



HAL
open science

Effects of intraspecific variability of invertebrates' phenotype on litter decomposition

Thibaut Rota

► **To cite this version:**

Thibaut Rota. Effects of intraspecific variability of invertebrates' phenotype on litter decomposition. Global Changes. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2018. English. ⟨NNT : 2018TOU30309⟩. ⟨tel-02080487v2⟩

HAL Id: tel-02080487

<https://theses.hal.science/tel-02080487v2>

Submitted on 7 Feb 2020

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.



HAL Authorization



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par l'Université de Toulouse III – Paul Sabatier
Discipline ou spécialité : Ecologie fonctionnelle

Présentée et soutenue par

Thibaut Rota

le 20 novembre 2018

Effets de la variabilité intraspécifique du phénotype des invertébrés sur la décomposition des litières

École doctorale et discipline ou spécialité
SDU2E – Ecologie Fonctionnelle

Unité de recherche

EcoLab – Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle (UMR 5245)

Directeurs de Thèse

Antoine Lecerf et Éric Chauvet

Jury

Mark O. Gessner (Président du Jury)

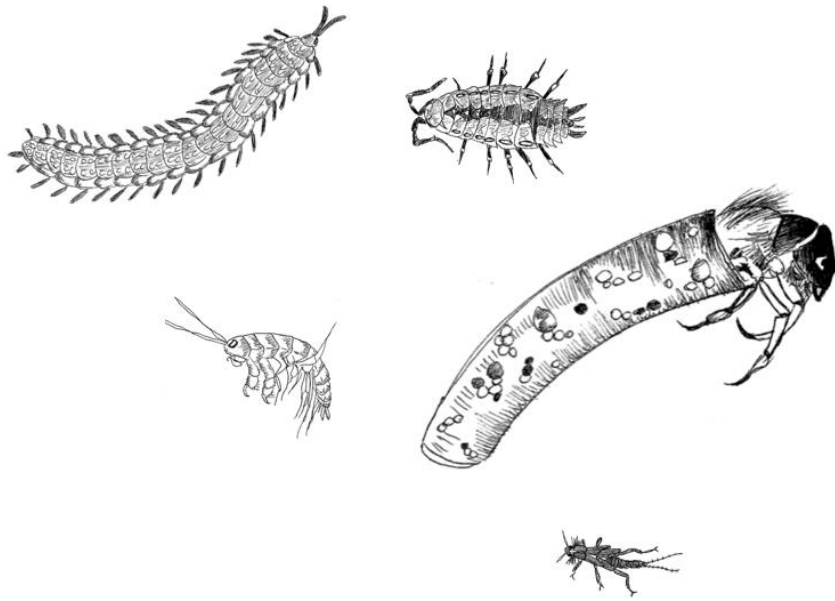
Olivier Dangles (Rapporteur)

John S. Richardson (Rapporteur)

Cristina Canhoto (Examinatrice)

François Guérold (Examineur)

Lisa Jacquin (Examinatrice)



Fishing makes us less the hostages to the horrors of making a living. In some sense it returns us to the aesthetics of the ancient art of gathering and hunting for food.

– Jim Harrison, "A Plaster Trout in Worm Heaven"

... A tous les êtres qui me sont chers ...

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes directeurs de thèse : Antoine et Éric, qui ont toujours répondu présent, pour échanger, débattre les idées, m'aider à mettre en place les expériences, autant sur le papier que sur le terrain, m'aider à analyser les résultats, et pour m'aider à rédiger les manuscrits. Votre accompagnement a été essentiel, un grand merci à vous deux.

Merci à John Richardson et à Olivier Dangles d'avoir rigoureusement évalué et critiqué ce travail de thèse, vos rapports écrits et nos échanges m'ont permis de relever les forces et les faiblesses de mon travail, une aide indéniable pour pouvoir améliorer la qualité des manuscrits avant leur soumission aux journaux. Merci aux examinateurs(-trices), Cristina Canhoto, François Guérold et Lisa Jacquin, et au président du jury, Mark Gessner, pour les discussions très enrichissantes qui ont émergées à l'issue de ma soutenance, qui m'aideront à augmenter la qualité de mon travail, mais aussi à viser un cap dans les thématiques de recherche que j'aimerais aborder dans les années à venir. Ce sera toujours un plaisir de pouvoir échanger avec vous.

Big up pour Franck, le directeur de l'EcoLab, et le responsable de mon équipe BIOREF, Pascal (j'adore tes chemises!) pour leur bienveillance et leur accueil chaleureux. Merci à Cyril, Catherine, Cécile et Régine pour leur aide au jour le jour et leur bonne humeur. Merci Sylvain pour toute l'énergie mentale (1) et physique (2) que tu as dépensé pour ma thèse, la première, pour supporter mes idiosyncrasies scientifiques, la deuxième, pour planter des piquets dans les rivières avec le marteau de Torr. Merci à Frédéric et Didier pour leurs super capacités analytiques et leur bonne humeur à toute épreuve. Je garde *the last but not least* pour le grand Jérémy, qui m'a appris à faire sporuler des hyphomycètes aquatiques et à les faire coloniser des disques de feuilles, qui m'a souvent aidé sur le terrain, toujours prêt à partager les meilleurs et les pires moments. Si tu fais la gueule, tu clique sur *ON* sur le *juke box*, et le petit Brassens qui sort, il te redonne le sourire.

Merci à Achour et à Tom, qui m'ont accompagné dans mon travail à travers leur stage de master 2 avec le sourire, même dans parfois de mauvaises conditions de terrain ou dans les dédales de lignes de codes R. Merci à François Guérold, Philippe W. & R., Mickael, Vincent, Max, Quentin, Alice et tous les autres du LIEC de Metz qui m'ont aidé à réaliser ma manip

dans leur labo. Merci à Eva et Ludovic de l'OMP pour m'avoir permis de m'essayer aux sciences participatives. Un grand merci à Cristina pour la visite de ta splendide université. Je tenais finalement à remercier chaleureusement Benjamin Pey et Arnaud Sentis pour avoir cru en mes idées. Vous êtes de super collaborateurs.

