendre, P. 1993. Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? - *Ecology* 74: 1659–1673.

- Legendre, P. and Condit, R. 2019. Spatial and temporal analysis of beta diversity in the Barro Colorado Island forest dynamics plot, Panama. - *For. Ecosyst.* 6: 7.
- Leigh, C. et al. 2019. Drought alters the functional stability of stream invertebrate communities through time. - *Journal of Biogeography* in press.
- Logue, J. B. et al. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. - *Trends in Ecology & Evolution* 26: 482–491.
- Lotka, A. J. 1925. *Elements of Physical Biology*. - Williams and Wilkins Company.
- Lowe, A. et al. 2004. *Ecological Genetics: Design, Analysis, and Application*. - John Wiley & Sons.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. - Princeton University Press.
- Marquet, P. et al. 2004. Diversity emerging: Toward a deconstruction of biodiversity patterns. - *Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature*: 191–209.
- Matthews, T. J. et al. 2015. Ecological traits reveal functional nestedness of bird communities in habitat islands: a global survey. - *Oikos* 124: 817–826.
- May, R. M. and Allen, P. M. 1976. Stability and Complexity in Model Ecosystems. - *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics SMC-6*: 887–887.
- McCann, K. et al. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. - *Nature* 395: 794–798.
- Moretti, M. et al. 2006. Modelling the Influence of Change in Fire Regime on the Local Distribution of a Mediterranean Pyrophytic Plant Species (*Cistus salviifolius*) at Its Northern Range Limit. - *Journal of Biogeography* 33: 1492–1502.
- Moya, D. et al. 2018. Temporal characterisation of soil-plant natural recovery related to fire severity in burned *Pinus halepensis* Mill. forests. - *Science of The Total Environment* 640–641: 42–51.
- Naeem, S. et al. 2012. The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. - *Science* 336: 1401–1406.
- Nuvoloni, F. M. et al. 2016. Species Turnover through Time: Colonization and Extinction Dynamics across Metacommunities. - *The American Naturalist* 187: 786–796.
- Palmquist, K. A. et al. 2015. Scale-dependent responses of longleaf pine vegetation to fire frequency and environmental context across two decades. - *Journal of Ecology* 103: 998–1008.
- Paz-Vinas, I. and Blanchet, S. 2015. Dendritic connectivity shapes spatial patterns of genetic diversity: a simulation-based study. - *J. Evol. Biol.* 28: 986–994.

- Peres-Neto, P. R. and Legendre, P. 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. - *Global Ecology and Biogeography* 19: 174–184.
- Presley, S. J. et al. 2012. Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. - *Global Ecology and Biogeography* 21: 968–976.
- Proctor, M. F. et al. 2002. Population Fragmentation of Grizzly Bears in Southeastern British Columbia, Canada. - *Ursus* 13: 153–160.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, Sinks, and Population Regulation. - *The American Naturalist* 132: 652–661.
- Ricklefs, R. E. 2008. Disintegration of the ecological community. - *Am. Nat.* 172: 741–750.
- Riemann, J. C. et al. 2017. Functional diversity in a fragmented landscape — Habitat alterations affect functional trait composition of frog assemblages in Madagascar. - *Global Ecology and Conservation* 10: 173–183.
- Robson, B. J. et al. 2008. Pathways for algal recolonization in seasonally-flowing streams. - *Freshwater Biology* 53: 2385–2401.
- Ruhí, A. et al. 2017. Interpreting beta-diversity components over time to conserve metacommunities in highly dynamic ecosystems. - *Conservation Biology* 31: 1459–1468.
- Saito, V. S. et al. 2015. Dispersal traits drive the phylogenetic distance decay of similarity in Neotropical stream metacommunities. - *J. Biogeogr.* 42: 2101–2111.
- Sarremejane, R. et al. 2017. Do metacommunities vary through time? Intermittent rivers as model systems. - *Journal of Biogeography* 44: 2752–2763.
- Schmera, D. et al. 2018. Does isolation influence the relative role of environmental and dispersal-related processes in stream networks? An empirical test of the network position hypothesis using multiple taxa. - *Freshw Biol* 63: 74–85.
- Shmida, A. and Wilson, M. V. 1985. Biological Determinants of Species Diversity. - *Journal of Biogeography* 12: 1–20.
- Smith, T. W. and Lundholm, J. T. 2010. Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. - *Ecography* 33: 648–655.
- Soininen, J. et al. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. - *Ecography* 30: 3–12.
- Spinoni, J. et al. 2018. Will drought events become more frequent and severe in Europe? - *International Journal of Climatology* 38: 1718–1736.
- Stanley, E. H. et al. 1994. Invertebrate Resistance and Resilience to Intermittency in a Desert Stream. - *The American Midland Naturalist* 131: 288–300.

- Stauffer, R. C. 1957. Haeckel, Darwin, and Ecology. - *The Quarterly Review of Biology* 32: 138–144.
- Strachan, S. R. et al. 2015. Freshwater Invertebrate Life History Strategies for Surviving Desiccation. - *Springer Science Reviews* 3: 57–75.
- Stubington, R. and Datry, T. 2013. The macroinvertebrate seedbank promotes community persistence in temporary rivers across climate zones. - *Freshwater Biology* 58: 1202–1220.
- Thomas, C. D. 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. - *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267: 139–145.
- Tonkin, J. D. et al. 2016a. Context dependency in biodiversity patterns of central German stream metacommunities. - *Freshwater Biology* 61: 607–620.
- Tonkin, J. D. et al. 2016b. Contrasting metacommunity structure and beta diversity in an aquatic-floodplain system. - *Oikos* 125: 686–697.
- Tonkin, J. D. et al. 2017. Seasonality and predictability shape temporal species diversity. - *Ecology* 98: 1201–1216.
- Tonkin, J. D. et al. 2018a. Flow regime alteration degrades ecological networks in riparian ecosystems. - *Nature Ecology & Evolution* 2: 86.
- Tonkin, J. D. et al. 2018b. Metacommunities in river networks: The importance of network structure and connectivity on patterns and processes. - *Freshw Biol* 63: 1–5.
- Tornwall, B. M. et al. 2017. Manipulation of local environment produces different diversity outcomes depending on location within a river network. - *Oecologia* 184: 663–674.
- Vanschoenwinkel, B. et al. 2010. Species sorting in space and time—the impact of disturbance regime on community assembly in a temporary pool metacommunity. - *jnbs* 29: 1267–1278.
- Vasseur, D. A. and Fox, J. W. 2007. Environmental fluctuations can stabilize food web dynamics by increasing synchrony. - *Ecology Letters* 10: 1066–1074.
- Villéger, S. et al. 2013. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. - *Global Ecology and Biogeography* 22: 671–681.
- Volterra, V. 1926. Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically. - *Nature* 118: 558–560.
- Vorste, R. V. et al. 2016. Is drift the primary process promoting the resilience of river invertebrate communities? A manipulative field experiment in an intermittent alluvial river. - *Freshwater Biology* 61: 1276–1292.

- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. - *Taxon* 21: 213–251.
- Wolkovich, E. M. et al. 2014. Temporal ecology in the Anthropocene. - *Ecology Letters* 17: 1365–1379.
- Zahrádková, S. et al. 2015. Risk assessment of drying up of small streams in the Czech Republic. - *Vodohospodářské technicko-ekonomické informace* 57: 4–16.

Chapitre 2

Matériel et méthodes

Chapitre 2 : Matériel et Méthode

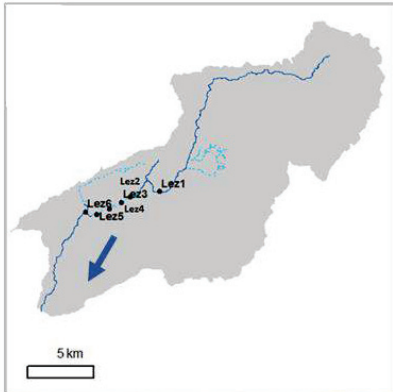
Durant ma thèse, j'ai utilisé des données empiriques (Chapitres 3, 4, 5). Ces dernières comprenaient un jeu de données robuste sur des rivières de France (Chapitre 3, 4, 5) et un jeu de données sur des rivières de République Tchèque (Chapitre 4).

1. Données empiriques sur des rivières intermittentes de France

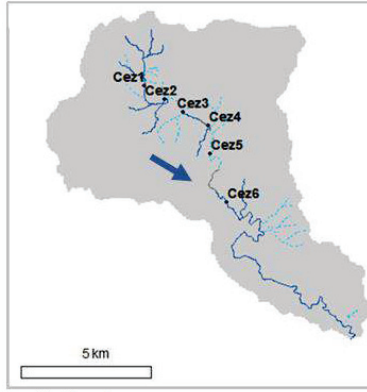
Pour étudier l'effet de la distribution spatiale et temporelle de perturbations environnementales sur la structure des communautés en milieu dynamique (Chapitre 3), j'ai analysé un jeu de données de relevés d'invertébrés aquatiques sur 11 rivières intermittentes de France collectés entre 2013 et 2015. Ces données ont été collectées par Bertrand Launay selon un plan d'échantillonnage décidé par Thibault Datry et Bertrand Launay, en amont de ma thèse, dans le cadre d'un projet avec l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse (Figure 2.1).

Les rivières ont été sélectionnées de sorte à ce qu'elles présentent une diversité de configurations géomorphologiques et climatiques, avec des sites pérennes (toujours en eau) et des sites intermittents (rupture de l'écoulement et/ou assèchement du lit de la rivière), et des configurations spatiales d'assèchement diverses (assèchement en amont du réseau ou assèchement dans des parties plus en aval,

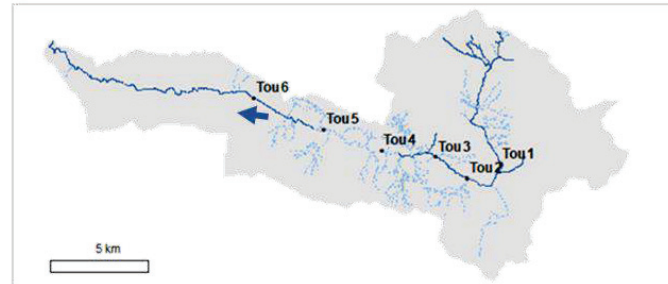
6-Lez



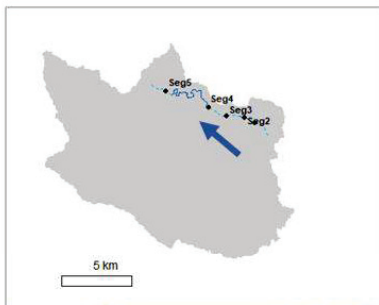
7- Cèze



8-Toulourenc



9- Séguissous



10- Calavon



11- Aigue Brun

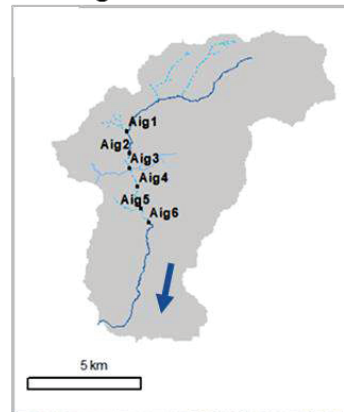


Figure 2.2).

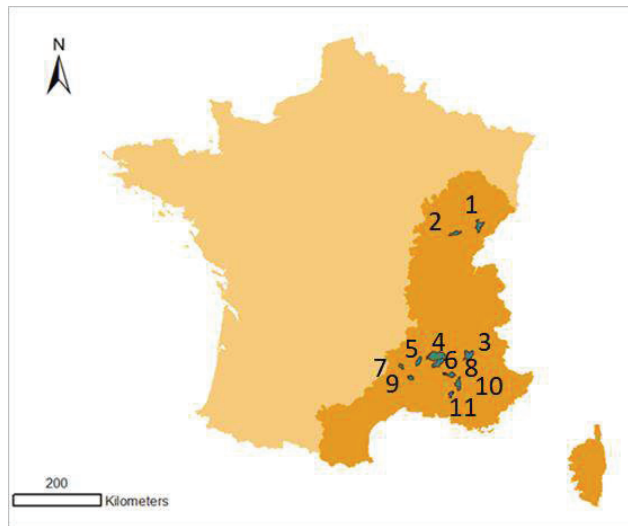
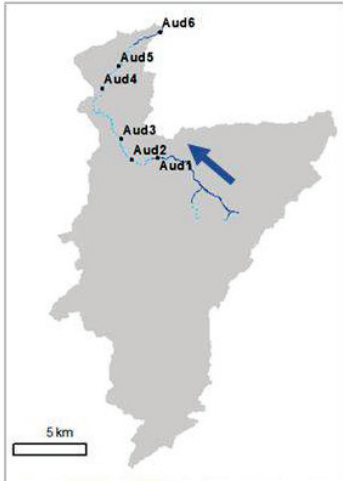
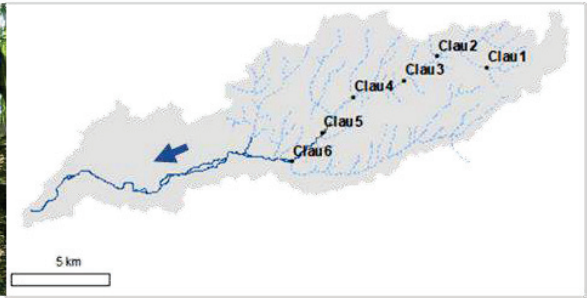


Figure 2.1 Localisation des onze bassins versants (vert) au sein de la zone de l'Agence Rhône-Méditerranée Corse (orange).

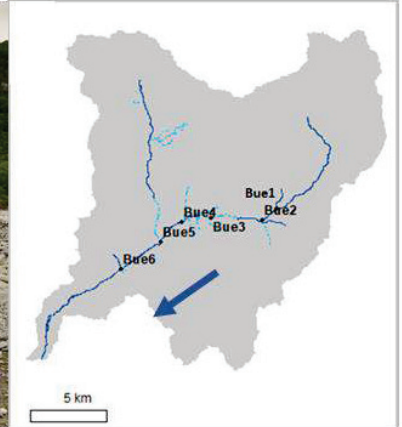
1- Audeux



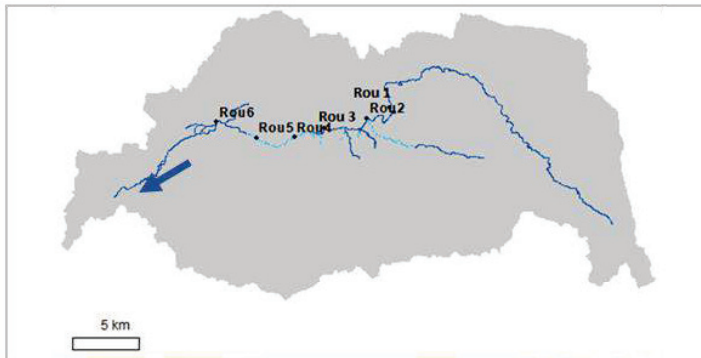
2 - Clauge



3- Petit Buech



4- Roubion



5- Ibie

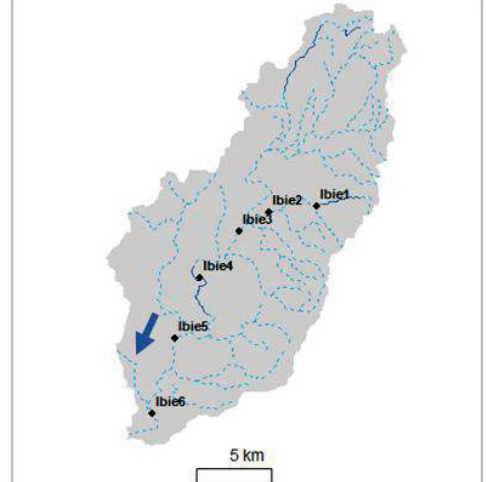
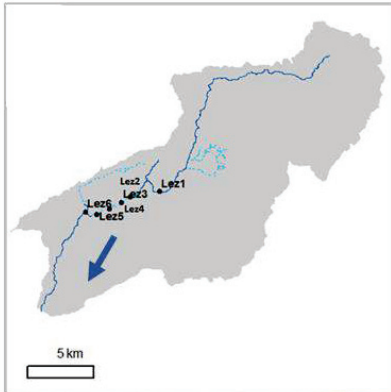
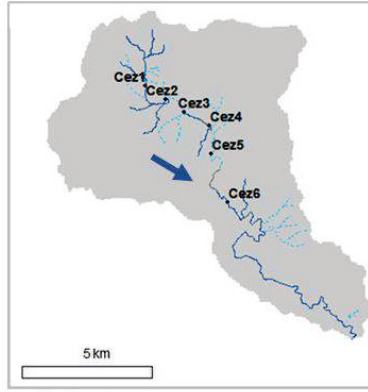


Figure 2.2. (première partie))

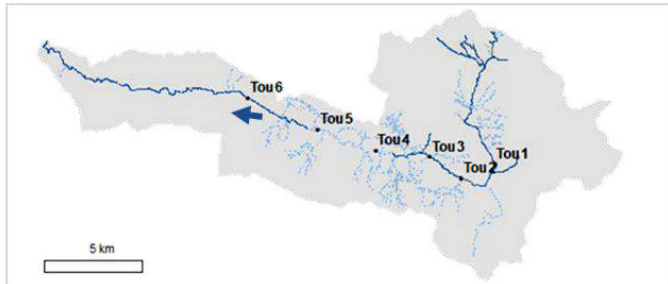
6- Lez



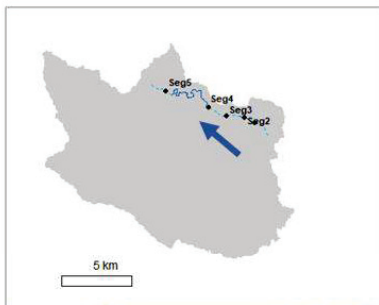
7- Cèze



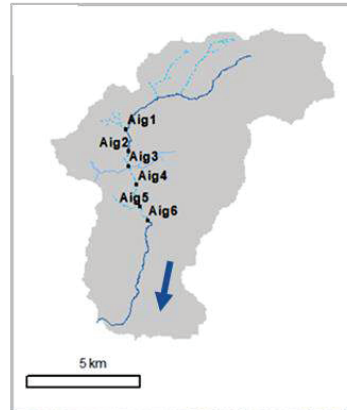
8- Toulourenc



9- Séguissous



11- Aigue Brun



10- Calavon

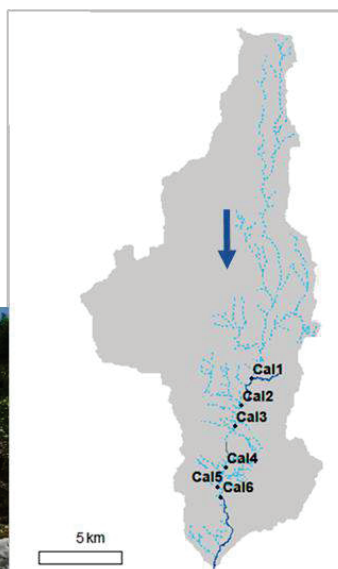


Figure 2.2. (deuxième partie) Photos et cartes des onze rivières du jeu de données, telles que numérotées en Figure 2.1. En pointillé bleu clair, les sections intermittentes, et en trait plein bleu foncé, les sections pérennes. Les flèches indiquent le sens du courant. (Photos : B. Launay)

Les informations ont été réunies en contactant des gestionnaires locaux (Office Français de la Biodiversité (ex-Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques), syndicats de bassin versant, Parcs Naturels Régionaux, fédérations de pêche) et ont été complétées par des campagnes de prospection. Ainsi, 11 rivières et 6 sites par rivières ont été retenus.

Une mesure quantitative de la durée et de la fréquence des assèchements a été réalisée à tous les sites intermittents grâce à des capteurs comportant un boîtier étanche, un enregistreur de la marque Hobo, un câble électrique et une sonde (Figure 2.3). La sonde est composée de deux parties en cuivre qui se connectent électriquement en présence d'eau. Il y avait un capteur par site, le boîtier étant fixé dans la végétation sur la rive et la sonde étant fixée dans le lit de la rivière sur un radier, car ce sont les premiers habitats affectés par l'assèchement (Boulton 2003). Chaque capteur enregistrait toutes les heures la présence ou l'absence d'eau de surface. En raison de crues hivernales importantes risquant d'emporter les capteurs, ceux-ci ont été enlevés à cette période. Les capteurs ont donc été placés d'avril 2013 à novembre 2013 puis de juin 2014 à décembre 2014. L'état d'assèchement des cours d'eau pendant l'hydropériode a été évalué par des observations visuelles mensuelles de novembre 2013 à juin 2014 et de décembre 2014 à juillet 2015.



Figure 2.3. Composition du capteur (gauche) et positionnement de la sonde au fond du lit de la rivière (droite). (Photos : B. Launay)

À chaque site, des prélèvements d'invertébrés aquatiques ont été effectués. La première année, tous les sites étaient échantillonnés 6 fois entre novembre 2013 et juin 2014, et la deuxième année ils ont été échantillonnés 6 fois entre octobre 2015 et juin 2016. Lorsqu'un site était asséché au moment de la campagne d'échantillonnage, aucun prélèvement n'était effectué sur ce site. Les prélèvements étaient réalisés avec un benthomètre à maille de 250 μm et surface de 1250 cm^2 (Datry 2012), puis nettoyés, passés au tamis 250 μm et fixés dans l'alcool à 96° (Figure 2.4). Au laboratoire, la détermination des invertébrés a été faite au niveau du genre et/ou de la famille pour les taxons difficiles et les individus trop petits. Une séparation systématique et rigoureuse de tous les organismes en trois classes de tailles a été réalisée avec trois tamisages successifs de 2mm, 500 μm et 250 μm .



Figure 2.4. Échantillonnage des invertébrés : benthomètre (gauche) et passage au tamis (droite).

À chaque campagne d'échantillonnage et à chaque site, des mesures physico-chimiques ont également été réalisées avec des appareils Hach Lang HQ40d et HQ14d : température de l'eau, pH, conductivité, concentration d'oxygène dissout et saturation en oxygène.

2. Relevés de République Tchèque

La comparaison de la réponse de communautés aquatiques à des assècs dans des rivières naturellement intermittentes et dans des rivières dont l'intermittence a des causes anthropiques récentes s'est fait dans le cadre d'une collaboration avec des collègues de l'Université de Masaryk à Brno, en République Tchèque (Chapitre 4).



Figure 2.5. Pose de piège photos par Petr Pařil (gauche) et échantillonnage d'invertébrés par Marek Polášek (droite).

Dans le jeu de données de République Tchèque, 9 rivières intermittentes ont été sélectionnées selon des critères similaires aux rivières françaises (Figure 2.6). L'intermittence a été mesurée en continu à chaque site grâce à des capteurs de la marque Solinst Levelogger Edge (un capteur

par site) qui enregistraient toutes les 15 minutes le niveau d'eau d'avril 2012 à novembre 2014. Des pièges photos (Acorn 5310MG®) ont également été posés dans des arbres adjacents (un piège par site) pour vérifier l'état d'assèchement des sites avec une photo prise toutes les 4 heures pendant deux ans (Figure 2.5). Les variables environnementales ont été mesurées de la même façon qu'en France. Les prélèvements d'invertébrés ont été réalisés selon le protocole national tchèque intitulé PERLA (Kokeš et al. 2006) : sur une section de 100 m de long était évaluée la proportion des différents types d'habitat, puis chaque type d'habitat était échantillonné proportionnellement. Pour chaque point, 3 minutes d'échantillonnage (*kick-sampling*) étaient réalisées avec un filet d'une maille de 500 μm et 625 cm^2 (Figure 2.5). En laboratoire, les invertébrés ont été en majorité identifiés à l'espèce.

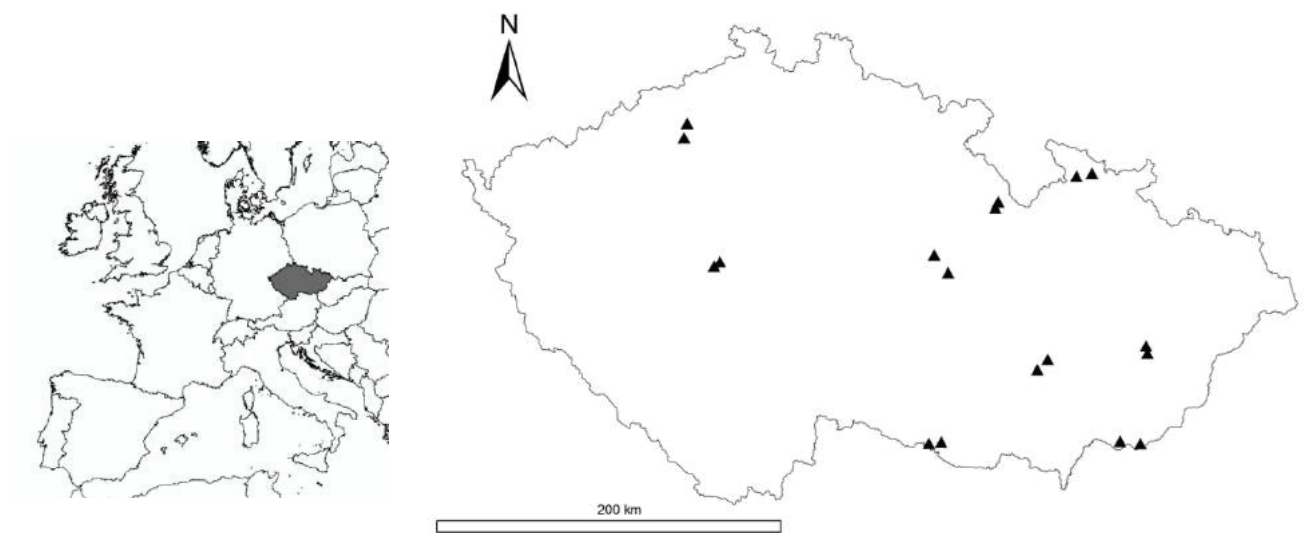


Figure 2.6. Carte de République Tchèque et localisation des paires de site.

Un sous-ensemble du jeu de données français a été réalisé pour la comparaison entre pays : un site intermittent et un site pérenne ont été sélectionnés sur 9 des 11 rivières. Ils ont été sélectionnés de façon à présenter au mieux la diversité géomorphologique et climatique des rivières du jeu de données initial, et de façon à ce que l'éloignement entre les paires de sites français soient similaire à celui des paires de sites tchèques. Des tests effectués dans le Chapitre 4 assurent de la comparabilité des jeux de données.

Chapitre 3

Détermination de la variabilité spatiale et temporelle des communautés par les assecs en rivière intermittente

J. Crabot¹, J. Heino², B. Launay¹ & T. Datry¹

¹ IRSTEA (Institut national de Recherche en Sciences & Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture), UR RiverLy, Lyon, France

² Finnish Environment Institute (SYKE), Freshwater Centre, Paavo Havaksen Tie 3, FI-90570 Oulu, Finland

Chapitre 3 – Effet de la distribution spatiale et temporelle des assecs sur la structuration des communautés en rivière intermittente

1. Résumé étendu

Les variations temporelles des conditions environnementales locales peuvent entraîner des variations des processus structurant les communautés à l'échelle locale et à l'échelle régionale (Ricklefs and Schluter 1993, Descamps-Julien and Gonzalez 2005, Auerbach and Poff 2011). De telles variations pourraient empêcher de définir une structure des communautés stable dans le temps et dans l'espace (Ricklefs 2008), et d'autant plus pour des écosystèmes très dynamiques (ex : communautés d'invertébrés dans des mares tropicales régulièrement asséchées ; Azeria and Kolasa 2008). Toutefois les analyses complexes qui se sont développées en écologie pendant ces quinze dernières années pour prendre en compte les mécanismes opérant à différentes échelles spatiales sur les communautés et l'impact des obstacles à la dispersion se ont principalement considéré ces mécanismes comme stables dans le temps, ou se sont fondées sur des données collectées à peu de dates d'échantillonnages (Logue et al. 2011, Heino 2013, Jabot et al. 2018). Une meilleure compréhension des processus structurant les communautés implique une plus ample considération des variations temporelles (Erős et al. 2012, Datry et al. 2016b, Tonkin et al. 2016b) et d'autant plus en milieu non-stationnaire susceptible d'être affecté par le dérèglement climatique (Wolkovich et al. 2014, Regos et al. 2018). Les rivières intermittentes, sujettes à des arrêts d'écoulement et à une disparition de l'eau de surface, sont propices à l'étude des dynamiques spatiales et temporelles des communautés (Larned et al. 2010, Datry et al. 2014b, 2016). D'une part, l'alternance des conditions de milieu terrestre (phase d'asec), lenticue (cessation d'écoulement) et lotique (quand la rivière s'écoule) influencent localement la composition des communautés et les traits biologiques qu'elles présentent (Bêche et al. 2006, Bogan and Lytle 2007, Datry et al. 2014a) et d'autre part, les assecs peuvent être inégalement répartis sur le bassin versant d'une rivière et cette répartition peut varier d'un mois à l'autre et d'une année à l'autre (Datry et al. 2016).

S'appuyant sur des résultats d'études précédentes menées sur des simulations (Altermatt et al. 2011) et sur des mésocosmes (milieu confiné semi-contrôlé pour étudier l'effet de certains paramètres du milieu, Aspin et al. 2018), on fait ici l'hypothèse que la localisation des assecs sur le bassin versant influence les dynamiques spatiales et temporelles des communautés. En

effet, les rivières sont régies par un écoulement d'amont en aval de l'eau et des nutriments et cette unidirectionnalité peut également contraindre la dispersion de certains organismes et générer des patterns de distribution des espèces le long du réseau (Benda et al. 2004, Muneeppeerakul et al. 2008b, Liu et al. 2013). Selon que les assecs se situent plus en amont ou plus en aval d'une rivière intermittente, les processus de recolonisation des organismes aquatiques après un assec pourraient opérer différemment (Holyoak et al. 2005, Altermatt et al. 2011, Datry et al. 2016b). Un assèchement en amont du bassin versant pourrait ainsi représenter une plus forte contrainte à la dispersion, les organismes aquatiques ne pouvant pas simplement dériver de sources pérennes amont lors de la remise en eau. On suppose ici que cette recolonisation plus difficile entraînerait une plus grande dissimilarité de composition entre les sites d'un bassin versant s'asséchant en amont comparé à un bassin à assèchement aval. Les espèces dans les rivières naturellement intermittentes pouvant présenter principalement des traits biologiques spécifiques à la résistance aux assèchements (Boersma et al. 2014, Vander Vorste et al. 2016), les taxons pourraient être redondants d'un point de vue fonctionnel et les patrons de distribution observés pour la richesse taxonomique seraient alors moins marqués pour la diversité des traits.

Par ailleurs, le rétablissement des communautés lors de la remise en eau des sites précédemment asséchés est lié à divers processus étalés dans le temps (ex : sortie de dormance, éclosion, immigration depuis les refuges avoisinants, Larned et al. 2010), on fait l'hypothèse que la fréquence et la durée des assecs pourraient déterminer la dynamique temporelle des communautés en rivière intermittente (Datry et al. 2016b, Sarremejane et al. 2017, Aspin et al. 2018). La fréquence des assecs pourrait augmenter la variabilité temporelle des communautés en réinitialisant à chaque assec les successions écologiques en cours. La durée d'assec pourrait également augmenter la variabilité temporelle des communautés mais en réduisant fortement le nombre d'espèces observées après assec, très peu d'espèces ayant survécu à la dessiccation et les sources pérennes pouvant se trouver plus loin, la recolonisation se faisant donc plus progressivement.

Dans ce cadre, j'ai analysé le jeu de données présenté dans le Chapitre 2 avec onze rivières intermittentes de France et 6 sites par bassin, échantillonnés deux années consécutives. La quantification précise de l'intermittence de l'écoulement (nombre d'assecs, durée des assecs) et description de la composition des communautés d'invertébrés aquatiques pour chaque date d'échantillonnage permettraient de tester ces hypothèses. Une approche fonctionnelle a également été menée pour compléter l'approche taxonomique en apportant des informations

sur la variabilité spatiale et temporelle des traits biologiques. Les variabilités taxonomique et fonctionnelle ont été quantifiées par un calcul de la diversité bêta spatiale (différences entre sites d'un bassin pour une date d'échantillonnage donnée) et de la diversité bêta temporelle (différences entre les différentes campagnes d'échantillonnage d'un même site), qui ont été partitionnées en remplacement et différence de richesse, comme expliqué en Chapitre 1. Pour tester les hypothèses, l'effet des différents facteurs a été mesuré avec des modèles mixtes.

Ces analyses ont mis en évidence un effet de la configuration spatiale d'assèchement du bassin versant, comme attendu. Les communautés étaient plus dissimilaires lorsque les assèchements étaient situés en amont, suggérant que la contrainte à la dispersion était plus forte pour ces bassins versants et empêchait une homogénéisation des communautés. En revanche sur les bassins à assèchement aval, la remise en eau peut se suivre d'une recolonisation massive par mass-effect depuis les sites pérennes amont, homogénéisant fortement la composition taxonomique entre les différents sites. Les traits biologiques étaient également plus dissimilaires entre les sites de bassins à assèchement amont : cela signifie que les taxons remplacés entre les sites ne sont pas semblables d'un point de vue fonctionnel et implique que la pression sélective a pu être très forte sur ces bassins et que des traits particuliers ont été sélectionnés.

Une augmentation de la fréquence ou de la durée des assecs menait à une augmentation de la variabilité temporelle de la composition taxonomique des communautés d'invertébrés aquatiques, avec une augmentation de taxons remplacés au cours du temps (remplacement important). C'était l'effet attendu pour la fréquence des assecs. Pour la durée des assecs, on s'attendait à ce que l'augmentation de la variabilité temporelle s'explique par de plus grandes différences de richesse taxonomique dans le temps, avec des dates d'échantillonnage plus pauvres que d'autres en taxons, mais il est possible qu'une recolonisation rapide post-assec masque cette différence temporelle de richesse taxonomique. L'augmentation de la variabilité temporelle des traits biologiques observée peut indiquer soit une faible redondance fonctionnelle (les taxons remplacés au cours du temps ne sont pas équivalents d'un point de vue fonctionnel et présentent des traits biologiques contrastés), soit que les taxons perdus le long du gradient de fréquence et durée des assecs étaient des taxons généralistes (redondant fonctionnellement) et que seuls les taxons avec des traits biologiques originaux subsistaient.

La configuration spatiale d'assèchement du bassin n'a pas affecté la façon dont les communautés répondent à la fréquence des assecs dans le temps mais elle a en revanche affecté

la façon dont elles répondent à la durée des assecs. Pour les assecs plus longs, plus de variabilité temporelle était observée pour les communautés de bassins à assèchement aval mais moins de variabilité temporelle pour celles des bassins à assèchement amont. La limitation à la dispersion pouvant être plus prégnante sur ces derniers, il est possible qu'uniquement un petit pool de taxons soit apte à survivre sur les sites susceptibles de s'assécher très longtemps, menant à une faible variabilité temporelle. Au contraire, sur les bassins à assèchement aval, un mass-effect lors de la remise en eau après un long assec conduira à une variabilité temporelle très marquée de la composition des sites intermittents.

Cette étude met en évidence une grande variabilité temporelle des communautés et des traits fonctionnels en rivière intermittente, susceptible de varier selon la fréquence et la durée d'assecs et leur position sur le bassin versant. Ces observations pourraient avoir des implications dans la gestion des écosystèmes dynamiques. Par exemple, la Directive Cadre sur l'Eau européenne exige d'établir des conditions de référence pour évaluer le bon état écologique des cours d'eau, ces conditions reflétant l'état d'un système écologique en l'absence ou quasi-absence de perturbations anthropiques. Cependant l'établissement actuel de ces conditions de référence se fonde sur les communautés observées en moyenne dans ces cours d'eau, dès lors comment définir une unique référence pour des écosystèmes à forte variabilité temporelle ? Une issue possible serait de parvenir à intégrer cette variabilité temporelle dans la définition de l'état de référence de ce type de cours d'eau. Le changement climatique étant susceptible d'augmenter les événements extrêmes à l'échelle mondiale, améliorer notre compréhension des réponses des communautés et du fonctionnement écosystémique devient essentiel pour préserver la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes.

2. Abstract

Assembly processes shaping ecological communities can vary over time following variations of environmental conditions at different scales. Such temporal dynamism is exacerbated by climate change and increasing extreme events, and recent evidence suggests that, in turn, community composition and functions can vary substantially. However, empirical relationships between the spatio-temporal dynamics of communities and that of extreme events altering ecosystems are poorly investigated. We quantified the temporal dynamics of stream invertebrate communities over two years across 11 river basins prone to drying, covering a large geographical area of France. We tested predictions on the influence of the spatial arrangement

and temporal dynamics of drying events across river networks. Combining a high temporal resolution of community description from taxonomic and functional perspectives, we quantified beta diversity over time and space and partitioned them into additive components: replacement of taxa and richness difference. Frequency and duration of drying events were precisely quantified and basins were classified based on the location of the drying events. We found a strong influence of the spatial drying pattern on the dissimilarities of community composition between sites. The high temporal variability of community structure was directly related to the frequency and duration of drying events. This temporal dynamism of communities was also strongly affected by the spatial drying pattern, indicating that fragmentation had a stronger effect on recolonisation processes for upstream-drying basins. Finally, biological traits were unevenly distributed in space and time, suggesting a lack of functional redundancy that could have strong implications for ecosystem functions and services. The high temporal dynamics of communities highlighted in this study challenge the current definition of reference conditions in intermittent rivers, and the community sensitivity to frequency and duration of drying suggest that climate change might lead community dynamics to be increasingly driven by stochastic variations of the environment.

Keywords: temporary rivers, beta diversity, metacommunities, functional diversity, aquatic invertebrates, fragmentation

3. Introduction

Processes structuring biotic communities can covary over time with variations of environmental conditions at both local (Ricklefs and Schluter 1993) and regional scales (Descamps-Julien and Gonzalez 2005, Auerbach and Poff 2011). While it may be difficult to define spatio-temporal stability for dynamic ecosystems (Ricklefs, 2008; Azeria & Kolasa, 2008), complex spatial analyses still mostly consider communities at a single snapshot in time or are based on a few sampling occasions (Logue et al. 2011, Heino 2013, Jabot et al. 2018). Failing to consider temporal variations could impair understanding of the mechanisms structuring communities (Erős et al. 2012, Datry et al. 2016, Tonkin et al. 2016), especially with accelerating climate change demanding better understanding of how biotic communities behave in non-stationary environments (Wolkovich et al. 2014, Regos et al. 2018). Measuring and interpreting the spatio-temporal variability of communities is particularly important in dynamic ecosystems, where biotic patterns are driven by severe and often abrupt changes of environmental conditions. For example, wildfire is a crucial process for Mediterranean-type vegetation that controls the plant

dynamics (Baeza et al. 2007). Floodplain communities exposed to flood pulses are also driven by intense modifications of the environment with an increase in habitat availability during floods (Franssen et al. 2006, Malard et al. 2006, Chanut et al. 2019) through changes in the channel morphology and a higher connectivity among habitat patches (Thomaz et al. 2007).

Although beta diversity, defined as the extent of change in community composition between localities or occasions (Anderson et al. 2011), can provide valuable insights into the relationship between local and regional patterns of biodiversity and their underlying processes (e.g. Socolar et al. 2016, Aspin et al. 2018), it remains poorly quantified in highly dynamic ecosystems, particularly with respect to its temporal dynamics (Datry et al. 2016, Sarremejane et al. 2017a, Leigh et al. 2019). Moreover, the partitioning of beta diversity into two additive components, replacement (taxa replacement between two localities) and richness difference (difference in the number of taxa), can add substantial information on how communities differ (Podani and Schmera 2011, Cardoso et al. 2014). Recent developments in conceptual frameworks allow quantification and interpretation of the temporal dimensions of beta diversity (Ruhí et al. 2017, Jabot et al. 2018, Legendre and Condit 2019), thereby offering promising avenues to understand biodiversity variation in space and time, particularly in highly dynamic ecosystems.

How functional diversity, defined as the variation in the degree of expression of multiple functional traits (Naeem et al. 2012), varies in space and time in highly dynamic ecosystems is still an open question, which prevents a full understanding of how ecosystems are affected by severe changes in environmental conditions (Naeem et al. 2012, Matthews et al. 2015, Aspin et al. 2018). Because some functional trait combinations can be expressed by only one or a few taxa in a local community, quantifying functional beta diversity can provide valuable insights into how biodiversity loss affects ecosystem functioning and, ultimately, the provision of ecosystem services (e.g. traits of plants associated with soil fertility, traits of carabid beetles associated with biocontrol of crop pest, or traits of amphibians associated with nutrient cycling and energy flows, Díaz et al. 2007, Gagic et al. 2015, Riemann et al. 2017). As for taxonomic beta diversity, the decomposition into two additive components can provide important information on how ecosystem functioning varies in time and space by applying similar calculations on trait combinations rather than taxa (Villéger et al. 2013, Cardoso et al. 2014). For example, high functional turnover would indicate, independently from taxa dissimilarities, distinct trait combinations between sites, whereas high functional richness difference would indicate the removal of some traits in response to a disturbance. On the contrary, in the case of

functional redundancy (i.e. species fulfill similar functional roles), taxonomic replacement is not associated with a high functional turnover (Rosenfeld 2002). While some links between taxonomic and functional diversity have been explored in some highly dynamic ecosystems (e.g. terrestrial communities exposed to floods or fire-adapted forest, Gerisch 2014, Dell et al. 2019), these have been mostly restricted to static snapshot views of community patterns and, to date, their temporal dynamics have been overlooked.

Intermittent rivers (hereafter IRs), those rivers experiencing natural drying events with flow cessation and loss of surface water, are highly dynamic shifting-habitat mosaics (Larned et al. 2010, Datry et al. 2014, 2016), and therefore represent ideal ecosystems to explore how biotic communities vary in space and time. Recurrent shifts between lotic, lentic and terrestrial phases determine IR community structure and functions locally (Bêche et al. 2006, Bogan and Lytle 2007, Datry et al. 2014). Because, in river networks, the unidirectional flow of water drives organism dispersal and material transport from upstream to downstream (Brown and Swan 2010, Liu et al. 2013), any local disturbance can also have different effects on biotic communities depending on their location within river networks (Holyoak et al. 2005, Altermatt et al. 2011, Datry et al. 2016). As such, river networks with contrasting spatial drying patterns could present different spatial dynamics of aquatic communities (Datry et al. 2014). As environmentally harsh systems such as natural IRs contain taxa with traits that promote resistance and resilience to disturbance and consequently present a high functional redundancy (Boersma et al., 2014; Vorste et al., 2016b), differences in functional diversity according to the spatial drying pattern could be less contrasted compared to taxonomic trends. Concomitantly, because community recovery upon rewetting is gradual over time (Larned et al. 2010), the temporal dynamics of drying events, including their frequency and duration, could determine the temporal dynamics of ecological communities in IR ecosystems (Datry et al. 2016, Sarremejane et al. 2017a). Finally, as aerial dispersal allows some aquatic organisms to overcome loss of hydrological connectivity (Bogan and Boersma 2012), the patterns above could differ for strict aquatic dispersers and dispersers with an aerial stage.

In this study, we investigated the temporal responses of stream invertebrate communities to flow intermittence across river basins presenting contrasting spatial drying patterns. Using data collected across 11 river basins over two years, we quantified taxonomic and functional beta diversity in space and time to test the following hypotheses:

H1: In downstream-drying basins (DDB), we hypothesised that fast recolonisation of intermittent sites upon rewetting through active and passive drift from upstream perennial sites (Figure 3.1.a) would lead to a low spatial taxonomic beta diversity at the basin scale (Figure 3.1.b). In contrast, for upstream-drying basins (UDB), as being more isolated, intermittent sites should be more slowly recolonized (Figure 3.1.a), leading to a high spatial taxonomic beta diversity at the basin scale due to low dispersal rates (Figure 3.1.b). This contrast in recolonisation pathways should also lead to a higher richness difference in UDB compared to DDB (Figure 3.1.b). Similar patterns are expected for spatial functional beta diversity but due to functional redundancy, these patterns may be less clear compared to taxonomic beta diversity (Figure 3.1.c).

H2: We predicted that the frequency of drying should be a strong determinant of temporal beta diversity (Figure 3.1.d) and that with increased drying frequency, temporal taxonomic beta diversity would increase by frequent resets of natural community successions (Figure 3.1.e). Such increase should be mostly driven by replacement, due to species replacement in between drying events (Figure 3.1.e). No trends related to the frequency of drying events are expected for functional beta diversity because we expected replacement of taxa that are functionally redundant (Figure 3.1.e). Independently of the frequency, temporal taxonomic beta diversity should increase with increased drying duration (Figure 3.1.h). Such increase should be predominantly due to richness difference because as drying duration increases, species pools form ever-smaller subsets of those present prior to drying (Figure 3.1.f). We expect functional beta diversity to decrease with increasing drying duration because long-drying sites could present a small subset of particular traits at all time and, thus, little temporal variability in traits (Figure 3.1.i).

H3: We hypothesised that the above temporal beta diversity patterns would differ according to the spatial drying pattern and, thus, we predicted that the increase in taxonomic beta diversity with frequency and duration of drying events would be higher for DDB compared to UDB (Figure 3.1.j), and the decrease in functional beta diversity with duration of drying events would

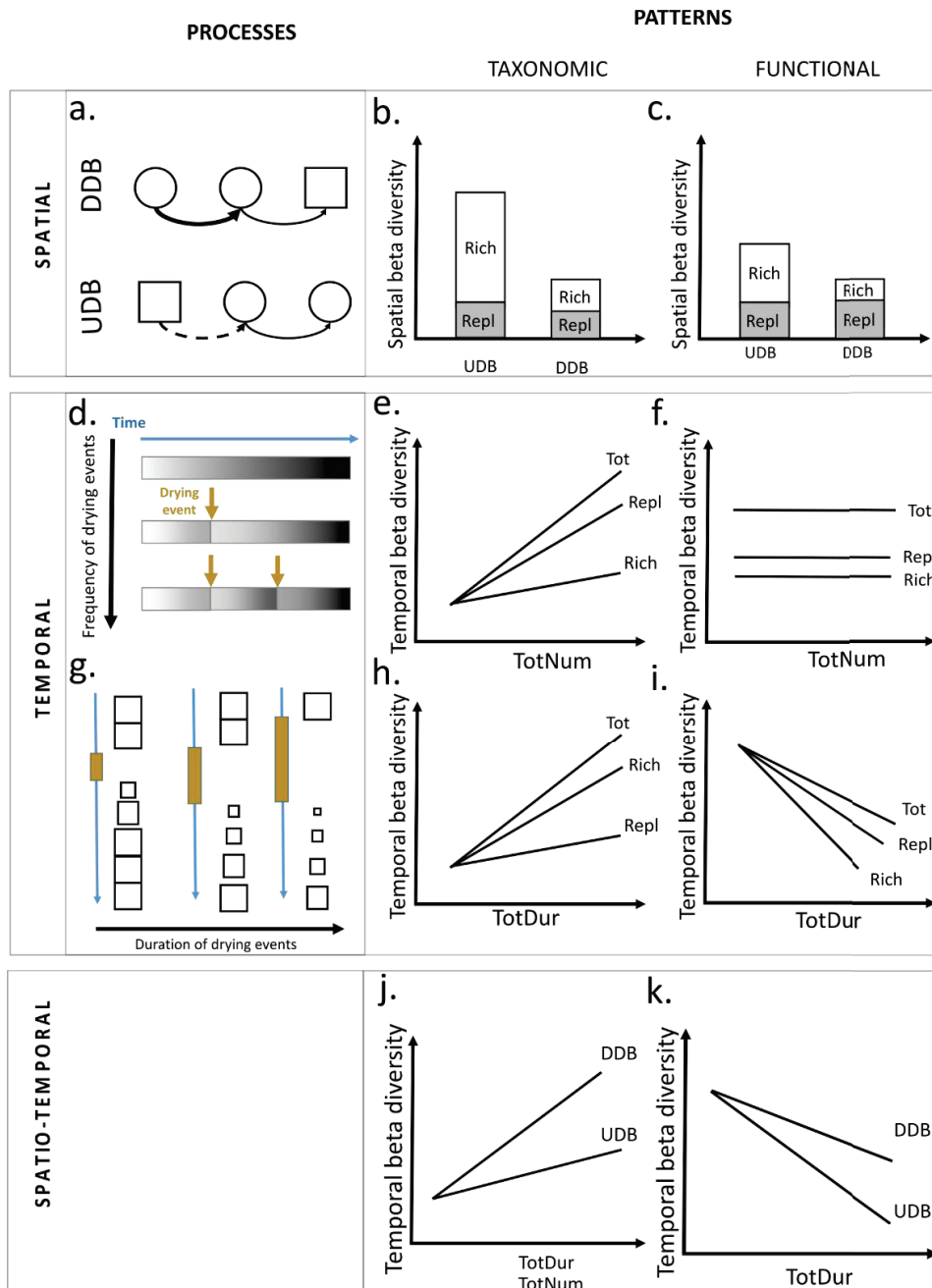


Figure 3.1. Hypothetical processes occurring in the biological communities of intermittent rivers in space and time, and corresponding expected patterns. In space: (a) representation of three sites (circle for perennial and square for intermittent), strength of dispersal for aquatic dispersers suggested with arrows (for clarity only downstream dispersal is shown), DDB is above and UDB is below. This should lead to the pattern of average beta diversity pattern presented for taxonomy (b) and traits (c) for each type of spatial drying with their relative replacement (Repl) and richness difference (Rich) components. In time: representation of the taxonomic successional trajectory on one site over time according to the frequency of drying events, the color representing a given taxonomic composition in the expected ecological suggestion with no drying (d) and expected pattern of temporal beta diversity with its two components for taxonomic (e) and functional (f) features, representation of the community recovery according to the duration of drying event (g) and expected pattern of temporal beta diversity for taxonomic (h) and functional (i) features. When combining space and time: expected pattern of temporal beta diversity according to the spatial drying pattern for taxonomic (j) and traits (k) features.

be steeper for UDB compared to DDB because we expect a narrower pool of traits on UDB (Figure 3.1.k).

For each prediction, we expected highly significant responses by strict aquatic dispersers, as their dispersal is more constrained by loss of hydrological connectivity, whereas organisms with aerial stages might be minimally responsive to changes in the dynamics of drying events.

4. Methods

Study sites

Eleven river basins were selected on the 90 000 km² wide basin of the Rhone river in south-eastern France (Figure 3.2, Tableau 3.1). The selection was driven to i) encompass a diversity of geomorphologic and climatic configurations, ii) encompass different spatio-temporal patterns of flow intermittence, iii) remain within a homogeneous biogeographic context and, iv) remain within fairly pristine conditions (Tableau 3.1). River basin areas ranged from 80 to 626 km² (mean \pm SD, 233 \pm 156 km²), with the mainstem lengths ranging from 33 to 822 km (343 \pm 278) (Tableau 3.1). Three basins comprised intermittent reaches in their headwaters, while downstream reaches were perennial reaches (UDB). Eight basins comprised perennial headwaters, while downstream reaches were intermittent (DDB). These patterns were described through seven visits during 2014 and six visits during 2015 and the use of 66 continuous water presence loggers (see below).

For each basin, six sites were evenly distributed along the mainstems, located 1.1 to 3.8 km apart (2.5 \pm 1.3 km) (Figure 3.2, Tableau 3.1). The sites were located in both permanent and intermittent sections of each basin (Figure 3.2, Appendix 3.1). We made sure that environmental heterogeneity was similar within UDB and within DDB (Appendix 3.2).

Tableau 3.1. Catchment area, mean river length, percentage of drying length of the mainstem, mean distance between the reaches, surveyed elevation and biogeographical region (EEA, 2016) across the 11 river basins experiencing upstream- or downstream-drying.