Je voudrais remercier ma famille, qui m'a accompagné dans mes enthousiasmes et mes désespoirs, mais surtout parce qu'elle n'est en rien responsable pour mon goût prononcé pour les milieux aquatiques et la nature sauvage. Ce goût, j'ai eu la chance de l'éprouver depuis mon jeune âge lors de la cueillette des champignons ou des châtaignes en forêt avec mon grand-père ou ma tante (merci mémé pour les identifications qui nous ont peut-être sauvés la vie!), puis à la pêche tout minot avec mon cousin François, je me rappellerai toujours de l'endroit où nous étions assis sur les berges de l'Oignin à pêcher des vairons. Plus tard j'ai dévoré les histoires de pêche de mon papy, qui m'ont données une vive envie de découvrir la Valserine où j'ai ensuite passé des journées magnifiques. Merci papa pour toutes ces heures de traque sur la Bienne, l'Oignin ou l'Ain à la recherche des plus belles truites sauvages qui soient, quelle chance j'ai. C'est tous ces moments dans la nature qui m'ont amené à m'intéresser à l'écologie scientifique. Merci maman pour ton dévouement, pour l'amour et le soutien que tu m'apportes. Un gros bisou à ma sœur Julie, et à mes frères, Maxence et Boris.

Merci aux Toulousains de l'étape. Seb, Fel fel et Marine pour les super moments passés avec vous. Merci à tous au labo. Merci à Sarah, Quentin *alias Scanvy*, Vincent, Justine et les 2 Nicos pour leur bonne humeur sans faille. Merci Fanny d'avoir partagé avec moi un bout de ta vie. Grosse bise aux Bisontins, Louis, PapaPrev, Morgane, Pierre, François, Yaya et Babas, et mes camarades de promos. Un grand merci au Haut-Bugey, à Perdu, Momo, Weber, Ced, Yvan, Bam, Wader, Totor, Nyfe, Niémo et toute cette belle meute pour cette fabuleuse amitié qui semble inébranlable.

Laura, tu illumines ma vie, quel bonheur

Table des Matières

CHAPITRE I	1
INTRODUCTION	
I.1 Les traits phénotypiques : une clé de voûte entre l'environnement et l'écosystème	1
I.1.1 Les traits phénotypiques.....	1
I.1.2 Les principales causes de la variabilité phénotypique à l'échelle intraspécifique	3
I.1.3 Dynamiques éco-évolutives	6
I.1.4 (Co)Variations des traits phénotypiques au niveau intraspécifique et conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes.....	10
I.2 Etat de l'art : variabilité des traits phénotypiques et consommation des ressources	15
I.2.1 Contexte et méthode.....	15
I.2.2 Synthèse	16
I.3 Liens entre variabilité phénotypique intraspécifique et fonctionnement de l'écosystème à travers l'étude de la décomposition des litières	19
I.3.1 Synthèse des principaux facteurs biotiques affectant la décomposition des litières	19
I.3.2 Variabilité intraspécifique et décomposition des litières	23
I.4 Objectifs et hypothèses de travail	23
I.4.1 Objectifs généraux.....	23
I.4.2 Hypothèses générales	25
I.4.3 Travaux effectués en complément de ce travail de thèse	27
CHAPITRE II	29
METHODOLOGIE	
CHAPITRE III	37
VARIABILITE DU TAUX DE CONSOMMATION DE LITIERES AUX NIVEAUX INTER- ET INTRASPECIFIQUES CHEZ DES DETRITIVORES TERRESTRES ET AQUATIQUES	

CHAPITRE IV	59
DETERMINANTS PHENOTYPIQUES DE LA VARIABILITE INTER-INDIVIDUELLE DU TAUX DE CONSOMMATION DES LITIERES CHEZ UNE POPULATION DE DETRITIVORES	
CHAPITRE V	89
EFFET DU PHENOTYPE SUR LES CASCADES TROPHIQUES INDIVIDUELLES D'UN PREDATEUR DANS UN CONTEXTE NATUREL	
CHAPITRE VI	129
MODULATION DE L'EFFET DU RECHAUFFEMENT SUR LE FONCTIONNEMENT D'UN ECOSYSTEME DETRITIQUE PAR L'ORIGINE DES POPULATIONS DE PREDATEURS	
CHAPITRE VII	159
DISCUSSION	
VII.1 Rappel et discussion des résultats	159
VII.1.1 Variabilité du taux de consommation des litières chez les détritivores.....	159
VII.1.2 Déterminants phénotypiques de la variabilité intraspécifique du taux de consommation des litières	160
VII.1.3 Variabilité phénotypique et fonctionnement de l'écosystème : généralisation à l'effet des prédateurs sur la décomposition des litières en cours d'eau forestier	162
VII.1.4 Variabilité phénotypique et réchauffement global : vers la nécessité de prendre en compte la variabilité phénotypique inter-populationnelle.....	166
VII.2 Synthèse des résultats et perspectives de recherche	168
VII.2.1 Intégration du phénotype, entre le gène et l'écosystème	170
VII.2.2 Mieux comprendre l'amplitude et la variabilité des cascades trophiques des systèmes détritiques.....	173
VII.2.3 Vers des études intégrant la variabilité phénotypique dans le temps et l'espace	175

INTRODUCTION

I.1 Les traits phénotypiques : une clé de voûte entre l'environnement et l'écosystème

I.1.1 Les traits phénotypiques

Le phénotype définit les caractères observables chez un individu (Violle et al. 2007 ; Orgogozo et al. 2015). Ces caractères, appelés traits, peuvent être mesurés de l'échelle de la cellule jusqu'à celle de l'organisme, et sont communément de nature morphologique, physiologique ou comportementale. Les traits phénotypiques sont issus de l'expression des gènes de l'individu en interaction avec l'environnement dans lequel il se développe. Les traits phénotypiques varient entre individus au sein des populations, puisque les individus varient génétiquement et n'occupent pas tous les mêmes habitats, ou bien n'ont pas tous les mêmes interactions dans un écosystème (Bolnick et al. 2011). Les traits phénotypiques peuvent affecter d'autres caractéristiques des individus, comme leur performance écologique (Arnold 1983). Les traits de performance écologique désignent la capacité des individus à croître, survivre et se reproduire. Parmi ces traits, on peut citer la capacité des individus à obtenir de la nourriture, leur croissance, leur capacité à échapper aux prédateurs, à gagner des combats avec leurs congénères ou encore leurs performances reproductives. On peut donc relier les traits phénotypiques des individus à leur *fitness* (c'est-à-dire le succès d'un individu pour transmettre ses gènes à travers la reproduction) grâce aux traits de performance écologique (Arnold 1983 ; Violle et al. 2007).

Les traits phénotypiques sont donc intimement liés à la *fitness* des individus. Ce lien est fondamental dans la théorie darwinienne de l'évolution (Darwin et Wallace 1858), qui stipule que les variations de l'environnement biotique (interactions avec d'autres organismes) et abiotique (caractéristiques physiques de l'environnement) conduisent à la perte des individus

inadaptés, et donc à la sélection d'individus phénotypiquement adaptés à l'environnement. Ces individus transmettront ensuite leurs gènes aux générations suivantes. Lorsqu'un trait phénotypique affecte les performances écologiques ou la *fitness* des individus, on parle de trait fonctionnel (McGill et al. 2006 ; Violle et al. 2007). Or, fondamentalement, la variabilité phénotypique entre individus n'a pas comme unique implication la sélection naturelle. En affectant la capacité des individus à acquérir leurs ressources, les traits phénotypiques sont conceptuellement liés au fonctionnement de l'écosystème dans lequel ils évoluent (**Figure I.1**).

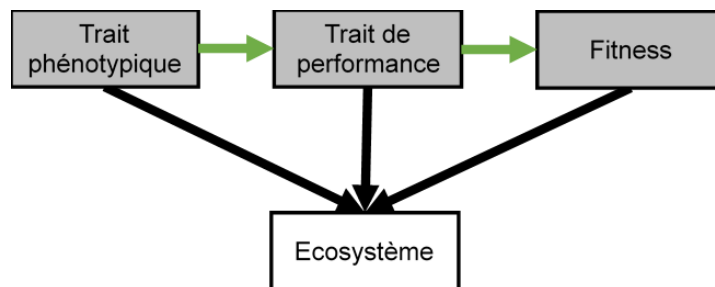


Figure I.1. Schéma conceptuel des conditions à remplir (*flèches vertes*) pour qu'un trait phénotypique soit considéré comme un trait fonctionnel (adapté d'après Violle et al. 2007). Les flèches noires symbolisent les liens directs ou indirects que les traits phénotypiques entretiennent avec le fonctionnement de l'écosystème.

Le fonctionnement de l'écosystème est un terme générique faisant référence aux stocks et aux flux de matières et d'énergie à l'échelle d'un écosystème. Ces flux sont directement reliés à des processus écologiques, comme la production de biomasse primaire et secondaire ou la décomposition des débris organiques, c'est-à-dire la matière morte (Duffy 2003 ; McGill et al. 2006 ; Violle et al. 2007). Il est important de mieux comprendre les facteurs qui contrôlent ces processus écologiques, car ces derniers sont directement impliqués dans les cycles du carbone et des nutriments à l'échelle globale (Wetzel 2001 ; Bradford et al. 2016), et sont donc reliés aux services écosystémiques rendus aux sociétés humaines (Kremen 2005).

Le lien conceptuel entre le phénotype et le fonctionnement d'un écosystème est basé sur le fait que les traits peuvent affecter la capacité des organismes à acquérir leurs ressources (Duffy 2002). Une approche centrée sur les traits lors de la description des liens entre les organismes et la structure des communautés ou le fonctionnement de l'écosystème a d'abord émergé de l'étude des producteurs primaires (Díaz and Cabido 2001 ; McGill et al. 2006). Néanmoins, tout comme les producteurs primaires, les consommateurs jouent un rôle

primordial dans le fonctionnement d'un écosystème, car en consommant la ressource, leur effet sur le fonctionnement de l'écosystème est grand, surtout si l'on rapporte la taille de cet effet à leur biomasse dans l'écosystème (Hairston et al. 1960 ; Duffy 2002). De plus, comme c'est le cas chez les prédateurs, leurs effets peuvent se propager à travers plusieurs niveaux trophiques (Duffy 2002 ; Peckarsky et Lamberti 2017).

I.1.2 Les principales causes de la variabilité phénotypique à l'échelle intraspécifique

À quelle échelle d'organisation doit-on mesurer les traits des organismes si l'on veut prédire la réponse des organismes face à une perturbation, ou l'effet de l'identité des traits phénotypiques sur le fonctionnement de l'écosystème ? Cette question est encore débattue en écologie. Certains auteurs sont favorables à l'utilisation des traits à l'échelle de l'espèce (McGill et al. 2006), alors que d'autres défendent l'idée que l'utilisation des traits à l'échelle de l'individu permettrait de capturer plus finement les dynamiques au sein de l'écosystème et des communautés (Violle et al. 2007, 2012). Un argument pour l'approche individu-centrée est que les traits des organismes au sein d'une même communauté d'espèces ne sont pas figés dans le temps, mais peuvent évoluer de manière dynamique à travers les processus évolutifs. Attribuer des valeurs moyennes de traits à des espèces sans considérer la variabilité spatiale ou temporelle de ces traits à l'échelle intraspécifique pourrait conduire à des inexactitudes. Ce serait le cas de prédictions que l'on obtiendrait d'une base de données de traits moyens par espèce, qui s'avèrerait diverger de ce que l'on observerait dans la nature.

Une part de la variation phénotype observée entre individus est héritable et peut se transmettre aux générations suivantes (Mousseau et Roff 1987). Les conditions environnementales, c'est-à-dire l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques, agissent comme un filtre sur cette variabilité phénotypique (Darwin 1859 ; Hendry 2016). Les gènes qui conduisent au développement d'individus arborant des phénotypes mal adaptés aux conditions environnementales sont progressivement éliminés de la population, car ces individus se sont peu ou pas reproduits. En conséquence, la sélection naturelle conduit *in fine* à l'adaptation locale des populations à leur environnement, c'est-à-dire leur capacité à persister dans des conditions particulières à un endroit donné. Ce processus évolutif, tout comme la plasticité phénotypique ou la dérive génétique, contribue à moduler la variabilité génétique et phénotypique au sein et entre populations d'une même espèce (Hendry 2016).