Drying pattern	River	Catchment area (km ²)	River length (km)	% drying length of mainstem	Distance between reaches (km)	Elevation (m)	Biogeographical region
Upstream	Clauge	145	178	37	1.8	241	Continental
	Ibie	154	427	82	3.8	188	Mediterranean
	Séguissous	88	36	42	2.5	266	Mediterranean
Downstream	Aigue Brun	87	67	15	1.1	248	Mediterranean
	Audeux	389	33	47	3.2	385	Continental
	Calavon	240	283	36	2.1	433	Mediterranean
	Cèze	80	156	15	2.5	402	Mediterranean
	Lez	275	618	10	1.6	198	Mediterranean
	Petit Buëch	307	793	8	2.8	875	Mediterranean/ Alpine
	Roubion	626	822	10	3.1	187	Mediterranean
	Toulourenc	174	367	14	3.2	501	Mediterranean

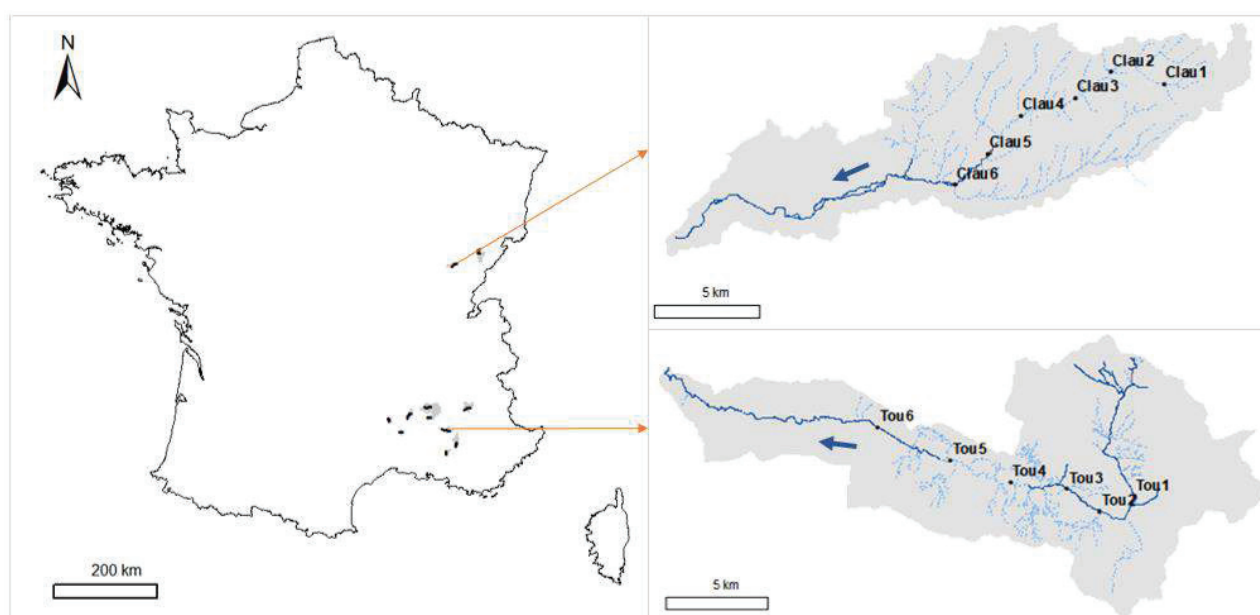


Figure 3.2. Map of the 11 basins in France (left) and zoom on two basins (right) with the Clauge on top as an example of UDB and the Toulourenc on the bottom as an example of DDB. Dark blue lines represent perennial reaches and light blue dashed lines intermittent reaches, blue arrows indicate flow direction

Flow intermittence quantification

Flow intermittence, defined as the periodic loss of surface water, was quantified using water presence loggers consisting of a water state data logger, submersible case, coated cable and water presence sensor (Onset Hobo®, Intermountain Environmental, Inc., Logan, Utah; (Vorste et al. 2016b, Jensen et al. 2019). At each site, one logger was installed in riffle heads, which are the first habitats to be altered by drying (Boulton 2003), to monitor the presence or absence of surface water hourly from April 2013 to November 2013 and from June 2014 to December 2014. Additionally, visual observations of flow state (flowing, non-flowing or dry) were made at each site based on a monthly basis from November 2013 to June 2014 and from December 2014 to July 2015.

Stream invertebrate sampling and processing

From October 2013 to June 2014 and from December 2014 to July 2015, each site was sampled on a monthly basis. Stream invertebrates were sampled twice at one riffle head for each site to reduce the effects of small-scale habitat variability and allow comparisons within and between river basins (Arscott et al. 2010, Datry 2012, Datry et al. 2014, Vander Vorste et al. 2016b). Samples were collected using a Hess sampler (40 cm diameter; 1250 cm² surface area; 250 µm mesh size). In total, this represented 1274 samples: 2 samples/reach × 6 reaches/basin × 11 basins × 12 sampling dates, with 310 samples not being collected as sites were dry during the visits. Samples were preserved in 96% ethanol, counted and identified to the lowest practical taxonomic level. For the list of taxa identified, see Appendix 3.5. To test for the variability among samples on each riffle head, tests were conducted on samples separately (Appendix 3.8) and showed the consistency of the results.

Trait composition analyses

To describe the trait composition of stream invertebrate communities, 39 categories of 8 biological traits were used (Tachet et al. 2010, see selected traits in Appendix 3.3.A). We only considered biological traits that may be related to drying (i.e. lifespan, resistance forms, Datry et al. 2014), and no ecological traits were used in our analyses (Aspin et al. 2018). Information from Schmidt-Kloiber and Hering (2015) was used to complete information for taxa missing from Tachet et al. (2010). These traits characterise life-cycle features, resilience and resistance features, physiology, morphology, reproduction and feeding behavior. Within the database, each taxon was coded according to its affinity to each category of a trait using a fuzzy-coding

approach (Chevenet et al. 1994). The affinity of each genus to each category was coded from 0, for no affinity, to 3 for the strongest affinity, except for feeding and locomotion categories coded from 0 to 5. From the 231 taxa analyzed, trait information for seven taxa (mostly crustaceans) was unavailable and these taxa were omitted. Trait modalities and values are provided in Appendix 3.3.B. Aerial dispersers were separated from strict aquatic dispersers based on traits in Tachet et al. (2010) to form two subsets of the original dataset, and this classification was confirmed by Bertrand Launay, an expert on invertebrate biology.

Data analysis

For each reach, the duration of drying events (TotDur) in days and the number of drying events (TotNum) were quantified from the water state logger data and 12 visual observations.

To analyse the spatial variation of community composition, spatial beta diversity (pairwise differences of composition between sampling sites for each sampling date) was calculated for both taxonomic and functional diversity. For taxonomic beta diversity, the presence-absence *Jaccard* index was calculated for each basin and partitioned into its two additive components ‘replacement’ and ‘richness difference’ (Podani and Schmera 2011, Legendre 2014). To calculate functional beta diversity matrix, we first computed taxon-by-taxon Gower distances from the trait matrix and, second, we generated a dendrogram using hierarchical clustering analysis on these distances with the unweighted pair group method with arithmetic mean (Cardoso et al. 2014). Then, functional beta diversity was calculated and partitioned for each basin based on the site-by-taxon matrix and the dendrogram using the R function ‘beta’ of package *BAT* (Cardoso et al. 2014). Pairwise beta diversity measures between sites were averaged for each river basin for each sampling date. For a given sampling date, when less than four sites were sampled (the others being dry), spatial beta diversity was not computed. There were 3 UDB with on average 9 (± 3) sampling dates (25 beta diversity measures in total) and 8 DDB with on average 10 (± 2) sampling dates (80 beta diversity measures in total).

To analyse the temporal variation of community composition, temporal beta diversity (pairwise differences of composition between sampling dates for each sampling site) was calculated for each site and partitioned into its two additive components ‘replacement’ and ‘richness difference’ using the same functions as described above for spatial taxonomic and functional diversity. Pairwise beta diversity measures between sampling dates were averaged on each site, there were 18 sites on UDB and 48 sites on DDB.

As several approaches are used in the literature to assess functional redundancy (Lozanovska et al. 2018), we carried out two different types of analyses. First, it was assessed with the *SYNCSA* package as the difference between species diversity and Rao's quadratic entropy based on their functional dissimilarity (de Bello et al. 2007, Debastiani and Pillar 2012), for each basin separately and for the entire dataset. With this definition, maximal value of functional redundancy is equal to species diversity which can vary across samples, thus we divided this number by species diversity, so functional redundancy scales from 0 (no redundancy) to 1 (full redundancy). Values were compared between spatial drying patterns with Kruskal-Wallis tests. Then, functional redundancy was also assessed by fitting a hyperbolic curve of functional richness against taxonomic richness from the entire dataset with the form $y = ex/(d+x)$ where e is the asymptotic limit of the curve and d is the half-saturation constant. This allowed us to see if functional trait saturation was reached for a high species richness (Schriever et al. 2015), as the concept of functional redundancy relies on the saturation of functionally similar species in a community (Rosenfeld 2002).

To test the hypothesis **H1**, mixed-effect models were used on spatial taxonomic and functional beta diversity and on their respective replacement and richness difference components using function 'lmer' of the *lme4* package. Each full model included the sampling date as random effect and the spatial drying pattern as fixed effect (UDB or DDB). There were six full models: for spatial taxonomic beta diversity, taxonomic replacement, taxa richness difference, for spatial functional beta diversity, functional replacement and functional richness difference. To test the significance of the effect of the spatial drying pattern, each of these six full models was compared with a likelihood ratio test to a null model with a random intercept and sampling date as random effect. This was computed for the entire dataset and separately for aerial and strict aquatic dispersers, as loss of aquatic connectivity may differently affect communities if they are able to disperse overland or not; hence, there were 18 tests in total for this section.

To test the hypotheses **H2** and **H3** we modelled temporal taxonomic beta diversity, taxonomic replacement, taxonomic richness difference and temporal functional beta diversity, functional replacement and functional richness difference with nested mixed-effect models that progressively increased in complexity. The first model was the null model with rivers as the only random effect. To test **H2**, we built separate models including TotNum and TotDur as fixed factors. To test **H3**, we added the spatial drying pattern without interaction then with interaction to **H2** models, allowing the effect of TotNum (respectively TotDur) to vary according to the spatial drying pattern. In total, there were four models to test for the effect of

TotNum (null model, H2 model, H3 model without and with interaction) and four models to test for the effect of TotDur. In each model, river was a random effect. The significance of each model was tested by a comparison with the reduced version of the model with a likelihood ratio test (the fourth model with the third, the third model with the second, etc.). Each model was first fitted for the entire dataset and, then, separately for subsets of the aerial dispersers and strict aquatic dispersers. In total, there were 36 tests for **H2** (3 datasets × 6 community variables × 2 quantitative drying events variables × 1 likelihood test) and 72 tests for **H3** (3 datasets × 6 community variables × 2 quantitative drying events variables × 2 likelihood tests with and without interaction).

5. Results

Quantification of drying events features

Overall, mean TotNum was 15 ± 13 with no significant difference between DDB and UDB (F-value = 6.7, $p = 0.201$, Tableau 3.2). Mean TotDur was 114 ± 79 days, with slightly lower duration for DDB (93 ± 71 days) than UDB (156 ± 69 , F-value = 5.9, $p = 0.021$ *) (Tableau 3.2).

Tableau 3.2. Mean values, standard deviation, maximum and minimum values of number (TotNum) and duration (TotDur) in days of drying events in the selected river basins (all, downstream and upstream-drying basins). DDB = downstream-drying basin, UDB = upstream drying basin.

		All	DDB	UDB
TotNum	Mean	15	15	16
	SD	13	14	8
	Max	50	50	33
	Min	2	2	4
TotDur	Mean	114	93	156
	SD	79	71	69
	Max	300	300	235
	Min	11	11	36

Invertebrate communities

In total, 267 645 organisms were collected, belonging to 232 taxa. There were on average 26 (± 9) taxa, and 768 (± 841) individuals per reach. The top three most abundant taxa were Orthocladiinae, Simuliidae and *Baetis*, representing 25%, 13% and 11%, respectively, of all individuals per reach on average (Appendix 3.5).

Functional redundancy

Functional redundancy was, on average, 0.51 considering all reaches and sampling dates, indicating moderated redundancy. Accordingly, the saturation curve of functional richness against taxonomic richness did not reach a plateau (Appendix 3.6). However, functional redundancy was slightly lower for DDB compared to UDB (0.50 vs 0.51, Chi-squared = 13.5, $p < 0.001^{***}$).

H1: Effect of the spatial drying pattern on spatial beta diversity

Spatial taxonomic beta diversity was significantly higher for UDB compared to DDB when considering all taxa and aerial dispersers but not strict aquatic dispersers (Tableau 3.3, Figure 3.3). There was no difference for the replacement component when considering all taxa and aquatic dispersers. For aerial dispersers, replacement was higher in UDB than DDB (Tableau 3.3, Figure 3.3). For the three datasets, richness difference was higher in UDB than DDB (Tableau 3.3, Figure 3.3). On average, across all basins, replacement was higher than richness difference when considering all invertebrates and aerial dispersers (respectively 0.152 vs 0.102, $F = 1880$, $p < 0.001^{***}$ and 0.144 vs 0.103, $F = 1880$, $p < 0.001^{***}$). For aquatic dispersers, however, replacement was lower than richness difference (0.123 vs 0.151, $F = 730.0$, $p < 0.001^{***}$).

Spatial functional beta diversity was significantly higher for UDB compared to DDB for the three datasets (Tableau 3.3, Figure 3.3). Spatial functional replacement was higher in UDB than DDB when considering all taxa and aerial dispersers but not aquatic dispersers (Tableau 3.3, Figure 3.3). Spatial functional richness difference was higher for UDB than DDB for all datasets (Tableau 3.3, Figure 3.3). On average, across all basins, functional replacement was higher than functional richness difference when considering all invertebrates (respectively 0.225 vs 0.186, $F = 13.3$, $p < 0.001^{***}$). For aerial and aquatic dispersers separately, however, functional replacement was lower than richness difference (respectively 0.173 vs 0.463, $F = 341.8$, $p < 0.001^{***}$ and 0.128 vs 0.659, $F = 605.1$, $p < 0.001^{***}$).

Tests on subsets of the dataset to account for a possible confounding effect of differences of environmental heterogeneity showed that differences of spatial beta diversity between UDB and DDB were robust (Appendix 3.2.C).

Tableau 3.3. Mixed model results of spatial beta diversity, replacement and richness difference for all organisms, for aerial and strict aquatic dispersers, with sampling date as random effect and drying pattern as fixed effect. DDB = downstream-drying basin, UDB = upstream-drying basin. Degree of freedom is equal to one for each likelihood test presented in this table.

		TAXONOMIC				FUNCTIONAL			
		F value	P-value	Mean UDB	Mean DDB	F value	P-value	Mean UDB	Mean DDB
Beta diversity	All	12.7	< 0.001 ***	0.288	0.245	13.7	< 0.001 ***	0.477	0.391
	Aerial	14.8	< 0.001 ***	0.284	0.235	31.8	< 0.001 ***	0.750	0.603
	Aquatic strict	0.8	0.367	0.291	0.269	9.1	0.003 **	0.848	0.756
Replacement	All	0.7	0.414	0.158	0.151	7.4	0.006 **	0.253	0.217
	Aerial	7.9	0.005 **	0.160	0.139	20.9	< 0.001 ***	0.234	0.156
	Aquatic strict	2.3	0.132	0.112	0.126	0.0	0.892	0.130	0.127
Richness difference	All	7.9	0.005 **	0.130	0.094	4.5	0.034 *	0.225	0.174
	Aerial	4.3	0.039 *	0.124	0.096	4.0	0.045 *	0.516	0.448
	Aquatic strict	7.0	0.008 **	0.178	0.142	5.0	0.024 *	0.719	0.630

H2: *Effect of the temporal dynamics of drying events on temporal beta diversity*

Temporal taxonomic beta diversity increased with TotNum across all datasets (Tableau 3.4). When considering all invertebrates and aerial dispersers, temporal taxonomic replacement increased with increasing TotNum, but it did not for aquatic dispersers (Tableau 3.4, Figure 3.4). Across all datasets, taxonomic richness difference did not vary with increasing TotNum (Tableau 3.4). As with taxonomic beta diversity, temporal functional beta diversity increased with increasing TotNum for all datasets (Tableau 3.4, Figure 3.4). Temporal functional replacement increased with increasing TotNum for the entire dataset and aerial dispersers, but not for aquatic dispersers (Tableau 3.4, Figure 3.4). Temporal functional richness difference increased with increasing TotNum for all datasets (Tableau 3.4, Figure 3.4).

Temporal taxonomic beta diversity increased with increasing TotDur when considering all taxa and aquatic dispersers, but not aerial dispersers (Tableau 3.4, Figure 3.4). For all datasets, taxonomic replacement increased with increasing TotDur but taxa richness difference did not vary (Tableau 3.4, Figure 3.4). Temporal functional beta diversity increased with increasing TotDur when considering all invertebrates and aquatic dispersers but not aerial dispersers (Tableau 3.4, Figure 3.4).

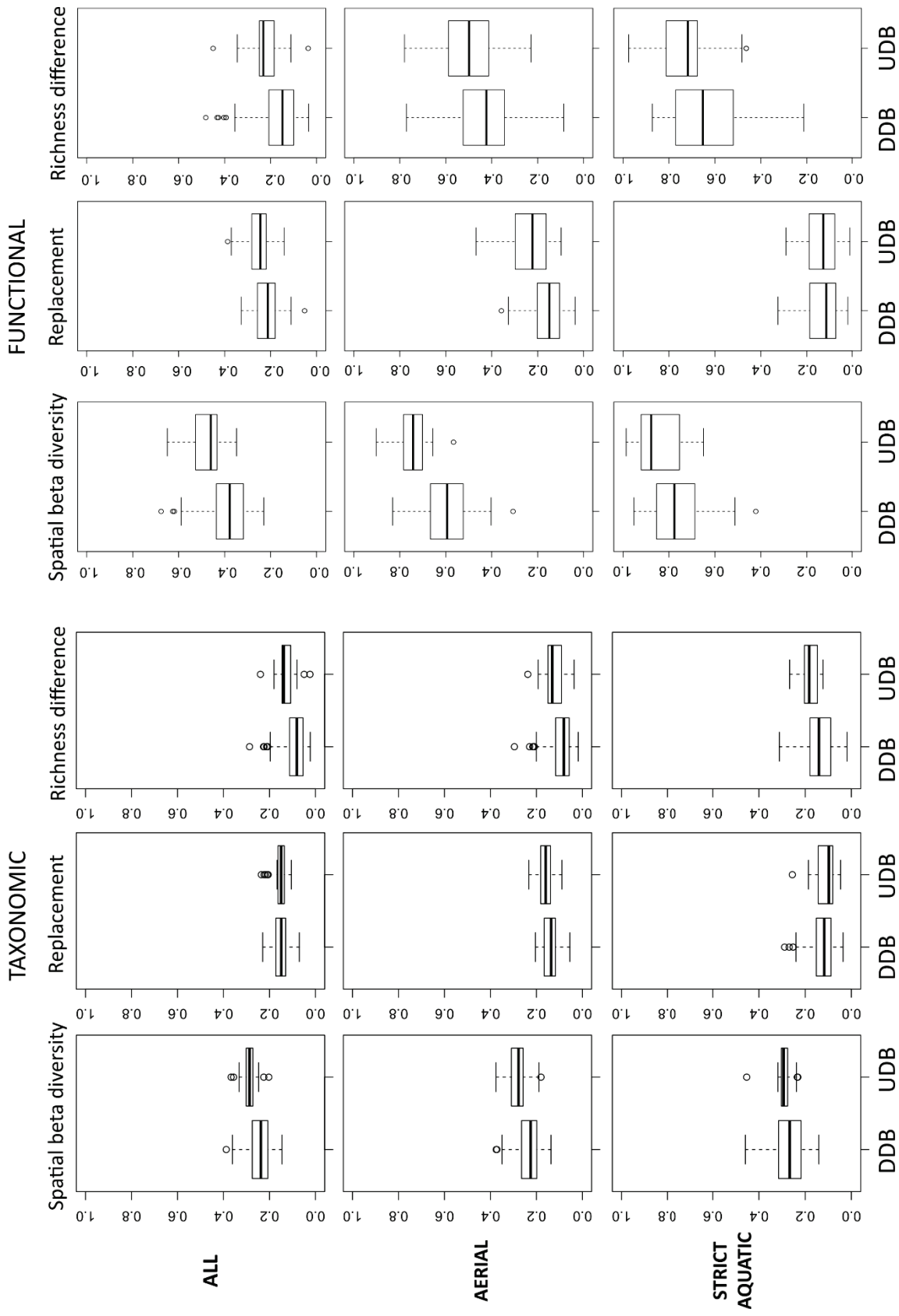


Figure 3.3. Boxplots of spatial beta diversity, replacement and richness difference for each drying pattern, for all invertebrates, for aerial dispersers only, and for strict aquatic dispersers.

For all datasets, temporal functional replacement did not vary with increasing TotDur (Tableau 3.4). Temporal functional richness difference increased with increasing TotDur only for aquatic dispersers (Tableau 3.4, Figure 3.4).

H3: Effect of the spatial drying pattern on the temporal patterns of beta diversity

Temporal taxonomic beta diversity increased with increasing TotNum in DDB, whereas it decreased on UDB when considering all invertebrates but not considering aerial and aquatic dispersers separately (Tableau 3.5, Figure 3.5). For all datasets, there was no interaction effect of TotNum and the spatial drying pattern on taxonomic replacement nor on taxa richness difference (Tableau 3.5, Figure 3.5).

For all datasets, there was no interaction effect between TotNum and the spatial drying pattern on temporal functional beta diversity, temporal functional replacement and temporal functional richness difference (Tableau 3.5).

Temporal taxonomic beta diversity increased with increasing TotDur on DDB, whereas it slightly decreased on UDB when considering all invertebrates and aerial dispersers (Tableau 3.5, Figure 3.5, Appendix 3.7.A). For aquatic dispersers, temporal beta diversity increased faster on DDB than on UDB with increasing TotDur (Tableau 3.5, B). For all datasets, there was no interaction effect of TotDur and the spatial drying pattern on temporal taxonomic replacement (Tableau 3.5). When considering all invertebrates, taxonomic richness difference decreased with TotDur for UDB, whereas it remained stable for DDB but, for aerial dispersers and aquatic dispersers, there was no interaction effect of the spatial arrangement (Tableau 3.5, Figure 3.5).

Temporal functional beta diversity increased for DDB, whereas it decreased for UDB when considering all invertebrates (Tableau 3.5, Figure 3.5). This was also true for aerial dispersers and aquatic dispersers (Tableau 3.5, Appendix 3.7.A, 4.7.B). For all datasets, there was no interaction effect of TotDur and the spatial drying pattern on temporal functional replacement (Tableau 3.5). For all invertebrates, functional richness difference decreased for UDB, whereas it increased for DDB (Tableau 3.5, Figure 3.5). For aquatic dispersers, functional richness difference increased faster for DDB than for UDB (Tableau 3.5, Appendix 3.7.B), whereas there was no trend for aerial dispersers (Tableau 3.5).

Tableau 3.4. Results of mixed models of H2 for each dataset: all invertebrates, aerial and strict aquatic dispersers. We modelled taxonomic and functional beta diversity and contribution of their replacement component as a function of TotNum (upper part of the table) or TotDur in days (lower part). Likelihood ratio tests represent the significance of each model compared to the associated null model. River as random effect was significant to very significant for 95% of all models and is not displayed in the table. For clarity, only the sign of the estimate was indicated: it indicates if the number of drying events and their durations had a positive or a negative effect on beta diversity and the contribution of replacement to beta diversity. Degree of freedom is equal to one for each likelihood test presented in this table.

	All			Aerial			Aquatic			
	estimate	Chi 2	Likelihood ratio test p-value	estimate	Chi 2	Likelihood ratio test p-value	estimate	Chi 2	Likelihood ratio test p-value	
Taxonomic	Beta diversity	+	22.0	< 0.001 ***	+	15.7	< 0.001 ***	+	13.4	< 0.001 ***
	Replacement	+	20.4	< 0.001 ***	+	14.1	< 0.001 ***	+	2.4	0.123
	Richness difference	+	1.0	0.326	+	0.7	0.392	+	0.2	0.691
Functional	Beta diversity	+	16.0	< 0.001 ***	+	13.3	< 0.001 ***	+	10.1	0.001 **
	Replacement	+	3.9	0.049 *	+	4.6	0.032 **	-	0.8	0.374
	Richness difference	+	6.8	0.009 **	+	5.8	0.019 **	+	12.7	< 0.001 ***
Taxonomic	Beta diversity	+	7.0	0.008 **	+	3.8	0.052	+	6.0	0.014 *
	Replacement	+	10.2	0.001 **	+	4.1	0.044 *	+	3.9	0.049 *
	Richness difference	-	0.1	0.773	-	0.0	0.977	-	0.0	0.890
Functional	Beta diversity	+	3.4	0.065 *	+	2.4	0.123	+	5.5	0.019 *
	Replacement	+	1.1	0.288	+	0.6	0.438	-	0.7	0.410
	Richness difference	+	1.1	0.299	+	0.9	0.338	+	4.7	0.031 *

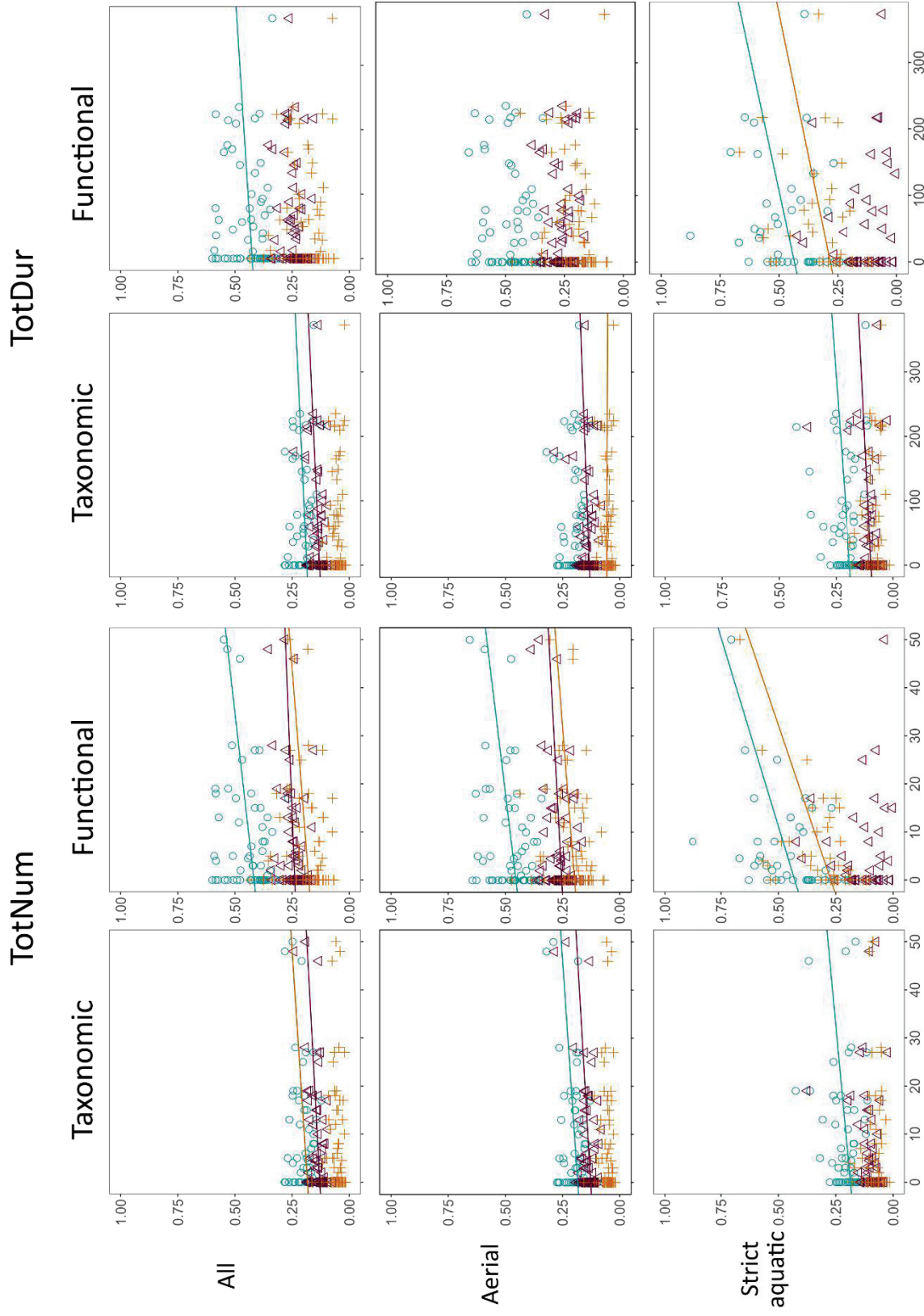


Figure 3.4. Relationships of taxonomic and functional temporal beta diversity (blue circles and lines) and their relative components replacement (red crosses and lines) and richness difference (orange triangles and lines) with the number of drying events in days (left) and duration of drying events in days (right) for all invertebrates, for aerial dispersers only, and for strict aquatic dispersers. When a significant effect was found for the associated mixed model, a line was plotted with the intercept and slope estimated in the model.

Tableau 3.5. Results of mixed models of H3 for each dataset: all invertebrates, aerial and strict aquatic dispersers; results are displayed as in Table 4.4. Likelihood ratio tests represent the significance of the model compared to the simpler version of the model. For clarity, only the sign of the estimate was represented: for overall pattern, it indicated if UDB had higher or lower values in average compared to DDB; for interaction, it indicated if the slope for UDB was higher or lower than the slope for DDB. DDB = downstream-drying basin, UDB = upstream-drying basin. Degree of freedom is equal to one for each likelihood test presented in this table.

	All			Aerial			Aquatic		
	estimate	Chi 2	p-value	estimate	Chi 2	p-value	estimate	Chi 2	p-value
Taxonomic	Pattern (UDB)	Beta diversity	+ 0.0	0.849	+ 0.3	0.571	+ 0.1	0.796	
		Replacement	+ 0.8	0.358	+ 0.6	0.445	+ 1.5	0.214	
		Richness difference	+ 0.4	0.551	+ 0.0	0.964	+ 0.5	0.477	
	Interaction	Beta diversity	- 4.0	0.046 *	- 2.3	0.133	- 1.9	0.172	
	Ntot*pattern	Replacement	- 0.3	0.613	- 1.4	0.229	+ 0.5	0.462	
		Richness difference	- 3.3	0.070	- 0.4	0.519	- 2.2	0.137	
Functional	Pattern (UDB)	Beta diversity	+ 0.2	0.640	+ 0.5	0.459	+ 0.2	0.634	
		Replacement	+ 2.1	0.146	+ 0.1	0.761	+ 1.0	0.322	
		Richness difference	+ 0.0	0.915	+ 0.3	0.606	+ 0.2	0.680	
	Interaction	Beta diversity	- 3.3	0.069	- 1.7	0.191	- 0.4	0.504	
	Ntot*pattern	Replacement	+ 0.0	0.904	+ 1.8	0.179	+ 0.3	0.607	
		Richness difference	- 3.6	0.056	- 0.3	0.582	- 1.4	0.235	
Taxonomic	Pattern (UDB)	Beta diversity	+ 0.0	0.951	+ 0.1	0.734	+ 0.3	0.589	
		Replacement	+ 0.1	0.703	+ 0.2	0.692	+ 0.8	0.359	
		Richness difference	+ 0.3	0.613	+ 0.0	0.911	+ 0.4	0.508	
	Interaction	Beta diversity	- 11.5	< 0.001 ***	- 5.4	0.020 *	- 9.5	0.002 **	
	Dtot*pattern	Replacement	- 0.2	0.056	- 2.8	0.094	- 0.2	0.655	
		Richness difference	- 4.8	0.028 *	- 1.9	0.166	- 3.4	0.065	
Functional	Pattern (UDB)	Beta diversity	+ 0.1	0.743	+ 0.4	0.543	+ 0.0	0.896	
		Replacement	+ 1.6	0.208	+ 0.1	0.782	+ 1.4	0.232	
		Richness difference	+ 0.0	0.857	+ 0.2	0.642	+ 0.8	0.378	
	Interaction	Beta diversity	- 10.0	0.002 **	- 4.9	0.026 *	- 9.0	0.003 **	
	Dtot*pattern	Replacement	- 0.0	0.910	- 1.0	0.308	+ 0.1	0.784	
		Richness difference	- 9.7	0.002 **	- 3.7	0.056	- 8.2	0.004 **	

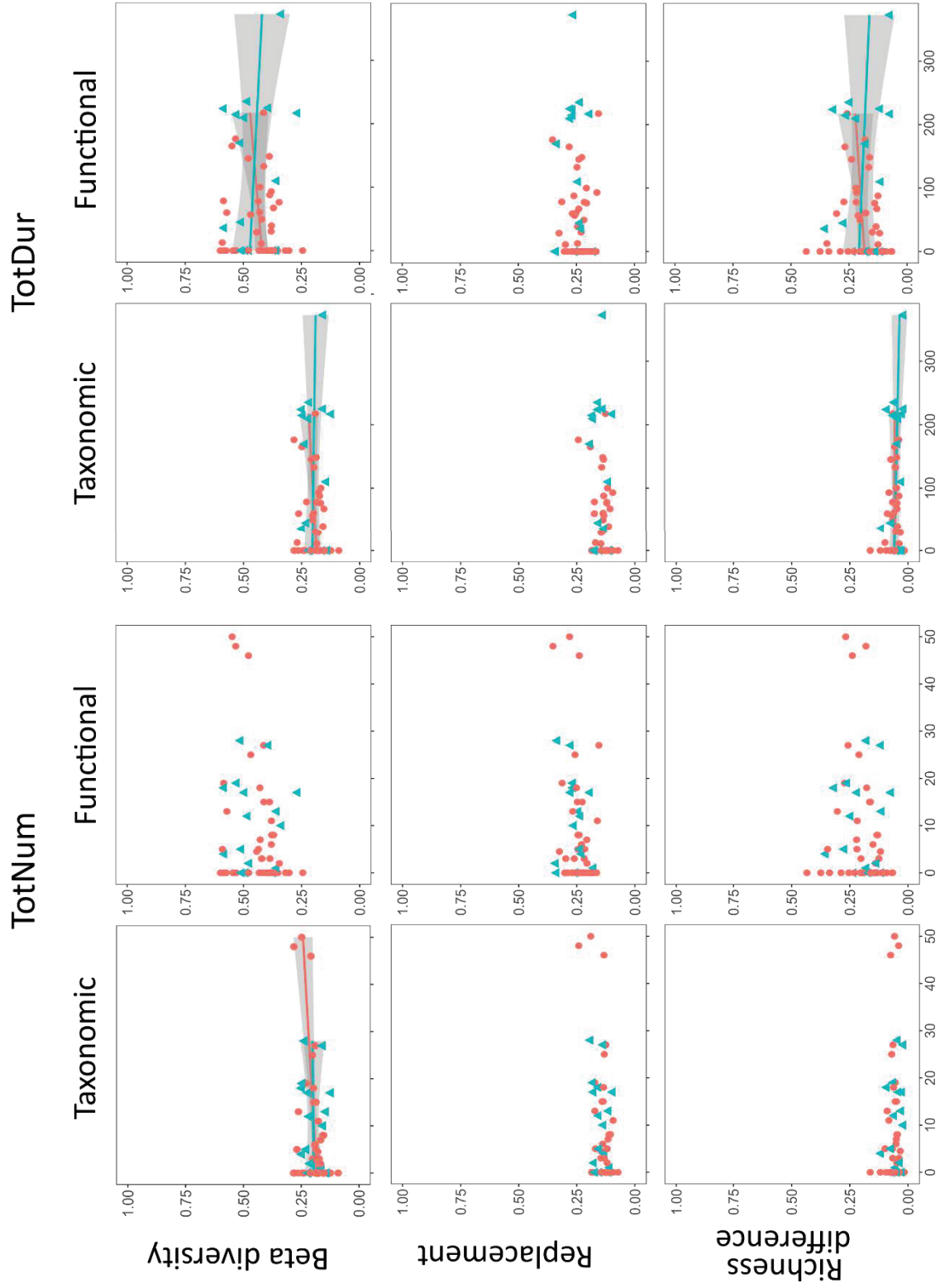


Figure 3.5. Taxonomic and functional temporal beta diversity and their replacement and richness difference components against number of drying events (left) and duration in days (right) as computed on the entire dataset for both drying patterns: DDB (red circles) and UDB (blue triangles). When an interaction effect between TotNum or TotDur and the drying pattern was found, lines were plotted with the associated parameter estimates. Grey areas indicate 95% confidence intervals

6. Discussion

Understanding spatio-temporal variations of ecological communities in highly dynamic ecosystems is important in the context of climate change, which increases the frequency and the duration of extreme events (Wolkovich et al. 2014, Regos et al. 2018). Using IRs as model ecosystems, we quantified both taxonomic and functional beta diversity over space and in time, and explored their components ‘replacement’ and ‘richness difference’ to gain understanding on the processes at work. Our results showed that temporal beta diversity and its components varied with both the frequency and the duration of drying events, and these variations were dependent on the location of drying events in river networks. While previous studies dealing with community responses to drying mostly considered snapshots (e.g. Aspin et al. 2018) or averaged patterns over time (e.g. Leigh et al. 2016) and studies with finer temporal resolutions are scarce (but see Leigh et al. 2019), we gained a better understanding of how drying influences biodiversity patterns by including the temporal and spatial dynamics of drying. Our results underline some limits of current biomonitoring methods in IRs and offer refined avenues to better target sites for conservation and restoration prioritization.

H1: the spatial drying pattern drives the spatial community structure

We found the spatial drying pattern to influence the spatial distribution of taxa. As expected, higher spatial taxonomic and functional beta diversities were found in UDB compared to DDB, and this was due to higher taxonomic and functional richness differences in UDB. The isolation of headwater intermittent sites and the associated difficulties in recolonisation due to dispersal limitation probably led to a divergence in community composition and mostly through differences in taxa and traits richness between sites in these three river basins. Such patterns detected across our 11 river basins align with previous findings originating from simulations (Altermatt et al. 2011) and mesocosm experiments (Aspin et al. 2018), and indicate that the spatial location of disturbances in dendritic networks does mediate the responses of communities in space and time. Taxa and traits responding the same way to the spatial drying pattern could also imply that observed dissimilarities between UDB and DDB are due to environmental selection of taxa with particular biological traits rather than stochastic extinction processes. Moderated functional redundancy was found across the dataset and the slightly higher redundancy in UDB compared to DDB might indicate a stronger environmental selection of adapted taxa on these basins, as functional redundancy has previously been attributed traits selection following environmental harshness (Boersma et al. 2014, Vander Vorste et al. 2016b).

There was more spatial taxonomic replacement than spatial taxonomic richness difference for aerial dispersers, but the opposite was found for aquatic dispersers, with such differences being stronger in UDB. This supports the idea that fragmentation represents a higher constraint on dispersal for aquatic dispersers than for those species with aerial stages (Datry et al. 2014, Cañedo-Argüelles et al. 2015). Whereas aerial dispersers such as Odonata, Coleoptera and some Heteroptera can rapidly colonize and actively select favorable habitats (Bonada et al. 2006, Bogan and Boersma 2012), resulting in ‘replacement’ through species sorting, some extinction-colonisation dynamics might conversely occur for strict aquatic dispersers such as *Abedus herberti* (Phillipsen and Lytle 2013), leading to higher ‘richness difference’. Both groups of dispersers presented a very high spatial functional richness difference, aligning with the taxonomic pattern for aquatic dispersers. This functional richness difference could be related to resistance traits (e.g. respiration through spiracles and diapause) and resilience traits (e.g. multivoltinism) associated with communities exposed to drying (Sarremejane et al. 2017a, Aspin et al. 2018). For aerial dispersers, the high taxonomic replacement combined to a high functional richness difference suggests that the aerial taxa replaced among sites are not functionally equivalent. This suggests that the fragmentation also puts some selective pressure on good dispersers and, consequently, some sites harboured more aerial dispersers with unique biological traits than other sites. This could be due to different flight propensities among aerial dispersers as weak flyers were previously found to be more affected by loss of habitat connectivity (Sarremejane et al. 2017b). In addition, functional richness difference was lower than functional replacement when considering the entire dataset, and this could mean that sites rich in aquatic dispersers with unique traits are replaced by aerial dispersers with unique traits on other sites.

H2: Communities are taxonomically and functionally highly variable in response to drying dynamics

As predicted, we found considerable temporal variability of community composition in the 11 studied river basins in response to the temporal dynamics of drying. Both temporal taxonomic and functional beta diversity increased with the frequency and the duration of drying events. This change was mostly driven by an increase of replacement over time for taxonomic beta diversity and an increase of richness difference for functional beta diversity. While such a pattern was recently revealed from Mediterranean IRs and assumed to be driven by the unpredictability of the studied systems (Tonkin et al. 2017), our results indicate this could be a

very general response, even in IRs where drying is rather predictable. This pattern could be due to repeated resets of ecological successions over time due to increased drying frequency (Larned et al. 2010, Datry et al. 2016), as suggested by the increased number of taxa replaced over time. Surprisingly, while we expected drying duration to promote taxonomic richness difference between sampling dates (Datry et al. 2012, Cañedo-Argüelles et al. 2015), we rather found an increased replacement. This could be explained by a very fast recolonisation of previously dry sites upon rewetting due to resistance and resilience strategies allowing predictable successional stages, as shown in other systems (Datry et al. 2014, Bogan et al 2017), or in contrast by stochastic recolonisation of intermittent sites (Sarremejane et al. 2017a).

Temporal functional beta diversity components responded differently to drying dynamics than those of taxonomic beta diversity, confirming that functional approaches yield meaningful and complementary information to taxonomic ones. Strong responses of functional beta diversity also contradict our initial hypothesis, which was based on previous reports of high functional redundancy in IRs (Vorste et al. 2016b, Schriever et al. 2015, Boersma et al. 2014). Here, we found evidence that functional redundancy was moderate across the 11 river basins considered. Such lack of redundancy could explain why sites with high flow intermittence harbored sets of taxa with unique traits unevenly distributed over time, traits such as aerial passive dispersal and multivoltinism dominating during the rewetting period for instance (Sarremejane et al. 2017a), leading to increased trait richness differences over time. This could also indicate that along the gradient of frequency and duration of drying events, very few key taxa with original trait profiles were lost but, rather, taxa sensitive to desiccation such as mayflies (Ephemeroptera) and stoneflies (Plecoptera) were gradually disappearing (del Rosario and Resh 2000, Arscott et al. 2010, Datry 2012). More work is needed to shed light on this pattern, which was also found recently from mesocosm experiments manipulating drying (Leigh et al. 2019). For aquatic dispersers, the increase in temporal functional richness difference was not associated with an increase in temporal functional replacement, indicating that their number of traits over time was more altered than those of aerial dispersers by increasing frequency and duration of drying. This could be because the different aquatic dispersers with unique traits might have been observed at the same sampling dates, specialist taxa, such as Psychodidae, Ceratopogonidae and Stratiomyidae, appearing after rewetting of a dry site (Aspin et al. 2018) and generalist taxa dominating a long time after rewetting, leading to low functional replacement over time and high functional richness difference. This would reflect the importance of some specific traits related to resistance to drying, which could promote temporal dispersal between drying phases

(Datry et al. 2016). Further work is needed to compare the relative importance of temporal and spatial dispersal in IRs and how they shape community dynamics in river networks.

H3: The spatial drying pattern influences the temporal response of communities to drying

The effect of the spatial drying pattern on community organization has not been previously studied over time but, rather, in a time-averaged condition (e.g. Datry et al. 2014). There was virtually no effect of the spatial drying pattern on how temporal beta diversity responded to the frequency of drying. However, several interactions between the spatial drying pattern and the duration of drying were found, indicating that the location of drying events within a river basin does affect the temporal dynamic of communities prone to drying events. When drying duration increases, there is a higher variation in the number of taxa and traits at different sampling dates in DDB but a lower variation in UDB. This could be explained by a mass-effect recolonisation upon rewetting in DDB through passive and active drift by a set of taxa presenting no or little functional redundancy, as redundancy was found slightly higher on DDB. On the contrary, the long drying duration in UDB, associated with the high dispersal limitation, may lead to a very small pool of taxa adapted to persist such long drying or able to recolonize and, finally, show similar traits. When considering aquatic dispersers, the difference in functional richness increased in UDB with the duration of drying. When drying lasts long, there may be more aquatic dispersers presenting unique traits on UDB compared to DDB. While working on fish, Henriques-Silva et al. (2019) tested the network position hypothesis, stating that the position of a community in the network determines whether its composition is controlled by local environment or by dispersal processes. As a main conclusion, these authors stressed the context-dependency of this network position effect (Henriques-Silva et al. 2019). Our present work, by characterizing both the spatial and temporal dynamics of drying, indicates how a precise description of the context of disturbance can enhance our understanding of the spatio-temporal organization of communities in river basins.

Implications for community ecology and ecosystem management in dynamic systems

Analyzing beta diversity allowed us to quantify both spatial and temporal variability in community composition and its decomposition into two components allowed us to make assumptions on dispersal limitation and recolonisation processes. Drying induces a very high temporal variability of communities, which varies with the frequency and duration of drying

events through an increased number of taxa replaced over time. In the context of increasing extremes due to climate change (Jaeger et al. 2014, Kirtman et al. 2014), our results suggest that community dynamics will become increasingly driven by stochastic variations in the environment. Coupling a taxonomic approach with a functional approach also provided valuable insights, showing that biological traits are unevenly distributed across space and time, especially when there are high dispersal constraints for strict aquatic dispersers. The low functional redundancy, the replacement of taxa and the richness difference of biological functions with increasing drying could generate severe consequences on the resilience of some key ecosystem process (e.g. leaf litter decomposition, growth primary production, ecosystem respiration) at larger spatial and temporal scales (Gounand et al. 2018). We also demonstrated for the first time that the temporal dynamics of communities is strongly related to the location of drying events within river networks, contrary to what was suggested before (e.g. Datry et al. 2014). This is because the location of a strong and punctual disturbance in the river network affects recolonisation processes (Altermatt et al. 2011), and this cascades in the temporal dynamics of communities. Most likely, the location of drying induces different contribution of metacommunity assembly processes, namely species sorting and dispersal processes (Leibold et al. 2004, Heino 2013).

These results have strong implications for the management of IRs and other dynamic ecosystems. For example, the high temporal variability challenges the current definition of reference conditions, for which a snapshot of communities cannot represent the high variations they undergo over very short time scales. If river managers continue using such approaches in the biomonitoring of river systems, they should incorporate the temporal variability in the ecological status assessment instead of considering the average community composition. In addition, the high variations in community responses to spatio-temporal dynamics of drying events suggest that a tentative typology of IRs could be built based on the spatial pattern of drying and quantitative hydrological data: upstream-drying represents a strong constraint on dispersal and, therefore, enhancing connectivity should be a key conservation target. In the context of increased extreme events and drying worldwide (Döll and Schmied 2012, Datry et al. 2018), improving our understanding of community composition and functions over time and space in dynamic ecosystems is vital to preserve biodiversity and the ecological functions and services they provide.

7. References

- Altermatt, F. et al. 2011. Interactive effects of disturbance and dispersal directionality on species richness and composition in metacommunities. - *Ecology* 92: 859–870.
- Anderson, M. J. et al. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. - *Ecology Letters* 14: 19–28.
- Arscott, D. B. et al. 2010. Aquatic invertebrate community structure along an intermittence gradient: Selwyn River, New Zealand. - *Journal of the North American Benthological Society* 29: 530–545.
- Aspin, T. W. H. et al. 2018. Drought intensification drives turnover of structure and function in stream invertebrate communities. – *Ecography*. 41: 1992-2004.
- Auerbach, D. A. and Poff, N. L. 2011. Spatiotemporal controls of simulated metacommunity dynamics in dendritic networks. - *Journal of the North American Benthological Society* 30: 235–251.
- Azeria Ermias T. and Kolasa Jurek 2008. Nestedness, niche metrics and temporal dynamics of a metacommunity in a dynamic natural model system. - *Oikos* 117: 1006–1019.
- Baeza, M. J. et al. 2007. Human disturbance and environmental factors as drivers of long-term post-fire regeneration patterns in Mediterranean forests. - *Journal of Vegetation Science* 18: 243–252.
- Bêche, L. A. et al. 2006. Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean-climate streams in California, U.S.A. - *Freshwater Biology* 51: 56–75.
- Benda, L. et al. 2004. The Network Dynamics Hypothesis: How Channel Networks Structure Riverine Habitats. - *BioScience* 54: 413–427.
- Boersma, K. S. et al. 2014. Invertebrate assemblages of pools in arid-land streams have high functional redundancy and are resistant to severe drying. - *Freshwater Biology* 59: 491–501.
- Bogan, M. T. and Lytle, D. A. 2007. Seasonal flow variation allows ‘time-sharing’ by disparate aquatic insect communities in montane desert streams. - *Freshwater Biology* 52: 290–304.
- Bogan, M. T. and Boersma, K. S. 2012. Aerial dispersal of aquatic invertebrates along and away from arid-land streams. - *Freshwater Science* 31: 1131–1144.
- de Bello, F. et al. 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. - *Community Ecology* 8: 163–170.

- Bonada, N. et al. 2006. Benthic macroinvertebrate assemblages and macrohabitat connectivity in Mediterranean-climate streams of northern California. - *Jnbs* 25: 32–43.
- Bonada, N. et al. 2007. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. - *Global Change Biology* 13: 1658–1671.
- Boulton, A. J. 2003. Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. - *Freshwater Biology* 48: 1173–1185.
- Brown, B. L. and Swan, C. M. 2010. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. - *Journal of Animal Ecology* 79: 571–580.
- Cañedo-Argüelles, M. et al. 2015. Dispersal strength determines meta-community structure in a dendritic riverine network. - *J. Biogeogr.* 42: 778–790.
- Cardoso, P. et al. 2014. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. - *Journal of Biogeography* 41: 749–761.
- Chanut, P. C. M. et al. Direct and indirect effects of flood regime on macroinvertebrate assemblages in a floodplain riverscape. - *Ecohydrology* 0: e2095.
- Chevenet, Fran. et al. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. - *Freshwater Biology* 31: 295–309.
- Datry, T. 2012. Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: effects of duration of dry events. - *Freshwater Biology* 57: 563–574.
- Datry, T. et al. 2014. Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence. - *Ecography* 37: 94–104.
- Datry, T. et al. 2016. Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. - *Oikos* 125: 149–159.
- Datry, T. et al. 2018. Flow intermittence and ecosystem services in rivers of the Anthropocene. - *Journal of Applied Ecology* 55: 353–364.
- Debastiani, V. J. and Pillar, V. D. 2012. SYNCOSA--R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. - *Bioinformatics* 28: 2067–2068.
- Dell, J. E. et al. 2019. Interaction Diversity Maintains Resiliency in a Frequently Disturbed Ecosystem. - *Front. Ecol. Evol.* in press.
- del Rosario, R. B. and Resh, V. H. 2000. Invertebrates in intermittent and perennial streams: is the hyporheic zone a refuge from drying? - *Journal of the North American Benthological Society* 19: 680–696.