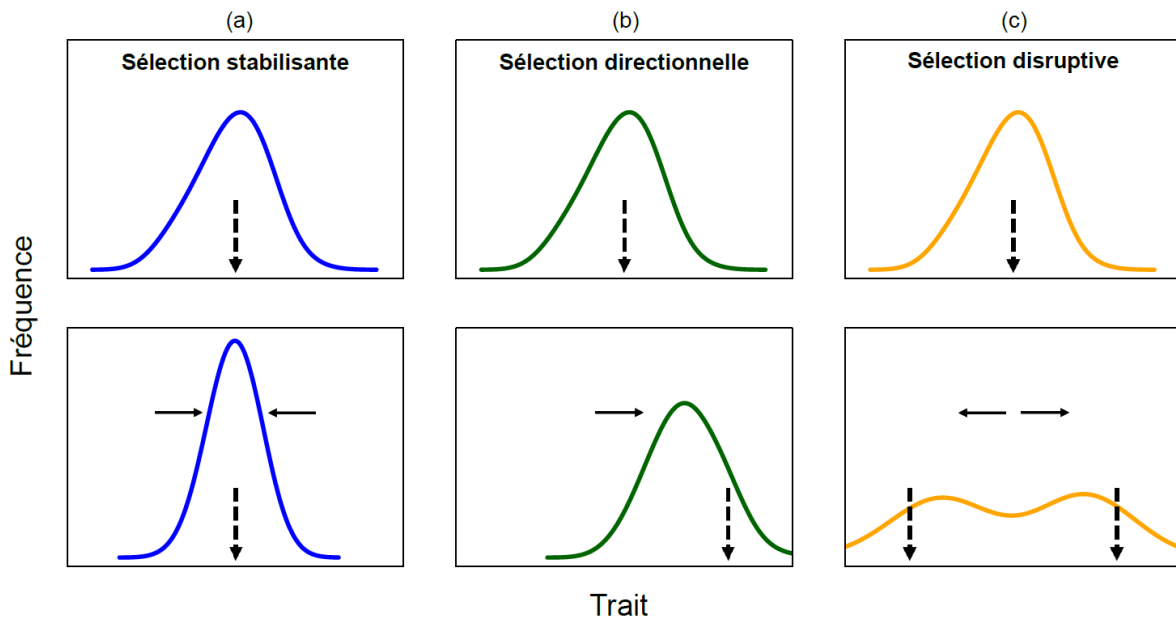


Figure I.2. Les trois patrons les plus communs de sélection naturelle à l'échelle d'un trait phénotypique hypothétique (*abscisses*) en réponse à un changement de l'optimum local de *fitness* (*flèche discontinue*) dû à un changement de l'environnement. Les panneaux du haut représentent la fréquence du trait phénotypique avant sélection, et les panneaux du bas représentent la fréquence du trait après sélection. (a) La sélection stabilisante prédit une réduction de la variance du trait phénotypique en favorisant l'expression d'un phénotype moyen contre les phénotypes extrêmes. (b) La sélection directionnelle prédit un changement de moyenne du trait phénotypique. (c) La sélection disruptive prédit une augmentation de la variance et une distribution bimodale du trait phénotypique.

La sélection naturelle opère selon différentes modalités, pouvant conduire à changer la moyenne, la variance mais aussi la distribution des traits phénotypiques (**Figure I.2**).

Malgré le potentiel des populations à évoluer rapidement, un équilibre des distributions phénotypiques est observé à l'échelle des temps longs (Haller and Hendry 2014). Cet équilibre est supposé résulter de la sélection stabilisante (**Figure I.2a**), qui serait commune dans les populations naturelles localement adaptées, puisque dans ce cas, le phénotype moyen observé au sein d'une population s'approcherait du phénotype attendu pour un environnement donné (Hendry 2016).

Lorsque survient un changement environnemental, les individus possédant des traits phénotypiques mal adaptés à ce nouvel environnement verront leur *fitness* diminuer, ce qui aura pour conséquence un changement de la moyenne du trait phénotypique dans la population (sélection directionnelle, **Figure I.2b**). Un exemple parlant de sélection directionnelle nous est donné par les pinsons des Galápagos, exemple fondateur de la théorie de l'évolution de Darwin.

Lors d'une sécheresse sévère (1976-1977) sur l'île Daphné Mayor, la population locale de pinsons Géospize à bec moyen (*Geospiza fortis*) a connu une forte mortalité due à l'épuisement progressif des graines, leur principale ressource. Cet épuisement des ressources a été le plus prononcé envers les graines de petite taille, qui sont les plus consommées par les pinsons. L'épuisement de la ressource envers les graines de petite taille a sélectionné les individus ayant un plus gros bec, alors capables de consommer les plus grosses graines. Cette sélection directionnelle s'est transmise à la génération suivante, puisqu'elle possédait une taille de bec plus importante qu'avant la sécheresse (Boag et Grant 1981). La sélection directionnelle peut opérer sous contrainte d'un changement biotique ou abiotique de l'environnement, agissant parfois en combinaison. Les populations de saumons Sockeye du sud de l'Alaska (*Oncorhynchus nerka*) subissant une pression de prédation élevée par l'ours brun (*Ursus arctos*), montrent une sélection plus forte vers des individus petits et ayant une longue mâchoire (Carlson et al. 2009). En parallèle, un endroit peu profond à l'embouchure du lac où les saumons remontent le cours d'eau pour accéder à leur zone de reproduction cause environ de 1 à 46% de mortalité, suivant les années. Les années où le niveau du lac est bas, ce sont les individus les plus petits et ayant une morphologie allongée qui sont favorisés (Carlson et Quinn 2007).

Lorsque la sélection d'un trait est dite sexuelle, c'est-à-dire que l'appariement entre individus de sexes opposés est phénotype-dépendant, on peut observer une augmentation de la variabilité du trait phénotypique dans la population, car les phénotypes extrêmes sont favorisés par rapport aux phénotypes intermédiaires. Dans ce cas, on parle de sélection disruptive (**Figure I.2c**). Ce type de sélection a également été décrite chez le pinson Géospize à bec moyen, où les mâles et femelles s'unissent en fonction de la taille de leur bec, défavorisant le potentiel reproducteur des oiseaux arborant une taille de bec intermédiaire, et pouvant conduire à une fréquence de distribution bimodale de ce trait morphologique (Huber et al. 2007). Une sélection disruptive peut également survenir sous l'effet de contraintes écologiques ; c'est le cas chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*), qui maintient dans certains lacs deux écotypes, c'est-à-dire deux formes écologiques. Une forme benthique vit près du littoral et une forme limnétique vit en zone pélagique (Bolnick and Lau 2008). Les deux écotypes ne consomment pas les mêmes proies et diffèrent morphologiquement (Araújo et al. 2008). La compétition intraspécifique entre individus pour la ressource serait une force majeure de la sélection disruptive d'origine écologique, maintenant une différenciation des niches trophiques et une forte variabilité phénotypique inter-individuelle (Bolnick 2004 ; Svanbäck et al. 2008).

Une autre part de la variabilité des traits phénotypiques n'est pas directement héritable et est imputable à la plasticité phénotypique, c'est-à-dire lorsqu'un individu exprime un phénotype différent en fonction du contexte environnemental, et ce pour un même génotype (Miner et al. 2005). Les exemples les plus connus sont l'induction de défenses anti-prédateurs lors du développement ontogénétique, telles que l'apparition d'épines défensives plus prononcées chez les larves de libellules et les daphnies lorsque les individus sont soumis à la présence de prédateurs (Adler et Harvell 1990 ; Arnqvist et Johansson 1998).

Ces deux phénomènes peuvent modifier rapidement la distribution ou la nature des traits phénotypiques dans une population, et ce aux mêmes échelles de temps (p. ex. au sein d'une même génération; Carlson et al. 2011) que l'apparition d'effets sur le fonctionnement de l'écosystème issus de ces changements phénotypiques (Hendry 2016). Les liens entre les processus évolutifs à de courtes échelles spatio-temporelles et le fonctionnement de l'écosystème peuvent être conceptualisés par ce que l'on appelle les dynamiques éco-évolutives (Hendry 2016).

1.1.3 Dynamiques éco-évolutives

Nous avons vu que les traits phénotypiques peuvent varier de manière plastique ou génétique (sélection naturelle) lors d'un changement de l'environnement. Or si les traits phénotypiques expriment la résultante des conditions environnementales, ils peuvent aussi exprimer la fonction des individus dans l'écosystème.

La théorie du phénotype étendu (Dawkins 1982) prédit que le gène, en contrôlant l'expression du phénotype, peut également étendre son effet sur les compartiments adjacents à l'individu, c'est-à-dire l'habitat, les organismes ou les ressources. Les gènes pourraient donc étendre leurs effets sur la structure des communautés et/ou le fonctionnement de l'écosystème. Puisque le phénotype est en partie héritable, car en partie contrôlé par les gènes de l'individu, on peut stipuler que l'effet de l'organisme sur le fonctionnement de l'écosystème est lui aussi héritable, une hypothèse de base de la génétique des communautés (Whitham et al. 2003, 2006). Les traits phénotypiques sont en partie répétables ou constants dans le temps, c'est-à-dire qu'un individu va exprimer plus ou moins constamment une valeur donnée de trait au cours du temps (Bell et al. 2009). Les traits peuvent être au contraire plastiques, c'est-à-dire que la valeur du trait va

varier au cours du temps en fonction du contexte dans lequel l'individu évolue (Killen et al. 2016). Mesurer la répétabilité d'un trait phénotypique nous permet donc d'inférer la valeur maximale de son héritabilité et de la constance de son effet sur le fonctionnement de l'écosystème.

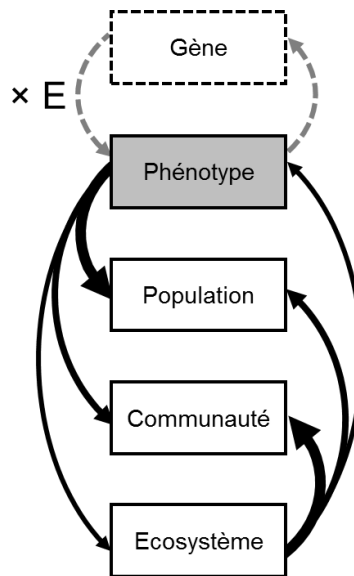


Figure I.3. Schéma conceptuel des liens entre gène, environnement (noté "E") et écosystème, formalisant de manière simplifiée les dynamiques éco-évolutives (adapté d'après Hendry 2016). Ce schéma illustre l'importance de l'étude de la variabilité phénotypique au niveau intraspécifique pour la compréhension des liens entre les dynamiques *éco-évo* (effet de l'écosystème sur le phénotype) et *évo-éco* (liens entre le phénotype et l'écosystème).

On peut inclure la variabilité phénotypique due à la plasticité ($\text{Phénotype} = \text{Gène} \times \text{Environnement}$) dans le concept des dynamiques éco-évolutives (Hendry 2016). Les dynamiques éco-évolutives sont abordées par une approche hiérarchique (Bailey et al. 2009 ; Hendry 2016). Ce modèle hiérarchique prédit une chaîne de causes à effets, des niveaux d'organisation inférieurs (gènes) aux niveaux supérieurs (écosystème ; Bailey et al. 2009). Ces effets descendants interviennent simultanément avec des effets ascendants (de l'écosystème au gène), décrivant les processus évolutifs (**Figure I.3**). Un exemple d'effet en cascade du gène à l'écosystème est proposé par Whitham et al. (2003, 2006). Dans ces études, différents génotypes de peuplier produisent des litières avec différentes concentrations de tannins (composés chimiques inhibant la décomposition microbienne et la consommation par les invertébrés ; Campbell et Fuchshuber 1995). Cette variation phénotypique est héritable et a pour conséquence de modifier les communautés d'invertébrés présents dans la litière, mais aussi de

réduire le taux de décomposition des litières lorsque les génotypes expriment des concentrations élevées en tannins.

Le cadre de travail des dynamiques éco-évolutives, avec comme élément central le phénotype, apparaît pertinent pour étudier les effets des changements environnementaux sur le fonctionnement de l'écosystème. Le réchauffement global fait partie des changements environnementaux les plus préoccupants pour nos sociétés et pour les écosystèmes (Root et al. 2003). La température moyenne annuelle à la surface du globe a augmenté de +0,8 °C entre les années 1850 et 2000, et les prévisions les plus récentes révèlent une augmentation moyenne des températures de +0,4 à +4,8 °C d'ici la fin du 21^{ème} siècle, selon des scénarios respectivement optimistes et pessimistes (IPCC 2014). Le réchauffement global impacte les écosystèmes à de nombreux niveaux d'organisation, à commencer par les traits phénotypiques des individus ou des populations.

Il est particulièrement important de mieux comprendre l'effet de ces changements sur les ectothermes, car leur métabolisme dépend de la température ambiante et parce qu'ils représentent une grande partie de la biomasse et de la richesse des écosystèmes (Terblanche et al. 2004 ; Berg et al. 2010). Le taux de respiration d'oxygène chez les ectothermes est une mesure proximale du taux métabolique (Gillooly 2001 ; Dowd et al. 2015 ; Vázquez et al. 2017). La relation entre le métabolisme et la température des ectothermes est de type exponentielle positive entre la température critique minimale (CT_{min}) et un optimum thermique (T_{opt}). La sensibilité aux variations de température dans ce domaine peut être décrite par un coefficient appelé énergie d'activation (Ea ; Gillooly 2001 ; Brown et al. 2004). Au-delà de T_{opt} , les effets de la température sont délétères pour la physiologie de l'organisme [production de dérivés réactifs de l'oxygène ou *reactive oxygen species* (ROS) et activation des protéines de choc thermique ou *heat shock proteins* (HSP)], et la relation entre le taux métabolique et la température devient concave et négative jusqu'à la limite de tolérance maximale (CT_{max}). L'ensemble de la courbe forme ce que l'on appelle une courbe de performance thermique ou *thermal performance curve* (TPC ; Dowd et al. 2015 ; Vázquez et al. 2017 ; **Figure I.4**).