- Descamps-Julien, B. and Gonzalez, A. 2005. Stable Coexistence in a Fluctuating Environment: An Experimental Demonstration. - *Ecology* 86: 2815–2824.
- Díaz, S. et al. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. - *PNAS* 104: 20684–20689.
- Döll, P. and Schmied, H. M. 2012. How is the impact of climate change on river flow regimes related to the impact on mean annual runoff? A global-scale analysis. - *Environ. Res. Lett.* 7: 014037.
- Erős, T. et al. 2012. Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacommunity organization – stream fish in a human-modified landscape. - *Freshwater Biology* 57: 1914–1928.
- Franssen, N. R. et al. 2006. Effects of floods on fish assemblages in an intermittent prairie stream. - *Freshwater Biology* 51: 15.
- Gagic, V. et al. 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. - *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 20142620–20142620.
- Gerisch, M. 2014. Non-random patterns of functional redundancy revealed in ground beetle communities facing an extreme flood event. - *Functional Ecology* 28: 1504–1512.
- Gounand, I. et al. 2018. Meta-Ecosystems 2.0: Rooting the Theory into the Field. - *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 33: 36–46.
- Hawkins, C. P. et al. 2015. Environmental disturbance can increase beta diversity of stream macroinvertebrate assemblages. - *Global Ecology and Biogeography* 24: 483–494.
- Heino, J. 2013. The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. - *Biological Reviews* 88: 166–178.
- Heino, J. and Tolonen, K. T. 2017. Ecological drivers of multiple facets of beta diversity in a lentic macroinvertebrate metacommunity. - *Limnology and Oceanography* 62: 2431–2444.
- Henriques-Silva, R. et al. 2019. A comprehensive examination of the network position hypothesis across multiple river metacommunities. - *Ecography* 42: 284–294.
- Holyoak, M. et al. 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. - University of Chicago Press.
- Houseman, G. R. and Gross, K. L. 2011. Linking grassland plant diversity to species pools, sorting and plant traits: Species sorting during colonization. - *Journal of Ecology*: 464–472.
- Jabot, F. et al. 2019. Assessing metacommunity processes through signatures in spatiotemporal turnover of community composition. - *bioRxiv*: 480335.

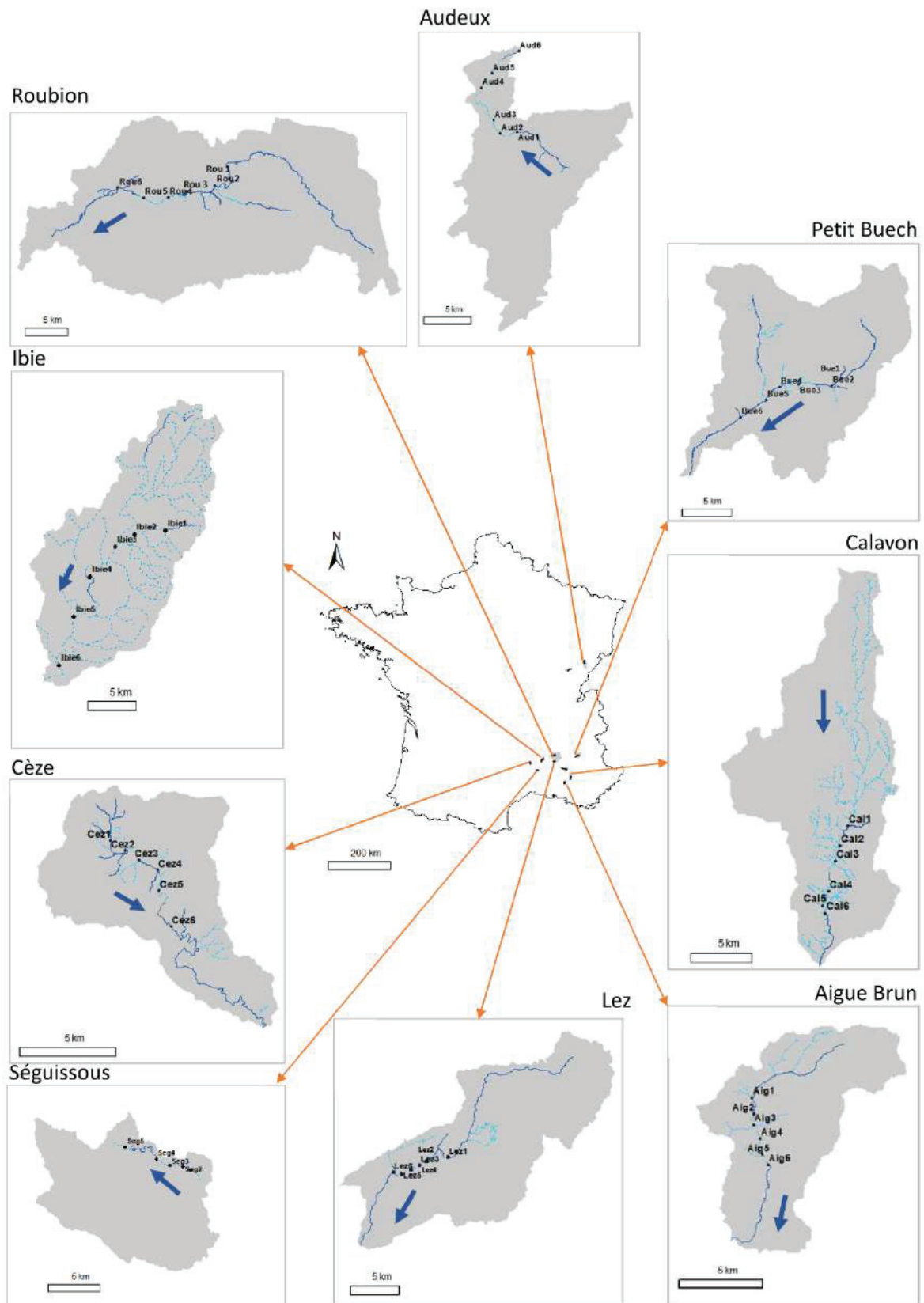
- Jaeger, K. L. et al. 2014. Climate change poised to threaten hydrologic connectivity and endemic fishes in dryland streams. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 13894–13899.
- Jensen, C. K. et al. 2019. Quantifying spatiotemporal variation in headwater stream length using flow intermittency sensors. - *Environ Monit Assess* 191: 226.
- Kirkman, L. K. et al. 2004. Predicting plant species diversity in a longleaf pine landscape. - *Ecoscience* 11(1):80-93.
- Kirtman, B. et al. 2014. Near-term Climate Change: Projections and Predictability.: 953–1028.
- Larned, S. T. et al. 2010. Emerging concepts in temporary-river ecology. - *Freshwater Biology* 55: 717–738.
- Legendre, P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. - *Global Ecology and Biogeography* 23: 1324–1334.
- Legendre, P. and Condit, R. 2019. Spatial and temporal analysis of beta diversity in the Barro Colorado Island forest dynamics plot, Panama. - *For. Ecosyst.* 6: 7.
- Leigh, C. et al. 2016. Invertebrate assemblage responses and the dual roles of resistance and resilience to drying in intermittent rivers. - *Aquat Sci* 78: 291–301.
- Leigh, C. et al. 2019. Drought alters the functional stability of stream invertebrate communities through time. - *Journal of Biogeography* in press.
- Lindo, Z. et al. 2012. Traits explain community disassembly and trophic contraction following experimental environmental change. - *Global Change Biology* 18: 2448–2457.
- Liu, J. et al. 2013. Effects of connectivity, dispersal directionality and functional traits on the metacommunity structure of river benthic diatoms. - *Journal of Biogeography* 40: 2238–2248.
- Logue, J. B. et al. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. - *Trends in Ecology & Evolution* 26: 482–491.
- Lozanovska, I. et al. 2018. Functional diversity assessment in riparian forests – Multiple approaches and trends: A review. - *Ecological Indicators* 95: 781–793.
- Malard, F. et al. 2006. Flood-Pulse and Riverscape Dynamics in a Braided Glacial River. - *Ecology* 87: 704–716.
- Matthews, T. J. et al. 2015. Ecological traits reveal functional nestedness of bird communities in habitat islands: a global survey. - *Oikos* 124: 817–826.
- Mouillot, D. et al. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. - *Trends in Ecology & Evolution* 28: 167–177.

- Muneepeerakul, R. et al. 2008. Patterns of vegetation biodiversity: the roles of dispersal directionality and river network structure. - *J. Theor. Biol.* 252: 221–229.
- Naeem, S. et al. 2012. The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. - *Science* 336: 1401–1406.
- Podani, J. and Schmera, D. 2011. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence – absence data. - *Oikos* 120: 1625–1638.
- Phillipsen, I. C. and Lytle, D. A. 2013. Aquatic insects in a sea of desert: population genetic structure is shaped by limited dispersal in a naturally fragmented landscape. - *Ecography* 36: 731–743.
- Regos, A. et al. 2018. Wildfire–vegetation dynamics affect predictions of climate change impact on bird communities. - *Ecography* 41: 982–995.
- Ricklefs, R. E. 2008. Disintegration of the Ecological Community: American Society of Naturalists Sewall Wright Award Winner Address. - *The American Naturalist* 172: 741–750.
- Riemann, J. C. et al. 2017. Functional diversity in a fragmented landscape — Habitat alterations affect functional trait composition of frog assemblages in Madagascar. - *Global Ecology and Conservation* 10: 173–183.
- Rocha, M. P. et al. 2018. Local environment and space drive multiple facets of stream macroinvertebrate beta diversity. - *Journal of Biogeography* 45: 2744–2754.
- Rosenfeld, J. S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. - *Oikos* 98: 156–162.
- Ruhí, A. et al. 2017. Interpreting beta-diversity components over time to conserve metacommunities in highly dynamic ecosystems. - *Conservation Biology* 31: 1459–1468.
- Sarremejane, R. et al. 2017a. Do metacommunities vary through time? Intermittent rivers as model systems. - *Journal of Biogeography* 44: 2752–2763.
- Sarremejane, R. et al. 2017b. Habitat connectivity and dispersal ability drive the assembly mechanisms of macroinvertebrate communities in river networks. - *Freshwater Biology* 62: 1073–1082.
- Schmera, D. et al. 2018. Does isolation influence the relative role of environmental and dispersal-related processes in stream networks? An empirical test of the network position hypothesis using multiple taxa. - *Freshw Biol* 63: 74–85.
- Schmidt-Kloiber, A. and Hering, D. 2015. www.freshwaterecology.info – An online tool that unifies, standardises and codifies more than 20,000 European freshwater organisms and their ecological preferences. - *Ecological Indicators* 53: 271–282.

- Schriever, T. A. et al. 2015. Hydrology shapes taxonomic and functional structure of desert stream invertebrate communities. - *Freshwater Science* 34: 399–409.
- Socolar, J. B. et al. 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? - *Trends in Ecology & Evolution* 31: 67–80.
- Storey, R. 2016. Macroinvertebrate community responses to duration, intensity and timing of annual dry events in intermittent forested and pasture streams. - *Aquat Sci* 78: 395–414.
- Tachet, H. 2010. *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie*. - CNRS Editions.
- Thomaz, S. M. et al. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. - *Hydrobiologia* in press.
- Tonkin, J. D. et al. 2016. Contrasting metacommunity structure and beta diversity in an aquatic-floodplain system. - *Oikos* 125: 686–697.
- Tonkin, J. D. et al. 2017. Seasonality and predictability shape temporal species diversity. - *Ecology* 98: 1201–1216.
- Villéger, S. et al. 2013. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. - *Global Ecology and Biogeography* 22: 671–681.
- Vorste, R. V. et al. 2016a. Is drift the primary process promoting the resilience of river invertebrate communities? A manipulative field experiment in an intermittent alluvial river. - *Freshwater Biology* 61: 1276–1292.
- Vorste, R. V. et al. 2016b. Invertebrate communities in gravel-bed, braided rivers are highly resilient to flow intermittence. - *Freshwater Science* 35: 164–177.
- Wolkovich E. M. et al. 2014. Temporal ecology in the Anthropocene. - *Ecology Letters* 17: 1365–1379.

8. Appendix

Appendix 3.1. Map of all other basins and sites. Reaches are represented as reported on Figure 2.



Appendix 3.2. Environmental characteristics of the different basins

A- Electrical conductivity, pH, water temperature, dissolved oxygen concentration and oxygen saturation were measured with Hach Lange® HQ40d et HQ14d devices at each sampling site.

Mean values, standard deviation and variation coefficient are presented below.

River	Spatial arrangement	Temperature (°C)			pH			Conductivity (S/m)			O2 (mg/L)			O2 saturation (%)		
		mean	sd	cv	mean	sd	cv	mean	sd	cv	mean	sd	cv	mean	sd	cv
aigue brun	DDB	14.0	5.0	35.8	8.2	0.2	2.9	445.50	60.18	13.51	10.82	0.88	8.13	106.4	8.6	8.1
audeux	DDB	8.2	4.1	50.2	8.4	0.2	1.9	431.13	51.13	11.86	12.23	1.14	9.33	104.8	17.3	16.5
calavon	DDB	10.2	4.6	45.4	8.0	0.5	6.6	720.66	142.94	19.83	9.67	2.92	30.16	87.9	23.8	27.1
ceze	DDB	11.2	4.8	43.1	7.3	0.3	3.7	64.33	9.41	14.63	10.43	1.35	12.95	97.6	5.3	5.5
lez	DDB	13.0	3.6	27.6	8.1	0.2	2.6	449.77	29.79	6.62	10.34	1.21	11.69	99.2	11.4	11.5
petit buech	DDB	10.5	5.7	54.3	8.2	0.2	3.0	341.00	60.39	17.71	10.46	1.11	10.64	101.8	5.0	4.9
roubion	DDB	12.0	5.4	44.9	8.1	0.2	2.8	503.98	58.39	11.59	11.29	1.16	10.27	105.5	12.1	11.5
toulourenc	DDB	13.0	7.0	53.9	8.2	0.2	2.1	495.47	66.51	13.42	10.61	1.35	12.76	104.6	10.8	10.3
clauge	UDB	6.8	4.0	59.1	6.8	0.4	6.2	41.30	53.03	128.39	11.26	1.40	12.41	92.9	7.4	7.9
ibie	UDB	12.1	3.6	30.2	7.8	0.2	2.9	509.50	28.79	5.65	10.15	1.66	16.32	91.7	19.1	20.8
seguissous	UDB	12.1	4.9	40.7	7.8	0.2	3.0	617.33	108.71	17.61	9.88	1.53	15.47	92.9	12.4	13.4
-	All DDB	10.8	5.4	50.6	8.1	0.4	5.1	416.4	178.3	42.8	10.9	1.6	14.9	101.6	12.8	12.6
-	All UDB	9.4	4.6	49.3	7.3	0.7	8.8	322.7	267.0	82.7	10.8	1.6	15.2	93.2	12.4	13.3

B – Results of pairwise Wilcoxon-tests for pH, conductivity and oxygen concentration
 Gray cells are not significant.

pH											
	aigue brun	audeux	calavon	ceze	clauge	ibie	lez	petit buech	roubion	seguissous	toulourenc
aigue brun	NA										DDB
audeux	0.795	NA									DDB
calavon	0.206	0.056	NA								DDB
ceze	0.000	0.000	0.000	NA							DDB
clauge	0.000	0.000	0.000	0.000	NA						UDB
ibie	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	NA					UDB
lez	0.000	0.000	0.154	0.000	0.000	0.000	NA				DDB
petit buech	0.033	0.000	0.937	0.000	0.000	0.000	0.016	NA			DDB
roubion	0.000	0.000	0.309	0.000	0.000	0.000	0.667	0.040	NA		DDB
seguissous	0.000	0.000	0.010	0.000	0.000	0.340	0.000	0.000	0.000	NA	UDB
toulourenc	0.084	0.000	0.722	0.000	0.000	0.000	0.001	0.602	0.004	0.000	NA DDB
	DDB	DDB	DDB	DDB	UDB	UDB	DDB	DDB	DDB	UDB	DDB
Conductivity											
	aigue brun	audeux	calavon	ceze	clauge	ibie	lez	petit buech	roubion	seguissous	toulourenc
aigue brun	NA										DDB
audeux	0.476	NA									DDB
calavon	0.000	0.000	NA								DDB
ceze	0.000	0.000	0.000	NA							DDB
clauge	0.000	0.000	0.000	0.000	NA						UDB
ibie	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	NA					UDB
lez	0.003	0.359	0.000	0.000	0.000	0.000	NA				DDB
petit buech	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	NA			DDB
roubion	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.116	0.000	0.000	NA		DDB
seguissous	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	NA	UDB
toulourenc	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.129	0.000	0.000	0.412	0.000	NA DDB
	DDB	DDB	DDB	DDB	UDB	UDB	DDB	DDB	DDB	UDB	DDB
Dissolved oxygen concentration											
	aigue brun	audeux	calavon	ceze	clauge	ibie	lez	petit buech	roubion	seguissous	toulourenc
aigue brun	NA										DDB
audeux	0.000	NA									DDB
calavon	0.290	0.000	NA								DDB
ceze	0.159	0.000	0.663	NA							DDB
clauge	0.037	0.002	0.016	0.001	NA						UDB
ibie	0.051	0.000	0.756	0.402	0.000	NA					UDB
lez	0.077	0.000	0.828	0.701	0.000	0.612	NA				DDB
petit buech	0.169	0.000	0.731	0.994	0.000	0.413	0.662	NA			DDB
roubion	0.110	0.000	0.026	0.002	0.505	0.001	0.000	0.001	NA		DDB
seguissous	0.010	0.000	0.720	0.139	0.000	0.468	0.155	0.096	0.000	NA	UDB
toulourenc	0.435	0.000	0.421	0.448	0.006	0.210	0.254	0.499	0.013	0.044	NA DDB
	DDB	DDB	DDB	DDB	UDB	UDB	DDB	DDB	DDB	UDB	DDB

C – Tests on spatial beta diversity with different subsets to account for environmental heterogeneity

To test for the effect of environmental heterogeneity on spatial beta diversity, we removed the Clauge river (UDB with high variability of pH and conductivity) and the Audeux and Lez rivers (DDB with low variability in pH and conductivity) and reran the test: spatial beta diversity is still much higher at UDB compared to DDB (0.293 vs 0.238, $F= 11.7$, $p<0.001^{***}$).

To test for a possible confounding effect of catchment size, we removed the largest UDB (Ibie river) and the three smallest DDB (Cèze, Aigue Brun and Toulourenc rivers) and reran the models: spatial beta diversity was still much higher on UDB compared to DDB (0.281 vs 0.254, $F=4.5$, $p = 0.033^*$).

We also explored for a potential effect of the %drying length and hypothesized that a longer portion drying may lead to a higher spatial beta diversity even if this is not obvious. We removed the UDB with the longest dry reach (Ibie river) and the three DDB with the smallest drying reach (Roubion, Petit Buech, and Toulourenc rivers). Spatial beta diversity was still higher on UDB compared to DDB (0.281 vs 0.244, $F=8.0$ $p = 0.005^{**}$).

These results suggests that observed patterns in the manuscript are robust.

Appendix 3.3. Functional traits

Appendix 3.3.A: List of traits and modalities from Tachet et al. (2010) used in functional beta diversity analyses.

Traits	Modalities
2- Life cycle duration	Short (≤ 1 year) Long (> 1 year)
3- Potential number of cycles per year	Semivoltine Univoltine Multivoltine
4- Aquatic stages	Egg Larva Nymph Adult
5- Reproduction	Ovoviviparity Isolated eggs (Free) Isolated eggs (Cemented) Clutches (Cemented or fixed) Clutches (Free) Clutches (In vegetation) Clutches (Terrestrial) Asexual reproduction
6- Dispersal	Aquatic passive Aquatic active Aerial passive Aerial active
7- Resistance forms	Eggs, Statoblasts Cocoons Housings against desiccation Diapause or dormancy None
8- Respiration	Tegument Gill Plastron Spiracle Hydrostatic vesicle
9- Locomotion and substrate relation	Flier Surface swimmer Full water swimmer Crawler Burrower Interstitial Temporarily attached Permanently attached

Appendix 3.4. Temporal features of drying events for each site over the two years of sampling

River	Drying pattern	Site	Regime	Number	Duration
aigue brun	downstream	aig1	P	0	0
		aig2	P	0	0
		aig3	I	15	148
		aig4	I	27	217
		aig5	I	17	300
		aig6	P	0	0
audeux	downstream	aud1	P	0	0
		aud2	I	8	67
		aud3	I	3	11
		aud4	I	50	165
		aud5	I	48	176
		aud6	P	0	0
petit buech	downstream	bue1	P	0	0
		bue2	P	0	0
		bue3	I	13	60
		bue4	I	5	13
		bue5	P	0	0
		bue6	P	0	0
calavon	downstream	cal1	P	0	0
		cal2	I	5	29
		cal3	I	8	39
		cal4	I	46	145
		cal5	I	19	78
		cal6	P	0	0
ceze	downstream	cez1	P	0	0
		cez2	P	0	0
		cez3	P	0	0
		cez4	I	6	30
		cez5	I	3	50
		cez6	P	0	0
clauge	upstream	cla1	I	18	140
		cla2	I	9	186
		cla3	I	14	80
		cla4	I	13	110
		cla5	P	0	0
		cla6	P	0	0
ibie	upstream	ibi1	I	18	224
		ibi2	I	19	215
		ibi3	I	12	235
		ibi4	P	0	0
		ibi5	I	4	36
		ibi6	I	17	209
lez	downstream	lez1	P	0	0
		lez2	I	11	93
		lez3	I	15	133
		lez4	I	5	78
		lez5	I	2	76
		lez6	P	0	0
roubion	downstream	rou1	P	0	0
		rou2	P	0	0
		rou3	P	0	0
		rou4	I	7	100
		rou5	I	3	88
		rou6	P	0	0
seguissous	upstream	seg1	I	5	45
		seg2	I	2	0
		seg3	P	0	0
		seg4	I	28	170
		seg5	I	33	220
toulourenc	downstream	tou1	P	0	0
		tou2	P	0	0
		tou3	P	0	0
		tou4	I	11	19
		tou5	I	11	19
		tou6	P	0	0

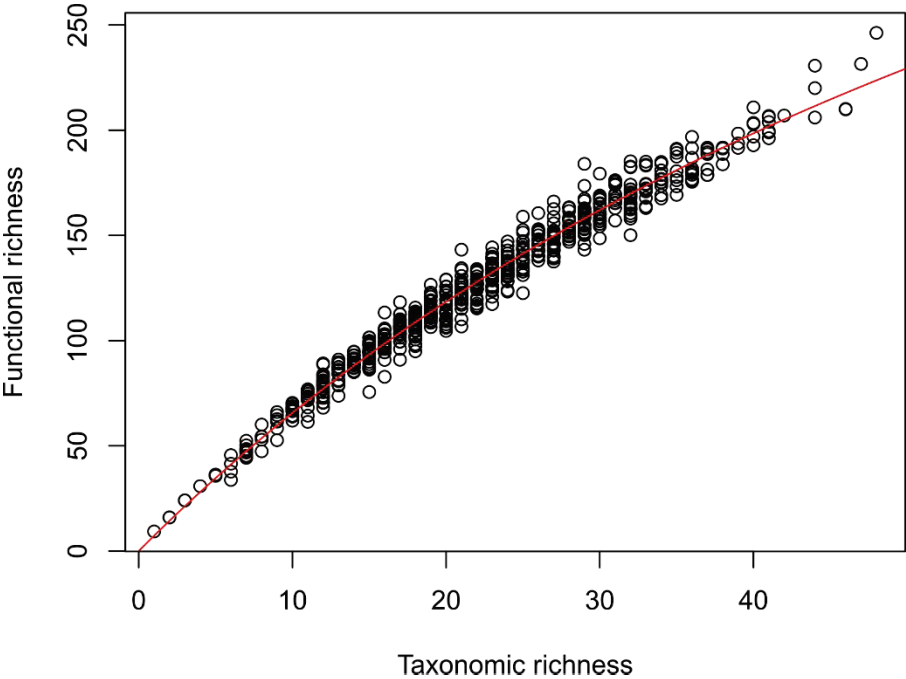
Appendix 3.5. Taxa list with number of occurrences

Group	Taxa	Number of occurrences			
Achaeta	<i>Erpobdella</i>	60		<i>Dixa</i>	18
	<i>Glossiphonia</i>	10		Dolichopodidae	17
	<i>Helobdella</i>	10		<i>Eloephila</i>	2
	<i>Hirudo</i>	2		<i>Eriopterini</i>	59
Amphipoda	<i>Gammarus</i>	370		Hemerodrominae	289
	<i>Nyphargus</i>	46		<i>Hexatoma</i>	106
Bivalvia	<i>Sphaerium</i>	1		Hexatomini	99
Cladocera	Anomopodes	100		<i>Liponeura</i>	2
				Orthocladinae	652
Coleoptera	<i>Agabus</i>	22		<i>Pedicia</i>	2
	<i>Anacaena</i>	1		Pedicini	3
	<i>Bidessus</i>	2		<i>Pilaria</i>	20
	<i>Coelambus</i>	1		Psychodidae	63
	<i>Coelostoma</i>	1		Rhagionidae	14
	Colymbetinae	10		Scatophagidae	1
	<i>Cyphon</i>	50		<i>Scleroprocta</i>	1
	<i>Deronectes</i>	6		Simulidae	593
	<i>Dryops</i>	80		Stratiomyidae	53
	Dytiscidae	26		Tabanidae	66
	<i>Dytiscus</i>	1		Tanypodinae	493
	<i>Elmis</i>	257		Tanytarsini	543
	<i>Elodes</i>	29		Tipulidae	39
	<i>Esolus</i>	428		Ephemeroptera	
	<i>Haliplus</i>	1		<i>Acentrella</i>	167
	<i>Helochaers</i>	1		<i>Baetis</i>	561
	<i>Helophorus</i>	4		<i>Caenis</i>	251
	<i>Hydraena</i>	171		<i>Centroptilum</i>	19
	<i>Hydrochara</i>	2		<i>Choroerpes</i>	6
	<i>Hydrocyphon</i>	74		<i>Cloeon</i>	4
	Hydrophilidae	11		<i>Ecdyonurus</i>	374
	<i>Hydroporus</i>	8		<i>Electrogena</i>	126
	<i>Ilybius</i>	2		<i>Epeorus</i>	87
	<i>Laccobius</i>	3		<i>Ephemera</i>	71
	<i>Laccornis</i>	8		Ephemeropteres	4
	<i>Limnius</i>	210		<i>Habroleptoides</i>	148
	<i>Nebrioporus</i>	2		<i>Habrophlebia</i>	166
	<i>Ochthebius</i>	1		<i>Heptagenia</i>	2
	<i>Orectochilus</i>	52		Heptageniidae	22
	<i>Oulimnius</i>	85		<i>Labiobaetis</i>	1
	<i>Pomatinus</i>	20		Leptophlebiidae	95
	<i>Riolus</i>	96		<i>Metreletus</i>	9
	Scirtidae	2		<i>Oligoneuriella</i>	82
<i>Stenelmis</i>	16		<i>Paraleptophlebia</i>	14	
<i>Stictonectes</i>	0		<i>Potamanthus</i>	3	
Copepoda	<i>Calanoides</i>	1		<i>Proclaeon</i>	6
	<i>Cyclopoides</i>	351		<i>Rhitrogena</i>	282
	<i>Harpacticoides</i>	100		<i>Seratella</i>	288
Diptera	Anthomyiidae	7		<i>Siphonurus</i>	14
	<i>Antocha</i>	84		<i>Torleya</i>	19
	<i>Atherix</i>	92		Gastropoda	
	<i>Atrichops</i>	11		<i>Acroloxus</i>	3
	Blephariceridae	2		<i>Ancylus</i>	56
	Ceratopogonidae	415		<i>Bathyomphalus</i>	6
	Chironomini	424		<i>Bythinella</i>	12
	Clinocerinae	265		<i>Bythinia</i>	7
	Culicidae	1		<i>Galba</i>	24
	Diamesinae	48		<i>Gyraulus</i>	16
	<i>Dicranota</i>	232		<i>Hippeutis</i>	8
				Limnaeidae	2
				<i>Physella</i>	25
			<i>Pisidium</i>	57	

	Planorbiidae	3
	<i>Planorbis</i>	1
	<i>Potamopyrgus</i>	37
	<i>Radix</i>	56
	<i>Valvata</i>	15
Hemiptera	Corixidae	5
	<i>Gerris</i>	5
	<i>Hydrometra</i>	1
	<i>Mesovelia</i>	1
	<i>Micronecta</i>	4
	<i>Naucoris</i>	1
	<i>Velia</i>	4
Hydracarina	Hydracariens	468
Hydrozoa	Hydrozoaires	53
Hymenoptera	<i>Agriotypus</i>	1
Isopoda	Asellidae	2
	<i>Asellus</i>	8
	<i>Jaera</i>	1
	<i>Proasellus</i>	8
Megaloptera	<i>Sialis</i>	7
Nemathelminthes	Nemathelminthes	17
Nematoda	Nematodes	352
Neuroptera	<i>Sisyra</i>	2
Odonata	Aeshnidae	1
	<i>Boyeria</i>	3
	Caenagrionidae	1
	<i>Calopteryx</i>	1
	<i>Cordulegaster</i>	3
	Cordulidae	2
	<i>Gomphus</i>	8
	Libellulidae/Cordulidae	3
	<i>Onychogomphus</i>	47
Oligochaeta	Oligochetes	588
Ostracoda	Ostracodes	401
Plecoptera	<i>Amphinemura</i>	129
	<i>Besdolus</i>	7
	<i>Brachyptera</i>	289
	<i>Capnioneura</i>	104
	<i>Chloroperla</i>	24
	Chloroperlidae	19
	<i>Dinocras</i>	10
	<i>Isoperla</i>	464
	<i>Leuctra</i>	536
	<i>Nemoura</i>	345
	<i>Nemurella</i>	2
	<i>Perla</i>	168
	Perlidae	12
	<i>Perlodes</i>	16
	<i>Perlodidae</i>	22
	<i>Protonemura</i>	207
	<i>Rhabdiopetryx</i>	28
	<i>Siphonoperla</i>	70
	Taeniopterygidae	15
	<i>Taeniopteryx</i>	32
	<i>Zwickyia</i>	207
Trichoptera	<i>Agapetus</i>	25
	<i>Agraylea</i>	2
	<i>Allogamus</i>	16

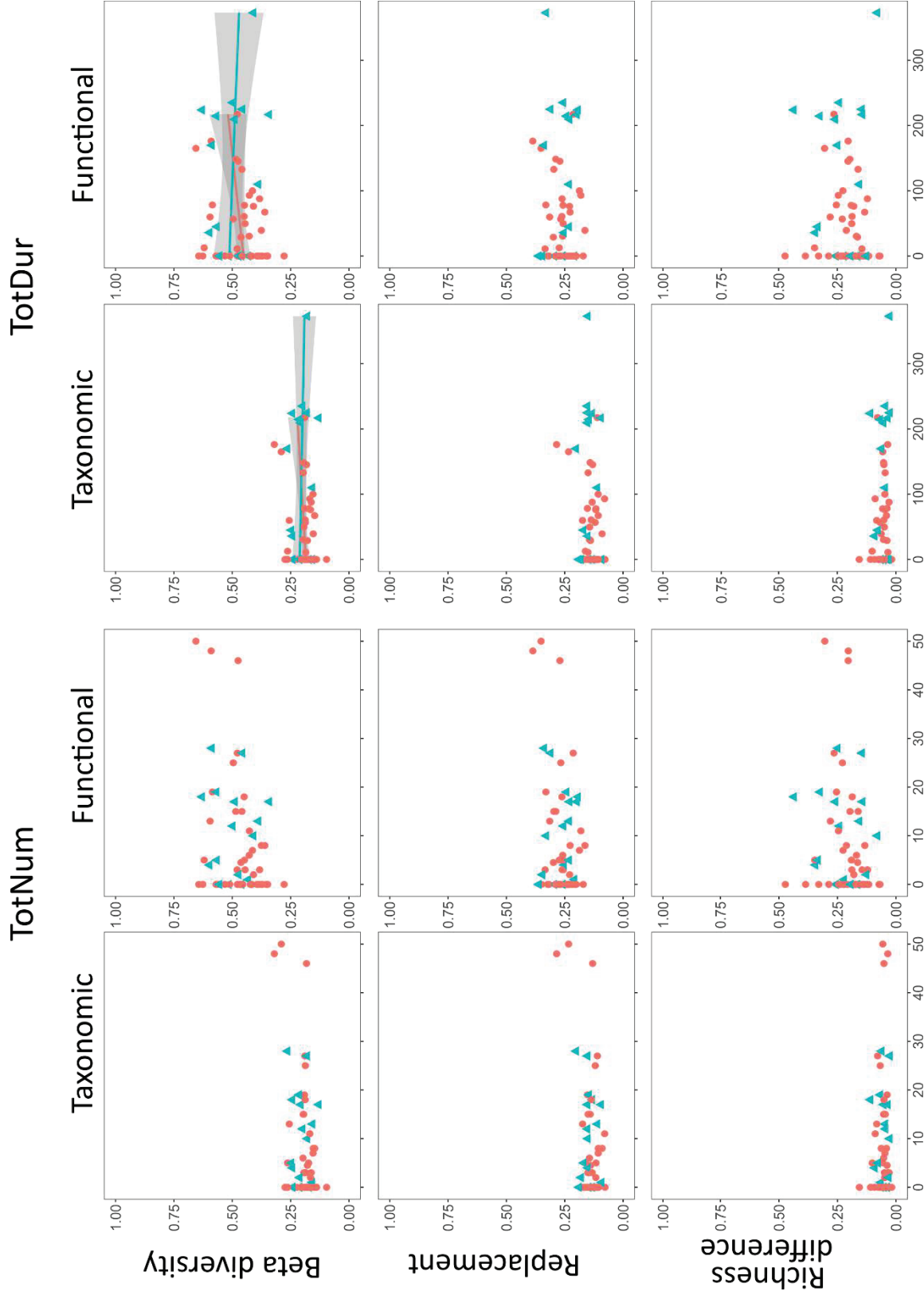
	<i>Allotrichia</i>	6
	<i>Anabolia</i>	5
	<i>Athripsodes</i>	45
	<i>Beraea</i>	6
	Beraeidae	2
	<i>Beraemyia</i>	6
	Brachycentridae	1
	<i>Chaetopteryx</i>	4
	<i>Cheumatopsyche</i>	65
	<i>Chimarra</i>	2
	<i>Crunoecia</i>	2
	<i>Drusus</i>	12
	<i>Glossosoma</i>	8
	Glossosomatidae	10
	<i>Glyphotaelius</i>	3
	Goeridae	5
	<i>Halesus</i>	6
	<i>Hydropsyche</i>	405
	<i>Hydroptila</i>	175
	Hydroptilidae	2
	<i>Ithitrichia</i>	1
	<i>Lepidostoma</i>	6
	Leptoceridae	2
	Limnephilidae	84
	<i>Limnephilus</i>	17
	<i>Lype</i>	5
	<i>Melampophylax</i>	29
	<i>Mesophylax</i>	18
	<i>Metalype</i>	3
	<i>Micrasema</i>	6
	<i>Micropterna</i>	53
	<i>Mystacides</i>	5
	<i>Odontocerum</i>	35
	<i>Oecetis</i>	2
	<i>Oligostomis</i>	0
	<i>Orthotrichia</i>	1
	Philopotamidae	12
	<i>Philopotamus</i>	13
	<i>Plectrocnemia</i>	20
	Polycentropodidae	18
	<i>Polycentropus</i>	36
	<i>Potamophylax</i>	42
	<i>Psychomyia</i>	4
	Psychomyiidae	1
	<i>Rhyacophila</i>	302
	<i>Sericostoma</i>	105
	<i>Setodes</i>	11
	<i>Silo</i>	27
	<i>Stenophylax</i>	3
	<i>Synagapetus</i>	18
	<i>Tinodes</i>	67
	<i>Trichostegia</i>	1
	<i>Wormaldia</i>	19
Tricladida	<i>Dendrocoelum</i>	19
	<i>Dugesia</i>	75
	<i>Polycelis</i>	99
	Triclades	53

Appendix 3.6. Relation between functional richness and taxonomic richness (right) with a saturation curve (d: 611, t-value: 39.381, p < 0.001 ***, e: 83, t-value: 29.963, p < 0.001 ***)).

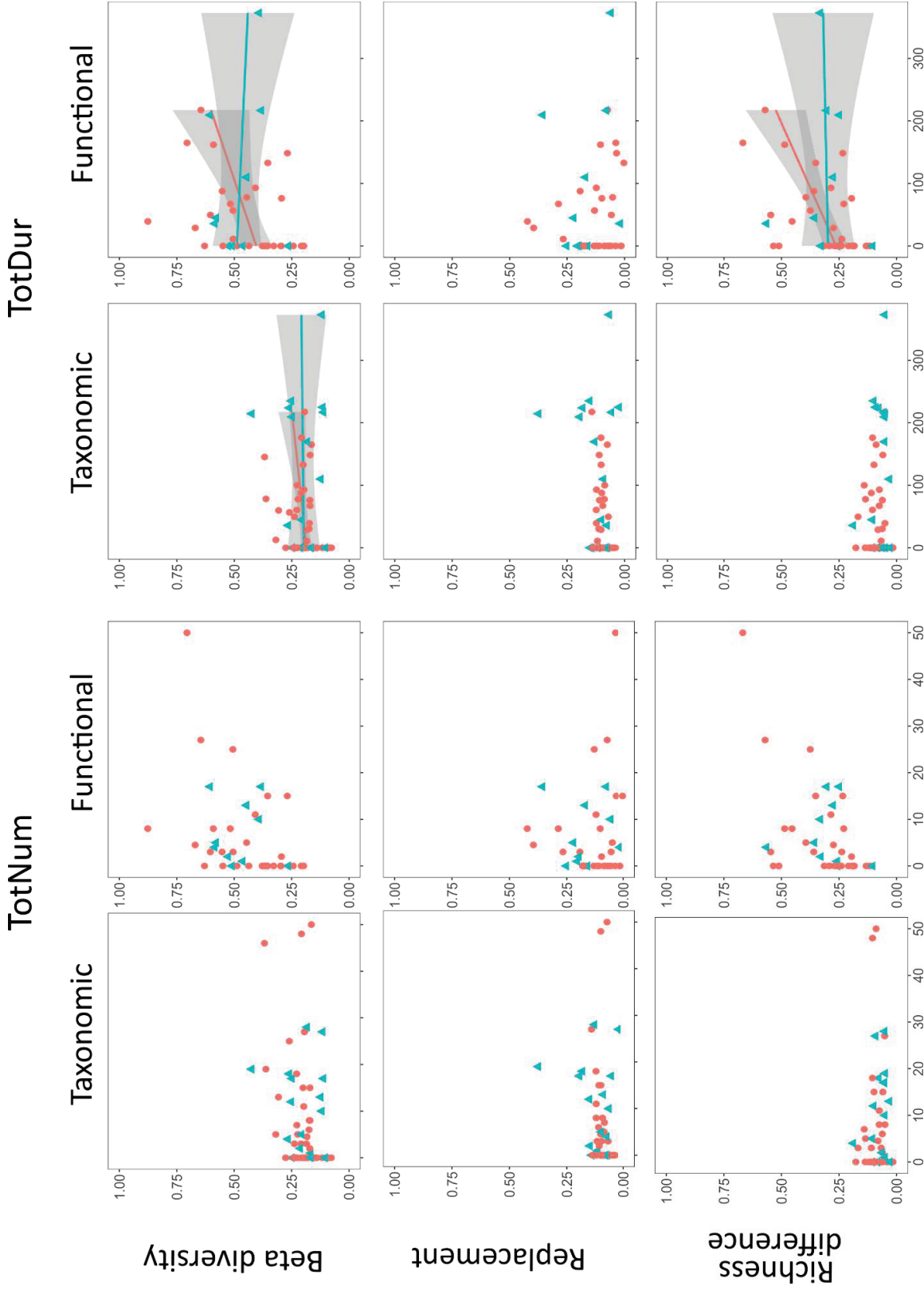


Appendix 3.7. Plots as reported in Figure 5 for the two subsets of dispersal groups separately.

3.7.A for aerial dispersers



3.7.B for aquatic dispersers



Appendix 3.8. Comparison of spatial beta diversity patterns for separated samples and averaged samples.

		F value	P-value	Mean UDB	Mean DDB
Mean a and b (as in the manuscript)	Beta diversity	12.7	< 0.001	0.288	0.245
	Replacement	0.7	0.414	0.158	0.151
	Richness difference	7.9	0.005	0.130	0.094
Samples a	Beta diversity	13.2	< 0.001	0.314	0.271
	Replacement	0.3	0.613	0.161	0.157
	Richness difference	7.9	0.005	0.153	0.114
Samples b	Beta diversity	4.4	0.005	0.300	0.272
	Replacement	0.8	0.379	0.166	0.158
	Richness difference	4.0	0.036	0.134	0.114

Chapitre 4

Les assecs en rivières intermittentes non-naturelles mène à une plus grande variabilité des communautés d'invertébrés

J. Crabot¹, M. Polášek², B. Launay¹, P. Pařil² & T. Datry¹

¹ IRSTEA (Institut national de Recherche en Sciences & Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture), UR RiverLy, Lyon, France

² Department of Botany and Zoology, Faculty of Science, Masaryk University Brno, Kotlarska 2, 61137 Brno, Czech Republic

Chapitre 4 : Les assecs en rivières intermittentes non-naturelles mène à une plus grande variabilité des communautés d'invertébrés

1. Résumé étendu

Les invertébrés aquatiques en rivière naturellement intermittente présentent différentes stratégies permettant aux communautés de se rétablir après un assec. Cela peut reposer sur la survie pendant les assecs grâce à des traits biologiques relatifs à la résistance à la dessiccation, ou cela peut reposer sur une forte résilience avec une recolonisation efficace après les assecs depuis les refuges avoisinants. Cependant, dans des rivières soumises à des assecs depuis peu, on peut supposer que les communautés n'ont pas été soumises à cette sélection de traits adaptatifs et que les communautés répondent différemment à l'intermittence d'écoulement.

Pour comparer les réponses spatiales et temporelles de communautés en rivière naturellement ou non-naturellement intermittentes, j'ai analysé deux jeux de données comme décrit en Chapitre 2 : un sous-ensemble du jeu de données français utilisé dans le Chapitre 4 et un jeu de données de République Tchèque (CR), car l'intermittence d'écoulement y est récente et de cause anthropique (réchauffement climatique, captages). Les communautés d'invertébrés aquatiques de ces données ont été comparées avant et après assec et entre sites intermittents et pérennes au sein de chaque pays. Un plus fort effet de l'intermittence était attendu en CR, les communautés ne présentant pas forcément de traits adaptatifs pour se rétablir efficacement après les assecs.

Contrairement à cette attente, la perte de richesse taxonomique n'était pas plus élevée après un assec en CR comparé à la France, mais les variabilités spatiale et temporelle étaient plus marquées pour les sites intermittents de CR. L'analyse fonctionnelle a par ailleurs montré que les invertébrés de CR présentaient bien moins de traits associés à des stratégies de résistance et que le rétablissement des communautés post-asec dans ces rivières repose sur une grande résilience des communautés. Toutefois, la richesse taxonomique des taxons identifiés comme résilients en CR déclinait beaucoup plus vite avec une augmentation de l'intermittence qu'en France. Une augmentation de la fréquence et de la durée des assecs étant attendue avec le changement climatique, on peut craindre que dans un futur proche, les communautés d'invertébrés de CR atteignent un point de rupture au-delà duquel le rétablissement post-asec sera grandement affecté. Un suivi long-terme de ces milieux sera nécessaire pour évaluer l'évolution de l'intermittence et les implications biologiques pour la résilience des communautés.

2. Abstract

1. Aquatic invertebrate communities inhabiting natural intermittent rivers (IRs), experiencing recurrent drying events with flow cessation or complete disappearance of surface water, often show rapid recovery upon flow resumption thanks to resistance and resilience traits, which have been acquired through evolution. However, in non-natural IRs where drying is a novel, human-induced phenomenon, aquatic communities may not harbor such adaptations and could be dramatically affected by drying. Unfortunately, the responses of aquatic communities to human-induced drying are still poorly explored, limiting our capacity to predict and mitigate future biodiversity changes.

2. Here, we compared the responses of aquatic invertebrate communities to natural and anthropogenic drying from 9 rivers located in France and 9 from the Czech Republic. Alpha and beta diversity patterns were compared between perennial and intermittent sites, and before and after drying, using both a taxonomic and a functional perspectives.

3. Contrary to our initial expectation, drying did not induce a stronger loss of taxonomic and functional richness in anthropogenic drying rivers compared to natural IRs.

4. However, as expected, drying greatly altered spatial and temporal beta diversity in anthropogenic drying rivers, less in natural IRs. Communities of natural IRs showed a much higher proportion of resistant taxa than anthropogenic drying rivers.

5. These results first confirm that beta diversity patterns can be more informative than those related to alpha diversity to explore community responses to environmental stressors. They also suggest that human-induced drying can have, at least at a short time scales (i.e. years), stronger effects on aquatic communities compared to those from natural IRs.

6. Because drying duration, frequency and spatial extent is increasing with climate change, anthropogenic drying rivers could soon reach tipping points calling for long-term monitoring of biodiversity in these novel ecosystems.

3. Introduction

Climate change scenarios predict increased droughts in Europe through a general increase of temperature in Northern Europe and a general decrease in rainfall in Southern Europe (EEA, 2017; Spinoni *et al.*, 2018). Regions in continental climate of Central Europe may acquire Mediterranean characteristics with milder winters and warmer summers (Alessandri *et al.*, 2014). These meteorological changes will cascade in river flow regimes with a predicted decrease in runoff in Central Europe (Arnell & Gosling, 2013; Giuntoli *et al.*, 2015; Laaha *et al.*, 2017), which could be amplified by higher surface and groundwater abstraction for human needs (Kundzewicz *et al.*, 2008; Vörösmarty *et al.*, 2010, Döll *et al.*, 2018). Seasonal variations of flow regime will likely change with a decrease of summer flows (Johns *et al.*, 2003; Giuntoli *et al.*, 2015; EEA, 2017), an increase of hydrological drought frequency and magnitude (Spinoni *et al.*, 2018) and in many cases, shifts from permanent to intermittent flow regimes due to increasing river drying (Larned *et al.* 2010, Döll & Schmied 2012, Datry *et al.* 2014b).

Intermittent rivers (hereafter IRs) are those rivers experiencing recurrent drying events, with flow cessation or complete disappearance of surface water (Larned *et al.* 2010). Aquatic invertebrate communities inhabiting natural IRs show a high capacity to recover when flow resumes (e.g. Stanley *et al.*, 1994; Datry *et al.*, 2014a; Bogan *et al.*, 2017a). This is due to a combination of both resistance and resilience capacities, which have been acquired through evolutionary times. Resistance refers to the ability to withstand drying events by tolerating harsh environmental conditions in remaining wet habitats or by entering desiccation-resistance dormant stages (Bogan *et al.*, 2017b). Some resistant taxa may survive in remnant pools despite low dissolved oxygen concentrations and high water temperature (Boulton & Lake, 1992) and some may find refuge in the hyporheic zone (Vorste, Malard & Datry, 2016). When no wet refuge is left, only desiccation-resistant taxa will remain including resistant eggs, larvae or adults (Strachan, Chester & Robson, 2015; Stubbington *et al.*, 2017). The invertebrate seedbank of active and dormant invertebrates surviving in sediments in IRs with suitable sediment structure and sufficient moisture (Stubbington & Datry, 2013) can thus be a crucial source of recolonization (Stanley *et al.*, 1994; Tronstad, Tronstad & Benke, 2005; Pařil *et al.* 2019b). Other taxa will not be able to persist during drying and their recovery after drying will rather rely on resilience via spatial dispersal (Chester & Robson, 2011; Bogan *et al.*, 2017a). Such resilience strategies include efficient recolonization strategies such as drift from upstream (Fagan, 2002; Robson *et al.*, 2008; Altermatt, 2013) or overland aerial dispersion (Bilton, Freeland & Okamura, 2001; Robson *et al.*, 2008). However, in non-natural IRs where drying is

a novel human-induced phenomenon, invertebrate communities may not harbour such adaptations and could be heavily altered by drying. This is typically the case in continental Europe, such as the Czech Republic, where many once-perennial streams have started to dry in the past decade (Zahrádková *et al.* 2015, Van Lanen *et al.*, 2016, Pařil *et al.* 2019a). In rivers exposed to such recent flow intermittence, taxa presenting no adaptation could undergo stochastic extinctions following drying events (Chase 2007). However, in these systems, the natural responses of aquatic communities to drying are still poorly understood (Strachan *et al.* 2015, Pařil *et al.* 2019b), which hinders our capacity to assess how climate change will affect riverine biodiversity globally.

The effect of drying events on the taxonomic richness of aquatic invertebrate communities at the local scale, also called alpha diversity, has been extensively studied (Stubbington *et al.*, 2017) and has been found to decrease with flow intermittence (hereafter FI, proportion of time without surface flow; Datry, Larned & Tockner, 2014b). However, alpha diversity does not provide insights on the underlying mechanisms driving community structure as they focus on one spatial scale and rely on a rather static view of biodiversity (Ruhí, Datry & Sabo, 2017; Aspin *et al.*, 2018). By comparing taxonomic composition among habitats and over time (Anderson *et al.* 2011), beta diversity highlights, on the contrary, the relationship between local and regional patterns of biodiversity and their underlying processes (Socolar *et al.*, 2016; Aspin *et al.*, 2018). Further insight on assembly mechanisms can be obtained by partitioning this measure into two additive components, turnover (taxa replacement between two localities or dates) and richness nestedness (indicating if sites or dates harbouring fewer taxa are subset of richer ones; Baselga, 2010). Moreover, a functional approach using biological traits analysis can complement taxonomic measures by quantifying how ecosystem functions provided by communities respond to drying events (Boersma *et al.* 2014; Bonada *et al.*, 2017). There has been recently an increasing number of biodiversity studies in IRs including functional analyses (Boersma *et al.* 2014, Vander Vorste *et al.* 2016, Aspin *et al.* 2018) but the temporal dynamics of functional diversity have been overlooked (Leigh *et al.*, 2019, Crabot *et al.* 2019). Yet, this approach allows exploring, in parallel of taxonomic temporal patterns, whether drying eliminates some biological traits over time or induce a turnover of traits (Leigh *et al.*, 2019).

Here, we addressed the differences in responses to drying of aquatic communities from IRs in France (FR) and the Czech Republic (CR). We expected aquatic communities from CR to be less adapted to desiccation, and therefore, to be more affected by drying than those from FR, which have experienced drying events seasonally for long. Specifically, we made the

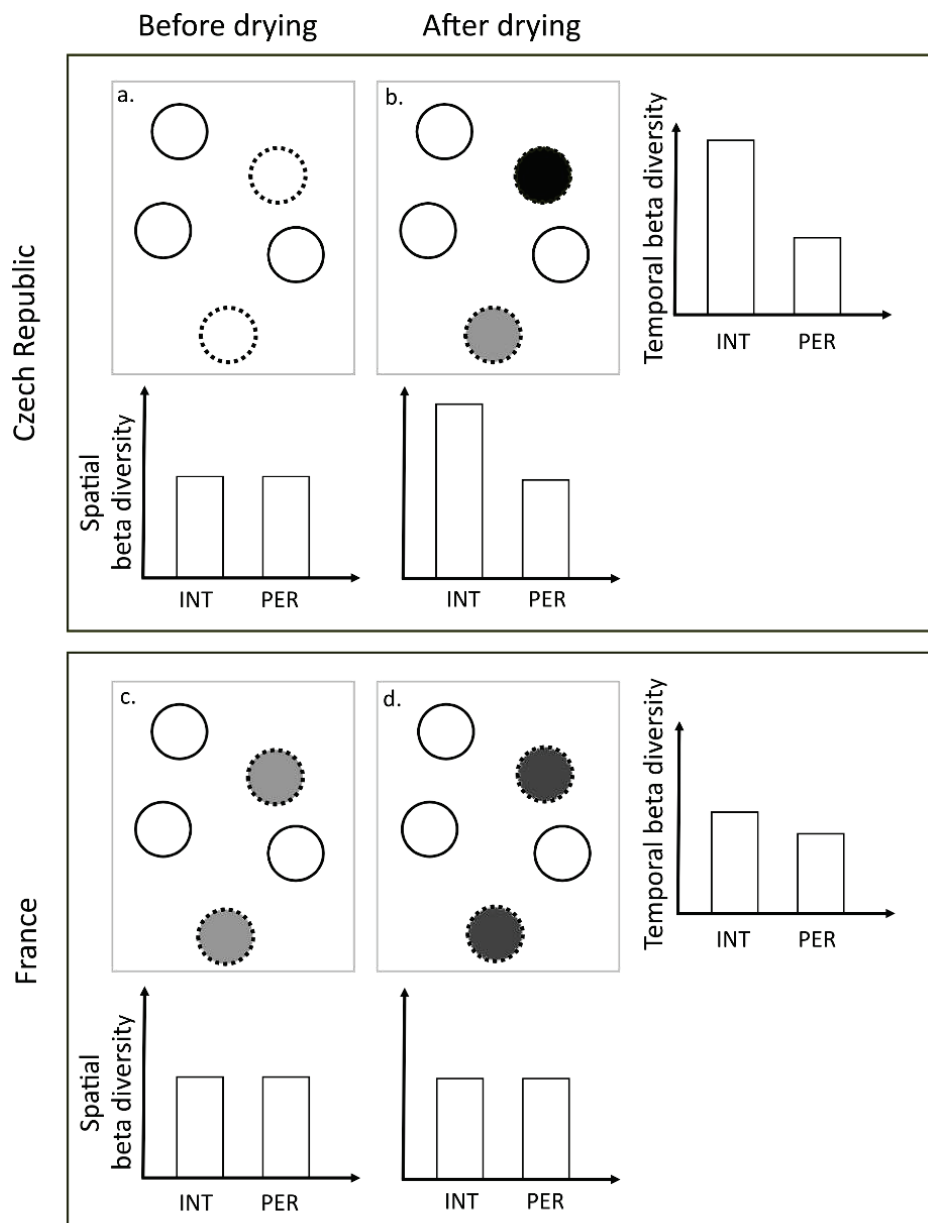


Figure 4.1. Conceptual figure of the community response to drying in the Czech Republic (a, b) and in France (c, d) and the expected patterns of taxonomic beta diversity. Dotted circles represent intermittent sites and solid circles perennial sites. The darker is the circle, the more the community composition is affected by drying event and differs to those on perennial sites. In the Czech Republic before drying (a), intermittent and perennial sites present similar community composition and spatial dissimilarity is thus similar among intermittent and among perennial sites from both a taxonomic and functional perspective. In the Czech Republic after drying (b), intermittent sites could be greatly impacted in a stochastic way and present a higher spatial dissimilarity than among perennial sites. Temporal variability between (a) and (b) would be higher on intermittent than on perennial sites from a taxonomic and functional perspective, due to a greater difference of alpha diversity between (a) and (b) and thus a higher temporal nestedness. In France before drying (c), community composition already differs between intermittent and perennial sites because of particular adapted taxa but there could be a similar after drying (d), harsh conditions would have similarly impacted communities of the different intermittent sites, leading to a similar spatial taxonomic and functional dissimilarity of community composition between intermittent sites and perennial sites. Temporal variability between (c) and (d) is slightly higher for intermittent sites from both a taxonomic and functional perspective

following assumption concerning the responses of communities to drying between the two countries (Figure 4.1). In the CR, drying events should greatly affect community composition and function. As taxa are not expected to present a particular pool of functional traits to cope with drying due to the recent exposure, there could be a lesser functional redundancy than in France. Hence, functional differences between intermittent and perennial sites in space and time would be stronger in the CR than in France. In contrast, drying events should have a lesser impact on community composition and functional diversity in FR due to adaptation to desiccation. Accordingly, we predicted: H1/ higher taxonomic and functional differences before and after drying events in the CR than in FR (Figure 4.1) H2/ contrasted spatial and temporal taxonomic and functional patterns in response to drying, with communities being less homogeneous in time and in space in the CR than in FR (Figure 4.1). H3/ a lower proportion of taxa resistant to drying compared to resilient taxa in the CR, and the opposite pattern in FR.

4. Materials and Methods

Study sites

Nine IRs were selected throughout the Czech Republic, dominated by a continental climate characterized by cold winters (Dfb Köppen class; Peel, Finlayson & McMahon, 2007). They were chosen to encompass a diversity of geomorphologic configurations and of intensities of drying events, using knowledge of local stakeholders and field visits (Tableau 4.1, Figure 4.2).

Nine IRs were selected in southeastern France dominated by a temperate climate characterized by a temperature of the hottest month above 10°C and a temperature of the coldest month between 0 and 18°C (Csb and Cfb Köppen class; Peel, Finlayson & McMahon, 2007). They were selected to present a diversity of geomorphologic configurations, a diversity of intensities of drying events, to remain within a homogeneous biogeographic context and remain within nearly pristine conditions, using knowledge of local stakeholders and field visits (Tableau 4.1, Figure 4.2). River basin areas ranged from 80 to 626 km² with the mainstem lengths ranging from 33 to 822 km.

For each river, a pair of sites (intermittent and perennial, in similar geomorphologic contexts) was selected. The average distance between pairs was 8.8 km in the CR and 4.9 km in FR.

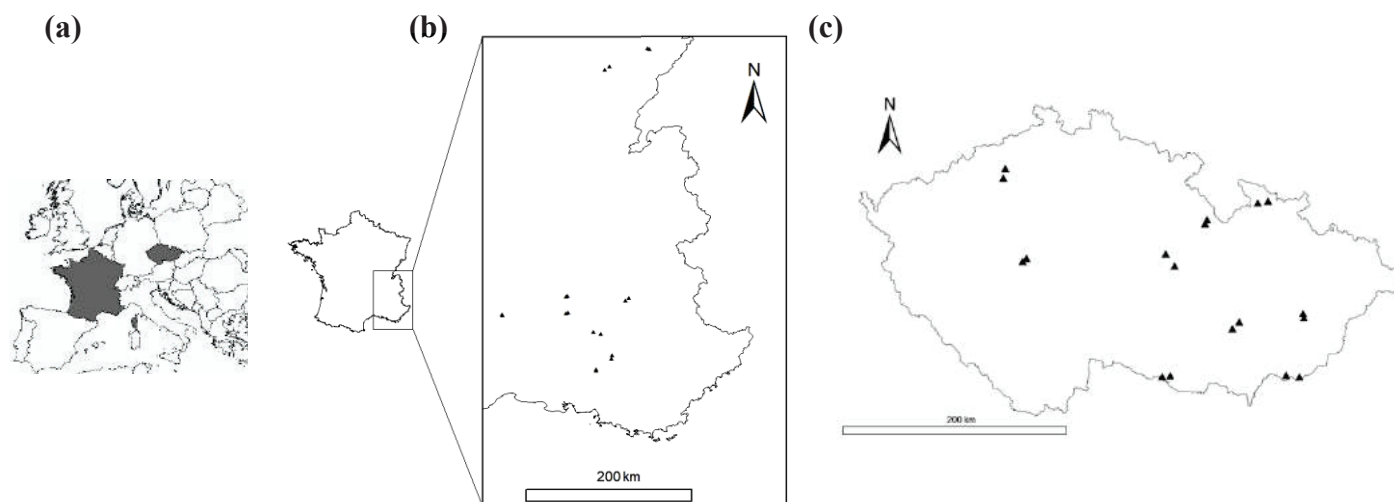


Figure 4.2. Localisation of both countries in Europe (a), localisation of sites in France (b) and sites in the Czech Republic (c).

Tableau 4.1. Characteristics of Czech and French rivers

		Czech Republic	France
Catchment area (km ²)	Mean	9	258
	SD	5	162
	Max	22	626
	Min	3	80
River length (km)	Mean	5	369
	SD	2	286
	Max	10	822
	Min	3	33
% drying length of mainstem	Mean	3	21
	SD	2	14
	Max	8	47
	Min	2	8
Distance between pair of sites (km)	Mean	7.2	4.9
	SD	2.7	0.7
	Max	11.3	3.2
	Min	3.9	1.1
Elevation (m)	Mean	385	386
	SD	71	202
	Max	557	875
	Min	285	187
Prevailing geology		Crystalline complex, Calcareous, alluvial	Calcareous, alluvial
Main land use (Corine landcover)		Broad-leaved and Mixture Forest	Broad-leaved forest

Quantification of flow intermittence

Flow intermittence is defined here as the proportion of time without surface flow; Datry, Larned & Scarsbrook, 2007; Bonada, Rieradevall & Prat, 2007; Datry, 2012).

In the CR, water level loggers (Solinst Levellogger Edge®) were installed at each site in the riverbed and recorded every 30 minutes the water levels from July 2012 to October 2015. In addition, photo-traps (Acorn 5310MG®) were placed in trees adjacent to the riverbed and took photos every 4 hours during two years (2013-2014) to monitor the occurrence of drying events.

In FR, flow intermittence was quantified with water presence loggers (Onset Hobo®, Intermountain Environmental, Inc., Logan, Utah; Vorste *et al.*, 2016; Jensen *et al.*, 2019) installed at each site in riffles heads, as they are the first habitat affected by drying (Boulton, 2003). They monitored continuously from April 2013 to November 2013 and from June 2014 to December 2014 the presence or absence of surface water. In addition, visual observations of flow state (flowing, non-flowing or dry) were made on a monthly basis from November 2013 to June 2014 and from December 2014 to July 2015, as described in Datry *et al.* (2014a).

Sampling collection and processing

In the CR, all sites were sampled once before (April or May) and once after drying events (October or November); there are five sampling dates from autumn 2012 to autumn 2014. For FR, all sites were monthly sampled before (April to June) and after (November to December) drying events and averaged by seasons: springs and autumns; there are four sampling dates from autumn 2013 to spring 2015.

Electrical conductivity, pH, water temperature, dissolved oxygen concentration and oxygen saturation were measured with Hach Lange® HQ40d and HQ14d devices at each sampling site and each sampling date in both countries.

In the CR, benthic invertebrates were collected using the Czech national standardized protocol “PERLA” (Kokeš *et al.*, 2006) based on a proportional multihabitat three-minute kick semi-quantitative proportional sampling using a pond net. Each type of mesohabitat was sampled proportionally to its representation on a 100m long stream stretch. Taxa were mostly identified at the species level.

In FR, benthic invertebrates were sampled at two riffle heads for each site to reduce the effects of small-scale habitat variability using a Hess sampler (40 cm diameter; 1250 cm² surface area; 250 µm mesh size). Samples were preserved in 96% ethanol, counted and

identified to the lowest practical taxonomic level. Most insects, most crustaceans and all molluscs were identified to genus except for insects of the order Diptera, which were often identified at family level. Annelids were identified to subclass for Oligochaeta and to genus for Achaeta. Mites were identified to the subclass and Tricladida to the genus.

Despite different sampling protocols, the sampling effort was rather similar in both countries (Appendix 4.1). Furthermore, spatial and temporal trends were considered separately within countries (i.e. no direct comparison of samples collected with different sampling protocols) but not between countries to avoid potential bias due to differences of sampling protocol.

Taxonomic resolution homogenisation

We described benthic invertebrate communities at each site and for each sampling season in terms of taxonomic richness. Because the taxonomic resolution differed between the two countries, the taxonomic resolution of Czech samples was downgraded at the genus level, except for Oligochaeta and Chironomids, which were downgraded at the family level. To ensure this did not affect the pattern we observed, results without this taxonomic homogenisation are presented in Appendix 4.5.

Data analysis

To test our hypothesis H1, we tested for differences of taxa richness and functional richness with ANCOVAs with two factors: type of hydrological regime (intermittent or perennial) and sampling period (pre- or post-drying). To describe the trait composition of stream invertebrate communities, 18 categories of 7 biological traits were used (Tachet *et al.* 2010, see traits in Appendix 4.3). We considered biological traits that may be related to drying (i.e. lifespan, resistance forms, Datry *et al.* 2014a, Pařil *et al.* 2019b, Crabot *et al.* 2019) and no ecological traits were used in our analyses (Aspin *et al.* 2018). Information from Schmidt-Kloiber and Hering (2015) was used to complete information for taxa missing from Tachet *et al.* (2010). Selected traits characterize life-cycle features, resilience and resistance features, physiology, morphology, reproduction and feeding behaviour. In the database, each taxon was coded according to its affinity to each category of a trait using a fuzzy-coding approach (Chevenet *et al.* 1994), meaning the affinity of each genus to each category was coded from 0, for no affinity, to 3 for the strongest affinity, except for feeding and locomotion categories

coded from 0 to 5. Functional richness was then computed with the function ‘alpha’ of the *BAT* package on R software (Cardoso et al. 2014). We first computed taxon-by-taxon Gower distances from the trait matrix and, second, we generated a dendrogram using hierarchical clustering analysis on these distances (Cardoso et al. 2014). Then, functional richness was calculated as the total branch length of a tree linking all species represented in such community.

To test our hypothesis H2, temporal beta diversity (pairwise differences of composition between sampling periods at the same site) was first computed and partitioned into its two additive components turnover and nestedness as suggested in Legendre (2014). The sampling method being different for both countries, we choose a presence-absence metric for beta diversity and used a Sørensen-based index which was computed with R function ‘beta.div.comp’ of *adespatial* package. To calculate temporal functional beta diversity, we first computed a trait distance matrix based on Gower distance and we generated from this matrix a Principal Coordinates Analysis (PCoA) trait vectors (Villéger *et al.* 2013). Then, temporal functional beta diversity was calculated and partitioned based on the site-by-species matrix and the first two PCoA trait vectors using the R function ‘functional.beta.multi’ of package *betapart* (Baselga *et al.*, 2018). Separately for both countries, we tested for differences in temporal beta diversity and its components with ANOVA tests between intermittent and perennial sites.

Likewise, to test that communities should be less homogeneous in space in the CR compared to France, spatial beta diversity (pairwise differences of composition between sites at one sampling date) was computed separately for intermittent sites and perennial sites. (for spatial and temporal beta diversity) and between spring and autumn samplings (for spatial beta diversity). As for alpha diversity, differences in spatial beta diversity were tested with ANCOVA tests with two factors: type of flow regime (intermittent or perennial) and sampling period (pre- or post-drying). Each factor effect was compared between countries with ANCOVA tests.

As these hypotheses rely on a higher functional redundancy in the CR than in France, we compared functional redundancy of both countries as described in Schriever & Lytle (2016). Taxonomic richness was log10-transformed to meet the assumption of linearity and we tested the relationship of functional diversity against log(taxonomic richness) with linear regression. The difference in slopes was tested with ANCOVA.

To test our hypothesis H3, communities were described in terms of resilience-resistance traits. Traits published in Tachet (2010) were used to classify taxa into four categories as described in Datry *et al.* (2014a): resistant, resilient, resistant and resilient, neither resistant nor resilient. We considered following traits as resilient traits: long adult lifespan, multivoltine life cycles and high dispersal abilities. We considered following traits as resistant traits: eggs laying in terrestrial habitats or in vegetation, desiccation-resistance forms (cyst, cocoons, diapause), plastron/spiracle respiration. When more resistance trait states were found for taxon, it was classified as resistant (n = 20 taxa in the CR and 22 in France). When more resilience trait states were assigned for a taxon, it was classified as resilient (n = 54 taxa in the CR and 37 in France). If an equal number of resistance and resilience trait states were found to a taxon, it was classified as resistant and resilient (n = 22 taxa in the CR and 23 in France). When no trait was assigned to a taxon, it was classified as neither resistant nor resilient (n = 23 taxa in the CR and 29 in France). There were 41 taxa in the CR and 7 taxa in France for which we could not attribute a relevant category due to lack of data on their traits and they were omitted. We calculated the proportion of resistant and resilient taxa, and they were arcsin- \sqrt{x} -transformed to meet the assumption of parametric tests. Linear regressions were then computed to study the effect of flow intermittence on the taxa richness of resilient and resistant taxa in both countries and slopes were compared with an ANCOVA test with flow intermittence and country as factors. Statistical analyses were run using the R packages *stats* (R Core Team 2017) and *adespatial* (Dray *et al.*, 2018).

5. Results

Environmental characteristics of the site

The mean flow intermittence on intermittent sites was on average $5.2 \pm 3.7\%$ in the CR and $29.7 \pm 17.5\%$ in FR, spanning a large range of values of flow intermittence. The comparison of environmental variables showed that there was more environmental variability within countries than between countries (Appendix 4.4). The ranges of values of pH, temperature, dissolved oxygen concentration and dissolved oxygen saturation were similar in the CR and France (Appendix 4.4). Only specific conductance was higher (39.89 vs 51.08 mS/m, $F = 8.8$, $p = 0.003$ **) in the CR probably resulting from the geology (Tableau 4.1.).

Characteristics of invertebrate communities

In the CR 160 taxa were identified (38 taxa on average per sampling) and in FR, 111 taxa (26 taxa on average per sampling). Most frequent taxa were Orthocladinae, Oligochaeta and Tanytarsini in the CR representing respectively 3%, 3% and 2% of total occurrences and similarly Orthocladinae, Oligochaeta and Tanytarsini in FR representing respectively 5%, 4% and 4% of total occurrences (See Appendix 2 for taxa lists of both countries). Complementary analyses computed on data of the CR without the adjustment of the taxonomic resolution showed the same patterns as what follows, showing the consistency of our analyses based on adjusted data (Appendix 4.5).

Tableau 4.2. Results of ANCOVA tests on taxonomic richness, functional richness, density, spatial taxonomic and functional beta diversity and their components, with factors hydroregime (perennial (per) or intermittent (int) sites) and period (pre-drying or post-drying), for the Czech Republic and France.

		Mean values				ANCOVA results						
		Pre-drying		Post-drying		Type		Period		Type:period		
		Per	Int	Per	Int	F value	Pr(>F)	F value	Pr(>F)	F value	Pr(>F)	
CR	Alpha taxonomic	44	37	40	32	17.4	<0.001 ***	7.8	0.007 **	0.3	0.600	
	Alpha functional	109	98	104	89	8.5	0.005 **	2.3	0.133	0.2	0.665	
	Spatial	Total	0.80	0.84	0.79	0.85	29.5	0.002 **	0.2	0.698	1.6	0.250
	taxonomic	Turnover	0.75	0.77	0.74	0.78	10.4	0.018 *	0.1	0.819	0.7	0.423
	beta diversity	Nestedness	0.05	0.06	0.05	0.06	2.7	0.149	0.0	0.907	0.0	0.795
	Spatial	Total	0.44	0.45	0.39	0.44	1.7	0.234	0.8	0.393	0.6	0.459
	functional	Turnover	0.24	0.21	0.14	0.26	2.2	0.188	0.4	0.573	3.3	0.121
	beta diversity	Nestedness	0.20	0.24	0.25	0.19	0.8	0.411	0.0	0.968	3.6	0.106
FR	Alpha taxonomic	32	26	27	21	8.2	0.006 **	6.4	0.014 *	0.1	0.819	
	Alpha functional	96	83	89	67	11.2	0.001 **	4.8	0.031 *	0.8	0.376	
	Spatial	Total	0.73	0.73	0.78	0.79	1.1	0.353	137.5	<0.001 ***	1.3	0.316
	taxonomic	Turnover	0.63	0.65	0.65	0.72	7.6	0.051	7.3	0.054	1.5	0.287
	beta diversity	Nestedness	0.10	0.07	0.13	0.07	4.8	0.093	0.6	0.476	0.6	0.474
	Spatial	Total	0.46	0.44	0.42	0.59	2.1	0.221	1.0	0.382	3.4	0.138
	functional	Turnover	0.24	0.23	0.20	0.27	1.1	0.361	0.0	0.937	2.0	0.230
	beta diversity	Nestedness	0.22	0.21	0.22	0.32	1.4	0.300	2.0	0.233	2.1	0.222

Effects of drying events on alpha diversity

Taxa richness and functional diversity had similar responses to drying between countries ($p = 0.863$ and $p = 0.806$, Tableau 4.3).

In both countries, taxa richness was higher at perennial sites than intermittent sites (42 ± 7 vs 35 ± 9 on average for the CR and 30 ± 11 vs 23 ± 7 for FR) and taxa richness was higher pre-drying than post-drying (41 ± 10 vs 35 ± 9 for the CR and 29 ± 8 vs 24 ± 10 for FR). Functional diversity was similar on intermittent and perennial sites and pre- and post-drying, and there was no interaction between factors in both countries (Tableau 4.2).

Tableau 4.3. Interaction terms of ANCOVA tests on taxonomic richness, functional richness, density, spatial taxonomic and functional beta diversity and their components between countries.

		Type: country		Period:Country		Type:period:country	
		F value	Pr(>F)	F value	Pr(>F)	F value	Pr(>F)
Alpha taxonomic		0.2	0.622	0.0	0.938	0.0	0.863
Alpha functional		0.0	0.963	1.1	0.289	0.1	0.806
Spatial	Total	13.7	0.004 **	29.3	<0.001 ***	0.3	0.606
taxonomic	Turnover	0.5	0.513	6.1	0.033 *	0.3	0.593
beta diversity	Nestedness	8.9	0.014 *	2.0	0.193	0.8	0.387
Spatial	Total	0.9	0.377	0.2	0.689	1.8	0.206
functional	Turnover	0.1	0.744	0.2	0.689	0.4	0.553
beta diversity	Nestedness	2.3	0.161	1.5	0.256	5.6	0.040 *

Effects of drying on temporal beta diversity

Differences between flow regimes for temporal taxonomic beta diversity ($p = 0.090$), taxonomic nestedness ($p = 0.689$), functional beta diversity ($p = 0.645$) and its components ($p = 0.645$ for turnover and $p = 0.366$ for nestedness) were similar for FR and CR, indicating similar temporal responses in both countries (Figure 4.3). However, flow regime had a stronger effect on temporal taxonomic turnover in the CR compared to France ($p = 0.014 *$), and turnover was higher on intermittent sites than on perennial ones in the CR (Figure 4.3).

The temporal taxonomic beta diversity was higher on intermittent than on perennial sites in the CR (0.61 ± 0.07 vs 0.49 ± 0.03) and not in FR (0.40 ± 0.09 vs 0.39 ± 0.10), but this difference of response between countries was not significant ($p = 0.090$, Figure 4.3). In both countries, temporal taxonomic turnover contributed more than nestedness ($87 \pm 6\%$ of contribution to

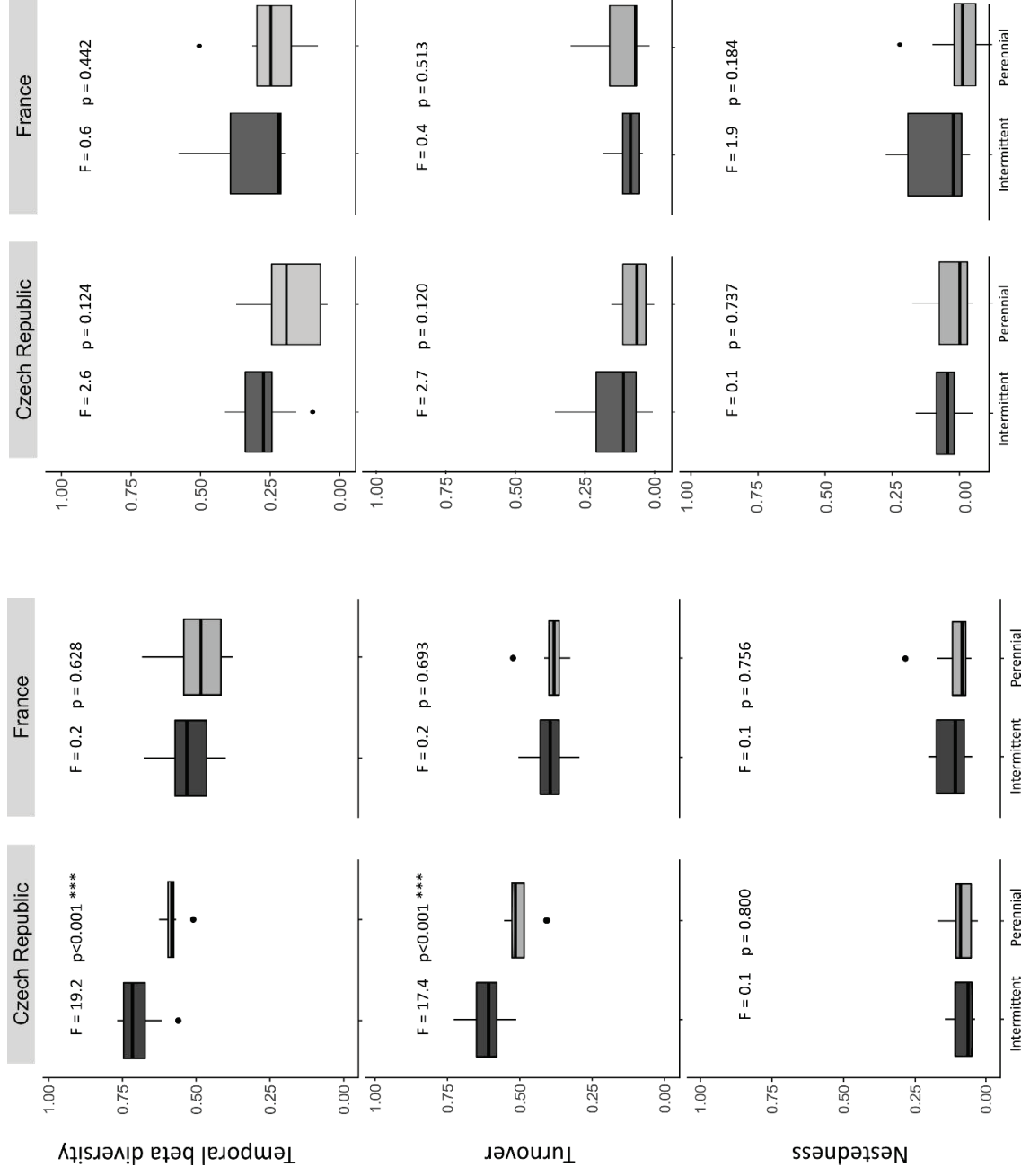


Figure 4.3. Temporal beta diversity on Czech and French sites and contribution of its two additive components, turnover and nestedness from a taxonomic (left) and a functional perspective (right). Results of ANOVA tests are indicated on each plot. Significances of ANCOVA interaction terms between countries for temporal taxonomic beta diversity, turnover and nestedness were respectively: $F=3.1$, $p = 0.090$; $F=6.7$, $p = 0.014^*$; $F=0.2$, $p = 0.689$ and for temporal functional beta diversity: $F=0.2$, $p = 0.645$; $F=3.0$, $p = 0.094$; $F=0.8$, $p = 0.366$. Values are reported with boxes representing the 25, 50 and 75 quartiles, the thick line is the median, whiskers are minimum and maximum values and black points are outliers.

taxonomic beta diversity in the CR and $78\pm 9\%$ in France on average). In the CR, taxonomic turnover was higher at intermittent sites but in FR, there was no difference for turnover nor nestedness between intermittent and perennial sites (Figure 4.3). For both countries, there were no significant differences between intermittent and perennial sites for temporal functional beta diversity, functional turnover and functional nestedness (Figure 4.3). In both countries, and contrary to what we found for taxonomic patterns, temporal functional turnover contributed less than nestedness ($44\pm 25\%$ of contribution of turnover to functional beta diversity in the CR and $38\pm 21\%$ in FR on average).

Effects of drying on spatial beta diversity

The effect of flow regime on spatial taxonomic beta diversity differed between both countries (Tableau 4.3) with a higher dissimilarity of community composition among intermittent sites compared to perennial sites in the CR but no effect of flow regime in FR (Tableau 4.1 Tableau 4.2).

Spatial taxonomic beta diversity was significantly higher among intermittent sites than among perennial sites in the CR (0.84 ± 0.01 vs 0.79 ± 0.20), but not in France (0.75 ± 0.04 on average). In both countries, spatial taxonomic beta diversity was almost exclusively due to turnover ($93\%\pm 2$ of contribution in the CR and $88\%\pm 4$ in FR on average). In the CR, spatial turnover was 5% higher among intermittent sites compared to perennial sites, but nestedness was similar for both groups of sites (0.05 ± 0.01). In FR, both components of spatial beta diversity were similar between intermittent and perennial sites (0.66 ± 0.04 and 0.09 ± 0.03 ; Tableau 4.2). In both countries, there was no significant difference of spatial functional beta diversity among intermittent and among perennial sites (0.43 ± 0.04 on average for the CR and 0.48 ± 0.09 for FR), nor for functional turnover and functional nestedness (Tableau 4.2). In the CR, spatial functional turnover contributed on average to $52\%\pm 14$ of functional beta diversity and in FR it contributed to $50\%\pm 5$.

Spatial taxonomic beta diversity did not vary between pre- and post-drying in the CR (0.82 ± 0.03 for both on average) and neither did its two components (Tableau 4.2). In FR, spatial beta diversity was higher post- than pre-drying (0.79 ± 0.01 vs 0.73 ± 0.01), but the two components of beta diversity did not vary between periods (Tableau 4.2). In both countries, spatial functional beta diversity did not vary between periods (Tableau 4.2, Tableau 4.3).

Functional redundancy

Functional richness was positively correlated to log10-transformed taxonomic richness for both countries (slope of 144 with $R^2 = 0.90$, $p < 0.001^{***}$ for the CR; slope of 121 with $R^2 = 0.88$, $p < 0.001^{***}$ for FR, Appendix 4.6). This relationship was similar for the CR and for FR indicating similar functional redundancy between countries (interaction term of ANCOVA test: $F = 1.0$, $p = 0.323$).

Difference in resilience and resistant taxa within countries

Proportion of resilient taxa ($F = 319.9$, $p < 0.001^{***}$) was higher, and the proportion of resistant taxa ($F = 59.5$, $p < 0.001^{***}$) was lower, in the CR compared to FR.

In the CR, the proportion of resilient taxa was similar among intermittent and perennial sites ($54 \pm 6\%$ on average), but the proportion of resistant taxa was higher at intermittent sites (16 ± 5 vs $13 \pm 4\%$; Tableau 4.4). In FR, the proportion of resilient and resistant taxa were similar among intermittent and perennial sites ($35 \pm 7\%$ and $23 \pm 8\%$, respectively, Tableau 4.4).

Tableau 4.4. Results of Kruskal-Wallis tests on the proportion of resistant and resilient taxa between perennial (per) and intermittent (int) sites for the Czech Republic and France.

	Czech Republic				France			
	Mean values		Kruskal-Wallis		Mean values		Kruskal-Wallis	
	Int	Per	Chi square	p-value	Int	Per	Chi square	p-value
Resistant taxa (%)	16	13	8.8	0.004 **	24	22	1.0	0.310
Resilient taxa (%)	54	55	0.8	0.370	35	35	0.0	0.833

Flow intermittence affected the functional composition of invertebrate communities in both countries (Figure 4.4). The richness of resilient taxa decreased with increasing FI in both countries (slope of -0.9 with $R^2 = 0.46$, $p < 0.001^{***}$ for the CR; slope of -0.04 with $R^2 = 0.06$, $p = 0.032$ * for FR, Figure 4.4). The slope was however steeper in the CR compared to FR (interaction term of the ANCOVA: $F = 211.4$, $p < 0.001^{***}$). In both countries, flow intermittence did not influence the richness of resistant taxa ($R^2 = 0.03$, $p = 0.136$ in the CR and $R^2 = 0.04$, $p = 0.106$ in France, interaction term of the ANCOVA: $F = 0.5$, $p = 0.465$, Figure 4.4).

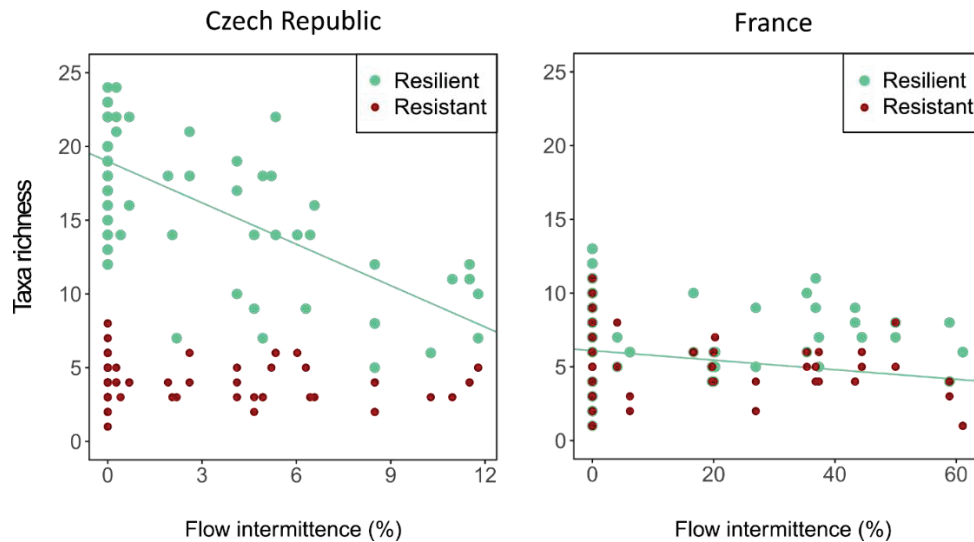


Figure 4.4. Effect of flow intermittence on the taxa richness of resilient (green large points) and resistant (red small points) taxa on Czech and French sites. Lines represent the linear regression line of resilient taxa richness against flow intermittence ($R^2 = 0.46$; $p < 0.001$ *** for the Czech Republic and $R^2 = 0.06$; $p = 0.032$ * for France).

6. Discussion

In this study, we explored the response of aquatic invertebrates to drying in natural IRs of FR and in rivers affected recently by non-natural flow intermittence in the CR. As recent drying might not have allowed taxa to acquire resistance and resilience strategies, communities of the CR were expected to be more altered by drying than those of FR, which experienced drying naturally for a long time (decades, centuries). While we did not find a stronger effect of drying locally on alpha diversity of the CR communities, we evidenced a higher temporal turnover of taxa in the communities and a higher spatial beta diversity among the CR intermittent sites compared to FR communities. These results suggest that drying might currently not be as severe as expected in the CR due to milder prevailing conditions during dry phases (Pařil *et al.* 2019b), while the CR communities might rely on resilience rather than resistance strategies to cope with recent drying events. However, how communities will respond in the near future to increasing drying is unknown and we call for more research on non-natural IRs.

Similar alpha diversity loss in both countries

Contrary to what we expected, drying events did not induce stronger alpha diversity loss in non-natural IRs compared to natural ones. Perennial sites in each country harboured higher taxonomic richness than intermittent sites, even at short distances (i.e. 7 km in the CR and 5 km in FR), a pattern that is very common in IRs worldwide (e.g. Arscott *et al.*, 2010; Datry, 2012;

Bogan, Boersma & Lytle, 2013; Leigh & Datry, 2017; White *et al.*, 2018). This likely originates from 1) different successional stages between intermittent and perennial sites even long after rewetting (e.g. Datry, 2012; Santos & Stevenson, 2011) and 2) differences in trophic dynamic due to profound effects of drying on food web at intermittent sites (e.g. Soria *et al.* 2017). As shown elsewhere (e.g. García-Roger *et al.*, 2013; Datry *et al.*, 2016; Vorste, Malard & Datry, 2016), taxonomic richness was higher before than after drying, due to the severe effects of drying on local communities. However, contrary to our expectations, these effects were not stronger in the CR than in FR, as indicated by the interaction factor of the ANCOVAs. This could be due to 1) milder conditions in the CR than in FR during drying events, and 2) discrepancy in drying duration and post-drying sampling timing. Indeed, as the CR is located in continental climate, environmental conditions during drying events can be mild with high air and sediment moisture (e.g., Řezníčková, Pařil & Zahrádková, 2007; Řezníčková *et al.*, 2010; Pařil *et al.*, 2019a) and this can be enhanced by the general high riparian coverage prevailing in the CR studied streams. Such conditions have recently been shown to favour the persistence of invertebrates in the dry riverbed of these CR streams even when lacking physiological adaptations to cope with drying as generally found in IRs (Pařil *et al.*, 2019a). For example, Pařil *et al.* (2019b) showed that 83% of taxa could tolerate short drying events without possessing desiccation-resistance forms, which then allowed a quick recovery of aquatic communities upon flow resumption. But the lack of differences in the responses to drying of local communities between FR and the CR could also be due to the discrepancy in drying duration. This factor can strongly influence the responses of aquatic communities to drying (e.g., Datry 2012; Leigh & Datry 2017; Soria *et al.* 2017) and could have generated sufficient noise to hinder between-countries differences. For instance, intermittent sites in the CR experienced at worst 12% of flow intermittence, whereas the majority (87%) of intermittent sites in FR experienced flow intermittence greater than 12%. However, synoptic sampling surveys among countries or climate zones are still, to our knowledge, inexistent in IR ecology. Moreover, most global analyses (e.g. Datry *et al.*, 2014b; Soria *et al.*, 2017; Stubbington *et al.*, 2019) have previously detected substantial differences in community responses to drying in spite of such discrepancy of drying duration and timing of sampling. This argues that the lack of differences between FR and the CR community responses to drying was not an artefact of the studies' design.

Resilience and resistance traits and functional responses to drying events

As expected, the proportion of resistant taxa was lower in the CR than in FR, although this did not lead to different functional diversity responses to drying between countries. Communities exposed for long to recurrent drying events can develop adaptive traits (Chase, 2007; Díaz, Alonso & Gutiérrez, 2008; Robson *et al.*, 2011), hence we assumed that rivers that have been exposed to flow intermittency for a long time would present a pool of taxa more adapted to desiccation than recent, non-natural IRs. This prediction was supported as communities in FR harboured a higher proportion of resistant taxa traits, whereas communities in the CR were dominated by resilient taxa. Thus, invertebrate communities of the CR seem to be driven by resilience processes and this aligns with recent findings indicating that many organisms can tolerate dry conditions in these rivers for weeks or even months (Pařil *et al.* 2019b). In addition, the steeper decline of taxa with resilience traits with increasing flow intermittence in the CR compared to FR suggests that communities in non-natural IRs are more sensitive to an increase of drying duration than those from natural IRs. This aligns with findings of Bertocin *et al.* (2019) which indicate that unusually prolonged droughts of ponds in Brazil increased the time needed for communities to recover and reduced their resilience to other environmental stressors. Exploring whether the recent drying of rivers in the CR alters their resilience to other stressors, such as contaminants, hydromorphological alterations, or biological invasions would deserve further research.

The lower proportion of resistant traits was not associated with a more severe response of functional richness to drying in CR compared to FR, nor with a higher temporal or spatial functional beta diversity. Communities from both countries showed similar functional responses to drying. Ecosystem function could thus be maintained during drying events as it relies on functional diversity (e.g. loss of detritivores invertebrates would translate into lower rates of leaf litter decomposition; Corti *et al.*, 2011; Datry *et al.*, 2018). As environmentally harsh systems such as natural IRs harbour taxa with traits that promote resistance and resilience to disturbance and consequently present a high functional redundancy (Boersma *et al.*, 2014; Vorste *et al.*, 2016), we expected a lower functional redundancy in the CR where taxa did not experience such selective pressure. However, CR communities showed a high functional redundancy. This adds to the high discrepancy in functional redundancy patterns in intermittent aquatic systems reported by others. For example, Leigh *et al.* (2016) found no difference of functional redundancy among intermittent and perennial systems among temperate, Mediterranean and arid regions as reported previously by Schriever *et al.* (2015) on streams of

the United States. Boersma *et al.* (2014) found higher functional redundancy in drying mesocosms mimicking pools from the United States compared to control treatment without drying. On the contrary, Leigh *et al.* (2019) reported a lower functional redundancy in invertebrate communities exposed to artificial drying in mesocosms compared to control treatment, as reported by Belmar *et al.* (2019) on natural IRs in Spain. While such discrepancy is surprising, it calls for more efforts to describe functional redundancy patterns in natural and non-natural IRs, along with conceptual efforts to explain underlying mechanisms.

Higher temporal and spatial variability of community composition in non-natural IRs

Drying events induced a stronger temporal variability of community composition on intermittent sites in the CR than in FR, but this was due to a higher replacement of taxa over time rather than temporal nestedness as initially expected. The theory predicts community composition to be stable over time in frequently disturbed environment as organisms are supposed to possess resistant and resilience traits (Chase, 2007). This is because resistance taxa promote rapid community recovery following disturbances and then resilient taxa quickly contribute to ecological succession, which results in high similarity of community composition over time (Chase, 2007; Vorste *et al.*, 2016; Bertonecin *et al.*, 2019). Accordingly, we found that intermittent sites in CR had a higher turnover of taxa over time compared to perennial sites, while no difference of turnover between intermittent and perennial sites in FR was observed. However, our prediction was only partly supported because we predicted a higher temporal nestedness in the CR. This is because a greater effect of drying would have led to high taxa and traits loss. In contrast, temporal change in community composition in CR to be driven by temporal turnover, which was contributing by 80% to temporal beta diversity. By mimicking artificial droughts on mesocosms, Ledger *et al.* (2012, 2013) reported similar taxonomic turnover in response to drought on a pool of taxa from perennial rivers, thus not presenting resistance forms to drying events. They also found a decline of large species sensitive to drought (e.g. amphipods, mayfly larvae) and an increased proportion of opportunistic species (e.g. with shorter life cycles such as chironomids) along the gradient of drying. A possible limitation of our study lies in the differences of invertebrate identification between countries, which could increase the chances to detect turnover in the CR. Nevertheless, we homogenized taxonomic resolutions between datasets to reduce such bias. This high temporal variability of community composition might challenge current management approaches relying on reference conditions stable over time and average community composition (Datry *et al.* 2016; Stubbington *et al.*,

2017a). Further work with a finer temporal resolution is needed to explore deeply how the temporal dynamics in flow conditions in non-natural IRs affect community composition and functions over time (Crabot *et al.* 2019).

Flow regime also had a stronger effect on the spatial dissimilarity of communities in the CR compared to FR as expected. Assuming communities in the CR would not present adaptations to drying due to their recent exposure to flow intermittence (Díaz, Alonso & Gutiérrez, 2008; Robson *et al.*, 2011), we hypothesized that extinctions during drying events would be randomly driven, whereas in FR it should be rather driven by deterministic processes (Thompson & Townsend, 2006; Bonada *et al.*, 2017). Stochastic variation in colonization or extinction can lead to higher spatial beta diversity (Chase 2010), which can explain the high spatial variability in the CR. Furthermore, local conditions such as sediment moisture or vegetation cover could be of great importance for the survival of organisms during dry phases (Stubbington & Datry, 2013; Pařil *et al.*, 2019b). Therefore, community organisation in the CR may be strongly influenced by context-dependency. Stronger drying occurrence and severity predicted in the near future (Van Lanen *et al.*, 2016, Hänsel *et al.*, 2019, Pařil *et al.*, 2019a) might alter this and could generate more determinism in community dynamics (Chase 2007).

In this study, we showed that alpha diversity loss due to drying events was similar in natural and non-natural IRs. However, community composition was much more variable in time and space in non-natural IRs compared to natural ones, suggesting that drying had profound effects on community processes in the CR.

While river communities in the CR currently show some resilience to recent and non-natural drying events, this might be different in the next decades as climate change intensifies. An increase of hydrological drought frequency and magnitude is expected (Spinoni *et al.*, 2018) with shifts from permanent to intermittent flow regimes in many cases (Larned *et al.* 2010, Döll & Schmied 2012, Datry *et al.* 2014b) and drying duration and spatial extent increase with climate change (Döll & Schmied, 2012; Spinoni *et al.*, 2018) will reduce the number of nearby perennial refuges and the sources of colonists, along with reducing hydrological connectivity (Jaeger, Olden & Pelland, 2014). As communities in non-natural IRs seem highly sensitive to increasing flow intermittence, this could jeopardize community recovery of non-natural IRs in the near future due to climate change. Smol & Douglas (2007) showed that a major ecological threshold has recently been crossed for Arctic ponds associated with climate change, driving them to become ephemeral and dry very early within the year and strongly impacting diverse

organisms (diatoms, invertebrates, plants). Rivers of the CR could be reaching a similar tipping point and long-term monitoring is needed in these systems to examine the ongoing shift of flow intermittency and biological implications for resilience and community recovery after drying events.

7. Acknowledgements

This work was supported by the joined French Barrande Project no.38114TL and Czech MOBILITY project no.7AMB17FR011, both entitled DRYGRAD, the Czech INTER-COST project LTC17017 and by Irstea, the French National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture, which funds the PhD of Julie Crabot supervised by Thibault Datry.

8. References

- Alessandri A., De Felice M., Zeng N., Mariotti A., Pan Y., Cherchi A., *et al.* (2014). Robust assessment of the expansion and retreat of Mediterranean climate in the 21st century. *Scientific Reports* **4**, 7211. <https://doi.org/10.1038/srep07211>
- Altermatt F. (2013) Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. *Aquatic Ecology* **47**, 365–377.
- Anderson M.J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**, 32–46.
- Arnell N.W. & Gosling S.N. (2013). The impacts of climate change on river flow regimes at the global scale. *Journal of Hydrology* **486**, 351–364.
<https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2013.02.010>
- Arscott D.B., Larned S., Scarsbrook M.R. & Lambert P. (2010). Aquatic invertebrate community structure along an intermittence gradient: Selwyn River, New Zealand. *Journal of the North American Benthological Society* **29**, 530–545.
<https://doi.org/10.1899/08-124.1>
- Aspin T.W.H., Matthews T.J., Khamis K., Milner A.M., Wang Z., O’Callaghan M.J., *et al.* (2018). Drought intensification drives turnover of structure and function in stream invertebrate communities. *Ecography* **41**, 1992–2004.
<https://doi.org/10.1111/ecog.03711>

- Baselga A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* **19**, 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga A., Orme D., Vileger S., Bortoli J.D., Leprieur F., Logez M., *et al.* (2018). *betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components*.
- Belmar O., Bruno D., Guareschi S., Mellado-Díaz A., Millán A. & Velasco J. (2019). Functional responses of aquatic macroinvertebrates to flow regulation are shaped by natural flow intermittence in Mediterranean streams. *Freshwater Biology* **64**, 1064–1077. <https://doi.org/10.1111/fwb.13289>
- Bertoncin A.P. dos S., Pinha G.D., Baumgartner M.T. & Mormul R.P. (2019). Extreme drought events can promote homogenization of benthic macroinvertebrate assemblages in a floodplain pond in Brazil. *Hydrobiologia* **826**, 379–393. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3756-z>
- Bilton D.T., Freeland J.R. & Okamura B. (2001) Dispersal in Freshwater Invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**, 159–181.
- Boersma K.S., Bogan M.T., Henrichs B.A. & Lytle D.A. (2014). Invertebrate assemblages of pools in arid-land streams have high functional redundancy and are resistant to severe drying. *Freshwater Biology* **59**, 491–501. <https://doi.org/10.1111/fwb.12280>
- Bogan M.T., Boersma K.S. & Lytle D.A. (2013). Flow intermittency alters longitudinal patterns of invertebrate diversity and assemblage composition in an arid-land stream network. *Freshwater Biology* **58**, 1016–1028. <https://doi.org/10.1111/fwb.12105>
- Bogan M.T., Chester E.T., Datry T., Murphy A.L., Robson B.J., Ruhi A., *et al.* (2017a). Chapter 4.8 - Resistance, Resilience, and Community Recovery in IRs and Ephemeral Streams. In: *IRs and Ephemeral Streams*. (Eds T. Datry, N. Bonada & A. Boulton), pp. 349–376. Academic Press.
- Bogan M.T., Hwan J.L., Cervantes-Yoshida K., Ponce J. & Carlson S.M. (2017b). Aquatic invertebrate communities exhibit both resistance and resilience to seasonal drying in an intermittent coastal stream. *Hydrobiologia* **799**, 123–133. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3205-4>
- Bonada N., Rieradevall M. & Prat N. (2007) Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia* **589**, 91–106.
- Bonada N., Carlson S.M., Datry T., Finn D.S., Leigh C., Lytle D.A., *et al.* (2017). Chapter 4.10 - Genetic, Evolutionary, and Biogeographical Processes in IRs and Ephemeral

- Streams. In: *IRs and Ephemeral Streams*. (Eds T. Datry, N. Bonada & A. Boulton), pp. 405–431. Academic Press.
- Boulton A. j. & Lake P. s. (1992). The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. *Freshwater Biology* **27**, 123–138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1992.tb00528.x>
- Boulton A.J. (2003). Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* **48**, 1173–1185. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01084.x>
- Chase J.M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**, 17430–17434. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704350104>
- Chester E.T. & Robson B.J. (2011). Drought refuges, spatial scale and recolonisation by invertebrates in non-perennial streams. *Freshwater Biology* **56**, 2094–2104. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02644.x>
- Corti R., Datry T., Drummond L. & Larned S.T. (2011). Natural variation in immersion and emersion affects breakdown and invertebrate colonization of leaf litter in a temporary river. *Aquatic Sciences* **73**, 537. <https://doi.org/10.1007/s00027-011-0216-5>
- Crabot J., Heino J., Launay B. & Datry T. Submitted to *Ecography*. Drying determines the temporal dynamics of stream invertebrate structural and functional beta diversity
- Datry T., Larned S.T. & Scarsbrook M.R. (2007) Responses of hyporheic invertebrate assemblages to large-scale variation in flow permanence and surface–subsurface exchange. *Freshwater Biology* **52**, 1452–1462.
- Datry T. (2012) Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: effects of duration of dry events. *Freshwater Biology* **57**, 563–574.
- Datry T., Larned S.T., Fritz K.M., Bogan M.T., Wood P.J., Meyer E.I., *et al.* (2014a) Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence. *Ecography* **37**, 94–104.
- Datry T., Larned S.T. & Tockner K. (2014b). IRs: A Challenge for Freshwater Ecology. *BioScience* **64**, 229–235. <https://doi.org/10.1093/biosci/bit027>
- Datry T., Melo A.S., Moya N., Zubieta J., De la Barra E. & Oberdorff T. (2016). Metacommunity patterns across three Neotropical catchments with varying environmental harshness. *Freshwater Biology* **61**, 277–292. <https://doi.org/10.1111/fwb.12702>

- Datry T., Bonada N. & Boulton A.J. (2017) *IRs and Ephemeral Streams: Ecology and Management*. Academic Press.
- Datry T., Boulton A.J., Bonada N., Fritz K., Leigh C., Sauquet E., *et al.* (2018). Flow intermittence and ecosystem services in rivers of the Anthropocene. *Journal of Applied Ecology* **55**, 353–364. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12941>
- Döll P., Trautmann T., Gerten D., Schmied H.M., Ostberg S., Saaed F., *et al.* (2018). Risks for the global freshwater system at 1.5°C and 2°C global warming. *Environmental Research Letters* **13**, 044038. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aab792>
- Díaz A.M., Alonso M.L.S. & Gutiérrez M.R.V.-A. (2008) Biological traits of stream macroinvertebrates from a semi-arid catchment: patterns along complex environmental gradients. *Freshwater Biology* **53**, 1–21.
- Dray S., Bauman D., Blanchet G., Borcard D., Clappe S., Guenard G., *et al.* (2018) *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*.
- EEA (2017). *Climate change, impacts and vulnerability in Europe 2016 - An indicator-based report*.
- Fagan W.F. (2002) Connectivity, Fragmentation, and Extinction Risk in Dendritic Metapopulations. *Ecology* **83**, 3243–3249.
- García-Roger E.M., Sánchez-Montoya M. del M., Cid N., Erba S., Karaouzas I., Verkaik I., *et al.* (2013). Spatial scale effects on taxonomic and biological trait diversity of aquatic macroinvertebrates in Mediterranean streams. *Fundamental and Applied Limnology*, 89–105. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2013/0429>
- Giuntoli I., Vidal J.-P., Prudhomme C. & Hannah D.M. (2015). Future hydrological extremes: the uncertainty from multiple global climate and global hydrological models. *Earth System Dynamics* **6**, 267–285. <https://doi.org/10.5194/esd-6-267-2015>
- Hänsel, S., Ustrnul, Z., Łupikasza, E., & Skalak, P. (2019). Assessing seasonal drought variations and trends over Central Europe. *Advances in Water Resources*, **127**, 53-75. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2019.03.005>
- Jaeger K.L., Olden J.D. & Pelland N.A. (2014). Climate change poised to threaten hydrologic connectivity and endemic fishes in dryland streams. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **111**, 13894–13899
- Johns T.C., Gregory J.M., Ingram W.J., Johnson C.E., Jones A., Lowe J.A., *et al.* (2003) Anthropogenic climate change for 1860 to 2100 simulated with the HadCM3 model under updated emissions scenarios. *Climate Dynamics* **20**, 583–612.