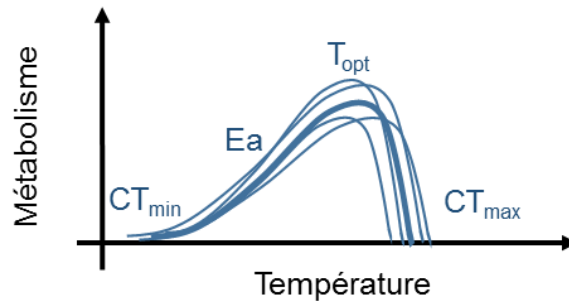


Figure I.4. Relation théorique entre le métabolisme des ectothermes et la température environnementale, appelée communément courbe de performance thermique (TPC). CT_{min} et CT_{max} correspondent aux températures critiques minimales et maximales, T_{opt} à la température optimale, et Ea à l'énergie d'activation du taux métabolique (sensibilité thermique). Les courbes fines illustrent les possibilités de réponse à la température, spécifiques à chaque individu ou populations, alors que la courbe épaisse correspond à une réponse moyenne.

Les contraintes physiologiques qu'impose la température sur le métabolisme des individus ectothermes se répercutent à des niveaux d'organisation supérieurs. La croissance et la reproduction (taux de sporulation) d'espèces d'hyphomycètes aquatiques (champignons impliqués dans la décomposition des litières ; Gessner et al. 1999) répondent par des TPC aux changements de température (Dang et al. 2009). La température affecte également les interactions trophiques, comme les interactions proie-prédateur ou consommateur-ressource (Englund et al. 2011 ; Dell et al. 2014 ; Sentis et al. 2017). Une augmentation de la température peut affecter la structure des communautés dans un contexte naturel, comme lors du réchauffement de portion de rivière correspondant à environ +4 °C (Nelson et al. 2017). Dans cette étude, l'assemblage des communautés était déterminé par les traits caractérisant la réponse physiologique des espèces vis-à-vis de l'environnement thermique (Nelson et al. 2017). Le réchauffement global affecte aussi la présence et la distribution géographique des espèces, puisque chacune possède une plage thermique que l'on peut approcher par la tolérance au réchauffement (*warming tolerance*), c'est-à-dire la différence entre CT_{max} et T_{hab} (la température de l'habitat), ou par la marge de sécurité thermique (*thermal safety margin*), c'est-à-dire la différence entre T_{opt} et T_{hab} (Deutsch et al. 2008 ; Amarasekare et Johnson 2017). Par exemple, les communautés d'invertébrés aquatiques et de poissons montrent des changements de répartition le long du gradient longitudinal amont-aval sur le Rhône (remplacement des espèces psychrophiles apicales par des espèces thermophiles basales), lors d'un réchauffement de +1.5 °C durant la période 1980-1998 (Daufresne et al. 2004). Un suivi des abondances d'invertébrés aquatiques des parties apicales des cours d'eau en Angleterre montre que leurs

abondances ont été divisées par deux en 25 ans, lors d'un réchauffement de +3 °C (Durance et Ormerod 2007). Ces changements, du niveau individuel à celui des communautés, se répercutent sur le fonctionnement de l'écosystème, en affectant la vitesse de décomposition des litières dans les cours d'eau (Boyero et al. 2011 ; Follstad Shah et al. 2017).

Des études récentes mettent en évidence l'existence d'une variabilité de réponse phénotypique entre individus (Biro et al. 2010 ; Careau et al. 2014) ou entre populations d'une même espèce (Gaitan-Espitia et al. 2014 ; Moffett et al. 2018) face à une augmentation de la température. Néanmoins, très peu d'études à notre connaissance ont considéré que cette variabilité de réponse au niveau intraspécifique pouvait moduler l'effet de la température sur le fonctionnement d'un écosystème (Fryxell et Palkovacs 2017).

1.1.4 (Co)Variations des traits phénotypiques au niveau intraspécifique et conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes

Les traits phénotypiques sont reconnus depuis Darwin (1859) comme étant variables entre individus d'une même espèce et inter-corrélés. Cette covariation entre les traits phénotypiques, également appelée intégration des traits phénotypiques, a des implications pour la sélection et l'évolution des traits, ainsi que pour la compréhension de leurs déterminants génétiques (Armbruster et al. 2014 ; Orgogozo et al. 2015). Je présenterai les principaux types de traits mesurés sur des organismes à l'échelle de l'individu, leur covariations et les liens connus qu'ils entretiennent avec des niveaux d'organisation supérieurs (p. ex. communauté et écosystème). Nous verrons ensuite les implications des covariations entre les traits phénotypiques lorsque l'on veut évaluer leurs effets respectifs sur ces mêmes niveaux d'organisation supérieurs.

– Masse des individus

Un des traits les plus étudiés en écologie est la masse corporelle des individus (Peters 1993). En effet, la masse des individus est connue pour influencer une variété d'autres traits phénotypiques, comme le taux métabolique, décrivant la dépense d'énergie des individus lors de la respiration. Le taux métabolique est relié positivement à une augmentation de la masse de l'individu avec un coefficient puissance compris entre 0 et 1 (Glazier 2005), initialement prédit comme étant proche de 3/4 par la Théorie Métabolique de l'Ecologie (MTE ; Brown et al. 2004).

Par conséquent, le taux d'ingestion d'une ressource par un animal suit également une relation puissance avec la masse corporelle des individus (Pawar et al. 2012 ; Maino et Kearney 2015), comme c'est également le cas pour le taux d'excrétion des composés métaboliques (Vanni et McIntyre 2016) ou encore la production secondaire de biomasse (Woodward et al. 2005). La MTE prédit que les traits liés au métabolisme des organismes I sont liés à la masse par une relation puissance (Brown et al. 2004) :

$$I = aM^b$$

où a est un coefficient de normalisation, M la masse corporelle et b l'exposant de la relation puissance.

Outre le fait que les individus de plus grande taille ont des demandes énergétiques élevées et consomment donc plus de ressources, ils consomment également leurs ressources à un niveau trophique supérieur (Cucherousset et al. 2011 ; Zhao et al. 2014). Une des raisons avancées pour expliquer ce changement d'alimentation covariant avec la taille des individus est la relation positive observée entre la taille du prédateur et de ses proies. Celle-ci est basée sur les contraintes biomécaniques imposées par la taille et la force de l'appareil buccal pour la préhension des proies par le prédateur (voir Figure 2 dans Arnold 1983), et permet de prédire le spectre des interactions trophiques d'après la taille des proies et des prédateurs (Brose et al. 2006). Les changements de régime alimentaire au niveau intraspécifique peuvent affecter les rapports stœchiométriques (C, N, P) des excréments des consommateurs (Evangelista et al. 2017 ; Moody et al. 2018), ce qui peut affecter le fonctionnement de l'écosystème (Evangelista et al. 2017). Par conséquent, la taille des animaux est un trait d'intérêt majeur lorsque l'on cherche à prédire un grand nombre de propriétés écologiques au niveau des communautés (p. ex., le nombre de classes de taille des individus dans la communauté, l'abondance des espèces, la richesse spécifique) et de l'écosystème (p. ex. la production secondaire de biomasse ou encore le recyclage des nutriments ; Woodward et al. 2005). Un exemple récent de l'effet de la taille est que différentes classes de tailles de prédateurs invertébrés (*Anax junius*) induisent des différences de cascades trophiques (Rudolf et Rasmussen 2013a ; 2013b).