- Kokeš J., Zahrádková S., Němejcová D., Hodovský J., Jarkovský J. & Soldán T. (2006) The PERLA system in the Czech Republic: a multivariate approach for assessing the ecological status of running waters. *Hydrobiologia* **566**, 343–354.
- Kundzewicz Z.W., Mata L.J., Arnell N.W., Döll P., Jimenez B., Miller K., *et al.* (2008) The implications of projected climate change for freshwater resources and their management. *Hydrological Sciences Journal* **53**, 3–10.
- Laaha G., Gauster T., Tallaksen L.M., Vidal J.-P., Stahl K., Prudhomme C., *et al.* (2017). The European 2015 drought from a hydrological perspective. *Hydrology and Earth System Sciences* **21**, 3001–3024. <https://doi.org/10.5194/hess-21-3001-2017>
- Laliberté E. (2008). Analyzing or Explaining Beta Diversity? Comment. *Ecology* **89**, 3232–3237. <https://doi.org/10.1890/07-0201.1>
- Legendre P. (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* **23**, 1324–1334.
- Leigh C., Bonada N., Boulton A.J., Hugueny B., Larned S.T., Vander Vorste R.V., *et al.* (2016) Invertebrate assemblage responses and the dual roles of resistance and resilience to drying in IRs. *Aquatic Sciences* **78**, 291–301.
- Leigh C. & Datry T. (2017). Drying as a primary hydrological determinant of biodiversity in river systems: a broad-scale analysis. *Ecography* **40**, 487–499. <https://doi.org/10.1111/ecog.02230>
- Leigh C., Aspin T.W.H., Matthews T.J., Rolls R.J. & Ledger M.E. (2019). Drought alters the functional stability of stream invertebrate communities through time. *Journal of Biogeography* **0**. <https://doi.org/10.1111/jbi.13638>
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., *et al.* (2018) *vegan: Community Ecology Package*.
- Pařil P., Leigh C., Polášek M., Sarremejane R., Řezníčková P., Dostálová A., *et al.* (2019a). Short-term streambed drying events alter amphipod population structure in a central European stream
- Pařil P., Polášek M., Loskotová B., Straka M., Crabot J. & Datry T. (2019b) An unexpected source of invertebrate community recovery in intermittent streams from a humid continental climate. *Freshwater Biology* **0**. <https://doi.org/10.1111/fwb.13386>
- Peel M.C., Finlayson B.L. & McMahon T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* **11**, 1633–1644.
- Řezníčková P., Pařil P. & Zahrádková S. (2007). The Ecological Effect of Drought on the Macroinvertebrate Fauna of a Small Intermittent Stream – An Example from the

- Czech Republic. *International Review of Hydrobiology* **92**, 514–526.
<https://doi.org/10.1002/iroh.200610997>
- Řezníčková P., Soldán T., Pařil P. & Zahrádková S. (2010) Comparison of mayfly (Ephemeroptera) taxocenes of permanent and intermittent Central European small streams via species traits. *Biologia* **65**, 720–729.
- R Core Team (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Robson B.J., Matthews T.G., Lind P.R. & Thomas N.A. (2008). Pathways for algal recolonization in seasonally-flowing streams. *Freshwater Biology* **53**, 2385–2401.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02061.x>
- Robson B.J., Chester E.T. & Austin C.M. (2011) Why life history information matters: drought refuges and macroinvertebrate persistence in non-perennial streams subject to a drier climate. *Marine and Freshwater Research* **62**, 801–810.
- Ruhí A., Datry T. & Sabo J.L. (2017). Interpreting beta-diversity components over time to conserve metacommunities in highly dynamic ecosystems. *Conservation Biology* **31**, 1459–1468. <https://doi.org/10.1111/cobi.12906>
- Santos A.N. & Stevenson R.D. (2011). Comparison of Macroinvertebrate Diversity and Community Structure among Perennial and Non-Perennial Headwater Streams. *Northeastern Naturalist* **18**, 7–26
- Schriever T.A., Bogan M.T., Boersma K.S., Cañedo-Argüelles M., Jaeger K.L., Olden J.D., *et al.* (2015). Hydrology shapes taxonomic and functional structure of desert stream invertebrate communities. *Freshwater Science* **34**, 399–409.
<https://doi.org/10.1086/680518>
- Schriever T.A. & Lytle D.A. (2016). Convergent diversity and trait composition in temporary streams and ponds. *Ecosphere* **7**, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1350>
- Smol J.P. & Douglas M.S.V. (2007). Crossing the final ecological threshold in high Arctic ponds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**, 12395–12397.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0702777104>
- Socolar J.B., Gilroy J.J., Kunin W.E. & Edwards D.P. (2016). How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology & Evolution* **31**, 67–80.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Soria M., Leigh C., Datry T., Bini L.M. & Bonada N. (2017). Biodiversity in perennial and IRs: a meta-analysis. *Oikos* **126**, 1078–1089. <https://doi.org/10.1111/oik.04118>

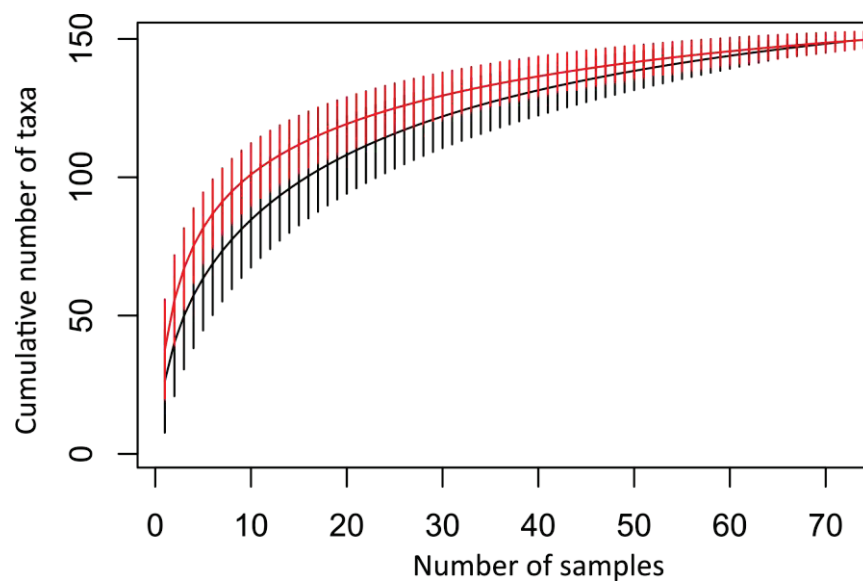
- Spinoni J., Vogt J.V., Naumann G., Barbosa P. & Dosio A. (2018). Will drought events become more frequent and severe in Europe? *International Journal of Climatology* **38**, 1718–1736. <https://doi.org/10.1002/joc.5291>
- Stanley E.H., Buschman D.L., Boulton A.J., Grimm N.B. & Fisher S.G. (1994) Invertebrate Resistance and Resilience to Intermittency in a Desert Stream. *The American Midland Naturalist* **131**, 288–300.
- Statzner B., Hoppenhaus K., Arens M.-F. & Richoux P. (1997) Reproductive traits, habitat use and templet theory: a synthesis of world-wide data on aquatic insects. *Freshwater Biology* **38**, 109–135.
- Strachan S.R., Chester E.T. & Robson B.J. (2015) Freshwater Invertebrate Life History Strategies for Surviving Desiccation. *Springer Science Reviews* **3**, 57–75.
- Stubbington R. & Datry T. (2013) The macroinvertebrate seedbank promotes community persistence in temporary rivers across climate zones. *Freshwater Biology* **58**, 1202–1220.
- Stubbington Rachel, England Judy, Wood Paul J. & Sefton Catherine E.M. (2017a). Temporary streams in temperate zones: recognizing, monitoring and restoring transitional aquatic-terrestrial ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water* **4**, e1223. <https://doi.org/10.1002/wat2.1223>
- Stubbington R., Bogan M.T., Bonada N., Boulton A.J., Datry T., Leigh C., *et al.* (2017b). Chapter 4.3 - The Biota of IRs and Ephemeral Streams: Aquatic Invertebrates. In: *IRs and Ephemeral Streams*. (Eds T. Datry, N. Bonada & A. Boulton), pp. 217–243. Academic Press.
- Stubbington R., Paillex A., England J., Barthès A., Bouchez A., Rimet F., *et al.* (2019). A comparison of biotic groups as dry-phase indicators of ecological quality in IRs and ephemeral streams. *Ecological Indicators* **97**, 165–174. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.061>
- Tachet H. (2010) *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie*. CNRS Editions.
- Tronstad L.M., Tronstad B.P. & Benke A.C. (2005) Invertebrate seedbanks: rehydration of soil from an unregulated river floodplain in the south-eastern U.S. *Freshwater Biology* **50**, 646–655.
- Van Lanen, H. A., Laaha, G., Kingston, D. G., Gauster, T., Ionita, M., Vidal, J. P., & Delus, C. (2016). Hydrology needed to manage droughts: the 2015 European case. *Hydrological Processes*, **30**(17), 3097-3104.

- Vörösmarty C.J., McIntyre P.B., Gessner M.O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., *et al.* (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* **467**, 555–561.
- Vorste R.V., Corti R., Sagouis A. & Datry T. (2016) Invertebrate communities in gravel-bed, braided rivers are highly resilient to flow intermittence. *Freshwater Science* **35**, 164–177.
- Vorste R.V., Malard F. & Datry T. (2016) Is drift the primary process promoting the resilience of river invertebrate communities? A manipulative field experiment in an intermittent alluvial river. *Freshwater Biology* **61**, 1276–1292.
- White J.C., House A., Punched N., Hannah D.M., Wilding N.A. & Wood P.J. (2018). Macroinvertebrate community responses to hydrological controls and groundwater abstraction effects across intermittent and perennial headwater streams. *Science of The Total Environment* **610–611**, 1514–1526.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.081>
- Zahrádková, S., Hájek O., Tremel P., Pařil P., Straka M., Němejcová D., Polášek M., Ondráček P., (2015). Risk assessment of drying up of small streams in the Czech Republic. *Vodohospodářské technicko-ekonomické informace*, **57**(6), 4-16.

9. Appendix

Appendix 4.1. Accumulation curves of taxa richness in both countries

The function ‘specaccum’ of R package *vegan* was used to compute the accumulation curves of taxa richness in function of the number of samples for the datasets from the Czech Republic (red) and France (black).



Appendix 4.2. Taxa list of both datasets

Taxa of the Czech Republic

Taxa	Mean Abundance	Abundance Max	Number of occurrences
Aeshnidae	0.02	2	1
<i>Agabus</i>	4.13	71	23
<i>Agapetus</i>	3.01	192	4
<i>Allogamus</i>	0.04	2	2
<i>Amphinemura</i>	15.75	469	20
<i>Anabolia</i>	0.00	0	0
<i>Anacaena</i>	0.12	2	6
<i>Ancylus</i>	6.67	264	21
<i>Antocha</i>	0.35	12	4
<i>Aquarius</i>	0.01	1	1
<i>Asellus</i>	2.09	138	8
<i>Atherix</i>	0.05	4	1
<i>Athripsodes</i>	1.72	38	17
<i>Baetis</i>	234.19	2233	71
<i>Beraeodes</i>	0.09	2	5
Brachycentridae	0.73	28	5
<i>Brachyptera</i>	35.75	783	24
<i>Bythinella</i>	9.08	246	22
<i>Caenis</i>	0.07	4	2
<i>Calopteryx</i>	0.29	9	7
<i>Centroptilum</i>	37.64	662	45
Ceratopogonidae	6.24	84	47
Clinocerinae	0.61	24	6
Cloeon	3.71	201	4
<i>Cordulegaster</i>	0.49	28	10
<i>Crunoecia</i>	0.06	3	2
<i>Cyphon</i>	0.35	22	3
<i>Cyrnus</i>	0.08	4	3
<i>Deronectes</i>	0.02	1	2
Diamesinae	33.86	936	28
<i>Dicranota</i>	10.01	64	48
<i>Dinocras</i>	2.04	64	5
<i>Diura</i>	0.04	2	2
<i>Dixa</i>	1.14	12	19
Dolichopodidae	0.35	12	6
<i>Drusus</i>	0.76	16	12
<i>Dugesia</i>	29.18	283	46
<i>Ecclisopteryx</i>	1.58	47	10
<i>Ecdyonurus</i>	51.84	506	63
<i>Electrogena</i>	53.26	404	42
<i>Elmis</i>	59.40	659	75
<i>Elodes</i>	6.08	96	47

<i>Eloephila</i>	6.87	49	46
<i>Epeorus</i>	5.38	152	14
<i>Ephemera</i>	21.76	170	43
<i>Ephemerella</i>	3.86	101	7
Ephydriidae	0.00	0	0
Eriopterinae	8.81	517	39
<i>Erpobdella</i>	0.54	8	16
<i>Esolus</i>	4.42	92	18
<i>Fannia</i>	0.02	2	1
<i>Galba</i>	1.92	84	11
<i>Gammarus</i>	1103.79	11999	65
<i>Gerris</i>	0.14	8	4
<i>Glossiphonia</i>	0.16	4	5
<i>Glossosoma</i>	0.25	13	3
<i>Glyphotaelius</i>	0.79	20	10
<i>Gyraulus</i>	0.12	8	2
<i>Gyrinus</i>	0.08	6	2
<i>Habroleptoides</i>	141.53	3158	57
<i>Habrophlebia</i>	73.66	982	64
<i>Haemopis</i>	0.22	5	6
<i>Halesus</i>	3.69	84	23
<i>Haliphus</i>	0.01	1	1
<i>Harpacticoides</i>	0.62	13	5
<i>Helobdella</i>	0.01	1	1
Hemerodrominae	10.51	170	38
<i>Hexatoma</i>	2.98	34	25
Hexataminae	0.55	8	15
<i>Hydatophylax</i>	0.01	1	1
<i>Hydra</i>	0.09	8	1
Hydracariens	4.73	156	27
<i>Hydraena</i>	80.60	716	77
<i>Hydrocyphon</i>	0.00	0	0
<i>Hydroporus</i>	0.02	1	2
<i>Hydropsyche</i>	56.27	603	59
<i>Chaetopteryx</i>	4.67	107	22
Chironomini	55.04	1318	66
<i>Ibisia</i>	32.64	416	27
<i>Ilybius</i>	0.12	6	2
<i>Ironoquia</i>	0.04	2	2
<i>Isoperla</i>	37.42	275	45
<i>Laccobius</i>	0.09	4	2
<i>Lasiocephala</i>	0.26	12	4
<i>Lepidostoma</i>	0.38	20	2

<i>Leptophlebia</i>	0.01	1	1
<i>Leuctra</i>	80.95	792	56
<i>Limnebius</i>	0.36	8	9
<i>Limnephilus</i>	0.22	8	6
<i>Limnius</i>	56.78	702	61
Limoniinae	0.31	8	6
<i>Lithax</i>	0.01	1	1
<i>Lype</i>	1.72	26	27
<i>Metreletus</i>	0.20	12	2
<i>Micrasema</i>	0.26	12	3
<i>Micronecta</i>	1.07	80	3
<i>Micropterna</i>	4.69	226	20
Muscidae	0.53	12	9
<i>Musculium</i>	0.01	1	1
<i>Mystacides</i>	0.07	4	2
Nematodes	2.28	48	26
<i>Nematomorpha</i>	0.05	3	2
<i>Nemoura</i>	180.86	4444	71
<i>Nemurella</i>	0.00	0	0
<i>Nyphargus</i>	1.56	111	6
<i>Odontocerum</i>	5.34	70	34
<i>Oecismus</i>	0.88	15	14
Oligochetes	429.14	3391	85
<i>Oligostomis</i>	0.01	1	1
<i>Orectochilus</i>	0.11	6	3
<i>Oreodytes</i>	0.04	2	2
Orthocladinae	295.16	4495	85
<i>Osmylus</i>	0.01	1	1
<i>Oulimnius</i>	0.85	20	15
<i>Paraleptophlebia</i>	7.06	80	38
<i>Pedicia</i>	1.87	17	25
<i>Perla</i>	0.09	7	2
<i>Perlodes</i>	0.09	2	6
<i>Philopotamus</i>	16.44	264	15
Piscicolidae	0.00	0	0
<i>Pisidium</i>	101.13	1078	73
<i>Platambus</i>	5.19	128	32
<i>Plectrocnemia</i>	8.99	195	22
<i>Polycelis</i>	0.00	0	0
<i>Polycentropus</i>	9.86	360	26
<i>Potamophylax</i>	4.25	58	35
<i>Potamopyrgus</i>	2.20	177	3
Prodiamesinae	9.01	231	33
<i>Protonemura</i>	34.72	595	31
Psychodidae	4.93	62	30
<i>Psychomyia</i>	0.02	2	1

<i>Ptilocolepus</i>	0.02	2	1
<i>Ptychoptera</i>	12.52	185	25
<i>Radix</i>	6.75	302	8
Rhagionidae	0.58	9	13
<i>Rhitrogena</i>	78.89	1176	58
<i>Rhyacophila</i>	4.08	81	21
<i>Riolus</i>	1.59	57	3
Scatophagidae	0.00	0	0
Sciomyzidae	0.05	2	2
<i>Seratella</i>	0.00	0	0
<i>Sericostoma</i>	15.06	175	51
<i>Sialis</i>	2.58	20	36
<i>Silo</i>	1.00	23	10
Simulidae	210.76	3702	65
<i>Siphonurus</i>	6.27	371	10
<i>Siphonoperla</i>	5.68	269	13
<i>Stenophylax</i>	0.12	3	5
Stratiomyidae	2.36	90	10
<i>Synagapetus</i>	6.73	220	13
Tabanidae	2.53	42	27
<i>Taeniopteryx</i>	0.02	2	1
Tanypodinae	55.29	734	73
<i>Tanytarsini</i>	266.07	3668	79
Tinodes	3.98	60	28
Tipulidae	3.78	100	44
<i>Torleya</i>	6.80	252	10
Triclades	0.28	20	3
<i>Velia</i>	0.27	6	10
<i>Zwicknia</i>	43.84	2294	27

Taxa of France

Taxa	Mean Abundance	Abundance Max	Number of occurrences
<i>Acentrella</i>	1.39	49	7
<i>Agapetus</i>	2.89	189	3
<i>Allogamus</i>	0.04	2	1
<i>Amphinemura</i>	1.82	92	4
<i>Ancylus</i>	4.51	167	2
<i>Anomopodes</i>	0.22	10	2
<i>Antocha</i>	0.12	1	4
<i>Asellus</i>	0.03	1	1
<i>Atherix</i>	0.13	2	4
<i>Athripsodes</i>	0.11	4	2
<i>Baetis</i>	60.94	779	29
<i>Beraemyia</i>	0.03	1	1
<i>Brachyptera</i>	2.40	26	16
<i>Bythinia</i>	0.07	2	2
<i>Caenis</i>	3.80	140	12
<i>Capnioneura</i>	11.77	259	6
Ceratopogonidae	4.90	99	18
<i>Chaetopteryx</i>	0.04	2	1
<i>Cheumatopsyche</i>	0.07	2	2
Chironomini	4.98	49	24
<i>Chloroperla</i>	0.11	3	3
Chloroperlidae	0.03	1	1
Clinocerinae	0.40	3	9
<i>Cyclopoides</i>	2.00	16	22
<i>Cyphon</i>	1.28	55	2
<i>Dendrocoelum</i>	0.03	1	1
Diamesinae	0.03	1	1
<i>Dicranota</i>	0.62	4	12
<i>Dryops</i>	0.88	58	1
<i>Dugesia</i>	0.73	12	10
Dytiscidae	0.03	1	1
<i>Ecdyonurus</i>	5.29	38	24
<i>Electrogena</i>	0.17	2	5
<i>Elmis</i>	7.81	316	6
<i>Elodes</i>	0.03	1	1
<i>Ephemera</i>	0.22	4	4
<i>Erpobdella</i>	0.20	6	3
<i>Esolus</i>	8.22	76	23
<i>Galba</i>	0.03	1	1
<i>Gammarus</i>	27.66	305	16
<i>Gomphus</i>	0.03	1	1
<i>Gyraulus</i>	0.07	4	1
<i>Habroleptoides</i>	0.88	22	9

<i>Habrophlebia</i>	1.93	86	7
<i>Harpacticoides</i>	0.22	2	6
Hemerodrominae	1.24	16	11
Heptageniidae	0.03	1	1
<i>Hexatoma</i>	0.16	5	3
Hexatomini	0.21	3	5
Hydracariens	4.53	38	25
<i>Hydraena</i>	0.47	7	8
<i>Hydrocyphon</i>	1.26	80	3
<i>Hydropsyche</i>	2.46	45	17
<i>Hydroptila</i>	0.33	3	8
Hydrozoaires	0.07	4	1
<i>Isoperla</i>	4.76	106	25
Leptophlebiidae	0.03	1	1
<i>Leuctra</i>	50.81	539	20
Limnephilidae	0.06	1	2
<i>Limnius</i>	5.87	138	9
<i>Melampophylax</i>	0.09	5	1
<i>Metreletus</i>	0.03	1	1
<i>Micropterna</i>	0.11	3	2
Nematodes	12.42	242	18
<i>Nemoura</i>	1.46	17	14
<i>Nymphargus</i>	0.09	5	1
<i>Oligochetes</i>	33.60	226	30
<i>Oligoneuriella</i>	0.09	3	2
<i>Onychogomphus</i>	0.10	3	2
<i>Orectochilus</i>	0.06	1	2
Orthocladinae	210.49	1129	38
Ostracodes	4.51	50	19
<i>Oulimnius</i>	0.99	41	5
<i>Perla</i>	0.67	20	6
Perlodidae	0.26	13	3
<i>Philopotamus</i>	0.03	1	1
<i>Physella</i>	0.03	1	1
<i>Pisidium</i>	1.73	76	3
<i>Polycelis</i>	0.20	4	4
Polycentropodidae	0.03	1	1
<i>Polycentropus</i>	0.03	1	1
<i>Potamophylax</i>	0.03	1	1
<i>Potamopyrgus</i>	0.27	11	3
<i>Proasellus</i>	0.20	11	2
<i>Protonemura</i>	0.77	20	9
<i>Radix</i>	0.06	1	2
<i>Rhabdiopetryx</i>	0.06	3	1
Rhagionidae	0.03	1	1

<i>Rhitrogena</i>	0.87	11	13
<i>Rhyacophila</i>	0.65	5	12
<i>Riolus</i>	0.12	5	2
<i>Seratella</i>	9.47	234	13
<i>Sericostoma</i>	0.25	4	5
<i>Silo</i>	0.04	2	1
Simulidae	39.56	285	28
<i>Siphonoperla</i>	0.28	7	4
<i>Stenelmis</i>	0.03	1	1
<i>Stenophylax</i>	0.07	4	1
Stratiomyidae	0.08	1	3
<i>Synagapetus</i>	0.27	18	1
Tabanidae	0.04	2	1
Taeniopterygidae	0.03	1	1
<i>Taeniopteryx</i>	0.03	1	1
Tanypodinae	13.91	114	25
<i>Tanytarsini</i>	28.67	267	29
<i>Tinodes</i>	0.35	20	2
<i>Torleya</i>	0.04	2	1
Triclades	0.14	7	2
<i>Valvata</i>	0.10	6	1
<i>Wormaldia</i>	0.43	20	2
<i>Zwicknia</i>	33.42	784	11

Appendix 4.3. List of traits and modalities from Tachet et al. (2010) used in functional analyses

Traits	Modalities	Coding
2- Life cycle duration	Short (< 1 year)	Resilience
3- Potential number of cycles per year	Multivoltine	Resilience
5- Reproduction	Clutches (In vegetation)	Resistance
	Clutches (Terrestrial)	Resistance
6- Dispersal	Aquatic passive	Resilience
	Aquatic active	Resilience
	Aerial active	Resilience
7- Resistance forms	Eggs, Statoblasts	Resistance
	Cocoons	Resistance
	Housings against desiccation	Resistance
	Diapause or dormancy	Resistance
8- Respiration	Plastron	Resistance
	Spiracle	Resistance
9- Locomotion and substrate relation	Surface swimmer	Resilience
	Full water swimmer	Resilience
	Interstitial	Resistance

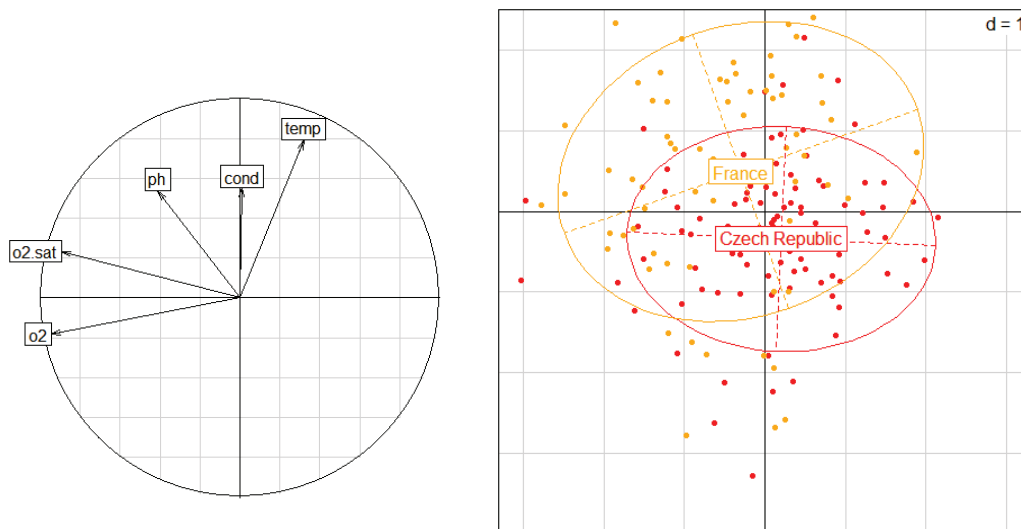
Appendix 4.4. Comparison of environmental variables of French and Czech sites

a. ANOVA on five environmental variables

	Czech average	French average	ANOVA	
			F-statistic	p-value
Water temperature (°C)	9.9	10.5	2.130	0.140
pH	8.11	7.94	3.411	0.064
Conductivity (mS.m-1)	51.08	39.89	8.843	0.003 **
Dissolved Oxygen Concentration (mg.L-1)	9.98	10.69	8.566	0.004 **
Oxygen saturation (%)	92.2	98.6	14.48	<0.001***

There are significant differences for conductivity, dissolved oxygen concentration and oxygen saturation but looking at the mean values of each country, only the differences in conductivity could lead to real biological differences.

b. Principal Component Analysis on environmental variables of both datasets and comparison of inertia within and between countries.



For this PCA, the intra-class inertia was 84.7% and the inter-class inertia was 15.3%. There is a slight difference between countries along the second axis, which is correlated to conductivity as shown on the correlation circle; this is consistent with the results of the ANOVA above. Nevertheless, the inter-class inertia is very weak and it is thus relevant to compare both datasets.

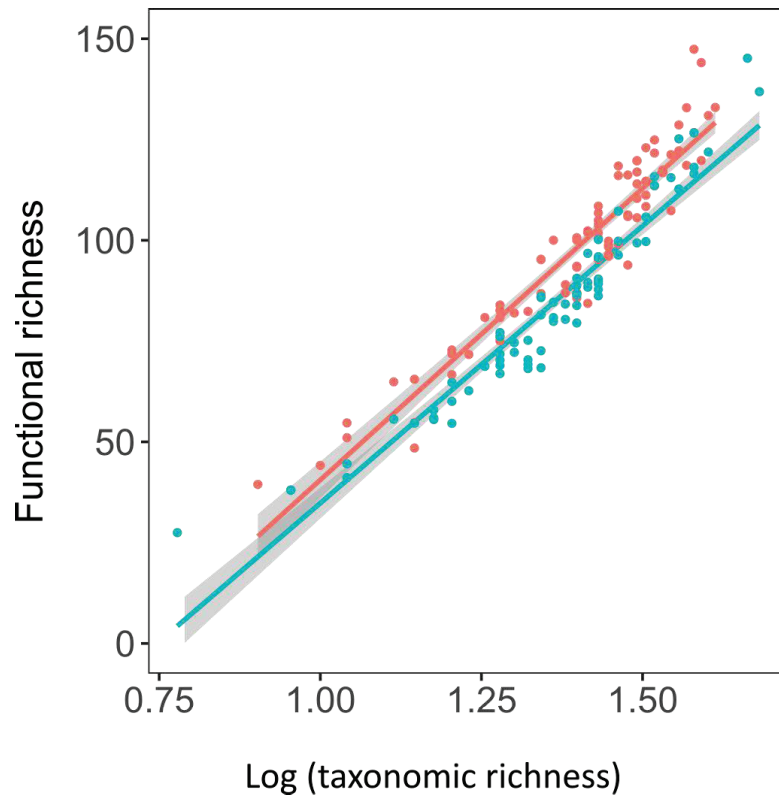
Appendix 4.5. Comparison of the taxonomic patterns with or without adjustment of the Czech taxonomic resolution

			With adjustment (as in the manuscript)				Without taxonomic adjustment			
			Mean1	Mean2	F	p	Mean1	Mean2	F	p
Taxonomic richness	Int - Per	Total	34	41	16.2	< 0.001***	47	55	5.1	0.054
		Autumn - spring	35	41	6.8	0.011*	47	56	9.1	0.0165 *
Temporal taxonomic beta diversity	Int - Per	Total	0.69	0.58	19.2	< 0.001***	0.60	0.51	12.7	0.003 **
		Turn	0.61	0.50	17.4	< 0.001***	0.52	0.42	14.4	0.002 **
		Nest	0.08	0.09	0.1	0.800	0.08	0.09	0.3	0.595
Spatial taxonomic beta diversity	Int - Per	Total	0.84	0.79	30.3	< 0.001***	0.42	0.38	28.8	< 0.001***
		Turn	0.78	0.74	12.2	0.008**	0.37	0.32	10.9	0.011 **
		Nest	0.06	0.05	3.6	0.094	0.05	0.06	0.3	0.628
	Autumn - spring	Total	0.82	0.82	0.0	0.855	0.40	0.40	0.3	0.628
		Turn	0.76	0.76	0.0	0.875	0.36	0.33	1.1	0.320
		Nest	0.06	0.06	0.0	0.910	0.05	0.06	5.6	0.046

Observed trends are the same with or without the taxonomic adjustment, except for the difference in taxonomic richness between intermittent and perennial sites. After adjustment of taxonomic resolution, taxonomic richness is significantly higher for perennial sites whereas this pattern was not significant before the adjustment.

Appendix 4.6. Functional redundancy

Relationships of functional richness against log₁₀-transformed taxonomic richness for the CR (red) and FR (blue).



Chapitre 5

Stratégies de dispersion et phénologie :
ce que la taille des organismes
nous dit sur la réponse des communautés
à la dynamique spatio-temporelle des assecs

Chapitre 5 : Stratégies de dispersion et phénologie : ce que la taille des organismes nous dit sur la réponse des communautés à la dynamique spatio-temporelle des assecs

Le Chapitre 3 a montré que la recolonisation de disperseurs strictement aquatiques pouvait être plus fortement limitée par la perte de connectivité hydrologique comparés à des disperseurs avec un stade aérien dans leur cycle de vie et que cela se traduisait dans des différences de réponses à la localisation et la dynamique temporelle des assecs. En utilisant une mesure de la taille des organismes, trait souvent associé à la capacité de dispersion des organismes, le Chapitre suivant explore plus avant comment des différences de capacité de dispersion affectent la structure spatiale et temporelle des communautés de rivière intermittente. Par ailleurs, les Chapitres 3 et 4 ont porté sur des analyses de communautés d'invertébrés aux assecs en considérant des organismes identifiés au genre ; ce Chapitre propose d'explorer la réponse aux assecs en ciblant certaines espèces. Les travaux présentés ici sont des résultats préliminaires amenés à être développés dans un futur article.

1. Introduction

Afin d'étudier les patrons de distribution de la biodiversité, de nombreuses études en écologie explorent les effets de la limitation à la dispersion dans la structuration des communautés (Heino 2013, Guichard 2017, García-Girón et al. 2019). La théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur and Wilson 1967) a notamment contribué à l'intégration des processus de dispersion en écologie des communautés en mesurant comment les taux d'immigration corrélés à l'isolation des parcelles d'habitat et les taux d'extinction d'espèces structuraient conjointement la richesse spécifique. Il a depuis été montré que la capacité de dispersion des organismes influence également les mécanismes d'assemblage des communautés (Brown and Swan 2010, Presley et al. 2012, Cañedo-Argüelles et al. 2015). En effet, les organismes à forte capacité de dispersion sont moins sujets à la limitation à la dispersion et des taux de dispersion élevés résultent en une plus grande homogénéisation des communautés, les organismes pouvant atteindre tous les habitats disponibles et seuls les meilleurs compétiteurs survivant (Kneitel and Miller 2003, Leibold et al. 2004).

Dans la structuration des communautés, le rôle de la dispersion est par ailleurs étroitement lié à la taille des organismes (Heino et al. 2015, Bailey et al. 2018). En effet, pour des animaux

macroscopiques, la limitation à la dispersion est souvent considérée plus forte pour les organismes de petite taille, ceux-ci devant dépenser proportionnellement plus d'énergie dans la locomotion et disposant proportionnellement de moins d'énergie que les gros organismes. Cette relation dépend toutefois du mode de dispersion considéré (De Bie et al. 2012). Pour des disperseurs passifs (dispersés par le vent ou l'eau), l'efficacité de dispersion diminue quand la taille augmente (Vagvolgyi 1975, Bruun and Poschlod 2006, Soons et al. 2008) tandis que pour des disperseurs actifs, l'efficacité de dispersion est positivement corrélée à la taille (Jenkins et al. 2007, Shurin et al. 2009). En outre, les disperseurs actifs peuvent être de meilleurs disperseurs que les passifs car étant indépendants de vecteurs de dispersion (Resetarits 2001) mais leurs modes de dispersion active (vol, marche, nage) sont susceptibles de dépendre de la configuration de la connectivité des habitats (Fahrig and Merriam 1994). Dans ce cadre, les rivières intermittentes, régulièrement soumises à des cessations d'écoulement et/ou assèchement du lit, constituent un écosystème idéal pour étudier le rôle de la dispersion, la perte de connectivité hydrologique représentant un obstacle majeur à la dispersion des organismes aquatiques et la limitation à la dispersion variant fortement dans le temps (Datry et al. 2016b). Les petits organismes reposant sur une dispersion passive par l'eau ne seront pas plus avantagé comparé aux gros organismes nageurs actifs en cas de rupture hydrologique. En rivière intermittente, la forte limitation à la dispersion pour les organismes aquatiques devrait conduire à une plus grande hétérogénéité spatiale des organismes de grande taille, moins bons disperseurs.

Liée aux capacités de dispersion, la taille peut être un facteur déterminant dans la réponse temporelle à des perturbations, comme un feu en forêt (Buckingham et al. 2019) ou un assèchement en milieu aquatique (Aspin et al. 2019). Il a par exemple été montré que des macroinvertébrés plus petits recolonisaient plus difficilement une parcelle forestière après un feu et qu'une augmentation de l'intensité des feux dans un avenir proche pourrait aboutir à des assemblages dominés par des macroinvertébrés plus gros (Buckingham et al. 2019). D'autres traits liés à la taille des organismes peuvent néanmoins jouer un rôle sur la réponse aux perturbations et il a été montré qu'à défaut de bonnes capacités de dispersion, des organismes petits avec peu de demandes métaboliques et capables de se réfugier dans les sédiments pouvaient être favorisés par les assecs en milieu aquatique temporaire (e.g. Ledger et al. 2011). Par ailleurs, les chaînes trophiques en eau douce sont fortement structurées par la taille, les gros organismes étant souvent des prédateurs et les petits organismes souvent des proies (Woodward et al. 2005). Les interactions proie-prédateurs influencent alors la réponse aux assecs. Il a été

montré en mésocosmes que les organismes de taille moyenne pouvaient ainsi être favorisés lors d'assecs d'intensité modérée, mais cette réponse observée semblait transitoire (Aspin et al. 2019). Cependant en rivière naturellement intermittente, il est possible que le facteur le plus déterminant entre taille et réponse aux assecs soit lié aux traits de résistance des organismes de petite taille, et qu'une augmentation de la fréquence et/ou de la durée des assecs amène à un plus grand déclin de la richesse taxonomique en grands organismes comparé aux petits organismes.

Par ailleurs, les modes de dispersion sont susceptibles de varier en fonction du stade de vie pour certains organismes (Bilton et al. 2001, Malmqvist 2002, Macneale et al. 2005) mais les effets des assèchements en rivière intermittente restent peu documentés au niveau populationnel (Boulton 2003; Lake 2003; Lancaster & Ledger 2015). Des résultats récents suggèrent cependant que les assecs modifient la structure populationnelle et affectent différemment les juvéniles et les adultes (Pařil et al. 2019). Comparer les occurrences d'individus d'une même espèce à différents stades de développement peut apporter des informations sur les stratégies de réponse à l'intermittence. En effet, pour certains organismes, les modes de dispersion changent selon le stade de leur vie (Bilton et al. 2001, Malmqvist 2002, Macneale et al. 2005). Ainsi, pour certains invertébrés, bien que le stade larvaire soit inféodé au milieu aquatique, des adultes ailés sont en mesure de franchir certaines barrières à la dispersion, tel qu'un petit massif forestier, et de connecter différentes localités (Macneale et al. 2005). En rivière intermittente notamment, lorsque l'écoulement cesse et que les mouilles restantes présentent des conditions de moins en moins favorables (augmentation de la température, baisse de l'oxygène, augmentation de la prédation), les insectes aquatiques avec un stade adulte ailé comme des diptères et coléoptères (Bogan and Boersma 2012) et ceux capables de se déplacer en milieu terrestre (comme les punaises d'eau géantes ; Boersma and Lytle 2014) sont en mesure d'émigrer vers de nouveaux refuges (Stubbington et al. 2017). Lors de la remise en eau, les habitats pérennes adjacents serviront alors de source de recolonisation par ces organismes (Bogan and Boersma 2012). Les communautés d'invertébrés de rivière intermittente peuvent par ailleurs avoir des traits de résistance associés à la survie in situ pendant les assecs, notamment en présentant des stades de vie permettant la tolérance à la dessiccation (Bêche et al. 2006, Datry 2012). Les cycles de vie de certains insectes sont alors susceptibles de se synchroniser leurs stades aquatiques avec les phases d'écoulement de la rivière et les stades des adultes terrestres et des œufs en dormance avec les phases d'assec (Stubbington et al. 2017). En effet, les larves de certaines espèces peuvent se réfugier dans les sédiments et entrer en

dormance pendant les phases d'assec (Agüero-Peigrín and Ferreras-Romero 2002, Cover et al. 2015, Stubbington et al. 2017). On peut s'attendre, au sein d'une même espèce, à des réponses décalées dans le temps de l'abondance des organismes de différentes tailles après la remise en eau d'une rivière intermittente, cette réponse pouvant varier d'une espèce à l'autre selon la stratégie de persistance qui les caractérise. Pour des espèces résistantes, des larves de petite taille sont susceptibles de s'être réfugiées dans les sédiments (et potentiellement dans la zone hyporhéique toujours saturée en eau lorsqu'il y en a une) et pourraient être observées rapidement in situ après un épisode de remise en eau. Au contraire, des larves d'espèces non adaptées au refuge que représente la zone hyporhéique pourraient mettre plus de temps à recoloniser. Par ailleurs, des larves de plus grande taille pouvant témoigner d'un stade de développement plus avancé, on pourrait s'attendre à les observer plus tard après un épisode de remise en eau, le temps que les larves plus petites se développent.

Les différentes études portant sur la taille des organismes l'ont jusqu'à maintenant principalement évaluée en comparant des groupes biologiques différents (e.g. Astorga et al. 2012) ou en utilisant un codage fonctionnel comme proxy, généralement au genre (e.g. Buckingham et al. 2019) bien qu'il ait été montré que les tailles reportées dans les bases de données de traits concordent peu avec les distributions de taille réelles des organismes (Orlofske and Baird 2014). Une récente étude est allée plus loin en estimant la taille à partir d'une extrapolation sur la masse d'organismes tirés au sort pour chaque genre (Aspin et al. 2019) mais ces travaux portaient sur la réponse d'organismes en mésocosmes et n'offraient pas d'information sur la réponse d'organismes de tailles différentes au sein d'une même espèce. Le jeu de donnée présentement étudié repose sur les échantillons de 11 rivières intermittentes et sur une classification rigoureuse de tous les organismes en trois classes de taille en laboratoire, avec certains taxons identifiés à l'espèce. J'ai fait les hypothèses suivantes : 1) l'hétérogénéité spatiale de composition taxonomique devrait diminuer avec l'augmentation de la taille des organismes considérés, 2) la variabilité temporelle de composition taxonomique des individus au sein de la plus petite classe de taille devrait répondre moins fortement à une augmentation de la fréquence/ durée des assecs, 3) la réponse temporelle après remise en eau devrait varier entre classes de taille d'une même espèce et cette relation devrait varier pour des espèces avec des phénologies différentes et selon les stratégies de résistance ou de résilience qu'on leur attribue.


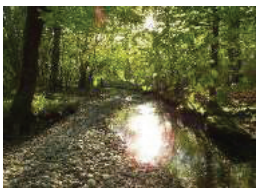

2. Matériel et méthode

Le jeu de données exploité dans ce chapitre est le même que celui présenté en Chapitre 2 (section 2) et plus précisément décrit en Chapitre 3. Des précisions sont ajoutées dans la section suivante sur les particularités du jeu de données qui n'avaient pas été précédemment exploitées, notamment la séparation en trois classes de taille et les taxons identifiés à l'espèce.

Sites d'étude

Pour les analyses réalisées sur les communautés identifiées au genre, l'ensemble des sites et des dates d'échantillonnage a été considéré, selon l'échantillonnage décrit au Chapitre 3. Pour les analyses réalisées sur certaines espèces, seul le Roubion a été sélectionné dans un premier temps car il présentait plus de taxons identifiés à l'espèce que les autres rivières et les espèces considérées avaient des occurrences relativement importantes dans les trois classes de taille. Dans des tests ultérieurs, l'Audeux et la Clauge ont également été étudiés (un rappel descriptif des trois rivières utilisées dans les analyses à l'espèce est présenté en Tableau 5.1).

Tableau 5.1. Descriptions des rivières considérées dans les analyses temporelles au niveau de l'espèce

	Rivière	Localisation des assecs	Surface du bassin	Linéaire (km)	% longueur s'asséchant	Distance moyenne entre sites	Altitude (m)	Géologie	Région biogéographique
	Roubion	Aval	626	822	10	3.1	187	Calcaire, molasses et alluvions	Méditerranéen
	Clauge	Amont	145	178	37	1.8	241	Galet gravier, argileux	Continental
	Audeux	Aval	389	33	47	3.2	385	Calcaire	Continental

Calcul de la date de remise en eau

Comme décrit en Chapitre 3, l'état d'assèchement des cours d'eau a été évalué pendant toute la période d'échantillonnage à partir d'une combinaison d'enregistrements des capteurs Hobo et d'observations visuelles. Cela a notamment permis de mesurer, à chaque site et pour chaque campagne d'échantillonnage, à combien de jours remontait la dernière remise en eau. Pour homogénéiser ce nombre par bassin versant, la remise en eau d'un site intermittent étant susceptible d'affecter la composition de sites voisins, je considère pour chaque bassin versant et chaque campagne d'échantillonnage le nombre de jours depuis la remise en eau du premier site intermittent du bassin où l'écoulement a repris.

Echantillonnage des invertébrés et classifications selon la taille

Avant identification en laboratoire, une séparation systématique et rigoureuse de tous les organismes en trois classes de tailles a été réalisée par balnéation avec trois tamisages successifs de 2mm, 500 μ m et 250 μ m. Dans la suite du chapitre, on désignera par classe 1 les individus avec une taille comprise entre 250 μ m et 500 μ m, classe 2 les individus dont la taille est comprise entre 500 μ m et 2mm et classe 3 les individus dont la taille est supérieure à 2 mm. Le jeu de données utilisé pour les analyses de communautés dans ce chapitre correspondant au jeu de données du Chapitre 3 divisé en trois sous-ensembles séparant les classes de taille.

Les taxons considérés à l'espèce dans ce chapitre sont soit des taxons comprenant une seule espèce au genre, soit des taxons dont on sait qu'une seule espèce du genre est présente sur le bassin versant considéré (dire d'expert).

Analyse des données

Pour tester la première hypothèse sur les différences d'hétérogénéité spatiale taxonomique entre individus de tailles différentes, j'ai calculé la diversité bêta spatiale pour chaque bassin versant et à chaque date d'échantillonnage (si plus de 3 sites étaient en eau et échantillonnés) séparément pour les trois classes de taille, en utilisant un indice de Jaccard basé sur l'abondance. Cette diversité bêta a ensuite été partitionnée en turnover et nestedness (Baselga 2010) en utilisant la fonction 'beta.multi' du package *betapart*. Les différences entre classes de taille de diversité bêta spatiale, turnover et nestedness ont été testées avec des modèles aléatoires à effet mixte, avec l'effet rivière en effet aléatoire, en utilisant la fonction 'lmer' du package *lme4*.

Pour tester la deuxième hypothèse sur les différences de réponse à différentes intensités d'assec selon les classes de taille, j'ai testé les relations entre l'alpha diversité (richesse taxonomique) et la log-abondance à la fréquence et la durée des assecs avec des modèles aléatoires à effet mixtes séparément pour chaque classe de taille, en mettant les rivières en effet aléatoire. Les différences de pente pour les trois classes de taille ont ensuite été comparées avec des ANCOVA.

Pour tester la troisième hypothèse sur les différences de réponse temporelle selon les classes de taille et les espèces, j'ai premièrement réalisé quelques graphiques dans une approche exploratoire pour 8 espèces observées sur le Roubion : 3 Ephéméroptères (*Acentrella sinaica*, *Oligoneuriella rhenana* et *Serratella ignita*), 2 Plécoptères (*Brachyptera risi* et *Isoperla grammatica*), un diptère (*Antocha vitripennis*), un gastéropode (*Potamopyrgus antipodarum*) et un trichoptère (*Cheumatopsyche lepida*). J'ai alors représenté, avec le package *ggplot*, l'abondance de chaque espèce dans les trois classes de taille en fonction de la date de remise en eau. Dans un deuxième temps, j'ai quantifié de possibles différences de réponses entre classes de taille pour plusieurs espèces (seuls les résultats pour *Brachyptera risi* et *Serratella ignita* sont montrés ici) sur trois rivières (Roubion, Clauge, Audeux). J'ai alors effectué des régressions polynomiales de degré 2 sur la log-abondance, séparément pour chaque espèce en fonction de la date de remise en eau. Ce choix repose sur l'observation des courbes de réponse Figure 5.3 mais des modèles plus complexes seront envisagés par la suite. Certaines réponses paraissant non-linéaires, des GAM (Generalized Additive Models) permettraient notamment d'augmenter la précision, et utilisés sans méthode de lissage afin de prendre en compte des effets de bord (cf graphe pour *Acentrella sinaica*, classe 3 sur la Figure 5.3 présentant un outlier). On pourra également envisager des effets mixtes avec des GAMM pour prendre en compte d'éventuels effets aléatoires (effet rivière, effet année...).

3. Résultats

Plus grande hétérogénéité spatiale entre les individus de petite taille

La diversité bêta spatiale et ses deux composantes, turnover et nestedness, étaient significativement différentes entre les différentes classes de taille. En effet, la diversité bêta était plus élevée pour les organismes de petite taille (classe 1), avec un turnover plus élevé mais une nestedness plus faible que pour les organismes avec une taille de classe 2 et 3 ().

(Tableau 5.2, Figure 5.1).

Tableau 5.2. Résultats des modèles à effet mixte sur la diversité bêta spatiale et ses composantes en fonction des classes de taille.

	chi-square	df	p-value
Betadiv	145.17	2	<0.001 ***
Turnover	161.34	2	<0.001 ***
Nestedness	17.68	2	<0.001 ***

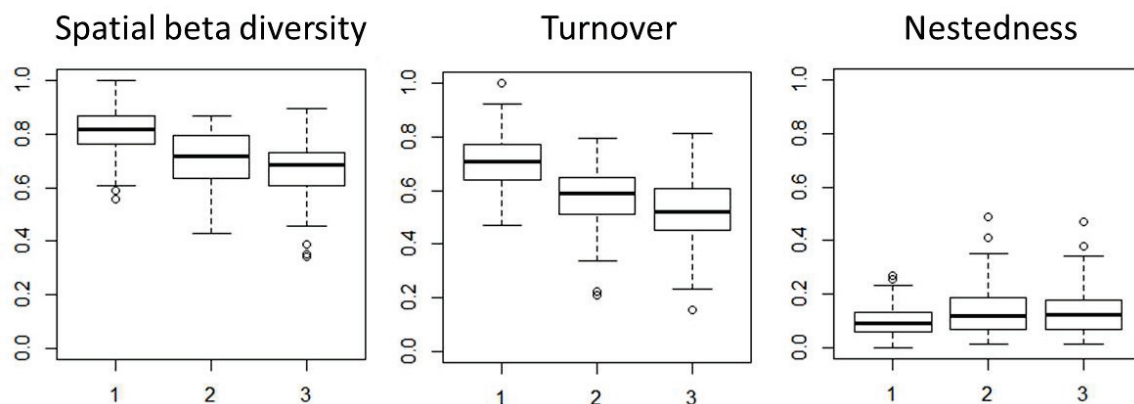


Figure 5.1. Comparaison de la diversité bêta et de ses composantes additives pour les trois classes de taille (1 = 250µm-500µm, 2 = 500µm-2mm et 3 = supérieurs à 2mm).

Différences de réponses à la fréquence et la durée des assecs entre classes de taille

La classe de taille influençait la réponse aux assecs. La diversité alpha et la log-abondance moyennes différaient entre classes de taille et elles étaient négativement corrélées avec la fréquence et la durée des assecs pour toutes les classes de taille (Tableau 5.3, Figure 5.2). Les pentes de réponse à la fréquence et la durée des assecs différaient entre classes de taille pour la diversité alpha (respectivement pour les classes 1, 2 et 3: pentes de -0.133, -0.346 et -0.247 avec

la fréquence et pentes de -0.018, -0.047 et -0.035 avec la durée des assecs; Tableau 5.3, Figure 5.2). Il n'y avait pas de différences de pente entre classes de taille pour la log-abondance (pente de -0.025 avec la fréquence et pente de -0.003 avec la durée des assecs; Tableau 5.3, Figure 5.2).

Tableau 5.3. Résultats des ANCOVA sur la réponse de la richesse spécifique à la fréquence (TotNum) et à la durée (TotDur) des assecs selon les classes de taille

	Alpha diversité			Log-abondance		
	F value	Df	Pr(>F)	F value	Df	Pr(>F)
TotNum	266.3	1	<0.001 ***	40.9	1	<0.001 ***
Size	547.7	2	<0.001 ***	643.3	2	<0.001 ***
TotNum:Size	20.5	2	<0.001 ***	0.9	2	0.424
TotDur	265.5	1	<0.001 ***	18.2	1	<0.001 ***
Size	548.6	2	<0.001 ***	635.5	2	<0.001 ***
TotDur:Size	22.5	2	<0.001 ***	0.6	2	0.536

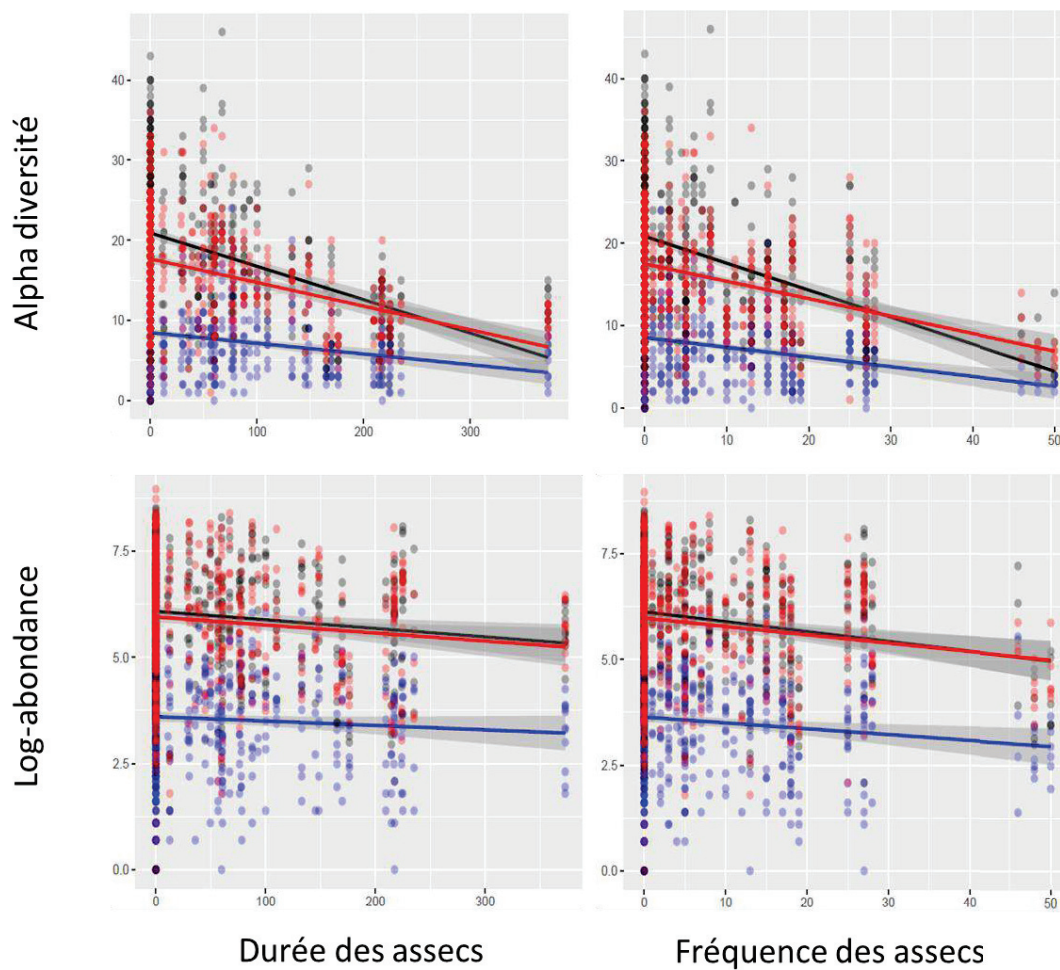


Figure 5.2. Comparaison de la réponse de la diversité alpha et de la log-abondance à la fréquence et la durée des assecs pour les trois classes de taille (de la plus petite à la plus grande : classe 1 en bleu, classe 2 en noir et classe 3 en rouge).

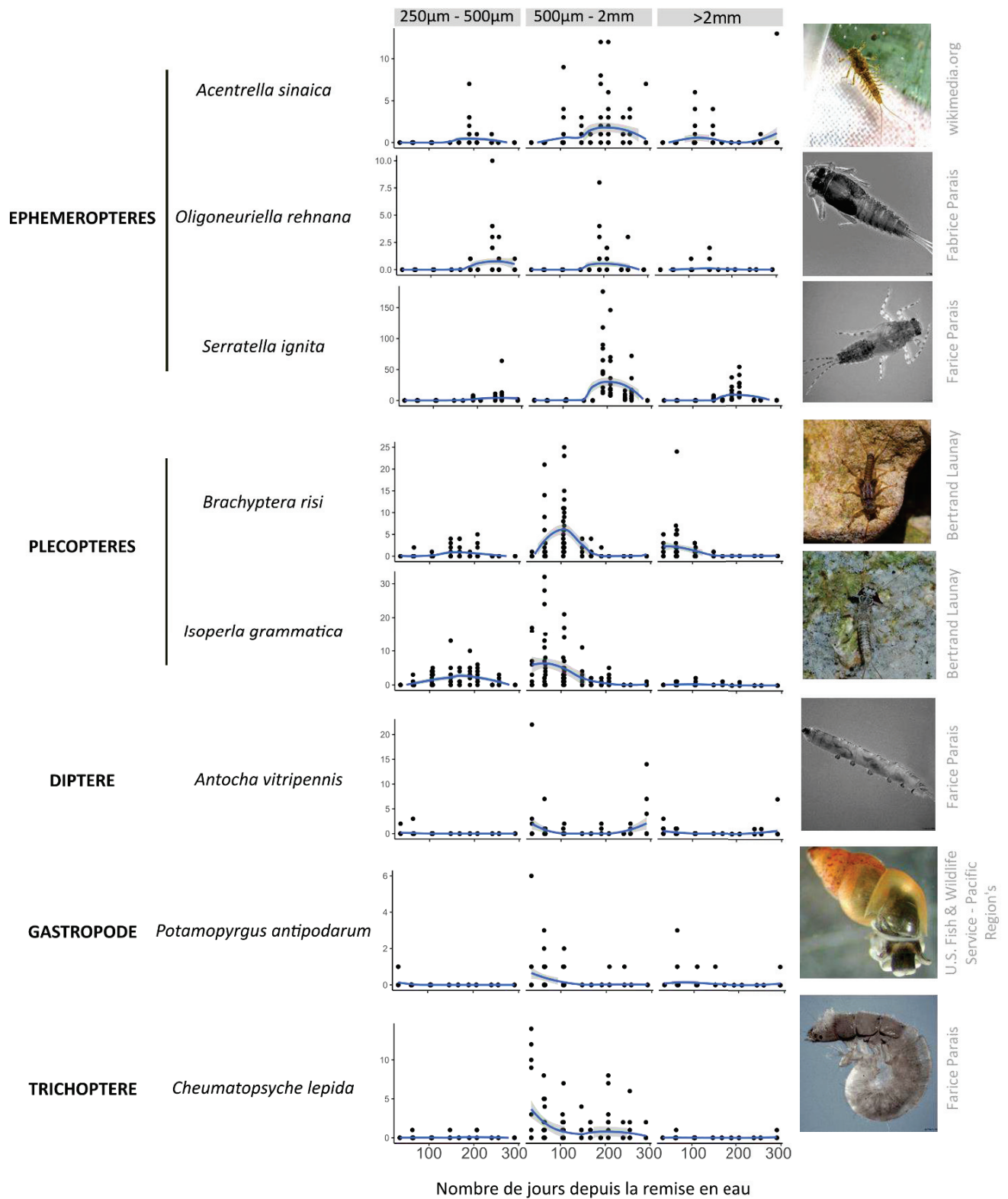


Figure 5.3. Abondance de huit espèces différentes selon leur classe de taille en fonction du nombre de jours écoulés depuis la dernière remise en eau du Roubion. La courbe représente le lissage obtenu avec la méthode « Loess » de ggplot. La photo d’*Acentrella* est du même genre mais pas de la même espèce que celle étudiée ici.

Abondance par classe de taille en fonction du temps écoulé depuis la remise en eau
Approche exploratoire sur le Roubion

Quoique les ordres de grandeur des abondances diffèrent pour chaque espèce, les patrons de distribution en fonction de la date de remise en eau semblent similaires pour les espèces au sein des Epheméroptères et au sein des Plécoptères (Figure 5.3). Pour les Epheméroptères, les pics d'abondance des deux premières classes de taille semblent survenir à des dates similaires, assez tard après la remise en eau (entre 200 et 300 jours après). Pour les Plécoptères, il semble y avoir un premier pic d'individus de taille moyenne après la remise en eau (35-50 jours après) et un pic d'individus de petite taille légèrement plus tard (entre 150 et 200 jours). Les patrons pour la grande classe de taille semblent moins marqués et plus spécifiques à chaque espèce (Figure 5.3).

Régressions polynomiales sur la date de remise en eau

Pour une même espèce, les réponses sont très différentes d'une rivière à l'autre (Figure 5.4). Les pics d'abondance diffèrent souvent entre classes de taille (coefficients d'interaction entre classes de taille et REE significatifs, Figure 5.4), indiquant des réponses temporelles post-assez différentes selon la taille des organismes.

4. Discussion

Ces travaux préliminaires ont mis en évidence des distributions spatiales et temporelles contrastées entre organismes de tailles différentes au sein de communautés d'invertébrés de rivière intermittente et au sein même de certaines espèces.

Hétérogénéité spatiale de composition taxonomique pour les organismes de petite taille

Le turnover taxonomique plus élevé observé pour les individus de petite taille pourrait traduire une plus faible dispersion des organismes plus petits (Bailey et al. 2018). Un biais possible dans les patrons de diversité bêta réside cependant dans le fait qu'au sein des différentes espèces, les individus peuvent être répartis différemment dans les 3 classes de taille. De plus, une mesure précise de la taille des individus, ciblée sur la taille de parties dures de l'organisme (e.g. tête/pronotum, tarse/tibia) pour éviter le biais lié à la conservation et à la rétractation des organismes dans l'alcool, donnerait une meilleure indication sur la taille réelle des organismes mais représenterait un temps considérable au laboratoire.

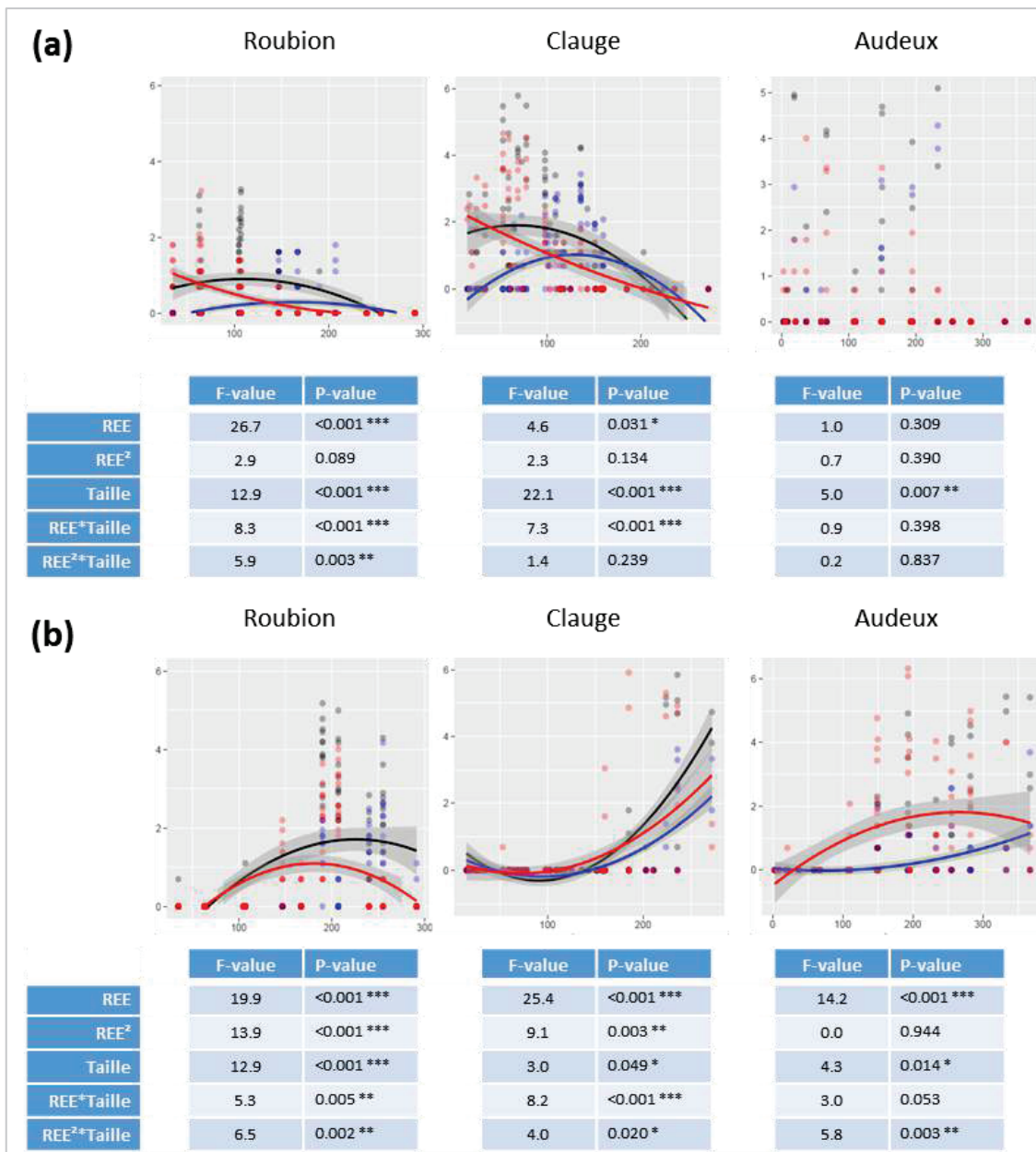


Figure 5.4. Résultats des régressions polynomiales de la log-abondance en fonction du nombre de jours écoulés depuis la remise en eau (REE) pour les différentes classes de taille de *Brachyptera risi* (a) et *Serratella ignita* (b). Les courbes bleues correspondent à la réponse des organismes de la classe de taille 1, les noires aux organismes de la classe de taille 2 et les rouges aux organismes de la classe de taille 3.

L'usage d'autres outils dérivés de la diversité bêta comme la contribution locale à la diversité bêta (Local Contribution to Beta Diversity, LCBBD) ou encore la contribution spécifique à la diversité bêta (Species Contribution to Beta Diversity, SCBD, Legendre and De Cáceres 2013) permettraient une compréhension plus fine des patrons de la diversité bêta en identifiant quels sites et quelles espèces contribuent le plus au turnover et à la nestedness observés (Ruhí et al. 2017).

Organismes de petite taille moins affectés par la perte de richesse taxonomique

La richesse taxonomique était différemment affectée par une augmentation de la fréquence et de la durée des assecs entre les différentes classes de taille, les organismes les plus petits subissant de moindres pertes. Cela pourrait reposer sur la capacité des organismes plus petits à se réfugier dans les sédiments, étant alors favorisés pendant les assecs dans un milieu aquatique temporaire comparés aux organismes plus grands (Ledger et al. 2011). En revanche, l'abondance des individus était peu affectée par une augmentation de la fréquence et de la durée des assecs, et le déclin était similaire pour chaque classe de taille. Le plus fort déclin de la richesse taxonomique comparée à l'abondance peut suggérer que ce ne sont pas les espèces les plus abondantes qui disparaissent, ou que la disparition de certaines espèces le long du gradient profite à d'autres espèces en libérant des niches écologiques.

Néanmoins, ces premiers résultats ne prennent pas en compte qu'une même espèce peut être présente dans différentes classes de taille. Il est possible qu'avec une augmentation de la fréquence et de la durée des assecs à un site, certaines espèces s'observent plus à certains stades de développement. Par exemple, lorsque les assecs sont très fréquents, il est possible qu'au moment de l'échantillonnage, les larves de plus grande taille n'aient pas encore recolonisé tandis que les petites larves d'espèces résistantes sont déjà observables. Des analyses ultérieures sont nécessaires pour s'affranchir de ce possible biais.

Différences de réponses temporelles post-asec des classes de taille selon les espèces: phénologie et assecs

Dans les résultats exploratoires sur le Roubion, il n'est pas surprenant d'observer des pics d'abondance plus tôt pour les Plécoptères comparé à d'autres espèces, une espèce comme *Brachyptera risi* étant notamment connue pour être résistante aux assecs. Par ailleurs, les résultats indiquent que les individus *Brachyptera risi* de taille moyenne ont précédé les individus *Brachyptera risi* de petite taille après la remise en eau. Le Roubion étant une rivière

à assèchement aval et présentant une zone hyporhéique, les organismes présents à la remise en eau peuvent provenir à la fois de la dérive d'organismes depuis les sites pérennes amont, des organismes qui ont résisté pendant l'assec et/ou qui s'étaient réfugiés dans la zone hyporhéique. Les régressions effectuées sur l'abondance des espèces pour chaque classe en fonction de la date de remise en eau dans différentes rivières suggèrent par ailleurs que les réponses pourraient être très dépendantes du contexte. Par exemple, l'abondance de *Brachyptera risi* des différentes classes de taille répondait de façon similaire à la date de remise en eau sur le Roubion et sur la Clauge, avec un pic des petits individus plus tardifs, mais aucun pattern n'émergeait sur l'Audeux et *Serratella ignita* répondait de façon différente dans les trois rivières considérées. À première vue, les différences de réponse ne peuvent pas être attribuées aux différences de configurations spatiales d'assèchement (la Clauge s'assèche en amont et l'Audeux et le Roubion en aval). Ces premiers résultats sont cependant exploratoires et d'autres analyses en cours permettront d'affiner ces observations. Un biais possible dans les analyses en fonction de la date de remise en eau réside en outre dans les différences de dates d'échantillonnage selon les bassins versants (plus ou moins tôt après la remise en eau) et des tests ultérieurs seront nécessaires pour clarifier les paramètres influençant les réponses des classes de taille des espèces considérées sur les différents bassins versants.

5. References

- Aspin, T. W. H. et al. 2019. Drought intensification alters the composition, body size, and trophic structure of invertebrate assemblages in a stream mesocosm experiment. - *Freshwater Biology* 64: 750–760.
- Astorga, A. et al. 2012. Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? - *Global Ecology and Biogeography* 21: 365–375.
- Bailey, R. I. et al. 2018. Large body size constrains dispersal assembly of communities even across short distances. - *Sci Rep* 8: 10911.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. - *Global Ecology and Biogeography* 19: 134–143.
- Bie, T. D. et al. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. - *Ecology Letters* 15: 740–747.
- Bilton, D. T. et al. 2001. Dispersal in Freshwater Invertebrates. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 159–181.
- Brown, B. L. and Swan, C. M. 2010. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. - *Journal of Animal Ecology* 79: 571–580.
- Bruun, H. H. and Poschlod, P. 2006. Why are small seeds dispersed through animal guts: large numbers or seed size per se? - *Oikos* 113: 402–411.
- Buckingham, S. et al. 2019. Effects of fire severity on the composition and functional traits of litter-dwelling macroinvertebrates in a temperate forest. - *Forest Ecology and Management* 434: 279–288.
- Cañedo-Argüelles, M. et al. 2015. Dispersal strength determines meta-community structure in a dendritic riverine network. - *J. Biogeogr.* 42: 778–790.
- Datry, T. et al. 2016. Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. - *Oikos* 125: 149–159.
- Fahrig, L. and Merriam, G. 1994. Conservation of Fragmented Populations. - *Conservation Biology* 8: 50–59.
- García-Girón, J. et al. 2019. Processes structuring macrophyte metacommunities in Mediterranean ponds: Combining novel methods to disentangle the role of dispersal limitation, species sorting and spatial scales. - *Journal of Biogeography* 46: 646–656.
- Guichard, F. 2017. Recent advances in metacommunities and meta-ecosystem theories. - *F1000Res* in press.
- Heino, J. 2013. The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. - *Biological Reviews* 88: 166–178.

- Heino, J. et al. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. - *Freshw Biol* 60: 845–869.
- Jenkins, D. G. et al. 2007. Does size matter for dispersal distance? - *Global Ecology and Biogeography* 16: 415–425.
- Kneitel, J. M. and Miller, T. E. 2003. Dispersal rates affect species composition in metacommunities of *Sarracenia purpurea* inquilines. - *Am. Nat.* 162: 165–171.
- Ledger, M. E. et al. 2011. Impact of simulated drought on ecosystem biomass production: an experimental test in stream mesocosms. - *Global Change Biology* 17: 2288–2297.
- Legendre, P. and De Cáceres, M. 2013. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. - *Ecol Lett* 16: 951–963.
- Leibold, M. A. et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. - *Ecology Letters* 7: 601–613.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. - Princeton University Press.
- Macneale, K. H. et al. 2005. Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors. - *Freshwater Biology* 50: 1117–1130.
- Malmqvist, B. 2002. Aquatic invertebrates in riverine landscapes. - *Freshwater Biology* 47: 679–694.
- Orlofske, J. M. and Baird, D. J. 2014. Incorporating continuous trait variation into biomonitoring assessments by measuring and assigning trait values to individuals or taxa. - *Freshwater Biology* 59: 477–490.
- Presley, S. J. et al. 2012. Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. - *Global Ecology and Biogeography* 21: 968–976.
- Resetarits, W. J. 2001. Colonization under threat of predation: avoidance of fish by an aquatic beetle, *Tropisternus lateralis* (Coleoptera: Hydrophilidae). - *Oecologia* 129: 155–160.
- Ruhí, A. et al. 2017. Interpreting beta-diversity components over time to conserve metacommunities in highly dynamic ecosystems. - *Conservation Biology* 31: 1459–1468.
- Shurin, J. B. et al. 2009. Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. - *Oecologia* 159: 151–159.
- Soons, M. B. et al. 2008. Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks. - *Journal of Ecology* 96: 619–627.
- Vagvolgyi, J. 1975. Body Size, Aerial Dispersal, and Origin of the Pacific Land Snail Fauna. - *Systematic Zoology* 24: 465–488.

Chapitre 6

Synthèse et perspectives

Chapitre 6 : Synthèse et perspectives

L'écologie vise à la compréhension des patrons de distribution des espèces et des individus et à l'identification des processus biologiques qui en sont à l'origine et des modèles spatiaux complexes ont été développés ces dernières décennies pour décrire les structures de communauté à différentes échelles spatiales. Malgré des résultats suggérant que le rôle structurant des différents mécanismes à l'œuvre ne soit pas forcément stable, cette variabilité temporelle a été peu prise en compte dans l'analyse des structures de communautés. Cela pourrait être particulièrement dommageable à la compréhension d'écosystèmes dynamiques, régulièrement soumis à des changements drastiques des conditions environnementales, comme les rivières intermittentes sujettes à des cessations d'écoulement et/ou des assèchements. Néanmoins relativement peu d'études à ce jour ont exploré les réponses spatiales et temporelles des communautés à différents gradients d'intensité d'assec. L'influence du contexte historique de l'intermittence sur cette réponse aux assec est par ailleurs peu documentée. De telles lacunes peuvent affecter l'efficacité des mesures de préservation de la biodiversité et il convient d'y pallier rapidement dans le cadre d'un changement climatique susceptible d'accentuer la fréquence et l'intensité des perturbations environnementales comme les assecs en rivière intermittente.

Cette thèse visait à améliorer la connaissance de la structure spatiale et temporelle des communautés en milieu dynamique en s'appuyant sur le cas de rivières intermittentes. Il s'est agi dans un premier temps d'étudier l'influence de la distribution spatiale et temporelle de perturbations environnementales sur la variabilité de la structure des communautés en m'appuyant sur des relevés d'invertébrés en rivière intermittente (Chapitre 3). J'ai ainsi : i) montré que la localisation des assecs sur un bassin versant déterminait l'hétérogénéité de composition taxonomique et fonctionnelle entre les sites d'un bassin versant et interprété ces résultats en termes de processus de dispersion, ii) montré qu'une augmentation de la fréquence et/ou de la durée des assecs menait à une augmentation de la variabilité temporelle de la composition taxonomique et fonctionnelle et iii) montré que cette réponse temporelle pouvait dépendre de la localisation des assecs. Puis j'ai considéré l'influence du contexte historique du milieu sur la réponse des communautés à des perturbations en comparant des rivières soumises à une intermittence naturelle et des rivières soumises à une intermittence récente d'origine anthropique (Chapitre 4). J'ai alors mis en évidence une forte résilience des communautés de rivières soumises aux assecs récents mais une plus grande variabilité spatiale et temporelle de la composition taxonomique, et une plus

forte sensibilité à une augmentation d'intensité de l'intermittence comparé aux communautés de rivières naturellement intermittentes. Enfin, dans des travaux préliminaires présentés dans le Chapitre 5, j'ai montré un effet de la taille sur la distribution spatiale des invertébrés de rivière intermittente qui pourraient être associées à des différences de capacités de dispersion. Les résultats sur la distribution temporelle des classes de taille pour certaines espèces pourraient en outre améliorer la compréhension du lien entre les phénologies des organismes aquatiques et la variabilité temporelle des communautés de rivière intermittente. Par ailleurs dans des travaux annexe, j'ai résolu un défi méthodologique avec la proposition d'amélioration d'un outil statistique largement utilisé dans l'étude des structures spatiales de communauté (Annexe). La Moran Spectral Randomization (MSR) a en effet permis de corriger le biais d'autocorrélation spatiale du test de Mantel, couramment employé pour étudier le rôle de l'environnement dans la structuration des communautés à une échelle régionale.

Le chapitre suivant propose une discussion sur les méthodes employées et développe ensuite les perspectives qu'ouvre cette thèse pour de futurs travaux, notamment en s'appuyant sur d'autres résolutions spatiales, temporelles et taxonomiques que celles des données utilisées. Enfin sont présentées les implications possibles de ces travaux en termes de politique de conservation de la biodiversité des rivières intermittentes et plus généralement des écosystèmes dynamiques.

1. Discussion autour de la méthodologie employée et perspectives de travail

1.1. Aller plus loin dans l'analyse des processus structurants les métacommunautés aquatiques le long d'un gradient d'intermittence

1.1.1. Limitation du nombre de sites par bassin versant dans les données et implications pour les analyses spatiales

La majeure partie de cette thèse s'appuie sur un jeu de données sur 11 bassins versants avec 6 sites par bassin le long du chenal principal. En effet, dans la collecte de ces données, la priorité a été mise sur le nombre de répétitions temporelles pour explorer finement la réponse des communautés dans le temps à différentes fréquence et durée d'assecs, et sur le nombre de bassins versants, afin de comparer l'effet de différents types de configurations d'assèchement. Avec ces données, j'ai exploré les différentes facettes de la diversité bêta (taxonomique, fonctionnelle, spatiale, temporelle, décomposition en turnover et nestedness) pour caractériser la dynamique spatiale et temporelle des communautés en réponse aux assecs en rivière intermittente. Les travaux de cette thèse peuvent s'inscrire dans le cadre conceptuel des métacommunautés, en explorant notamment

les dissimilarités de composition des communautés entre les sites et en traduisant ces différences en termes de processus de dispersion. Toutefois les études portant spécifiquement sur la structure de métacommunautés visent souvent à examiner dans quelle mesure le filtre environnemental et la limitation à la dispersion peuvent expliquer les variations observées dans la composition des communautés (Heino et al. 2015), en utilisant par exemple des méthodes de partitionnement de la variation (Legendre and Legendre 2012).

Quelle que soit la méthode d'analyse considérée se pose la question de l'effort d'échantillonnage nécessaire pour capturer les processus structurant les métacommunautés. En effet, Sály and Erős (2016) ont montré que le nombre d'échantillons influençait grandement les analyses et donc l'interprétation des mécanismes structurant les métacommunautés. Lorsqu'un plus grand nombre de sites étaient échantillonnés, le rôle accordé à l'environnement dans la structure des métacommunautés diminuait et le rôle accordé aux variables spatiales augmentait. Cela concorde avec les résultats de Viana and Chase (2019), qui ont par ailleurs montré que, inversement, augmenter l'étendue de l'aire étudiée diminuait le rôle accordé aux variables spatiales. Quoiqu'il n'existe pas encore de consensus concernant l'effort d'échantillonnage nécessaire dans l'étude des métacommunautés (Coleine et al. 2019), le jeu de données à disposition dans cette thèse n'était pas propice à l'étude du rôle relatif du filtre environnemental et de la dispersion dans leur structuration. En effet, bien que la MSR appliquée aux tests de Mantel permette de traiter des relevés avec peu d'échantillons (cf Chapitre 3), 6 sites par bassin versant paraît insuffisant. Par ailleurs, la nature dendritique des rivières et l'unidirectionnalité du courant pouvant influencer la dispersion des organismes et donc la structure des métacommunautés (Muneepeerakul et al. 2008a, Seymour and Altermatt 2014), il apparaît nécessaire d'avoir des sites d'échantillonnages en divers points du réseau, et pas uniquement sur le bras principal, pour capturer toute la diversité d'un bassin versant et identifiant les mécanismes structurants. En perspective, il serait donc intéressant d'échantillonner un bassin versant avec une fine résolution temporelle comme dans cette thèse mais de mieux couvrir spatialement le réseau pour améliorer la compréhension des dynamiques spatiales et temporelles observées ici en évaluant comment le rôle du filtre environnemental et de la dispersion évoluent dans le temps.

1.1.2. Amélioration de la prise en compte de la structure spatiale dans les analyses

Plus largement dans l'étude des dynamiques de milieux fragmentés, la prise en compte des relations spatiales entre les sites peut encore être améliorée. Depuis une dizaine d'années maintenant, les études portant sur les processus structurant les métacommunautés en rivière ont commencé à inclure d'autres types de distances spatiales que les simples distances euclidiennes entre les sites, moins biologiquement pertinentes (e.g. Brown and Swan 2010, Grönroos et al. 2013, Cañedo-Argüelles et al. 2015, Kärnä et al. 2015, Datry et al. 2016). Dans un premier temps, les analyses ont commencé à inclure la distance reliant les sites le long du réseau de la rivière, celle-ci pouvant représenter de façon plus réaliste la dispersion des organismes aquatiques (Fagan 2002, Grant et al. 2007, Muneeppeerakul et al. 2008a). Datry et al. (2016) ont ainsi montré que les similarités de composition en invertébrés étaient corrélées aux distances euclidiennes tandis que les similarités de composition en poissons étaient corrélées aux distances le long du réseau. Brown and Swan (2010) ont également montré que la distance le long du réseau expliquait mieux la distribution des organismes disperseurs femelles et des organismes volants adultes. D'autres types de distance ont ensuite été employés. Padial et al. (2014) ont intégré la directionnalité de l'écoulement et montré que cette distance asymétrique du réseau était plus performante que la distance du réseau sans cette prise en compte de la directionnalité. Puis Cañedo-Argüelles et al. (2015) ont considéré la distance topographique, des couloirs concaves comme le lit des rivières ou les ravines constituant des passages plus frais et humides qui favorisent la dispersion de certains organismes, et la distance à l'habitat aquatique pérenne le plus proche, car ces habitats isolés peuvent représenter des refuges et donc des sources de dispersion essentielles en milieu fragmenté (Figure 6.1). Un état des lieux sur l'utilisation actuelle de ces distances de coût de déplacement pour analyser les métacommunautés d'invertébrés en rivière (Tonkin et al. 2018c) a souligné l'augmentation du pouvoir explicatif des analyses qu'elles pouvaient représenter par rapport aux simples distances euclidiennes entre les sites (Padial et al. 2014, Cañedo-Argüelles et al. 2015, Razeng et al. 2016). Cependant, les conclusions sur le pouvoir explicatif des différents types de distance dépendent fortement du contexte d'étude et des organismes étudiés.

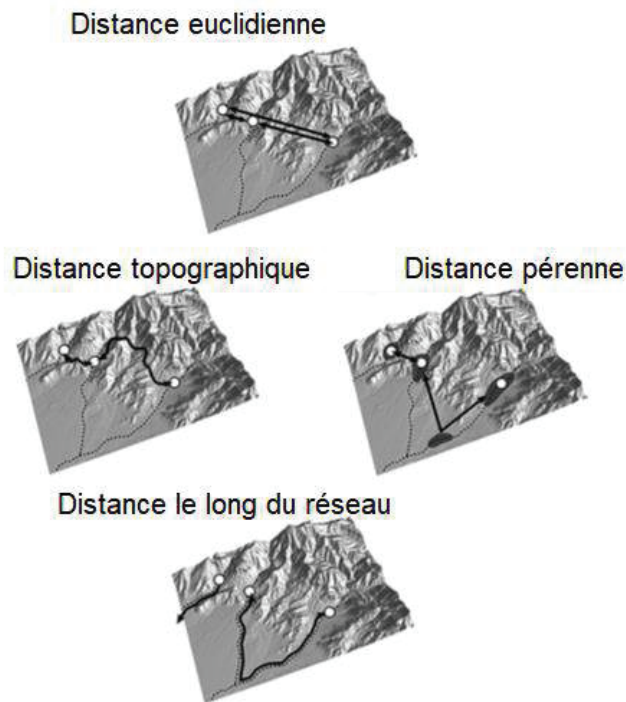


Figure 6.1. Tiré de Cañedo-Argüelles et al. 2015. Scénarios hypothétiques de dispersion des organismes entre les sites (cercles blancs) selon quatre métriques régionales différentes. Les pointillés représentent les cours d'eau et les lignes continues la dispersion des organismes.

Les résultats de cette thèse sur l'effet de la configuration spatiale des assèchements d'un bassin suggèrent que la distance aux habitats pérennes utilisée par Cañedo-Argüelles et al. (2015) pourrait être améliorée en rivière intermittente en prenant en compte la position de ces habitats sur le réseau. En effet, un habitat pérenne en amont du réseau pourrait avoir un rôle plus crucial pour la recolonisation et pourrait être pondéré différemment qu'un habitat pérenne en aval. Par ailleurs, Cañedo-Argüelles et al. (2015), en plus des mesures de distances régionales précédemment citées (Figure 6.1), ont calculé des distances environnementales locales telles que la distance de régimes hydrologiques entre les sites. Ils comparaient ensuite dans quelle mesure ce type de distances environnementales permettaient d'expliquer les dissimilarités de composition taxonomique comparées aux distances spatiales régionales. On pourrait envisager de construire une mesure de distance régionale qui prenne en compte des variables quantitatives de régime hydrologique. Au lieu de comparer les régimes hydrologiques de deux sites considérés (distance environnementale locale telle que dans Cañedo-Argüelles et al. (2015)), on comparerait alors le régime hydrologique en amont de chacun des deux sites considérés. En effet, on peut s'attendre à ce que les processus de dispersion et de recolonisation après un assec soient différemment affectés selon qu'un site intermittent se trouve en aval d'autres sites fréquemment et/ou longtemps asséchés ou qu'il se trouve en aval de sites pérennes ou s'asséchant peu. Cela permettrait de prendre en compte de

façon plus précise et de quantifier le rôle de la configuration spatiale d'assèchement dans la structuration des communautés.

Il y a également depuis récemment un intérêt croissant porté à la résistance du paysage au déplacement des organismes (McRae 2006). Ainsi, la prise en compte d'obstacles que le paysage peut poser à la dispersion ou la facilitation du déplacement par le courant ou par le vent permet d'évaluer les chemins de moindre coût de déplacement. Parmi les diverses mesures utilisées comme proxy pour évaluer cette résistance du milieu, on trouve la distance fonctionnelle exprimée en résistance cumulée (Adriaensen et al. 2003, Zeller et al. 2012). Cette distance fonctionnelle permet d'évaluer la difficulté de dispersion entre deux localités pour un organisme et peut se définir à partir d'une variété de facteurs susceptibles d'affecter le mouvement et la dispersion des organismes, tels que le relief, la présence de structures naturelles (i.e. végétation) ou artificielles (Douglas 2006) ou encore la présence de contaminants ou de zones d'anoxie dans l'eau (Cauvy-Fraunié et al. 2015). La mesure de cette résistance et l'étude de sa variation temporelle pourrait apporter un nouvel éclairage sur le rôle structurant de la dispersion dans les milieux fragmentés, cela pouvant s'appliquer à des milieux aquatiques soumis à des assecs ou non, les têtes de bassin versant constituant par exemple des milieux relativement isolés et séparés par une matrice terrestre (Tonkin et al. 2018c). Un défi demeure néanmoins que de nombreux processus sont propres à certaines espèces ou groupes d'espèces rendant compliqué la construction de telles cartes de résistance à l'échelle d'une communauté (Adriaensen et al. 2003).

1.2. Résolution temporelle des données

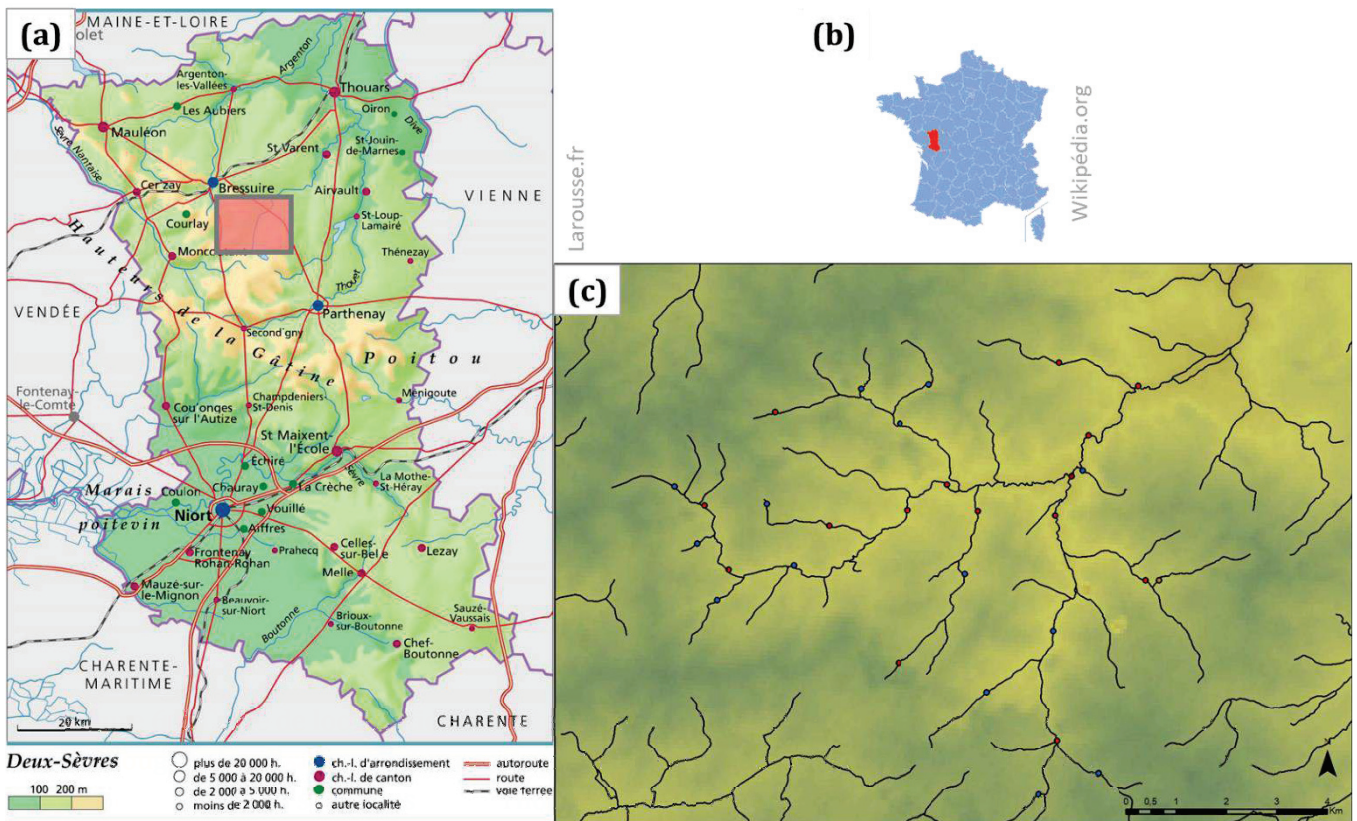
Dans les études temporelles de métacommunautés en rivière, l'effort d'échantillonnage a souvent été concentré à l'échelle annuelle pour explorer la variabilité entre différentes années, bien que la variabilité intra-annuelle soit susceptible d'être particulièrement informative pour comprendre les processus structurants à l'œuvre (Tonkin et al. 2018c). Les analyses du Chapitre 3 ont montré l'importance d'avoir plusieurs dates d'échantillonnage dans l'année pour capturer la variabilité temporelle des communautés et leurs réponses aux assecs. Toutefois, afin d'homogénéiser les résolutions temporelles des jeux de données du Chapitre 4, les communautés étaient comparées une seule fois avant et après assec dans les bassins versants français et tchèques. Il serait intéressant que de futures analyses sur la dynamique de communautés en rivière s'efforcent de capturer plus finement la variabilité intra-annuelle et la réponse aux assecs. Cela permettrait de caractériser plus

précisément comment opèrent les mécanismes de résilience après un assec dans ce type de rivières et d'identifier par exemple la durée nécessaire pour le rétablissement des communautés.

Par ailleurs, les données à disposition ne permettaient pas d'étudier cet aspect mais il semblerait que les assecs dans les rivières échantillonnées en République Tchèque surviennent de façon très désynchronisée comparé aux assecs saisonniers des rivières françaises considérées. Cet aspect de la dynamique temporelle des assecs pourrait avoir une incidence sur la structure des communautés (Tonkin et al. 2017). En effet, il a été montré que la saisonnalité des changements environnementaux, définie comme l'occurrence d'évènements à des périodes spécifiques de l'année, et leur prédictibilité, définie comme la fiabilité de la récurrence d'un évènement, pouvaient influencer la dynamique temporelle des communautés (Tonkin et al. 2017). Lorsqu'une perturbation du régime hydrologique, telle qu'un assec ou une crue, survient à un rythme régulier et prévisible, les communautés sont susceptibles de présenter des organismes avec un cycle de vie et une phénologie adaptés à ces dynamiques long-termes (Lytle and Poff 2004). Dans les rivières de région méditerranéenne, soumises à des crues et des assecs saisonniers pour la plupart, de nombreux organismes dotés de traits tels que le multivoltinisme (plusieurs générations annuelles) et des cycles de vie courts, assurant au moins une génération de nouveaux individus dans l'année (Bonada et al. 2007b). Dans le cas des rivières de République Tchèque, si les assecs ne sont pas synchronisés sur les différentes rivières, cela suggère qu'il pourrait y avoir plus de refuges pérennes à disposition lorsqu'un site s'assèche et donc favoriser la résilience des communautés grâce aux nombreuses sources de recolonisation. Les résultats de Tonkin et al. (2018b) sur des métacommunautés d'invertébrés en Nouvelle-Zélande suggèrent par ailleurs que l'imprédictibilité des conditions environnementales à court-terme peut avoir un effet prépondérant ou masquer les dynamiques d'assemblage de métacommunautés et invitent les chercheurs à analyser finement l'effet de la prédictibilité sur les dynamiques temporelles de communautés.

Les échantillons du jeu de données analysé en Chapitre 3 ont été prélevés mensuellement pendant la période d'écoulement des rivières (de décembre à juin) deux années de suite, ce qui constitue une résolution temporelle déjà plus fine que la majorité des analyses publiées sur les dynamiques de communautés en rivière intermittente (Datry et al. 2016b). Il serait toutefois intéressant d'échantillonner un groupe de sites mensuellement pendant toute une année pour mieux capturer la variabilité intra-annuelle. C'était notamment un objectif de la thèse de Maïlys Gauthier dans notre équipe. Une trentaine de sites ont été échantillonnés pendant dix mois consécutifs sur le bassin versant d'une rivière intermittente de Poitou-Charentes, le Thouaret (Figure 6.1). Dans ce

cadre, j'ai participé aux discussions sur l'établissement du protocole d'échantillonnage et à certaines campagnes de terrain. Ces données pourraient permettre de compléter les résultats de cette thèse en les reliant à des analyses robustes de métacommunautés et étendraient la connaissance de la réponse temporelle aux assecs à des périodes qui n'étaient pas échantillonnées dans mes données (principalement fin d'été, automne, début d'hiver). Par ailleurs, les sites du jeu de données analysé dans cette thèse n'étaient échantillonnés que lorsqu'ils étaient en eau, comme dans la plupart des études de structure de communautés d'invertébrés aquatiques en rivière intermittente (e.g. Arscott et al. 2010, Sarremejane et al. 2017). Pařil et al. (2019) ont cependant démontré qu'échantillonner les sites quand ils sont en eau et quand ils sont asséchés pouvait être pertinent pour comprendre les stratégies des organismes pour que la communauté persiste malgré les assecs. Ils ont notamment mis en évidence la tolérance de nombreux organismes survivant dans le lit asséché bien que ne présentant pas de traits de résistance aux assecs. D'autres types de plans d'échantillonnage temporels permettraient donc d'approfondir les dynamiques temporelles de communautés mises en évidence dans cette thèse.



1.3. Étude des dynamiques de communautés à large échelle et autres approches en écologie

Travailler sur plusieurs dizaines à centaines d'espèces à la fois permet d'avoir une compréhension globale de la réponse des communautés et du fonctionnement écosystémique aux assecs, toutefois il peut être difficile d'interpréter en termes de processus écologiques les patrons observés. Cette thèse ayant majoritairement porté sur l'étude de communautés avec des métriques de diversité globale par bassin versant ou par pays, cette partie envisage comment d'autres façons d'explorer la réponse des écosystèmes aux assecs pourrait apporter des informations complémentaires sur les dynamiques spatiales et temporelles en rivière intermittente.

1.3.1. Comparaison des dynamiques propres aux espèces

Explorer les patrons de distribution spatiaux et temporels propres à certains groupes d'espèces pourrait permettre d'affiner la compréhension des mécanismes structurants les communautés. Une façon de procéder pour affiner l'interprétation de métriques de diversité globale en termes de processus structurant les communautés consiste à conduire les analyses sur des sous-groupes de taxons présentant des traits de vie et traits de dispersion communs. Une différence de réponses à l'intermittence a ainsi été mise en évidence entre taxons présentant une phase aérienne et taxons strictement aquatiques dans le Chapitre 3 et une différence entre taxons résilients et résistants en Chapitre 4. Dans la littérature, séparer les analyses par groupes de taxons a également permis de mettre en évidence des différences dans les mécanismes d'assemblage de métacommunautés selon la capacité de dispersion des organismes (Brown and Swan 2010, Presley et al. 2012).

Par ailleurs, lorsque la résolution taxonomique va jusqu'à l'espèce, la prise en compte des dynamiques de population peut également éclairer les processus structurant les communautés. En s'appuyant sur un travail de simulations de communautés fictives, Arnoldi et al. (2019) ont par exemple montré qu'une perspective multidimensionnelle de la variabilité des communautés avec une prise en compte des réponses de chaque espèce à une perturbation permettait de mieux évaluer la dynamique des systèmes écologiques et les patrons de stabilité et d'instabilité des communautés. Les communautés ont été simulées à partir de modèles de Lotka-Volterra aléatoires et soumises à plusieurs types de perturbations (démographiques ou environnementales, synchrones ou asynchrones) ciblant certaines espèces. Ces travaux ont alors mis en évidence que des épisodes stochastiques d'immigration allaient conduire à une plus grande variabilité des communautés lorsqu'ils ciblaient les espèces peu abondantes tandis que les perturbations environnementales conduisaient à une plus grande variabilité des communautés lorsqu'elles ciblaient plutôt les

espèces communes. Des études empiriques sur des communautés de plantes dans le monde d'une part, et sur des protistes en microcosmes d'autre part, ont également montré que les dynamiques au niveau populationnel contribuaient fortement aux dynamiques à l'échelle des métacommunautés (Wilcox et al. 2017, Altermatt & Fronhofer 2018). Un jeu de données suivant précisément la réponse de certaines espèces à différentes configurations spatiales d'assèchement ou différentes fréquences et durées d'assec permettrait par exemple de confirmer ou infirmer certaines interprétations faites dans le Chapitre 3 sur l'effet de l'intermittence à l'échelle de la communauté, par exemple sur les différences de réponses entre organismes à dispersion aérienne ou strictement aquatiques, et les différences de réponses entre organismes strictement aquatiques selon qu'ils possèdent ou non des traits de résistance.

1.3.2. Génétique du paysage et compréhension des mécanismes d'assemblage

Le Chapitre 5 a montré que la comparaison des patrons de distribution entre individus d'une même espèce était susceptible d'affiner la compréhension des mécanismes d'assemblage en rivière intermittente. La génétique du paysage représente une autre opportunité de comprendre l'effet de la structure du paysage sur les processus de dispersion des organismes en considérant une variabilité intraspécifique (Manel et al. 2010, Storfer et al. 2010). Le flux de gènes entre localités est estimé à partir de la répartition spatiale de la diversité génétique et mis en relation avec la structure du paysage, une forte différenciation génétique au sein de populations pouvant témoigner d'une faible dispersion des organismes entre localités (Slarkin 1985, Hughes 2007, Zickovich and Bohonak 2007, Hughes et al. 2009). Appliqué à l'étude des rivières, la génétique du paysage a également permis d'évaluer l'effet de la dendriticité du réseau sur la structure génétique des populations et la dispersion des organismes (Chaput-Bardy et al. 2009, Paz-Vinas and Blanchet 2015, Prunier et al. 2018). Comparé à d'autres types de structure du paysage, le réseau dendritique conduit à une migration asymétrique des organismes et maintient un niveau de variation génétique élevé (Morrissey and de Kerckhove 2009, Paz-Vinas and Blanchet 2015), avec une plus grande diversité génétique en aval et aux points de confluence (Alp et al. 2012, Paz-Vinas and Blanchet 2015, Prunier et al. 2018). Les populations dans les têtes de bassins versants étant plus isolées comparées au reste du réseau et présentant de faibles flux de gènes, les espèces y présentent des niveaux de différenciation génétique élevés, y compris des espèces avec une forte capacité de dispersion (Finn et al. 2011, Rader et al. 2019). La configuration spatiale des assèchements pourrait donc également influencer la diversité génétique des rivières intermittentes et des études génétiques sur des disperseurs avec une phase aérienne et les strictement aquatiques permettraient

de compléter les différences observées en Chapitre 3 en analysant plus finement les différences de processus de dispersion.

1.4. Application de ce cadre conceptuel à d'autres milieux et d'autres organismes

1.4.1. Invertébrés en rivières intermittentes dans des contextes environnementaux différents

Cette thèse a mis en évidence que la fréquence et la durée des assecs influence la variabilité temporelle des communautés de rivière intermittente mais que cette relation varie d'un bassin versant à l'autre selon la localisation des assecs, montrant donc une importance du contexte régional. L'influence du contexte sur les communautés de rivière intermittente ressort également dans le Chapitre 4 avec la comparaison des réponses de communautés à différents types d'intermittence (intermittence naturelle et ancienne, intermittence de cause anthropique récente). Cette influence du contexte régional concorde avec les travaux de Datry et al. (2017) sur 9 rivières intermittentes issues de 3 régions de Bolivie caractérisées par des connectivités hydrologiques et des régimes d'intermittence différents. Les processus de rétablissement des communautés après un assec variaient d'une région à l'autre avec une prévalence de taxons dotés de traits de résistance à la dessiccation dans la région où les assecs sont les plus fréquents. D'autres études ont par ailleurs démontré l'importance du contexte climatique avec des variations de compositions d'espèces et de traits fonctionnels entre région méditerranéenne et tempérée (Bonada et al. 2007a) ou encore une plus grande proportion de taxons capables de persister malgré des phases d'assec et de remise en eau dans les zones climatiques arides comparées aux zones de climat méditerranéen et tempéré (Leigh et al. 2016).

Peu d'études en dehors de cette thèse ont exploré les dynamiques temporelles de communautés soumises aux assecs. On peut citer les travaux de Sarremejane et al. (2017) en Espagne, sous un climat méditerranéen, et ceux de Leigh et al. (2019) et sur des mésocosmes en Angleterre, sous un climat tempéré humide. Les rivières étudiées dans le Chapitre 3 étant situées en France sous un climat majoritairement tempéré humide, la réponse temporelle des communautés à différentes fréquences et durées d'assec demeure inexplorée dans des climats continentaux, alpins, polaires, tropicaux ou arides. Des variables climatiques comme la température estivale et l'abondance des précipitations pouvant influencer la survie des organismes aquatiques en modifiant les conditions environnementales pendant les assecs, comme l'humidité des sédiments du lit de la rivière (Stubbington and Datry 2013), il est possible que les dynamiques temporelles de communautés en

rivière intermittente varient fortement selon les climats. En s'appuyant sur les résultats du Chapitre 4, bien que la résolution temporelle soit faible dans cette étude, on pourrait imaginer que dans des rivières intermittentes sous climat continental, caractérisées par de fortes couvertures végétales et une grande humidité du lit de la rivière, les invertébrés aquatiques soient moins adaptés aux assecs et très sensibles à une augmentation de la durée des assecs. Ce fort impact des longs assecs, suivis par une rapide recolonisation depuis les sources pérennes avoisinantes, pourrait conduire à une plus forte variabilité temporelle des communautés. Dans des zones climatiques arides au contraire, les sédiments sont plus secs et moins propices à servir de refuge aux invertébrés aquatiques mais les communautés sont également plus adaptées aux assecs (Leigh et al. 2016), une augmentation de la durée des assecs pourrait donc conduire à une diminution de la variabilité temporelle des communautés en rendant plus difficile les processus de recolonisation. Ainsi des travaux futurs sont nécessaires pour préciser comment la réponse temporelle des communautés aux assecs varie sous différents climats.