De nombreuses espèces animales présentent un dimorphisme sexuel, c'est-à-dire des différences de taille ou de morphologie entre les mâles et les femelles (Hamilton 1967). Le dimorphisme

sexuel est attribuable à une allocation différentielle de l'énergie pour la reproduction, qui peut être maintenue par des différences de niche écologique entre les deux sexes, mais aussi par la sélection sexuelle (Shine 1989). Par conséquent, le sexe des individus appartenant à des espèces ou des populations présentant du dimorphisme sexuel pourrait également covarier avec d'autres types de traits phénotypiques (Baker et al. 1992 ; Blanckenhorn 2005). Les Gambusies (*Gambusia affinis*) sont de petits poissons insectivores originaires des Etats-Unis présentant un dimorphisme sexuel marqué. Ce dimorphisme se traduit par des différences de traits entre les femelles et les mâles, comme un taux de consommation plus élevé, et une préférence pour des proies plus grandes chez les femelles. Ces différences de traits entre mâles et femelles se traduisent par des cascades trophiques d'intensité différente entre les deux sexes, conduisant à des différences d'impact sur le fonctionnement de l'écosystème lorsque le sex-ratio des populations est déséquilibré (Fryxell et al. 2015).

– Morphologie

Indépendamment des variations de taille corporelle dues aux différences sexuelles et ontogéniques, il est commun de constater des variations dans la forme du corps entre des individus de même masse (Day et McPhail 1996 ; Carlson et al. 2009 ; Cucherousset et al. 2011). Il est désormais connu que les individus au sein des populations forment un gradient depuis des généralistes (consommant une multitude de proies ou de ressources) jusqu'à des spécialistes alimentaires (se focalisant sur peu de proies ou de ressources ; Bolnick et al. 2003). La spécialisation alimentaire peut covarier avec les traits morphologiques impliqués dans la locomotion et l'alimentation, ce qui suggère des contraintes biomécaniques des traits morphologiques sur l'acquisition des ressources (Araújo et al. 2008 ; Zhao et al. 2014). Cette spécialisation alimentaire peut successivement conduire à du polymorphisme de ressource, comme chez les poissons lacustres lorsque les individus d'une même population appartenant à des écotypes benthiques et limnétiques ne partagent pas les mêmes traits morphologiques, ni les mêmes ressources et habitats (Svanbäck et al. 2008). Ce polymorphisme peut engendrer un processus de spéciation, conduisant à la formation de nouvelles espèces (Harmon et al. 2009). Ces divergences écologiques entre groupe d'individus appartenant à deux écotypes distincts peuvent également se répercuter sur le fonctionnement de l'écosystème sous forme de cascades trophiques, comme cela a été documenté chez le guppy (*Poecilia reticulata*) ou l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus* ; Harmon et al. 2009 ; El-Sabaawi et al. 2015 ; Bassar et al. 2017).

– Comportement et rythme de vie

Le comportement des individus varie de manière répétable dans le temps (Bell et al. 2009). Les (co)variations comportementales s'articulent sous la forme de types comportementaux (p. ex. des individus plus ou moins agressifs) et de syndromes, c'est-à-dire lorsque plusieurs types comportementaux sont corrélés entre eux et sont répétables dans le temps ou entre contextes, ce qui définit le concept plus général de personnalité chez les animaux non-humains (Sih et al. 2004). Ces covariations comportementales peuvent être de différentes natures, avec des types comportementaux selon des axes de type "réactif – actif" ou encore "timide – audacieux". Les idées issues des travaux traitant de la personnalité chez les animaux se sont ensuite élargies pour proposer l'hypothèse d'un syndrome du rythme de vie (*Pace-Of-Life Syndrome hypothesis*, abrégé *POLS* ; Réale et al. 2010).

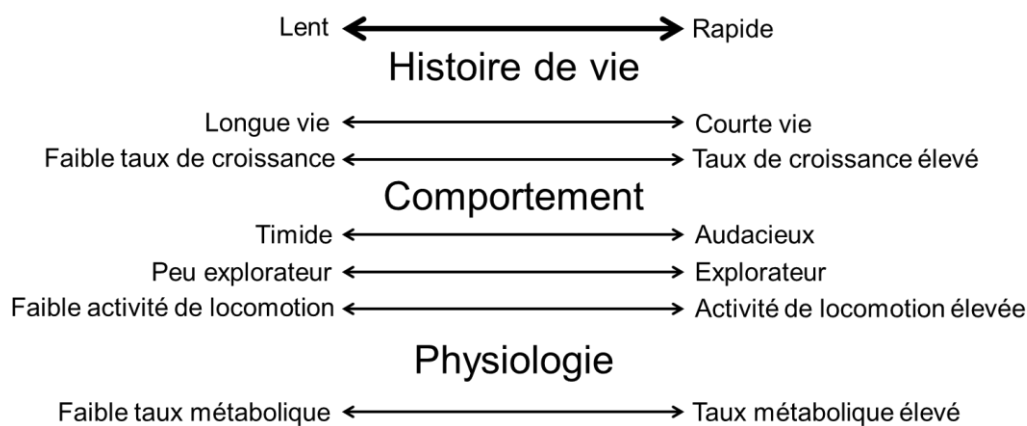


Figure I.5. Schéma représentant un patron général de covariations entre des traits physiologiques, comportementaux et d'histoire de vie sous-tendant l'hypothèse du syndrome du rythme de vie ou Pace-Of-Life Syndrome (POLS). Schéma adapté et simplifié d'après Réale et al. (2010).