1.4.2. Implications pour d'autres organismes et d'autres écosystèmes fragmentés dynamiques

La réponse des invertébrés aquatiques à différentes distributions spatiales et temporelles des assecs et différents types d'intermittence (plus ou moins récente) a ici été étudiée, cependant les dynamiques de communautés pourraient être différentes pour d'autres organismes. La capacité de dispersion des organismes aquatiques varie fortement au sein d'un groupe biologique (par exemple les poissons, Matthews 1998) mais elle varie d'autant plus en comparant différents groupes biologiques, comme les bactéries, les diatomées ou les insectes par exemple (Heino et al. 2015). En comparant les mécanismes d'assemblage de communautés de différents groupes d'organismes, Astorga et al. (2012) ont notamment montré que les diatomées, avec une dispersion passive efficace, présentaient une structure spatiale moins marquée et un rôle plus important du filtre environnemental que pour les bryophytes, avec une dispersion passive moyenne, et les invertébrés, avec une dispersion active peu efficace. Cela suggère que d'un groupe biologique à l'autre, les processus structurant les communautés varient selon les différences de capacités de dispersion (Heino et al. 2015). En conséquence, la distribution spatiale et temporelle des assecs pourrait différemment influencer des communautés de diatomées ou de poissons comparées aux réponses des invertébrés étudiées dans cette thèse. En étudiant des rivières intermittentes en Australie, Whiterod et al. (2015) a déjà mis en évidence une forte variabilité temporelle des communautés de poissons avec des réponses différentes aux périodes de sécheresse selon les espèces (diminution d'espèces diadromes et augmentation d'espèces exotiques), mais l'effet de la fréquence et de la

durée de ces épisodes n'a pas été envisagée. Étudier les réponses de différents groupes d'organismes permettrait d'envisager dans quelle mesure les résultats de cette thèse peuvent s'étendre à d'autres groupes biologiques et à terme d'élaborer des plans de conservation pertinents car prenant en compte une plus grande part des individus composant un écosystème considéré.

On peut s'interroger par ailleurs sur les implications des travaux de cette thèse sur des écosystèmes soumis à d'autres types de changements récurrents des conditions environnementales, comme les rivières connaissant des crues régulières ou les estuaires soumis aux marées. Les communautés de rivières régies par un régime de crues présentent par exemple une plus grande variabilité spatiale et temporelle que celles de rivière non soumises à des crues, du fait d'une alternance entre phase d'inondation et phase d'écoulement réduit (Simões et al. 2013). Cependant, quoique les patterns spatiaux de réponse des communautés aux crues soient aujourd'hui bien documentés, de futurs travaux sont nécessaires pour mieux comprendre la variation de ces patrons dans le temps (Schneck et al. 2017). Lors de crues, la forte variabilité de la composition des communautés aquatiques a été attribuée à un important remplacement des espèces en présence par des espèces opportunistes avec de grandes capacités de dispersion (Kong et al. 2017 sur des poissons et Schneck et al. 2017 sur des diatomées). Une augmentation de la fréquence des crues pourrait alors favoriser les espèces opportunistes, tandis que le Chapitre 3 suggérait que les espèces généralistes déclinaient plutôt le long du gradient de fréquence des assecs. Les résultats de cette thèse ne se généraliseraient donc pas à des milieux soumis à d'autres types de perturbations mais permettent de jalonner le développement du cadre conceptuel sur la structure spatio-temporelle des communautés en milieu dynamique.

2. Implications possibles en termes de politique de conservation de la biodiversité

2.1. Conditions de référence et évaluation de l'état écologique des rivières intermittentes

La Directive Cadre sur l'Eau (DCE) de l'Union Européenne exige l'évaluation de l'état écologique des rivières (EC 2000), mais celle-ci présente plusieurs biais majeurs dans le cas des rivières intermittentes (Stubbington et al. 2018). L'évaluation se fonde sur une comparaison avec des « conditions de référence », cette approche reposant sur l'identification de sites de référence reflétant l'état biologique et environnemental d'un milieu en l'absence ou quasi-absence de perturbations anthropiques (Bailey et al. 2014). En choisissant des facteurs décrivant le mieux possible les perturbations environnementales d'origine anthropiques, Sánchez-Montoya et al. (2008), ont par exemple montré que l'utilisation de critères opérationnels *a priori* (e.g.

hydrologiques, chimiques) permettait de sélectionner des sites de référence pertinents pour différents types de cours d'eau méditerranéens. Ils n'ont toutefois pas pu montrer la pertinence de ces critères pour les cours d'eau intermittents avec leur méthode de validation *a posteriori* se fondant sur la composition des communautés biologiques, en raison de la grande variabilité de composition des communautés sur ces sites et de leur importante différence avec les types de cours d'eau pérennes. En effet, les fluctuations spatiotemporelles de la composition des communautés en rivière intermittente complexifient l'utilisation de variables prédictives biologiques, comme les communautés d'invertébrés indicatrices d'un milieu non perturbé, dans la définition des conditions de référence dans ces milieux (Cid et al. 2016, Stubbington et al. 2018).

Dans le cadre de l'amélioration de la bio-indication en rivière intermittente, Cid et al. (2016) ont développé un outil fondé sur diverses métriques taxonomiques et fonctionnelles pour estimer la connectivité hydrologique en rivière intermittente indépendamment des variations saisonnières (BioAS-Tool), outil pouvant se révéler très utile en l'absence de données hydrologiques quantitatives et susceptible d'améliorer l'identification de sites de référence. La méthode ne permet toutefois que de différencier les rivières à écoulement permanent des rivières avec des mouilles déconnectées, et les auteurs soulignent que des analyses ultérieures sont nécessaires afin d'évaluer les changements graduels des communautés biologiques le long de gradients de variables hydrologiques. Le Chapitre 3 de cette thèse a analysé la dynamique temporelle des communautés le long de gradients de fréquence et de durée d'assec et les résultats suggèrent qu'en l'absence de données hydrologiques, une forte variabilité temporelle de la composition des communautés à un site peut témoigner d'une fréquence et/ ou d'une durée d'assec élevées. Déterminer quels sont les principaux taxons responsables de cette variabilité temporelle dans de futures analyses, notamment avec des outils statistiques comme la contribution des espèces à la diversité bêta (Species Contribution to Beta Diversity, SCBD, Legendre and De Cáceres 2013), pourraient permettre d'affiner la compréhension de ces patterns et l'identification de taxons indicateurs d'un régime hydrologique donné.

Le projet MIRAGE (*Mediterranean Intermittent River ManAGement* project ; CORDIS 2015) suggère que l'établissement de différentes classes de régimes hydrologiques permettrait également d'améliorer la pertinence des outils de bio-indication (Prat et al. 2014). Dans le prolongement de ces travaux, le projet *LIFE+ TRivers* (TRivers 2014) a produit une classification de régimes hydrologiques permettant par exemple d'informer sur les périodes les plus pertinentes pour échantillonner les communautés lotiques en cours d'eau intermittent. Une telle classification

marque une première étape dans l'établissement d'une typologie plus fine prenant en compte les hétérogénéités au sein des rivières intermittentes, palliant à un des principaux manques dans l'évaluation actuelle du statut écologique de ces milieux (Stubbington et al. 2018). Pour aller plus loin, les résultats de cette thèse suggèrent que la prise en compte de la localisation des assecs sur un bassin versant, lorsque des données hydrologiques sont disponibles pour fournir cette information, permettrait d'affiner la typologie des rivières intermittentes.

2.2. Priorisation des mesures de conservation et de restauration

Depuis le Sommet de la Terre à Rio en 1992, de nombreux travaux ont porté sur le concept de continuité écologique, terme désignant la connexion entre les écosystèmes, car elle influence les processus de dispersion et la capacité des milieux naturels à retourner à leur état initial après une perturbation (Vreugdenhil et al. 2003). En France, les acteurs du Grenelle de l'Environnement de 2007, regroupant des politiques, collectivités territoriales et Organisations Non Gouvernementales, ont inscrit le concept de continuité écologique dans la loi française. Durant ce même Grenelle, ils ont également développé le projet de Trame Verte et Bleue pour enrayer la perte de biodiversité due à la fragmentation du paysage. Ce grand projet vise à entretenir un maillage de corridors écologiques reliés à des réservoirs de biodiversité. Il a été prouvé que les corridors écologiques contribuent à une meilleure résilience génétique des populations (Christie and Knowles 2015). Dans le cadre de ces réflexions, les travaux scientifiques sur le rôle de la dispersion dans la structuration des communautés et la réponse à la fragmentation peut permettre d'apporter des éléments d'amélioration potentielle à aux outils de conservation.

Dans les plans de conservation actuels, la connectivité écologique a principalement été représentée à partir de variables proxy telles la longueur d'un corridor (Ball *et al.* 2009), la distance géographique entre patches d'habitats (Nicholson & Ovaskainen 2009) ou la contiguïté des sites (Ball *et al.* 2009). De telles approches peuvent être améliorées notamment en prenant en compte la dispersion asymétrique des organismes. Dans des logiciels de zonation comme Marxan (Ball et al. 2009), outil d'aide à la décision visant à identifier les refuges à conserver en priorité, il est aujourd'hui possible de prendre en compte cette asymétrie de la dispersion et cela permet de développer des solutions de conservation répondant à des questions écologiques complexes (Beger et al. 2010). Mes travaux suggérant que la localisation des assecs à l'échelle du bassin versant influence les processus de recolonisation du fait d'une dispersion unidirectionnelle de certains organismes, on pourrait continuer à améliorer les logiciels de type Marxan, dans le cadre de la conservation de rivières intermittentes, en intégrant des informations sur la localisation des assecs

dans les variables prédictives. Dans des plans de conception comme ceux de la Trame Bleue et dans la préservation de la connectivité entre milieux aquatiques, la présence de cours d'eau intermittents impliquerait alors la prise en compte de la localisation des assecs pour favoriser la recolonisation des sites amont, par exemple en favorisant le maintien d'habitats aquatiques pérennes sur les têtes de bassin versant (mares ou autres cours d'eau).

Par ailleurs, la plupart des mesures de conservation et de restauration actuelles ne prennent pas en compte l'importance de maintenir les dynamiques temporelles des écosystèmes dans leur ensemble (Heino 2013, Tonkin et al. 2014). On manque notamment d'analyses sur les patrons temporels des écosystèmes pour mener des politiques de conservation long-terme efficaces (Haase et al. 2018). Des travaux sur la variabilité temporelle de la connectivité et de la composition des communautés en milieu fragmenté pourrait avoir plusieurs types d'implications pour les gestionnaires et décideurs politiques en charge des mesures de conservation de la biodiversité. Des analyses sur des amphibiens de mares temporaires méditerranéennes suggèrent notamment que la valeur de conservation d'un site ne peut s'évaluer qu'en prenant en compte le dynamisme temporel des assemblages de communautés (Gómez-Rodríguez et al. 2010). Le turnover d'espèces interannuel indiquait alors qu'un site pouvait convenir à des espèces différentes d'une année à l'autre et les sites les plus pauvres en espèce à un temps donné pouvaient présenter un turnover temporel élevé et une plus grande richesse taxonomique sur le long terme. Des travaux sur des communautés de poissons dans des écosystèmes aquatiques temporaires ont par ailleurs pris en compte la variabilité temporelle de la connectivité pour trouver des aires à protéger en priorité (Hermoso et al. 2013). En analysant des données sur le temps d'écoulement de l'eau dans différentes sections de rivière à l'échelle d'un paysage, ils ont identifié les combinaisons de refuges minimales présentant une longueur de linéaire accessible maximale afin de faciliter la recolonisation des organismes après une période d'assec. Il serait intéressant d'adapter la méthode de priorisation développée par Hermoso et al. (2013) en intégrant l'effet de la fréquence et de la durée des assecs dont l'influence sur les communautés d'invertébrés de rivière intermittente a été démontrée dans cette thèse. On s'attacherait alors à favoriser la recolonisation après assec tout en maintenant la dynamique temporelle essentielle aux assemblages de communautés.

3. Références

- Adriaensen, F. et al. 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. - *Landscape and Urban Planning* 64: 233–247.
- Agüero-Pelegrín, M. and Ferreras-Romero, M. 2002. The life cycle of *Guadalgenus franzi* (Aubert, 1963) (Plecoptera: Perlodidae) in the Sierra Morena Mountains (Southern Spain): Semivoltinism in seasonal streams of the Mediterranean basin. - *Aquatic Insects* 24: 237–245.
- Alp, M. et al. 2012. How river structure and biological traits influence gene flow: a population genetic study of two stream invertebrates with differing dispersal abilities. - *Freshwater Biology* 57: 969–981.
- Altermatt, F. and Fronhofer, E. A. 2018. Dispersal in dendritic networks: Ecological consequences on the spatial distribution of population densities. - *Freshw Biol* 63: 22–32.
- Arnoldi, J.-F. et al. 2019. The inherent multidimensionality of temporal variability: how common and rare species shape stability patterns. - *Ecology Letters* 22: 1557–1567.
- Arscott, D. B. et al. 2010. Aquatic invertebrate community structure along an intermittence gradient: Selwyn River, New Zealand. - *Journal of the North American Benthological Society* 29: 530–545.
- Astorga, A. et al. 2012. Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? - *Global Ecology and Biogeography* 21: 365–375.
- Bailey, R. C. et al. 2014. Bioassessment of freshwater ecosystems using the Reference Condition Approach: comparing established and new methods with common data sets. - *Freshwater Science* 33: 1204–1211.
- Ball, I. et al. 2009. Marxan and relatives: Software for spatial conservation prioritization - UQ eSpace. - In: *Spatial conservation prioritisation: Quantitative methods and computational tools*. Oxford University Press, Oxford, UK. pp. Pages 185-195.
- Bêche, L. A. et al. 2006. Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean-climate streams in California, U.S.A. - *Freshwater Biology* 51: 56–75.
- Beger, M. et al. 2010. Incorporating asymmetric connectivity into spatial decision making for conservation. - *Conservation Letters* 3: 359–368.
- Bilton, D. T. et al. 2001. Dispersal in Freshwater Invertebrates. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 159–181.

- Boersma, K. S. and Lytle, D. A. 2014. Overland dispersal and drought-escape behavior in a flightless aquatic insect, *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae). - *swna* 59: 301–302.
- Bogan, M. T. and Boersma, K. S. 2012. Aerial dispersal of aquatic invertebrates along and away from arid-land streams. - *Freshwater Science* 31: 1131–1144.
- Bonada, N. et al. 2007a. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. - *Global Change Biology* 13: 1658–1671.
- Bonada, N. et al. 2007b. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. - *Hydrobiologia* 589: 91–106.
- Brown, B. L. and Swan, C. M. 2010. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. - *Journal of Animal Ecology* 79: 571–580.
- Cañedo-Argüelles, M. et al. 2015. Dispersal strength determines meta-community structure in a dendritic riverine network. - *J. Biogeogr.* 42: 778–790.
- Cauvy-Fraunié, S. et al. 2015. Invertebrate Metacommunity Structure and Dynamics in an Andean Glacial Stream Network Facing Climate Change. - *PLOS ONE* 10: e0136793.
- Chaput-Bardy, A. et al. 2009. Modelling the effect of in-stream and overland dispersal on gene flow in river networks. - *Ecological Modelling* 220: 3589–3598.
- Christie, M. R. and Knowles, L. L. 2015. Habitat corridors facilitate genetic resilience irrespective of species dispersal abilities or population sizes. - *Evolutionary Applications* 8: 454–463.
- Cid, N. et al. 2016. A biological tool to assess flow connectivity in reference temporary streams from the Mediterranean Basin. - *Science of The Total Environment* 540: 178–190.
- Coleine, C. et al. 2019. Sampling strategies to assess microbial diversity of Antarctic cryptoendolithic communities. - *bioRxiv*: 676775.
- CORDIS (Community Research and Development Information Service) 2015. MIRAGE Project ID: 211732 – Mediterranean Intermittent River Management.
- Cover, M. R. et al. 2015. Life History, Burrowing Behavior, and Distribution of *Neohermes filicornis* (Megaloptera: Corydalidae), a Long-Lived Aquatic Insect in Intermittent Streams. - *wnan* 75: 474–490.
- Datry, T. 2012. Benthic and hyporheic invertebrate assemblages along a flow intermittence gradient: effects of duration of dry events. - *Freshwater Biology* 57: 563–574.
- Datry, T. et al. 2016a. Determinants of local and regional communities in intermittent and perennial headwaters of the Bolivian Amazon. - *Freshwater Biology* 61: 1335–1349.

- Datry, T. et al. 2016b. Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. - *Oikos* 125: 149–159.
- Datry, T. et al. 2017. Context-dependent resistance of freshwater invertebrate communities to drying. - *Ecol Evol* 7: 3201–3211.
- Douglas, D. H. 2006. Least-cost Path in GIS Using an Accumulated Cost Surface and Slope Lines. - *Cartographica: The International Journal for Geographic Information and Geovisualization* in press.
- EC (European Commission) 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 Establishing a Framework for Community Action in the Field of Water Policy.
- Fagan, W. F. 2002. Connectivity, Fragmentation, and Extinction Risk in Dendritic Metapopulations. - *Ecology* 83: 3243–3249.
- Finn, D. S. et al. 2011. Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. - *JNBS* 30: 963–980.
- Gómez-Rodríguez, C. et al. 2010. Inter-annual variability in amphibian assemblages: implications for diversity assessment and conservation. - *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20: 668–677.
- Grant, E. H. C. et al. 2007. Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. - *Ecology Letters* 10: 165–175.
- Grönroos, M. et al. 2013. Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. - *Ecol Evol* 3: 4473–4487.
- Heino, J. et al. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. - *Freshw Biol* 60: 845–869.
- Hermoso, V. et al. 2013. Prioritizing refugia for freshwater biodiversity conservation in highly seasonal ecosystems. - *Diversity and Distributions* 19: 1031–1042.
- Hughes, J. M. 2007. Constraints on recovery: using molecular methods to study connectivity of aquatic biota in rivers and streams. - *Freshwater Biology* 52: 616–631.
- Hughes, J. M. et al. 2009. Genes in Streams: Using DNA to Understand the Movement of Freshwater Fauna and Their Riverine Habitat. - *BioScience* 59: 573–583.
- Kärnä, O.-M. et al. 2015. Inferring the effects of potential dispersal routes on the metacommunity structure of stream insects: as the crow flies, as the fish swims or as the fox runs? - *J Anim Ecol* 84: 1342–1353.
- Kong, H. et al. 2017. Spatio-temporal variation of fish taxonomic composition in a South-East Asian flood-pulse system. - *PLOS ONE* 12: e0174582.

- Legendre, P. and Legendre, L. 2012. Numerical Ecology, Volume 24 - 3rd Edition.
- Legendre, P. and De Cáceres, M. 2013. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. - *Ecol Lett* 16: 951–963.
- Leigh, C. et al. 2016. Invertebrate assemblage responses and the dual roles of resistance and resilience to drying in intermittent rivers. - *Aquat Sci* 78: 291–301.
- Leigh, C. et al. 2019. Drought alters the functional stability of stream invertebrate communities through time. - *Journal of Biogeography* in press.
- Lytle, D. A. and Poff, N. L. 2004. Adaptation to natural flow regimes. - *Trends Ecol. Evol.* (Amst.) 19: 94–100.
- Macneale, K. H. et al. 2005. Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors. - *Freshwater Biology* 50: 1117–1130.
- Malmqvist, B. 2002. Aquatic invertebrates in riverine landscapes. - *Freshwater Biology* 47: 679–694.
- Manel, S. et al. 2010. Perspectives on the use of landscape genetics to detect genetic adaptive variation in the field. - *Mol. Ecol.* 19: 3760–3772.
- Matthews, W. J. 1998. Patterns in Freshwater Fish Ecology. - Springer US
- McRae, B. H. 2006. Isolation by Resistance. - *Evolution* 60: 1551–1561.
- Morrissey, M. B. and de Kerckhove, D. T. 2009. The maintenance of genetic variation due to asymmetric gene flow in dendritic metapopulations. - *Am. Nat.* 174: 875–889.
- Muneepeerakul, R. et al. 2008. Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi–Missouri basin. - *Nature* 453: 220–222.
- Padial, A. A. et al. 2014. Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. - *PLOS ONE* 9: e111227.
- Pařil, P. et al. 2019. An unexpected source of invertebrate community recovery in intermittent streams from a humid continental climate. - *Freshwater Biology* in press.
- Paz-Vinas, I. and Blanchet, S. 2015. Dendritic connectivity shapes spatial patterns of genetic diversity: a simulation-based study. - *J. Evol. Biol.* 28: 986–994.
- Prat, N. et al. 2014. The Mirage Toolbox: An Integrated Assessment Tool for Temporary Streams. - *River Research and Applications* 30: 1318–1334.
- Presley, S. J. et al. 2012. Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. - *Global Ecology and Biogeography* 21: 968–976.

- Prunier, J. G. et al. 2018. The relative contribution of river network structure and anthropogenic stressors to spatial patterns of genetic diversity in two freshwater fishes: A multiple-stressors approach. - *Freshwater Biology* 63: 6–21.
- Rader, R. B. et al. 2019. Connectivity of two species with contrasting dispersal abilities: a test of the isolated tributary hypothesis. - *Freshwater Science* 38: 142–155.
- Razeng, E. et al. 2016. A potential role for overland dispersal in shaping aquatic invertebrate communities in arid regions. - *Freshwater Biology* 61: 745–757.
- Sály, P. and Erős, T. 2016. Effect of field sampling design on variation partitioning in a dendritic stream network. - *Ecological Complexity* 28: 187–199.
- Sánchez-Montoya, M. M. et al. 2008. Defining criteria to select reference sites in Mediterranean streams. - *Hydrobiologia* 619: 39.
- Sarremejane, R. et al. 2017. Do metacommunities vary through time? Intermittent rivers as model systems. - *Journal of Biogeography* 44: 2752–2763.
- Schneck, F. et al. 2017. Effects of a natural flood disturbance on species richness and beta diversity of stream benthic diatom communities. - *Aquat Ecol* 51: 557–569.
- Seymour, M. and Altermatt, F. 2014. Active colonization dynamics and diversity patterns are influenced by dendritic network connectivity and species interactions. - *Ecology and Evolution* 4: 1243–1254.
- Simões, N. R. et al. 2013. Floods control the influence of environmental gradients on the diversity of zooplankton communities in a neotropical floodplain. - *Aquat Sci* 75: 607–617.
- Slarkin, M. 1985. Gene Flow in Natural Populations. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 393–430.
- Storfer, A. et al. 2010. Landscape genetics: where are we now? - *Molecular Ecology* 19: 3496–3514.
- Stubbington, R. and Datry, T. 2013. The macroinvertebrate seedbank promotes community persistence in temporary rivers across climate zones. - *Freshwater Biology* 58: 1202–1220.
- Stubbington, R. et al. 2017. Chapter 4.3 - The Biota of Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: Aquatic Invertebrates. - In: Datry, T. et al. (eds), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams*. Academic Press, pp. 217–243.
- Stubbington, R. et al. 2018. Biomonitoring of intermittent rivers and ephemeral streams in Europe: Current practice and priorities to enhance ecological status assessments. - *Sci. Total Environ.* 618: 1096–1113.
- Tonkin, J. D. et al. 2017. Seasonality and predictability shape temporal species diversity. - *Ecology* 98: 1201–1216.

- Tonkin, J. D. et al. 2018a. The role of dispersal in river network metacommunities: Patterns, processes, and pathways. - *Freshw Biol* 63: 141–163.
- Tonkin, J. D. et al. 2018b. Do latitudinal gradients exist in New Zealand stream invertebrate metacommunities? - *PeerJ* 6: e4898.
- TRivers 2014. Life TRivers: Implementing the Water Framework Directive to Temporary Rivers – LIFE13/ENV.
- Viana, D. S. and Chase, J. M. 2019. Spatial scale modulates the inference of metacommunity assembly processes. - *Ecology* 100: e02576.
- Whiterod, N. S. et al. 2015. Spatial and temporal variability in fish community structure in Mediterranean climate temporary streams. - *Fundamental and Applied Limnology*: 135–150.
- Wilcox, K. R. et al. 2017. Asynchrony among local communities stabilises ecosystem function of metacommunities. - *Ecology Letters* 20: 1534–1545.
- Zeller, K. et al. 2012. Estimating landscape resistance to movement: A review. - *Landscape Ecology in Review*
- Zickovich, J. M. and Bohonak, A. J. 2007. Dispersal ability and genetic structure in aquatic invertebrates: a comparative study in southern California streams and reservoirs. - *Freshwater Biology* 52: 1982–1996.

Annexes

Correction des tests de Mantel avec une méthode de randomisation spatialement contrainte

Julie Crabot¹, Sylvie Clappe², Stéphane Dray² & Thibault Datry¹

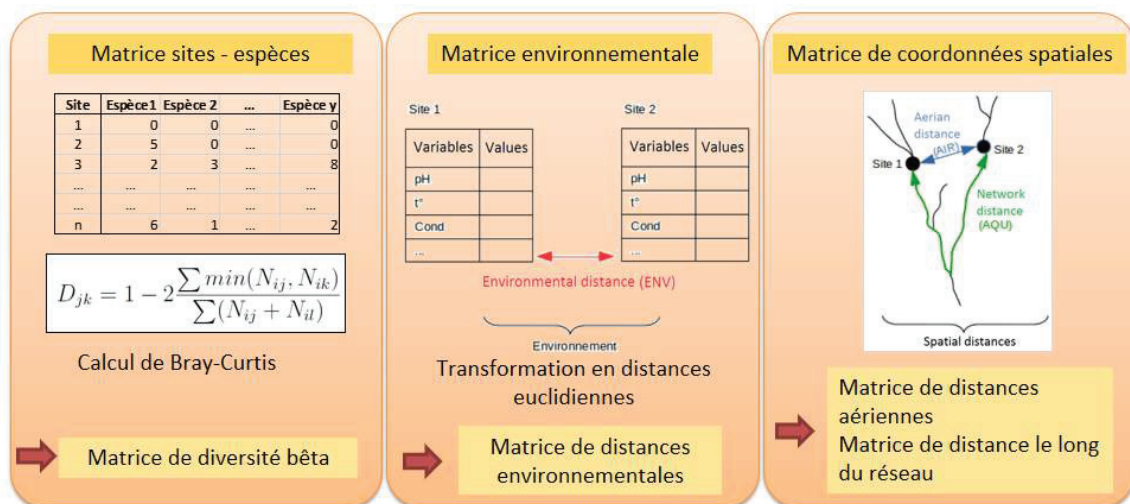
¹ IRSTEA, UR-MALY, centre de Lyon-Villeurbanne, 5 rue de la Doua CS 20244, 69625 3
VILLEURBANNE Cedex, France. 4

² Université Lyon 1, CNRS, UMR5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, F-5 69622
Villeurbanne, France

Annexe : Correction de l'autocorrélation spatiale de l'environnement dans l'analyse des mécanismes structurants les communautés

1. Résumé étendu

Dans l'étude des milieux fragmentés, l'identification du rôle relatif de la sélection d'habitat et des processus de dispersion sur l'organisation des communautés et des métacommunautés repose souvent sur l'utilisation de tests de Mantel (Jones et al. 2006, Moritz et al. 2013, dos Santos et al. 2015). Dans ce test, les différences de composition des communautés, de variables environnementales et parfois de localisation dans l'espace sont calculées pour chaque paire de sites (.1. Exemple de calcul des matrices de distance à partir de données brutes.. Puis, un coefficient de corrélation linéaire est calculé pour évaluer si les distances environnementales et/ou spatiales sont corrélées à la dissimilarité de composition des communautés, ce qui est ensuite interprété en terme de processus écologiques. La significativité de ce coefficient est testée en permutant les lignes d'une des deux matrices de distance considérées, et en recalculant des coefficients de corrélation avec la deuxième matrice (non permutée) : le coefficient de corrélation observé est jugé significatif au seuil de 5% s'il est supérieur aux coefficients de corrélation obtenus aléatoirement dans 95% des cas.



.1. Exemple de calcul des matrices de distance à partir de données brutes.

Toutefois, l'autocorrélation spatiale est souvent un problème majeur dans l'analyse de matrices de distance en écologie des communautés (Legendre and Fortin 2010, Meirmans 2012). En

effet, le calcul et le test statistique d'un coefficient de corrélation entre deux matrices de distance repose sur l'hypothèse que ces matrices sont indépendantes (Sokal and Oden 1978), or la présence d'autocorrélation spatiale dans les données viole cette hypothèse (Legendre and Legendre 1998, Diniz-Filho et al. 2003). Cela conduit à une surestimation de la corrélation entre les variables (Cliff and Ord 1981) et il a été prouvé que les tests de Mantel sont fortement affectés par ce biais (Oden and Sokal 1992, Guillot and Rousset 2013, Legendre et al. 2015). Un autre test, le test partiel de Mantel, avait même été développé pour prendre en compte la corrélation possible entre une matrice de distances environnementales et une matrice de distances spatiales (Smouse et al. 1986). Il a cependant été démontré que ces tests échouent également à prendre efficacement en compte l'autocorrélation spatiale (Guillot and Rousset 2013). Ils ont trouvé que le biais du test reposait sur la méthode de permutation des lignes pour évaluer la significativité du coefficient de corrélation. En permutant les lignes d'une matrice de distances, cela brisait les dépendances spatiales qu'il pouvait y avoir entre les paires de site.

Afin de résoudre ce problème, nous proposons dans ce chapitre d'utiliser une nouvelle méthode de randomisation qui n'implique pas de permuter les lignes d'une matrice de distances pour tester le coefficient de corrélation du test de Mantel. Cette méthode s'appelle la randomisation spectrale de Moran (Moran Spectral Randomization, MSR ; Wagner and Dray 2015). Si l'on considère un environnement donné, il est possible qu'il présente différentes structures spatiales superposées à plusieurs échelles (par exemple une zone climatique, un massif géologique, ou des variables très locales comme l'ombre au sol de la végétation). La première étape de notre méthode est de décomposer la structure spatiale de l'environnement en plusieurs signaux représentés par des Moran Eigenvector Maps (MEM ; Dray et al. 2012). Chaque MEM explique une proportion de la structure multi-échelle de l'environnement (Figure 3.2).

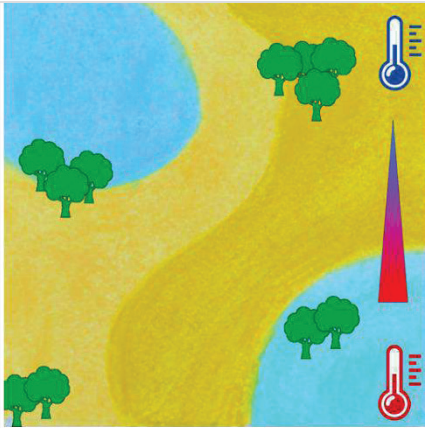
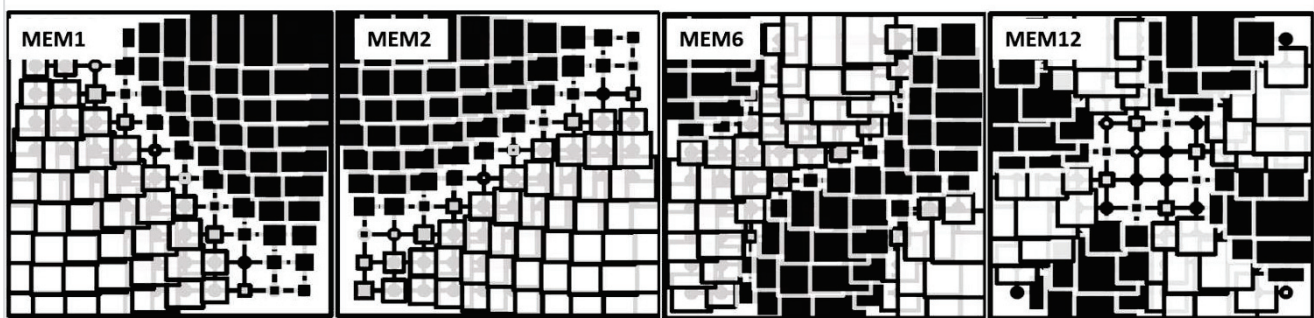


Figure 3.2. Exemple d'un environnement structuré à différentes échelles spatiales avec un climat froid au Nord et chaud au Sud, des massifs géologiques contrastés et quelques bosquets inégalement répartis dans le paysage (ci-contre). En effectuant des mesures de température, de pH du sol et de couverture végétale, selon un plan d'échantillonnage régulier avec une centaine de sites répartis sur le territoire, les MEMs ci-dessous pourraient se trouver parmi les MEMs expliquant significativement la distribution des variables environnementales. La combinaison des MEM1 et MEM2 serait liée au climat structurant à large échelle, la MEM6 pourrait être liée à des différences de pH sur les différents massifs géologiques tandis que la MEM12 serait liée à la position des bosquets à plus petite échelle. Les carrés d'une même couleur sont similaires entre eux.



Puis, avec la MSR, on génère une nouvelle matrice aléatoire qui doit présenter le même niveau global d'autocorrélation spatiale et dont la structure spatiale se décompose avec les mêmes MEMs que l'environnement original. La MSR permet ainsi de randomiser une matrice tout en conservant sa structure spatiale. Elle peut être conduite sur de petits échantillons et pour des plans d'échantillonnage réguliers ou irréguliers. Une fois obtenu un certain nombre de répliques MSR de l'environnement, on construit pour chaque réplique la matrice de distance correspondante, puis on calcule le coefficient de corrélation linéaire entre cette matrice de distance et la matrice d'intérêt (par exemple la diversité bêta des communautés). La moyenne de ces coefficients représente le biais dû à l'autocorrélation spatiale, c'est-à-dire la surestimation de la corrélation entre les deux matrices de départ (par exemple entre la diversité bêta et la matrice de distance environnementale). Il suffit de retrancher ce nombre au coefficient de corrélation observé initialement pour obtenir le coefficient non biaisé.

Pour évaluer l'efficacité de notre méthode, nous avons simulé deux matrices X et Y présentant chacune de l'autocorrélation spatiale mais n'étant pas corrélées entre elles. Puis une matrice de distance était construite à partir de X et une autre à partir de Y. Un test de Mantel, un test de Mantel partiel, et l'approche MSR Mantel étaient alors testées. Nous avons reproduit ce schéma

avec différents cas de figure en faisant varier le nombre de variables présentes dans chaque matrice, le nombre d'échantillons total et le type d'échantillonnage (plan régulier ou irrégulier). Puis, pour vérifier que l'approche MSR Mantel parvenait à détecter une relation si X et Y sont effectivement corrélées, nous avons recommencé les simulations mais en générant X de façon à être corrélée à Y. Les résultats ont confirmé le biais que présentent le test de Mantel et le Mantel partiel en présence d'autocorrélation spatiale: même lorsque X et Y n'étaient pas corrélés, ils détectaient une corrélation significative d'autant plus forte que X et Y étaient fortement structurés dans l'espace. L'approche MSR Mantel en revanche a efficacement corrigé ce biais et le coefficient de corrélation n'était pas surestimé. De plus, lorsque les matrices présentaient effectivement une certaine corrélation, l'approche l'a significativement détectée, indiquant une méthode robuste qui ne perd pas en puissance statistique. L'approche MSR Mantel a été efficace dans tous les cas de figure envisagés.

De tels résultats pourraient avoir des implications dans les analyses de métacommunautés, l'autocorrélation spatiale ayant potentiellement mené à une surestimation du rôle de la sélection d'habitat dans la structure des communautés. Les nombreux utilisateurs des tests de Mantel auront désormais une alternative similaire pour s'affranchir de ce biais. Par ailleurs, quoique ce résumé étendu présente des exemples d'applications à l'écologie des communautés, les possibilités d'application sont plus larges, les tests de Mantel étant par exemple beaucoup utilisés en génétique également.

2. Summary

1. Mantel tests are widely used in ecology to assess the significance of the relationship between two distance matrices computed between pairs of samples. However recent studies demonstrated that the presence of spatial autocorrelation in both distance matrices induced inflations of parameter estimates and type I error rates. These results also hold for partial Mantel test which is supposed to control for the spatial structures.

2. To address the issue of spatial autocorrelation in testing the Mantel statistic, we developed a new procedure based on spatially-constrained randomizations using Moran Spectral Randomization. A simulation study was conducted to assess the performance of this new procedure. Different scenarios were considered by manipulating the number of variables, the number of samples, the regularity of the sampling design and the level of spatial autocorrelation.

3. As identified by previous studies, we found that Mantel statistic and its associated type I error rate are inflated in simple and partial Mantel tests when both distances matrices are spatially structured. We showed that these biases increased with the number of variables, decreased with the number of samples, and were slightly lower for regular than irregular sampling. The new procedure succeeded in correcting the spurious inflations of the parameter estimates and type I error rates in any of the presented scenarios.

4. Our results suggest that studies from several fields (e.g., genetic or community ecology) could have been overestimating the relationship between two distances matrices when both presented spatial autocorrelation. We proposed an alternative solution applicable in every field to correctly compute Mantel statistic with a fair type I error rate.

Résumé

1. Les tests de Mantel sont couramment utilisés en écologie pour évaluer la significativité de la relation entre deux matrices de distances calculées entre paires d'échantillons. Des études récentes montrent cependant que la présence d'autocorrélation spatiale dans les deux matrices de distance induit une inflation des estimations des paramètres et de l'erreur de type I. Ces résultats sont également valables pour le test de Mantel partiel pourtant supposé contrôler les structures spatiales.

2. Afin de résoudre le problème d'autocorrélation spatiale dans le test de la statistique de Mantel, nous avons développé une nouvelle procédure fondée sur des randomisations spatialement contraintes en utilisant la randomisation spectrale de Moran (Moran Spectral Randomization, MSR). Une étude de simulation a été réalisée pour évaluer la performance de

cette nouvelle procédure. Différents scénarios ont été considérés en modifiant le nombre de variables, le nombre d'échantillons, la régularité du plan d'échantillonnage et le niveau d'autocorrélation spatiale.

3. Comme identifié dans de précédentes études, nous avons trouvé que la statistique de Mantel et l'erreur de type I associée sont trop élevées avec le test de Mantel simple et le test de Mantel partiel lorsque les deux matrices de distance sont structurées spatialement. Nous avons montré que ces biais augmentaient avec le nombre de variables, diminuaient avec le nombre d'échantillons et étaient légèrement plus bas pour un plan d'échantillonnage régulier qu'irrégulier. La nouvelle procédure a réussi à corriger les inflations incorrectes des estimations des paramètres et de l'erreur type I dans chaque scénario présenté.

4. Nos résultats suggèrent que des études de différents champs (tels que la génétique ou l'écologie des communautés) pourraient avoir surestimé la relation entre deux matrices de distances lorsque celles-ci présentaient de l'autocorrélation spatiale. Nous avons proposé une solution alternative applicable à tous les domaines pour calculer correctement la statistique de Mantel avec une erreur de type I raisonnable.

3. Introduction

The Mantel test is a well-known statistical procedure pertaining to the distance decay relationships framework (Nekola & White 1999) which assesses the correlation between two distance matrices computed between pairs of samples and evaluates its significance using random permutations (Mantel 1967). Although criticized in the literature concerning its assumption of a linear relationship between the two distance matrices, the formulation of its null hypothesis and the interpretation of its statistic which are not as trivial as with raw data (Legendre, Fortin & Borcard 2015), this test is still widely used by ecologists from different fields. For instance in community ecology, Mantel test is often used to disentangle the roles of habitat selection and dispersal processes on community and metacommunity organisation (Jones *et al.* 2006; Moritz *et al.* 2013; dos Santos *et al.* 2015). In molecular ecology, Mantel test is routinely used to test the link between two matrices of phenotypic (resp. genetic) distances measured on individuals or populations (Storfer *et al.* 2010; Shafer & Wolf 2013; Richardson *et al.* 2016).

When distance matrices are computed on samples located in space, a major problem lies in the possible presence of spatial autocorrelation (Legendre & Fortin 2010; Meirmans 2012). Spatial autocorrelation is a well-known problem in statistical ecology (Sokal & Oden 1978) as it

violates the assumption of data independence required in many statistical methods (Legendre & Legendre 2012; Diniz-Filho, Bini & Hawkins 2003). As such, it induces an inflation of type I error rate, i.e. rejecting the null hypothesis too often (Cliff & Ord 1981). Mantel tests have been shown to be strongly affected by spatial autocorrelation when present in both distance matrices (Oden & Sokal 1992; Guillot & Rousset 2013; Legendre, Fortin & Borcard 2015). As such, the partial Mantel test was developed (Smouse, Long & Sokal 1986) to control for spatial structures when testing the link between the two distance matrices of interest.

However, through a deep investigation of simple and partial Mantel tests, Guillot & Rousset (2013) showed that partial Mantel test was unable to correct for the effect of spatial autocorrelation and that both tests presented inflated type I error rates. The problem lies in the random permutation procedure which breaks the potential dependencies between distance matrices (as expected by the null hypothesis) but also their inherent autocorrelation structures (Guillot & Rousset 2013). To solve this issue, Guillot & Rousset (2013) mentioned different alternatives including shift permutations (Upton & Fingleton 1985). This type of permutation allows randomizing the data to break the link between the two distance matrices, while preserving their individual spatial structures so that they are taken into account in the testing procedure. Nevertheless, shift permutations can only be applied when samples originate from a regular grid, whereas many empirical studies implement irregular samplings for practical reasons. Following this idea, we propose here another strategy using Moran Spectral Randomization (MSR, Wagner & Dray 2015). This spatially-constrained randomization procedure initially developed in the simple case of bivariate correlation, allows generating random replicates that preserve the original spatial structures of the data while breaking their correlations. Contrary to shift permutations, this procedure can be applied to regular or irregular samplings.

In this paper, we first performed a simulation study to illustrate how simple and partial Mantel tests can be affected by spatial autocorrelation. Second, we proposed and evaluated a new approach based on MSR to improve the testing and computing of the Mantel statistic in the presence of spatial autocorrelation.

4. Materials and Methods

Simple and partial Mantel tests

The Mantel test considers two n -by- n symmetric matrices \mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y containing pairwise distances among n samples. If original data consist in raw data stored in tables \mathbf{X} and \mathbf{Y} (i.e.,

samples by variables), they should be transformed in distance matrices \mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y prior to the computation of the Mantel statistic.

The observed Mantel statistic (r_{M-obs}) is defined as the sum of cross products between both distance matrices \mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y :

$$r_{M-obs} = \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n \mathbf{D}_{X_{ij}} \mathbf{D}_{Y_{ij}} \quad (1)$$

Partial Mantel test, introduced by Smouse, Long & Sokal (1986), is widely used in ecology to control for spatial autocorrelation present in the data. The test considers \mathbf{D}_X , \mathbf{D}_Y , and an additional distance matrix \mathbf{D}_Z which can be derived from a raw data table \mathbf{Z} . To control for spatial structure, \mathbf{Z} generally contains geographical coordinates so that \mathbf{D}_Z represents the geographical distances between samples. Partial Mantel test is based on the correlation coefficient between \mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y while controlling for the effect of the third matrix \mathbf{D}_Z .

The significance of simple and partial Mantel tests is assessed with a permutation procedure. The two matrices (\mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y , or equivalently \mathbf{X} and \mathbf{Y} if \mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y are obtained from raw data) are permuted independently (i.e., rows and columns are permuted in the same manner for distance matrices; only rows for raw data) and the Mantel statistic is recomputed. This permutation procedure is repeated n_{RND} times (e.g., $n_{RND} = 999$) to obtain the distribution of the Mantel statistic under the null hypothesis. Note that permuting both matrices is not required as this distribution can be obtained by permuting only one matrix (\mathbf{D}_X or \mathbf{D}_Y). The observed value of the statistic r_{M-obs} is then compared to this distribution to assess its significance. The null hypothesis H_0 associated to this testing procedure states that “*the distances in \mathbf{D}_X are not linearly related to the corresponding distances in \mathbf{D}_Y* ” (Legendre, Fortin & Borcard 2015).

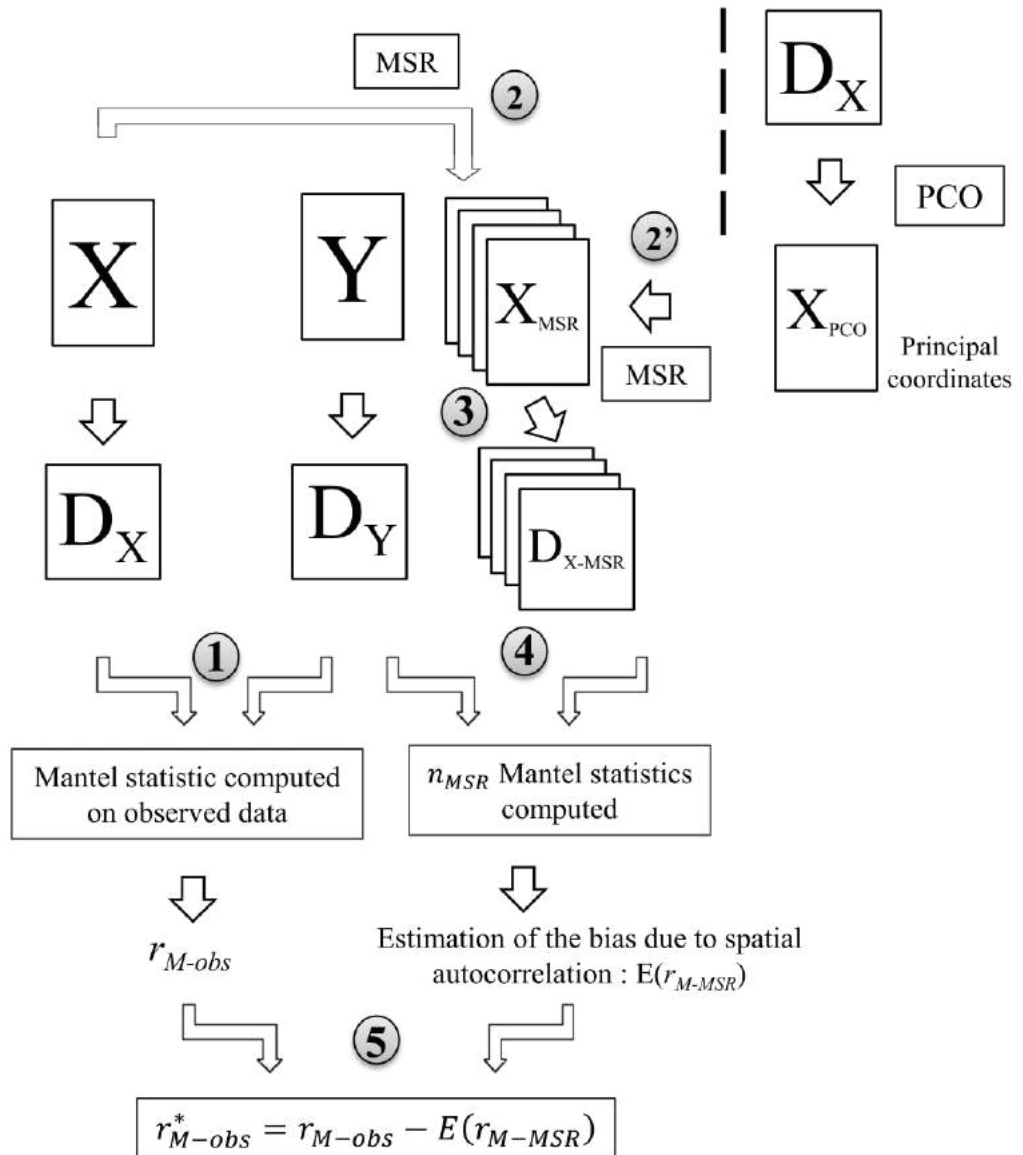


Figure 3.3. Schematic representation of the MSR - Mantel procedure using Moran Spectral Randomization as a spatially-constrained null model. (1) Distance matrices D_X and D_Y are respectively computed from matrices X and Y (case with raw data). The statistic r_{M-obs} is computed between distance matrices D_X and D_Y . (2) If distance matrix D_X originates from raw data matrix X , n_{MSR} replicates X_{MSR} preserving spatial autocorrelation of table X are generated with MSR. (2') If D_X does not originate from raw data, a principal coordinates analysis (PCO) is conducted on D_X and the replicates X_{MSR} are generated by applying MSR on the complete set of principal coordinates. (3) Distance matrices D_{X-MSR} are then computed from the n_{MSR} X_{MSR} replicates. (4) n_{MSR} Mantel statistics are then computed between D_Y and D_{X-MSR} to produce r_{M-MSR} . The expected value $E(r_{M-MSR})$ is an estimate of the bias due to spatial autocorrelation (i.e., expected under H_{0-MSR}). (5) The effect of spatial autocorrelation is removed from r_{M-obs} to obtain the unbiased statistic r_{M-obs}^* .

Overcoming the spatial autocorrelation problem with an alternative randomization procedure

As used in Mantel tests, classical permutation procedures assume implicitly that samples are exchangeable. The presence of spatial autocorrelation induces a kind of pseudo-replication (Hurlbert 1984) leading to a violation of the exchangeability assumption hence an inflation of type I error rates and imprecise parameter estimates. To address the issue of spatial autocorrelation in testing the Mantel statistic, we used the Moran Spectral Randomization (Wagner & Dray 2015) instead of standard permutation procedure. The MSR aims at producing random replicates which preserves the spatial structures of the original variables so that spatial autocorrelation is taken into account in the testing procedure.

Moran Spectral Randomization starts by defining a n -by- n spatial weighting matrix \mathbf{W} . This matrix is a mathematical representation of the geographical layout of the region under study. The spatial weights reflect a priori the absence ($w_{ij} = 0$), presence or intensity ($w_{ij} > 0$) of the spatial relationships between the samples i and j . The doubly-centered matrix \mathbf{W} is diagonalized and we define $\mathbf{\Lambda} = \text{diag}(\lambda_1, \dots, \lambda_{n-1})$ the diagonal matrix of eigenvalues and \mathbf{V} the n -by- $(n-1)$ matrix with associated eigenvectors $\mathbf{v}_1, \dots, \mathbf{v}_{n-1}$ stored as columns. These eigenvectors, named Moran's Eigenvector Maps (MEM) by Dray, Legendre, & Peres-Neto, (2006), are orthogonal and maximize spatial autocorrelation measured by the Moran's index of spatial autocorrelation. If we consider a centered variable \mathbf{x} , the Moran's index of autocorrelation is equal to (Dray 2011):

$$I(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^{n-1} \lambda_i \text{cor}^2(\mathbf{v}_i, \mathbf{x}) \quad (2)$$

with

$$\sum_{i=1}^{n-1} \text{cor}^2(\mathbf{v}_i, \mathbf{x}) = 1 \quad (3)$$

The variable \mathbf{x} can thus be entirely decomposed on the orthogonal basis of MEM as follows:

$$\mathbf{x} = \sum_{i=1}^{n-1} \mathbf{v}_i \text{cor}(\mathbf{v}_i, \mathbf{x}) \quad (4)$$

This decomposition allows to define a scalogram (Dray et al. 2012), depicting the multiscale structure of \mathbf{x} , where each MEM explains a proportion of the variance of \mathbf{x} equal to $\text{cor}^2(\mathbf{v}_i, \mathbf{x})$. In its strictest version, the MSR algorithm aims to find a set of coefficients a_1, \dots, a_{n-1} to define a new variable $\mathbf{x}_{MSR} = \sum_{i=1}^{n-1} a_i \mathbf{v}_i$ with the following additional constraints:

$$I(\mathbf{x}) = I(\mathbf{x}_{MSR}) = \sum_{i=1}^{n-1} \lambda_i a_i^2 \quad (5)$$

$$a_i^2 = cor^2(\mathbf{v}_i, \mathbf{x}) \quad (6)$$

$$\sum_{i=1}^{n-1} a_i^2 = 1 \quad (7)$$

This ensures that the new variable \mathbf{x}_{MSR} (MSR replicate) has the same global level of spatial autocorrelation and multiscale structure than the original variable \mathbf{x} . More details can be found in Wagner & Dray (2015), especially concerning the case of multivariate data.

Applying the MSR procedure to test the Mantel statistic

We considered two cases: (i) if data from \mathbf{D}_X originates from a raw data table \mathbf{X} or (ii) if data have been obtained directly as distances in \mathbf{D}_X . The complete procedure consists in:

Compute the observed Mantel statistic r_{M-obs} between \mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y ;

Build a MSR replicate \mathbf{D}_{X-MSR} of the original distance matrix \mathbf{D}_X :

if data from \mathbf{D}_X originate from a raw data table \mathbf{X} , MSR is applied on \mathbf{X} to produce a random replicate \mathbf{X}_{MSR} . Then, \mathbf{X}_{MSR} is transformed in \mathbf{D}_{X-MSR} using the same computation of distances applied to obtain \mathbf{D}_X from \mathbf{X} .

if data have been obtained directly as distances in \mathbf{D}_X , a principal coordinates analysis (PCO; Torgerson 1958; Gower 1966) is applied on \mathbf{D}_X . MSR is then performed on the complete set of principal coordinates to produce a random replicate \mathbf{X}_{MSR} . Euclidean distances are computed from \mathbf{X}_{MSR} to obtain \mathbf{D}_{X-MSR} .

Compute the Mantel statistic r_{M-MSR} between \mathbf{D}_{X-MSR} and \mathbf{D}_Y .

Repeat n_{MSR} times the steps 2 and 3 (e.g. $n_{MSR} = 999$). The p-value of the test is then simply the number of r_{M-MSR} that are higher or equal to the observed value r_{M-obs} (plus one) divided by $(n_{MSR} + 1)$ in the case of an upper-tailed test.

The value of the observed Mantel statistic can eventually be corrected, to take into account the spurious correlation due to spatial autocorrelation, as follows:

$$r_{M-obs}^* = r_{M-obs} - E(r_{M-MSR}) \quad (8)$$

Where $E(r_{M-MSR})$ is the average of the r_{M-MSR} values and corresponds to the expected value of the Mantel statistic under the null hypothesis H_{0-MSR} stating that “*considering the levels of*

spatial autocorrelation in original data, the distances in \mathbf{D}_X are not linearly related to the corresponding distances in \mathbf{D}_Y ". As such, the MSR procedure allows using a new null hypothesis compared to the Mantel test to take into account spatial autocorrelation by randomizing the original data while preserving their spatial structures. The method is schematically represented in Figure 3.3 and denoted MSR-Mantel in the rest of the paper.

Simulations

To assess the performance of the MSR-Mantel approach to correct for the spurious correlation found in simple and partial Mantel tests, we conducted a simulation study. To evaluate type I error rates and values of the statistics under the null hypothesis, two tables \mathbf{X} and \mathbf{Y} with identical dimensions were independently generated by randomly drawing values from a normal distribution. We considered the measurement of 5 variables for 225 randomly located samples (i.e., irregular sampling design; geographic coordinates are drawn from two independent uniform distributions). Following Dray (2011), variables in \mathbf{X} and \mathbf{Y} were generated spatially autocorrelated using a univariate simultaneous autoregressive model with increasing levels of autocorrelation (autoregressive parameter ρ varying from 0 to 0.8) and a row-standardized spatial weighting matrix defined by a Gabriel graph (\mathbf{W}_{gab}).

We assessed the effect of (i) the level of spatial autocorrelation ($\rho = \{0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8\}$) for 5 variables and 225 samples, (ii) the number of variables by considering 1, 5 and 10 variables for 225 samples in both \mathbf{X} and \mathbf{Y} with $\rho = 0.8$; (iii) the number of samples by generating 100, 225 and 400 samples for 5 variables with $\rho = 0.8$; (iv) the sampling design with 225 samples located on a square grid with rook specification (i.e., regular sampling).

To evaluate power, \mathbf{X} was simulated with the same protocol as above with 5 variables, 225 irregular samples and $\rho = 0.8$. However, \mathbf{Y} was generated as linearly correlated to \mathbf{X} with the following formula:

$$\mathbf{Y} = a\mathbf{X} + (1 - a)\mathbf{N} \quad (9)$$

where a is a real number controlling for the strength of the link between \mathbf{X} and \mathbf{Y} , and \mathbf{N} is a table of non-spatially structured random noise obtained by permuting the rows of \mathbf{X} (this allows to ensure that both \mathbf{X} and \mathbf{N} have the same level of variance). We tested for the strength of the relationship between \mathbf{X} and \mathbf{Y} by varying values of a from 0.1 to 0.5.

To describe space (table \mathbf{Z}) in the partial Mantel tests, we used the geographic coordinates of the sites. Distances matrices were obtained by computing Euclidean distances from tables \mathbf{X} , \mathbf{Y}

and \mathbf{Z} . In these simulations, the MSR procedure was performed using \mathbf{W}_{gab} , i.e. the spatial weighting matrix also used to generate the data. We performed 1000 simulations for each scenario.

In the case of real data sets, an important step of the MSR procedure lies in the definition of the spatial weighting matrix \mathbf{W} . Hence, in a second simulation study, we evaluated the procedure of Bauman et al. (2018) recently developed to select a spatial weighting matrix \mathbf{W} among a set of potential candidates. In the case of MSR, this procedure consists in three main steps (see Bauman et al, 2018 for further details):

Perform two multivariate linear regressions of \mathbf{X} on Moran's Eigenvectors Maps associated to positive and negative eigenvalues, respectively, for each \mathbf{W} candidate. As such, each \mathbf{W} candidate is characterized by two adjusted R^2 with their corresponding p-value (corrected for multiple tests).

Add the significant adjusted R^2 for each \mathbf{W} candidate which is then characterized by a sum of adjusted R^2 .

Select the \mathbf{W} matrix with the highest sum of adjusted R^2 .

In this study, we first reported the effects of a misspecification of \mathbf{W} on MSR performance over 1000 simulations. We generated \mathbf{X} with the spatial weighting matrix \mathbf{W}_{gab} but performed MSR-Mantel with a different spatial weighting matrix \mathbf{W}_{dist} defined as a distance-based graph. In such representation, two samples are connected solely if their geographic distance is inferior to a certain threshold, defined here as the maximum branch length of the minimum spanning tree connecting all samples (i.e., the most parsimonious path connecting all samples, see Legendre and Legendre 2012 for details in neighbor graph definitions). Second, we evaluated the ability of the selection procedure proposed by Bauman et al. (2018) in the context of MSR-Mantel. For this, \mathbf{X} was simulated 1000 times using five different spatial weighting matrices (200 tables \mathbf{X} generated for each definition, see Legendre and Legendre 2012): (i) \mathbf{W}_{gab} , (ii) \mathbf{W}_{dist} , (iii) \mathbf{W}_{mst} obtained from a minimum spanning tree, (iv) \mathbf{W}_{del} defined with a Delaunay triangulation and (v) \mathbf{W}_{rel} obtained from a relative neighborhood graph. We applied the selection procedure considering all the five spatial weighting matrices as candidates and evaluate type I error rates of the MSR-Mantel conducted using the selected spatial weighting matrix. The study on misspecification and selection procedure considered \mathbf{X} and \mathbf{Y} generated as previously with an autoregressive model of parameter $\rho = 0.8$ and with 5 variables and 225 irregular samples.

Statistical analysis

For each pair of distance matrices, we applied simple and partial Mantel tests, and the MSR-Mantel procedure. Using the 1000 simulations, we computed type I error rates corresponding to the proportion of significant relationships identified when \mathbf{X} and \mathbf{Y} are not linked (i.e., false positives). In the cases where \mathbf{X} and \mathbf{Y} are linearly correlated, the proportion of significant relationships represents the power of the test. We used 999 permutations for the simple and partial Mantel tests, and 99 replicates for the MSR procedure to reduce the computation time. Statistical tests and simulations were computed with R software 3.3.2 (R Core Team 2016). Simple and partial Mantel tests were respectively computed with *ade4* (Dray & Dufour 2007) and *vegan* (Oksanen *et al.* 2017) packages. MSR procedure was performed using *adespatial* package (Dray *et al.* 2016). Examples showing how to reproduce the analysis and the selection procedure in R are provided in Appendix 3.5.

5. Results

When \mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y were not correlated (i.e., \mathbf{X} and \mathbf{Y} independently generated), r_{M-obs} was expected to be 0. Simple Mantel test performed well when there was no spatial autocorrelation (the r_{M-obs} are centred on 0 and type I error rate close to 0.05 for $\rho = 0$; Figure 3.4.a). On the contrary, type I error rates and r_{M-obs} were increasingly inflated with higher levels of spatial autocorrelation (Figure 3.4.a) and this bias increased with the number of variables (Figure 3.5a) but decreased with the number of samples (Appendix 3.1.a). Note also that the variance of r_{M-obs} on 1000 simulations increased with the level of spatial autocorrelation (Figure 3.4.a). Likewise, type I error rates and r_{M-obs} presented similar inflations for a regular sampling design (Appendix Appendix 3.2.a, Appendix 3.3.a, Appendix 3.4.a). Worth noting that in the case of regular sampling grids r_{M-obs} was not overestimated and type I error rate presented no inflation for the lowest levels of spatial autocorrelation (Appendix Appendix 3.2.a).

As observed in other studies, partial Mantel tests did not control for the spatial autocorrelation effect: the r_{M-obs} statistic remained overestimated and, although improved, type I error rates were still inflated (Figure 3.4.b). As previously observed for the simple Mantel tests, the number of variables increased r_{M-obs} and type I error rates (Figure 3.5b), and inversely for the number of samples (Appendix 3.1.b). However, worth noting that in the case of regular sampling grids,

even if r_{M-obs} was still overestimated, type I error rates presented lower inflations (Appendix Appendix 3.2.b, Appendix 3.3.b, Appendix 3.4.b).

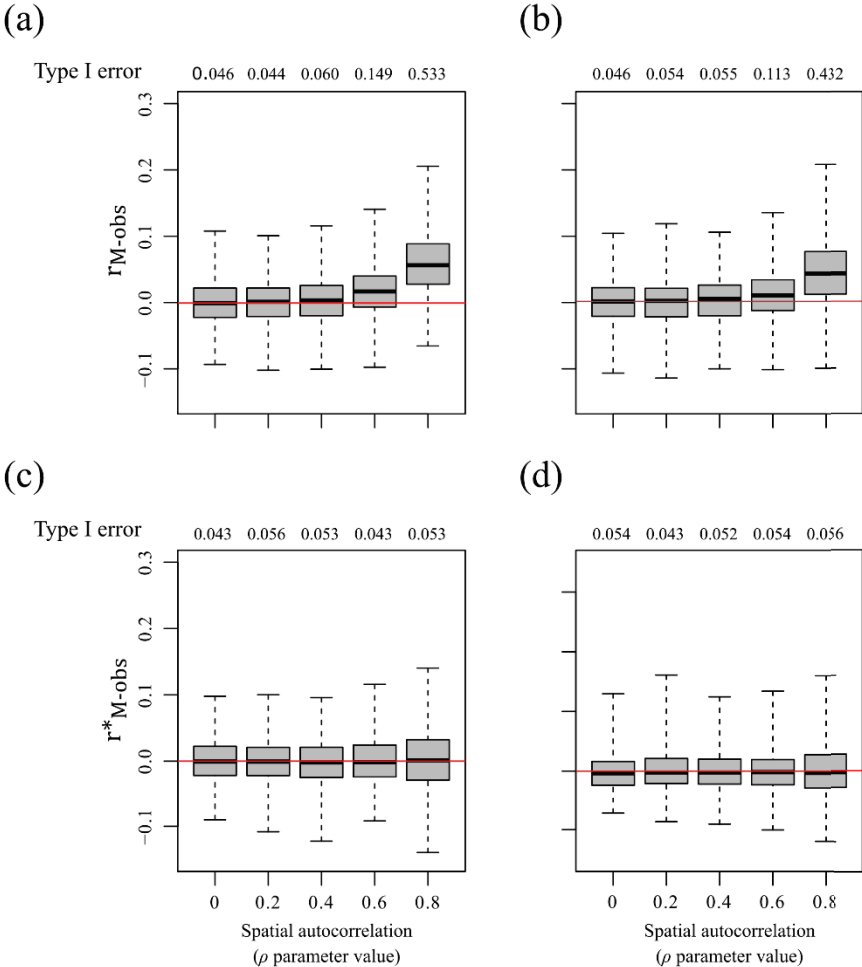


Figure 3.4. **Type I error rates and values of Mantel statistic for simple and partial Mantel tests and MSR-Mantel for irregular sampling.** (a-b) Observed Mantel statistic (r_{M-obs}) and type I error rates for (a) simple, and (b) partial Mantel test. (c-d) Corrected Mantel statistic (r^*_{M-obs}) and type I error rates of MSR-Mantel on (c) raw table \mathbf{X} , or (d) the principal coordinates obtained from a (PCO) on \mathbf{D}_x . \mathbf{X} and \mathbf{Y} contain 5 variables and 225 samples. Both tables present spatial autocorrelation varying from $\rho=0$ to $\rho=0.8$. r_{M-obs} and r^*_{M-obs} are reported with boxes representing the 25, 50 and 75 quartiles, the whiskers are minimum and maximum values. Red line corresponds to $r_M=0$.

The use of the MSR-Mantel fully controlled for inflations due to spatial autocorrelations so that estimates and type I error rates behave as expected (r^*_{M-obs} and type I error rates respectively centred on 0 and 0.05; Figure 3.4.c). Similarly, the procedure succeeded for the various situations considered: increasing number of variables (Figure 3.5c), increasing number of samples (Appendix 3.1.c) and for regular sampling (Appendix Appendix 3.2.c). Moreover, even when conducted on the principal coordinates of \mathbf{D}_x and not on raw data, the use of MSR

procedure successfully controlled for spatial autocorrelation biases (Figure 3.4.d). Note however that our approach did not correct the increase of the variance for high level of spatial autocorrelation (Figure 3.4.c, Appendix Appendix 3.2.c).

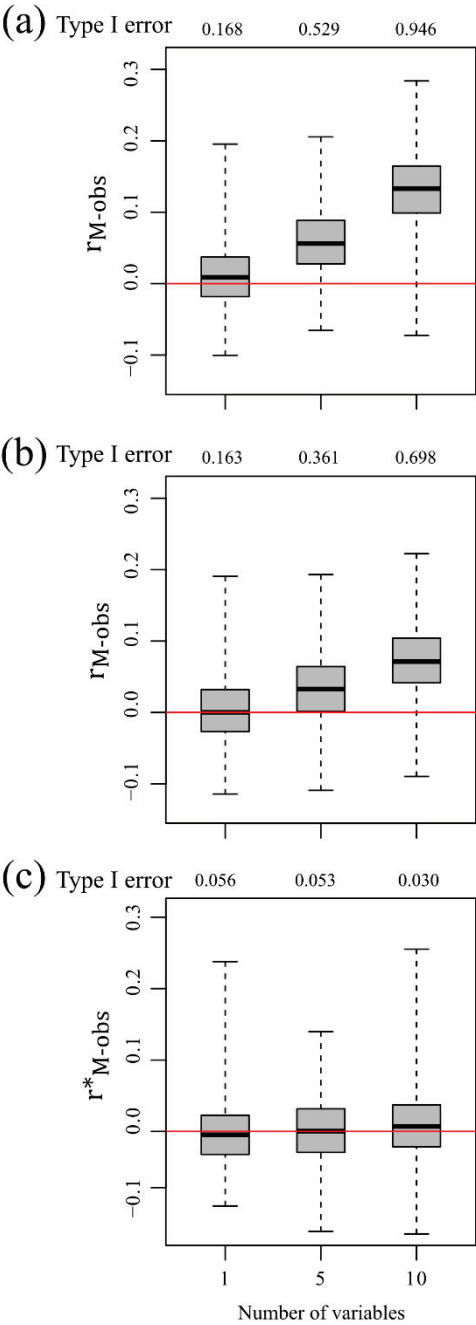


Figure 3.5. Type I error rates and values of Mantel statistic for simple and partial Mantel tests and MSR-Mantel for irregular sampling with increasing number of variables. (a-b) Observed Mantel statistic (r_{M-obs}) and type I error rates for (a) simple, and (b) partial Mantel test. (c) Corrected Mantel statistic (r^*_{M-obs}) and type I error rates of MSR-Mantel on raw table **X**. (a-c) **X** and **Y** contain 225 samples and increasing number of variables: 1, 5 and 10. Both tables present spatial autocorrelation fixed to $\rho=0.8$. r_{M-obs} and r^*_{M-obs} are reported as in Figure 2. Red line corresponds to $r_M=0$.

When \mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y were linearly correlated, the performances of the Mantel tests (simple, partial) and MSR-Mantel were very similar and their power increased with the strength of the correlation between the two matrices (Figure 3.6). These similarities showed that MSR-Mantel did not affect the ability to detect a link between \mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y when present. However, as simple and partial Mantel tests had inflated type I error rates (Figure 3.4.a, b), they should not be used and their power was only given for comparison purposes.

Performing MSR-Mantel with a misspecified spatial weighting matrix (\mathbf{W}_{dist} instead of \mathbf{W}_{gab}) led to an inflated type I error rate (0.115 over 1000 simulations). When the selection procedure developed by Bauman et al. (2018) is applied prior to MSR-Mantel, the type I error rate drops down to 0.049.

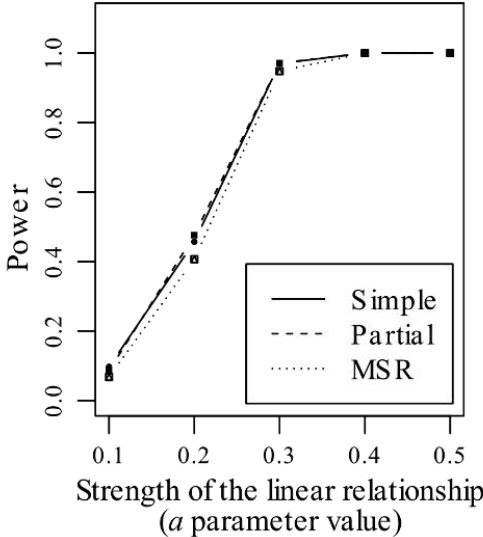


Figure 3.6. **Power of simple and partial Mantel tests and MSR-Mantel for irregular sampling when X and Y are linearly related.** Comparison of the power of simple (solid line) Mantel test, partial (dashed line) Mantel test, and MSR-Mantel (dotted line). X and Y contain 225 samples and 5 variables. Both tables present spatial autocorrelation fixed to $\rho=0.8$. The strength of the linear relationship varied from $\alpha=0.1$ to $\alpha=0.5$.

6. Discussion

In this study, we developed a new procedure based on MSR (Wagner & Dray 2015) to overcome the biases when testing the Mantel statistic when distance matrices \mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y present independent spatial autocorrelations.

As shown previously (Guillot & Rousset 2013), we found that simple Mantel tests performed well in the absence of spatial autocorrelation but that the statistic and associated type I error rates were spuriously inflated as soon as spatial autocorrelation was introduced. Moreover, these inflations increased with the number of variables. This trend was expected as a higher number of independent spatially structured variables in both distance matrices leads to a higher diversity of spatial patterns and thus higher chances to obtain spurious correlations between \mathbf{D}_X and \mathbf{D}_Y . On the contrary, increasing the number of samples reduce the effects of spatial autocorrelation, as such decreasing the detection of spurious correlations. Likewise, partial Mantel tests presented similar inflations of type I error rates and estimations with the same trends relative to the number of variables and samples. However, partial Mantel test biases were lower than for simple Mantel test due to the used of the geographic distance matrix \mathbf{D}_Z to consider space. Worth noting that for high spatial autocorrelation ($\rho = 0.8$), the regular sampling offered a better Type I error even in the case of high number of variables and low number of samples. To sum up, as reported by Guillot & Rousset (2013), we confirmed that partial Mantel tests failed to adequately correct for the effect of spatial autocorrelation observed in Mantel tests.

In contrast, our approach based on MSR procedure provided acceptable levels for type I error rates when distance matrices were independently generated but both spatially autocorrelated. On the other hand, when distances matrices were linearly correlated and spatially structured, our procedure detected the relationship with a high statistical power. This demonstrates the efficiency of our procedure to correct for the spurious correlation induced by spatial autocorrelation, while conserving the ability to detect correlations when present. In addition, our procedure can be applied on regular as well as irregular samplings, commonly used in ecological surveys (e.g. Saito, Soininen, Fonseca-Gessner, & Siqueira, 2015; Tuomisto et al., 2016). Besides, by subtracting the expected value of the Mantel statistic under H_{0-MSR} , our formula provided a correction to the Mantel statistic but does not improve its precision as the variance of the statistic is not transformed. As such, computing standardized effect size (SES, e.g. Gotelli & McCabe 2002) by dividing equation (8) by the standard deviation of MSR

replicates would probably be more adapted to compare the values of the corrected Mantel statistics between studies.

While this new procedure is promising, it has some limitations. MSR-Mantel relies on MSR whose first step is to define a spatial weighting matrix \mathbf{W} . The specification of \mathbf{W} plays an important role in determining the appropriate form of spatial model (e.g., Stakhovych & Bijmolt 2009 in the case of spatial autoregressive models). Hence, its misspecification can greatly influence the performance of our procedure by defining incorrectly the potential spatial dependence between observations. Indeed, we showed that, when \mathbf{W} is misspecified, MSR-Mantel failed to control for the inflation of type I error rates in the presence of spatial autocorrelation. Our results indicate that the selection procedure proposed by Bauman et al. (2018) offers a promising solution to optimize the choice of \mathbf{W} among a set of candidates. Furthermore, the MSR procedure is only able to deal with continuous variables in \mathbf{X} , excluding counts, binary and categorical variables. Moreover, in the case where data have been obtained directly as distances matrices, our procedure based on principal coordinates analysis assumes that data can be represented in a Euclidean space. Hence, further work is required to extend these promising results to other types of variables and non-Euclidean distance matrices. When non-Gaussian response variables are expected, alternative methods based on generalized linear mixed models may be considered. In genetics for instance, Guillot et al. (2014) developed a spatially explicit model that directly consider autocorrelation and Rousset & Ferdy (2014) presented fitting procedures for spatial GLMM providing correct estimate of correlation parameters. However, spatial GLMM are only suitable when raw data are available or when they can be reconstructed from available distance matrices and, as the MSR-Mantel, they can be sensitive to the specification of the spatial model (Duncan, White, & Mengersen, 2017).

Our approach aims to consider spatial autocorrelation when studying the link between two distance matrices. From a theoretical viewpoint, this issue pertains to the necessity to account for nuisance parameters during the analysis of parameters of interest. Raufaste and Rousset (2001) designed a simple simulation model where the objective is to study the effect of an environmental variable on the abundance of a species at location k (x_k) in the presence of migration flows from the two adjacent populations (x_{k+1} and x_{k-1}). They showed that “the partial Mantel test is inadequate in this model because the permutations will not hold constant the (minimal) sufficient statistic for the nuisance parameter under the null hypothesis”. In their model, these statistics are $(\sum_k x_k, \sum_k x_k^2, \sum_k (x_{k+1} + x_{k-1})x_k, \sum_k (x_{k+2} + x_{k-2})x_k)$ and the MSR procedure, by preserving the mean, variance and global level of autocorrelation measured by Moran’s index (Wagner and Dray 2015), holds constant the first three elements, but not the

fourth. However, results showed that type I error rates were controlled in all cases with our simulation design suggesting that the MSR-Mantel procedure seemed quite robust. An alternative is to use the MSR-Mantel procedure in the context of maximized Monte-Carlo (Dufour 2006) so that the distribution of the statistic under the null hypothesis is built for the values of sufficient statistics that maximized the p-value. This ensures that the test is exact.

In conclusion, our results confirmed Guillot & Rousset (2013) findings and suggest that several studies ranging from genetic (e.g. Shafer & Wolf 2013) to community ecology (e.g. Astorga *et al.* 2012) could have wrongly identify an effect when standard or partial Mantel tests were used in the presence of spatial autocorrelation. Spatial autocorrelation is a problem regularly underlined when quantifying the spatial structure of genetic (Manel *et al.* 2010) and community data (Smith & Lundholm 2010; Gilbert & Bennett 2010) and our procedure could solve this issue by providing an alternative distance-based statistical approach.

7. Acknowledgements

This work was supported by Irstea, the French National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture, which funds the PhD of Julie Crabot supervised by Thibault Datry. Simulations were performed using the computing facilities of the CC LBBE/PRABI and Irstea. We thank Julien Neves for the explanations concerning the Maximized Monte-Carlo procedure.

Author contributions

Stephane Dray developed the theory, Stephane Dray and Thibault Datry initiated the project, Julie Crabot and Sylvie Clappe performed the computations, analyzed the data and led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the manuscript development and gave final approval for publication.

8. References

- Astorga, A., Oksanen, J., Luoto, M., Soinen, J., Virtanen, R. & Muotka, T. (2012). Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 365–375.
- Bauman, D., Drouet, T., Fortin, M. J., & Dray, S. (2018). Optimizing the choice of a spatial weighting matrix in eigenvector-based methods. Accepted in *Ecology*.
- Cliff, A.D. & Ord, J.K. (1981). *Spatial Processes: Models & Applications*. Pion.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2003). Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 53–64.
- Dray, S., Blanchet, G., Borcard, D., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., Legendre, P., Madi, N. & Wagner, H.H. (2016). *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*.
- Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, *196*(3–4), 483–493.
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–20.
- Dray, S. (2011). A New Perspective about Moran's Coefficient: Spatial Autocorrelation as a Linear Regression Problem. *Geographical Analysis*, **43**(2), 127–141.
- Dray, S., Péliissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P. R., ... Wagner, H. H. (2012). Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, *82*(3), 257–275.
- Dufour, J.-M. (2006). Monte Carlo tests with nuisance parameters: a general approach to finite-sample inference and nonstandard asymptotics. *Journal of Econometrics*, **133**(2), 443–477.
- Duncan, E. W., White, N. M., & Mengersen, K. (2017). Spatial smoothing in Bayesian models: a comparison of weights matrix specifications and their impact on inference. *International Journal of Health Geographics*, *16*, 47.

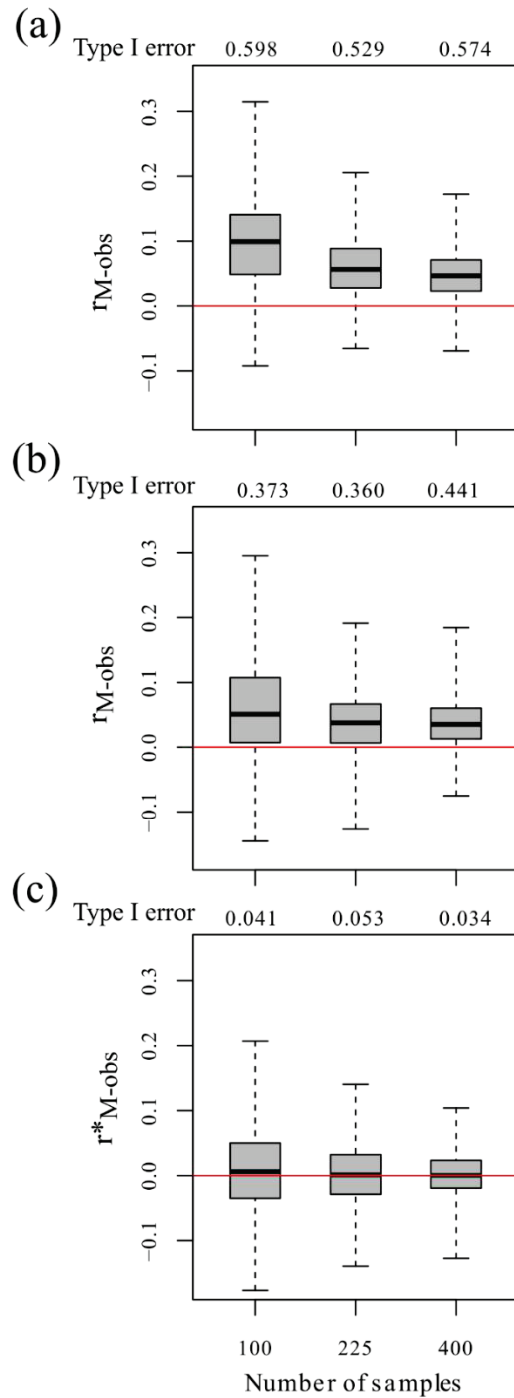
- Gilbert, B. & Bennett, J.R. (2010). Partitioning variation in ecological communities: do the numbers add up? *Journal of Applied Ecology*, **47**, 1071–1082.
- Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. (2002). Species Co-Occurrence: A Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. *Ecology*, **83**, 2091–2096.
- Gower, J.C. (1966). A Q-Technique for the Calculation of Canonical Variates. *Biometrika*, **53**, 588–590.
- Guillot, G. & Rousset, F. (2013). Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 336–344.
- Guillot, G., Vitalis, R., Rouzic, A. le, & Gautier, M. (2014). Detecting correlation between allele frequencies and environmental variables as a signature of selection. A fast computational approach for genome-wide studies. *Spatial Statistics*, **8**, 145–155.
- Hurlbert, S.H. (1984). Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*, **54**, 187–211.
- Jones, M.M., Tuomisto, H., Clark, D.B. & Olivas, P. (2006). Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*, **94**, 181–195.
- Legendre, P. & Fortin, M.-J. (2010). Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular Ecology Resources*, **10**, 831–844.
- Legendre, P., Fortin, M.-J. & Borcard, D. (2015). Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods in Ecology and Evolution*, **6**, 1239–1247.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998). Numerical Ecology, Volume 24 - 2nd Edition.
- Manel, S., Joost, S., Epperson, B.K., Holderegger, R., Storfer, A., Rosenberg, M.S., Scribner, K.T., Bonin, A. & Fortin, M.-J. (2010). Perspectives on the use of landscape genetics to detect genetic adaptive variation in the field. *Molecular Ecology*, **19**, 3760–3772.
- Mantel, N. (1967). The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. *Cancer Research*, **27**, 209–220.

- Meirmans, P.G. (2012). The trouble with isolation by distance. *Molecular Ecology*, **21**, 2839–2846.
- Moritz, C., Meynard, C.N., Devictor, V., Guizien, K., Labrune, C., Guarini, J.-M. & Mouquet, N. (2013). Disentangling the role of connectivity, environmental filtering, and spatial structure on metacommunity dynamics. *Oikos*, **122**, 1401–1410.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, **26**, 867–878.
- Oden, N.L. & Sokal, R.R. (1992). An investigation of three-matrix permutation tests. *Journal of Classification*, **9**, 275–290.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2017). *vegan: Community Ecology Package*.
- Raufaste, N. & Rousset, F. (2016). Are partial Mantel tests adequate? *Evolution*, **55(8)**, 1703–1705.
- R Core Team. (2016). R: The R Project for Statistical Computing. URL <https://www.r-project.org/>
- Richardson, J.L., Brady, S.P., Wang, I.J. & Spear, S.F. (2016). Navigating the pitfalls and promise of landscape genetics. *Molecular Ecology*, **25**, 849–863.
- Rousset, F., & Ferdy, J.-B. (2014). Testing environmental and genetic effects in the presence of spatial autocorrelation. *Ecography*, **37(8)**, 781–790.
- dos Santos, A.S., Saraiva, D.D., Müller, S.C. & Overbeck, G.E. (2015). Interactive effects of environmental filtering predict beta-diversity patterns in a subtropical forest metacommunity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **17**, 96–106.
- Saito, V. S., Soininen, J., Fonseca-Gessner, A. A., & Siqueira, T. (2015). Dispersal traits drive the phylogenetic distance decay of similarity in Neotropical stream metacommunities. *Journal of Biogeography*, *42(11)*, 2101–2111.

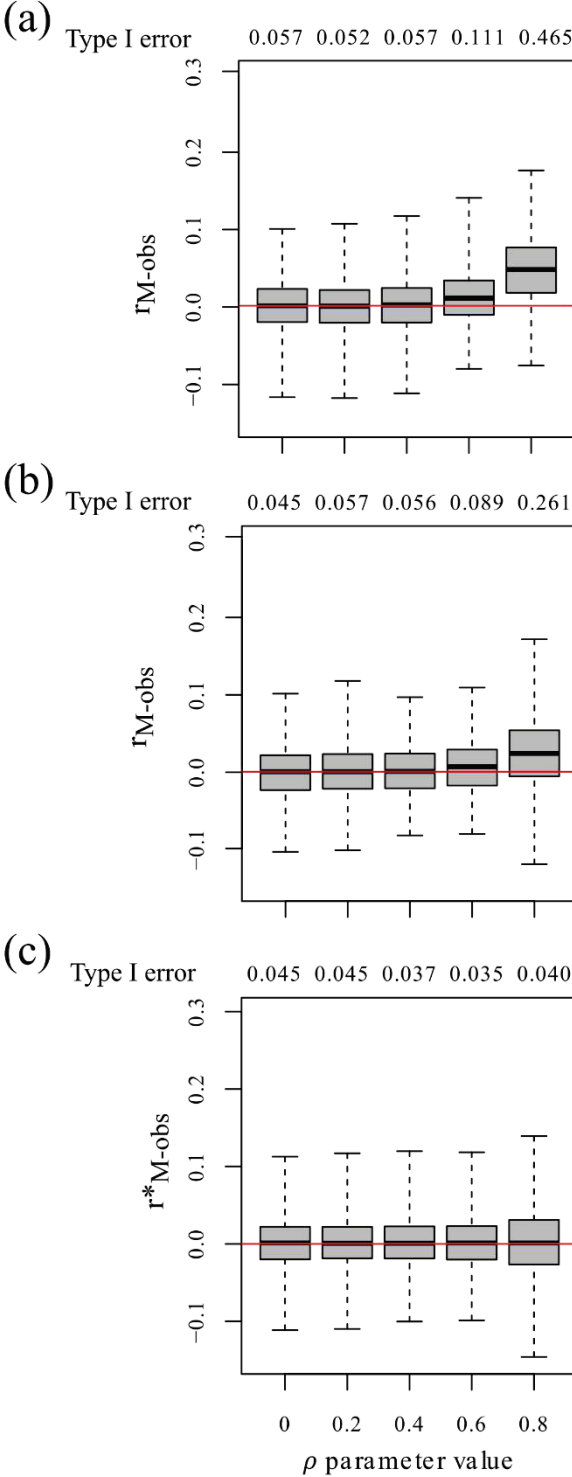
- Shafer, A.B.A. & Wolf, J.B.W. (2013). Widespread evidence for incipient ecological speciation: a meta-analysis of isolation-by-ecology. *Ecology Letters*, **16**, 940–950.
- Smith, T.W. & Lundholm, J.T. (2010). Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, **33**, 648–655.
- Smouse, P.E., Long, J.C. & Sokal, R.R. (1986). Multiple Regression and Correlation Extensions of the Mantel Test of Matrix Correspondence. *Systematic Biology*, **35**, 627–632.
- Sokal, R.R. & Oden, N.L. (1978). Spatial autocorrelation in biology: 1. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society*, **10**, 199–228.
- Stakhovych, S., & Bijmolt, T. H. A. (2009). Specification of spatial models: A simulation study on weights matrices. *Papers in Regional Science*, *88*(2), 389–408.
- Storfer, A., Murphy, M.A., Spear, S.F., Holderegger, R. & Waits, L.P. (2010). Landscape genetics: where are we now? *Molecular Ecology*, **19**, 3496–3514.
- Torgerson, W.S. (1958). *Theory and methods of scaling*. Wiley.
- Tuomisto, H., Moulatlet, G. M., Balslev, H., Emilio, T., Figueiredo, F. O. G., Pedersen, D., & Ruokolainen, K. (2016). A compositional turnover zone of biogeographical magnitude within lowland Amazonia. *Journal of Biogeography*, *43*(12), 2400–2411.
- Upton, G.J.G. & Fingleton, B. (1985). *Spatial Data Analysis by Example: Point pattern and quantitative data*. Wiley.
- Wagner, H.H. & Dray, S. (2015). Generating spatially constrained null models for irregularly spaced data using Moran spectral randomization methods. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**, 1169–1178.

9. Appendix

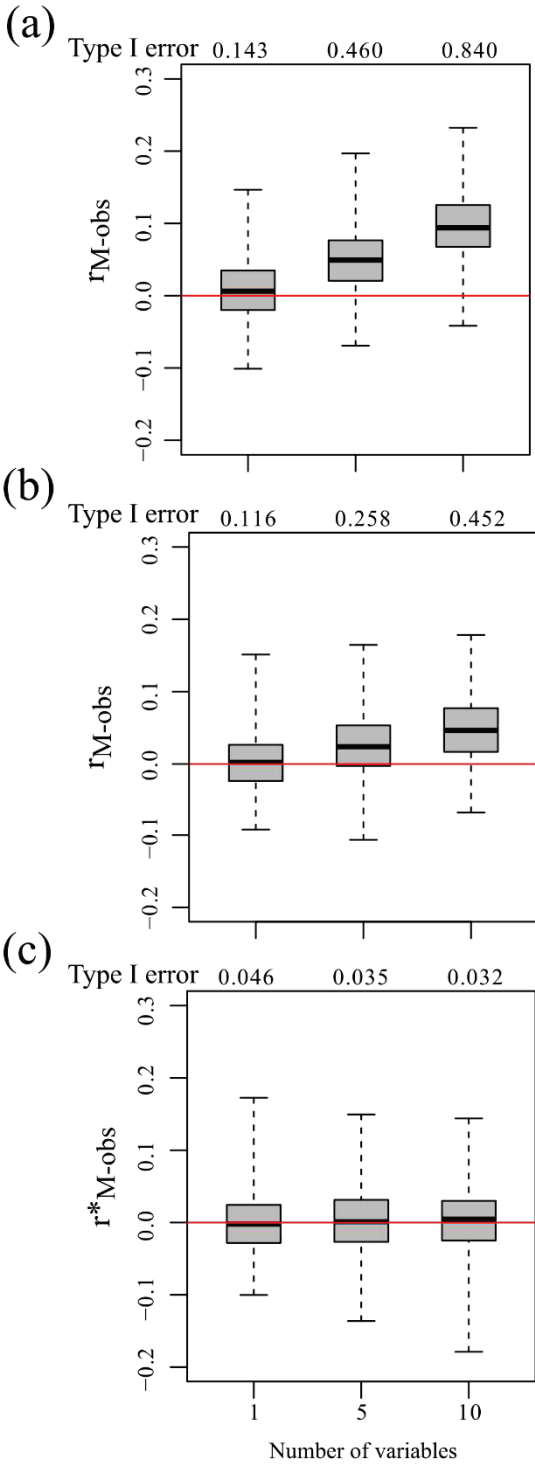
Appendix 3.1. Type I error rates and values of Mantel statistic for simple and partial Mantel tests and MSR-Mantel for irregular sampling with increasing number of samples. (a-b) Observed Mantel statistic r_{M-obs} and type I error rates for (a) simple and (b) partial Mantel test. (c) Corrected Mantel statistic r^*_{M-obs} and type I error rates of MSR-Mantel on raw table **X**. **X** and **Y** contain 5 variables and increasing number of samples: 100, 225 and 400. Both tables present spatial autocorrelation fixed to $\rho = 0.8$. r_{M-obs} and r^*_{M-obs} are reported as in Figure 3.2. Red line corresponds to $r_M = 0$.



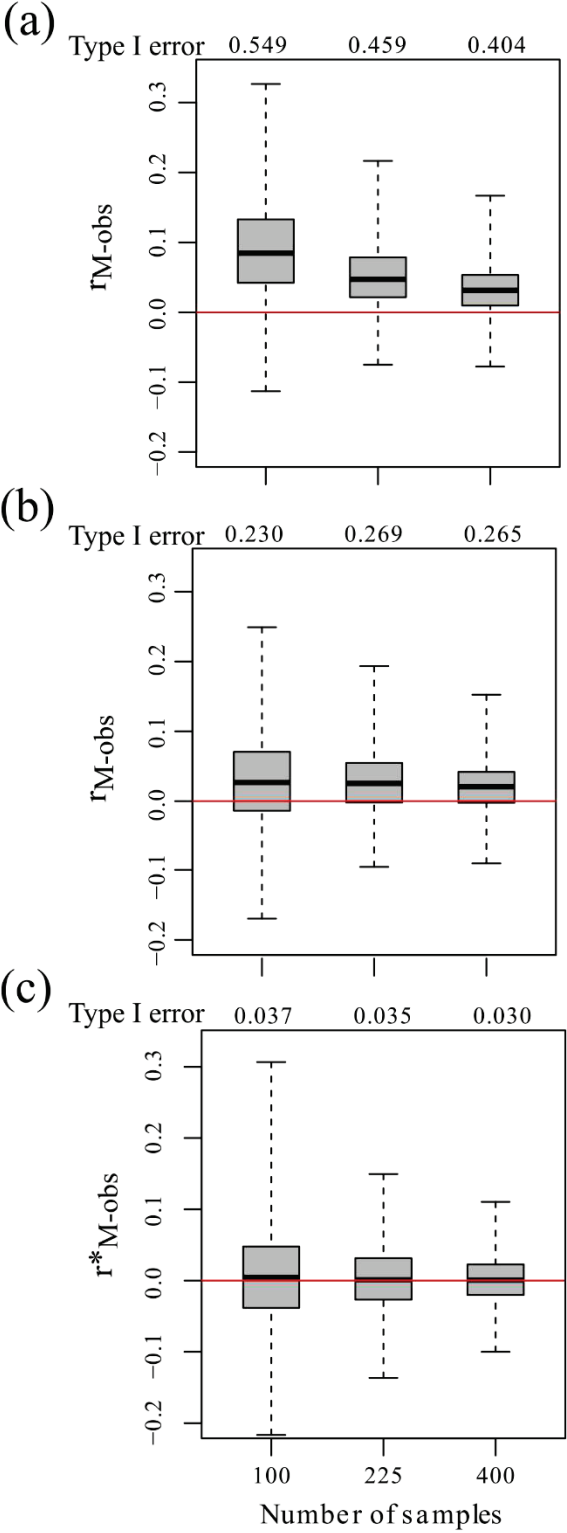
Appendix 3.2. Type I error rates and values of Mantel statistic for simple and partial Mantel tests and MSR-Mantel for a regular sampling. (a-b) Observed Mantel statistic r_{M-obs} and type I error rates for (a) simple and (b) partial Mantel test. (c) Corrected Mantel statistic r^*_{M-obs} and type I error rates of MSR-Mantel on raw table **X**. **X** and **Y** contain 5 variables and 225 samples. Both tables present spatial autocorrelation varying from $\rho = 0$ to $\rho = 0.8$. r_{M-obs} and r^*_{M-obs} are reported as in Figure 3.2. Red line corresponds to $r_M = 0$.



Appendix 3.3. Type I error rates and values of Mantel statistic for simple and partial Mantel tests and MSR-Mantel for regular sampling with increasing number of variables. (a-b) Observed Mantel statistic r_{M-obs} and type I error rates for (a) simple and (b) partial Mantel test. (c) Corrected Mantel statistic r^*_{M-obs} and type I error rates of MSR-Mantel on raw table **X**. **X** and **Y** contain 225 sample s and increasing number of variables: 1, 5 and 10 variables. Both tables present spatial autocorrelation fixed to $\rho = 0.8$. r_{M-obs} and r^*_{M-obs} are reported as in Figure 3.2. Red line corresponds to $r_M = 0$.



Appendix 3.4. Type I error rates and values of Mantel statistic for simple and partial Mantel tests and MSR-Mantel for regular sampling with increasing number of samples. (a-b) Observed Mantel statistic r_{M-obs} and type I error rates for (a) simple and (b) partial Mantel test. (c) Corrected Mantel statistic r^*_{M-obs} and type I error rates of MSR-Mantel on raw table **X**. **X** and **Y** contain 5 variables and increasing number of samples: 100, 225 and 400. Both tables present spatial autocorrelation fixed to $\rho = 0.8$. r_{M-obs} and r^*_{M-obs} are reported as in Figure 3.2. Red line corresponds to $r_M = 0$.



Appendix 3.5. Illustration of the MSR approach applied on Mantel test

This document presents an application of the new spatially-constrained randomization to estimate and test Mantel statistics (MSR-Mantel) developed in Crabot et al. (2018).

First, we illustrate the biases of simple and partial Mantel tests, then we present the MSR-Mantel developed in the paper. We follow the structure of the study by first simulating two matrices (\mathbf{X} and \mathbf{Y}) independently or linearly correlated. Then, Mantel tests (simple and partial) and MSR-Mantel were performed in each case. Note that in the case of MSR-Mantel, MSR was performed on both (i) the principal coordinates obtained from a principal coordinates analysis on the distance matrix or (ii) raw data table \mathbf{X} . Contrary to our study, we illustrate only for irregular sampling.

Data simulation

We begin by simulating the data. First, we defined the number of samples (`nbsamp`), the level of spatial autocorrelation parameter (`autocor`) fixed to 0.8, the number of variables (`nbvar`) contained in tables \mathbf{X} and \mathbf{Y} fixed to 5, and the strength of the linear trend between \mathbf{X} and \mathbf{Y} fixed to 0.5.

```
# Parameters setting
nbsamp <- 225
autocor <- 0.8
nbvar <- 5
a <- 0.5
```

Then, we generate \mathbf{X} and \mathbf{Y} independently (`xind` and `yind`), and linearly correlated (`ycor`) following the equation (3) of the manuscript. We also simulate the spatial matrix \mathbf{W} containing geographical coordinates of samples.

A function `create.autocor` is implemented to generate spatial patterns in the data using an autoregressive model:

```
library(spdep)

## Loading required package: sp
## Loading required package: Matrix

# Function to create spatial autocorrelation
create.autocor <- function(nb, rho = 0.8, nrep = 1000, nvar = 1) {
  lw1 <- nb2listw(nb)
  matInv <- invIrW(lw1, rho)
  alea1 <- matrix(rnorm((nvar) * nrep * length(nb)), nrow = length(nb))
  res <- data.frame(t(matInv %*% alea1))
  res <- split(res, rep(1:nrep, each = nvar))
  res <- lapply(res, t)
  return(res)
}
```

Then simulated data are generated:

```
# Data simulation
set.seed(1)
```



```

xy <- cbind(runif(nbsamp), runif(nbsamp))
nb1 <- graph2nb(gabrielneigh(xy), sym = T)
lw1 <- nb2listw(nb1)

w <- dist(xy)

# X and Y independent
xind <- create.autocor(nb1, rho = autocor, nrep = 1, nvar = nbvar)
yind <- create.autocor(nb1, rho = autocor, nrep = 1, nvar = nbvar)

xind <- xind[[1]]
yind <- yind[[1]]

# Y linearly correlated to X
ycor <- a * xind + (1 - a) * xind[sample(nrow(xind))]

```

Simple and partial Mantel tests

We perform the tests for **X** and **Y** independent and linearly correlated.

Linearly correlated data

```

library(ade4)

##
## Attaching package: 'ade4'
## The following object is masked from 'package:spdep':
##
##   mstree
library(vegan)

## Loading required package: permute
## Loading required package: lattice
## This is vegan 2.4-5
# X and Y linearly correlated
m.cor <- mantel.randtest(dist(xind), dist(ycor))
p.cor <- mantel.partial(dist(xind), dist(ycor), w)

m.cor

## Monte-Carlo test
## Call: mantel.randtest(m1 = dist(xind), m2 = dist(ycor))
##
## Observation: 0.4025879
##
## Based on 999 replicates
## Simulated p-value: 0.001
## Alternative hypothesis: greater
##
##      Std.Obs  Expectation  Variance

```

```
## 11.010087334 -0.001636525 0.001347918
```

```
p.cor
```

```
##  
## Partial Mantel statistic based on Pearson's product-moment correlation  
##  
## Call:  
## mantel.partial(xdis = dist(xind), ydis = dist(ycor), zdis = w)  
##  
## Mantel statistic r: 0.3981  
## Significance: 0.001  
##  
## Upper quantiles of permutations (null model):  
## 90% 95% 97.5% 99%  
## 0.0496 0.0621 0.0762 0.0915  
## Permutation: free  
## Number of permutations: 999
```

Results demonstrated that both simple and partial Mantel tests identify the true relationships in the data.

Independent data

```
# X and Y independent  
m.ind <- mantel.randtest(dist(xind), dist(yind))  
p.ind <- mantel.partial(dist(xind), dist(yind), w)  
  
m.ind  
  
## Monte-Carlo test  
## Call: mantel.randtest(m1 = dist(xind), m2 = dist(yind))  
##  
## Observation: 0.1324142  
##  
## Based on 999 replicates  
## Simulated p-value: 0.001  
## Alternative hypothesis: greater  
##  
## Std.Obs Expectation Variance  
## 3.970607006 -0.003138546 0.001165474  
p.ind
```

```
##  
## Partial Mantel statistic based on Pearson's product-moment correlation  
##  
## Call:  
## mantel.partial(xdis = dist(xind), ydis = dist(yind), zdis = w)  
##  
## Mantel statistic r: 0.1054  
## Significance: 0.002  
##  
## Upper quantiles of permutations (null model):  
## 90% 95% 97.5% 99%  
## 0.0470 0.0590 0.0702 0.0883
```

```
## Permutation: free
## Number of permutations: 999
```

Results demonstrated that both simple and partial Mantel tests wrongly identify a relationships when both data sets are spatially autocorrelated.

MSR-Mantel

Algorithm based on principal coordinates

The package `adespatial` provides a method `msr` that can be applied on the outputs produced by the `mantel.randtest` function. In this case, the test is performed by applying principal coordinates analysis on the distance matrix:

```
library(adespatial)
```

```
##
## Attaching package: 'adespatial'
## The following object is masked from 'package:ade4':
##
##   multispati
## X and Y independent
msr.ind <- msr(m.ind, lw1, 999)
msr.ind
```

```
## Monte-Carlo test
## Call: msr.mantelrtest(x = m.ind, listw0Rorthobasis = lw1, nrepet = 999)
##
## Observation: 0.1324142
##
## Based on 999 replicates
## Simulated p-value: 0.18
## Alternative hypothesis: greater
##
##   Std.Obs Expectation   Variance
## 0.871033278 0.087604475 0.002646516
```

```
X and Y linearly correlated
msr.cor <- msr(m.cor, lw1, 999)
msr.cor
```

```
## Monte-Carlo test
## Call: msr.mantelrtest(x = m.cor, listw0Rorthobasis = lw1, nrepet = 999)
##
## Observation: 0.4025879
##
## Based on 999 replicates
## Simulated p-value: 0.001
## Alternative hypothesis: greater
##
##   Std.Obs Expectation   Variance
## 8.992252428 0.036198654 0.001660154
```

The MSR procedure allows to correct for spatial autocorrelation so that the link between both distance matrices is no longer significant for independently generated distance matrices.

The value of the statistic corrected for spatial autocorrelation is obtained by subtracting the expected value obtained by the MSR procedure:

```
r.msr <- msr.ind$obs - msr.ind$expvar["Expectation"]
names(r.msr) <- ""
r.msr

##
## 0.0448097
```

Algorithm based on raw data

The `msr.default` function allow to create, by hand, a test where MSR is applied on raw data instead of principal coordinates. Outputs are then formatted using the `as.randtest` function:

```
# X and Y independent
msr.x <- msr(xind, lw1, 999, simplify = FALSE)
m.ind.x <- sapply(1:length(msr.x), function(j) mantel.randtest(dist(msr.x[[j]]),
  dist(yind), nrepet = 0)$obs)
m.ind.x <- as.randtest(obs = m.ind$obs, sim = m.ind.x)

m.ind.x

## Monte-Carlo test
## Call: as.randtest(sim = m.ind.x, obs = m.ind$obs)
##
## Observation: 0.1324142
##
## Based on 999 replicates
## Simulated p-value: 0.217
## Alternative hypothesis: greater
##
##      Std.Obs Expectation  Variance
## 0.810265849 0.090533820 0.002671564
```