L'hypothèse du syndrome du rythme de vie (POLS) prédit une covariation des traits physiologiques avec le comportement et les traits d'histoire de vie, formant un *continuum* d'individus au rythme de vie allant de "lent" à "rapide" (Careau et al. 2008 ; Biro et Stamps 2008 ; Careau et Garland 2012 ; **Figure I.5**). Une étude récente a proposé une extension du POLS, appelé « syndrome fonctionnel », comme cadre conceptuel pour comprendre comment les covariations entre traits déterminent l'impact individuel des organismes sur l'écosystème (Raffard et al. 2017). Cette idée tient du fait que des individus ou populations ayant différentes

personnalités ou étant opposés dans le continuum "lent-rapide" ont des effets différents sur le fonctionnement d'un écosystème, car le POLS est basé sur la gestion de l'énergie à l'échelle individuelle (Careau et Garland 2012 ; Careau et al. 2014). Pour permettre un comportement audacieux, très mobile et agressif et une forte croissance, c'est-à-dire des traits couteux en énergie, il est nécessaire de consommer plus de ressources ou des ressources plus avantageuses énergétiquement. Par exemple, chez les écrevisses de Louisiane (*Procambarus clarkii*), des traits comme l'anxiété, la voracité et la croissance covarient entre eux et expliquent le taux de consommation de litières (Raffard et al. 2017). Un changement dans la nature des traits comportementaux chez l'écrevisse pourrait, au vu de l'amplitude de son impact à travers la consommation des litières, directement affecter la vitesse de décomposition des litières à l'échelle de l'écosystème (Alp et al. 2016). Dans une autre étude, les auteurs montrent que des différences d'activité de locomotion entre individus chez une larve d'odonate (*Epithea canis*) sont associées à des différences d'intensité de leurs cascades trophiques (Start et Gilbert 2017).

– Implications pratique des covariations phénotypiques

La covariation (ou l'intégration) des traits phénotypiques a de fortes implications sur notre capacité à inférer statistiquement les liens entre les caractéristiques des individus et leurs effets à des niveaux d'organisation inférieurs et supérieurs à l'individu (Murren 2012 ; Armbruster et al. 2014). Dans certains cas, les traits phénotypiques entretiennent des liens de causalité, comme c'est le cas pour la relation entre la masse corporelle et le taux métabolique (Equation 1). Les covariations entre traits et les liens de causalité nous empêchent de présupposer une indépendance statistique des variables phénotypiques et induisent un questionnement sur la nature directe et indirecte des liens (Shiple 1999 ; Careau et Garland 2012). Si l'on veut expliquer la variabilité entre individus du taux d'ingestion de ressource à partir de leur taux métabolique et leur masse corporelle, une approche classique par régression multiple n'est pas souhaitable, étant donné la non-indépendance entre le métabolisme et la masse corporelle. Dans ce type de cas, l'utilisation de méthodes statistiques plus appropriées est à préconiser, c'est-à-dire des méthodes prenant en compte les covariations et les liens supposés de cause à effet entre les traits phénotypiques, comme les modèles d'équation structurelles ou SEM (Shiple 2004 ; Shiple et al. 2005 ; Vile et al. 2006).

I.2 Etat de l'art : variabilité des traits phénotypiques et consommation des ressources

I.2.1 Contexte et méthode

Le taux de consommation des ressources, ou plus généralement la force des interactions trophiques, sont centrales dans la compréhension de l'effet des organismes sur le fonctionnement de l'écosystème (Duffy 2002). En effet, c'est principalement en consommant les ressources que les organismes affectent les flux de matière et d'énergie dans les écosystèmes (Lindeman 1942). Les interactions trophiques peuvent être quantifiées par leur force (cf. la vitesse d'ingestion d'une ressource par un consommateur) ou étudiées de manière qualitative (cf. le choix de différentes ressources par ce dernier). Il apparaît donc primordial au regard de mon travail de thèse de savoir si la variation des traits phénotypiques peut affecter la nature ou la force des interactions trophiques (Petchey et Gaston 2006).

J'ai revu la littérature publiée avant 2016 dans des revues à comité de lecture en écologie, portant sur les liens entre les traits phénotypiques des organismes et leurs effets sur la nature ou la force des interactions trophiques. La recherche de mots-clés ("phenotypic" ; "phenotype" ; "trait" ; "interaction strength" ; "consumption" ; "diet choice" ; "rate", et en affinant successivement avec ces trois différents types de combinaisons ; "predator- prey" ; "herbivore-plant" ; "detritivore" ou "shredder" et "leaf litter") a été menée avec les moteurs de recherche Google Scholar et ISI Web of Knowledge. Certaines études ont aussi été trouvées en consultant la liste des références des articles consultés. Etant donné que restreindre cette recherche à l'échelle intraspécifique aurait conduit à un nombre trop faible d'études, les études menées à l'échelle de l'espèce ont également été incluses dans cette synthèse. Le critère *sine qua non* étant que des traits phénotypiques aient été mesurés sur des organismes, et que la recherche des liens entre ces traits et la consommation de ressources ait été menée par les investigateurs.

Nous avons classé les études sélectionnées en différentes catégories ; 1) Système (terrestre, aquatique) ; 2) Niveau d'organisation (individu, population, espèce) ; 3) Niveau trophique de variation des traits (consommateurs et ressources) ; 4) Interaction trophique (prédateur-proie, herbivore-plante, détritivore-détritus) ; 5) Modalité de l'interaction [qualitatif (choix du type de ressource) ou quantitatif (taux de consommation, force de l'interaction trophique)] ; 6) Inclusion des covariations/causalités entre traits (oui ou non) ; 7) Type de traits (morphologique,

physiologique ou comportemental); 8) Conclusion(s) de l'étude ; et 9) Type d'étude (conceptuel, théorique, méta-analytique ; expérimental et observationnel).

I.2.2 Synthèse

Notre recherche nous a permis de sélectionner 34 études expérimentales et 7 études apportant des éléments conceptuels et théoriques à ce sujet. Toutes les études expérimentales passées en revue mettent en évidence des liens entre la variabilité phénotypique chez les consommateurs et/ou chez la ressource et la nature ou la force des interactions trophiques (Annexe 1, Tableau A1.1).

Les études recensées ici sont centrées sur les milieux aquatiques plutôt que terrestres (**Figure I.6a**). La plupart des études ont été réalisées à l'échelle de l'individu (**Figure I.6b**), en accord avec la définition du trait phénotypique comme étant une mesure individuelle (Violle et al. 2007 ; Orgogozo et al. 2015), bien qu'un nombre équivalent d'études considère le niveau d'organisation de l'espèce. Le niveau d'investigation de l'individu pourrait être plus appropriée que celui de l'espèce, où la variabilité des traits est susceptible d'être largement confondue au sein de la variabilité phylogénétique, ce qui pose des problèmes de réplication et d'interprétation des résultats (Schmitz 2008 ; Lagrue et al. 2015).

Le nombre d'études considérant la variabilité phénotypique du point de vue du consommateur ou du point de vue de la ressource est relativement similaire, et une part non-négligeable des études incluent la variabilité phénotypique à ces deux niveaux trophiques (**Figure I.6c**).

La littérature analysée met en évidence deux types de relations entre les traits phénotypiques et les interactions consommateur-ressource.

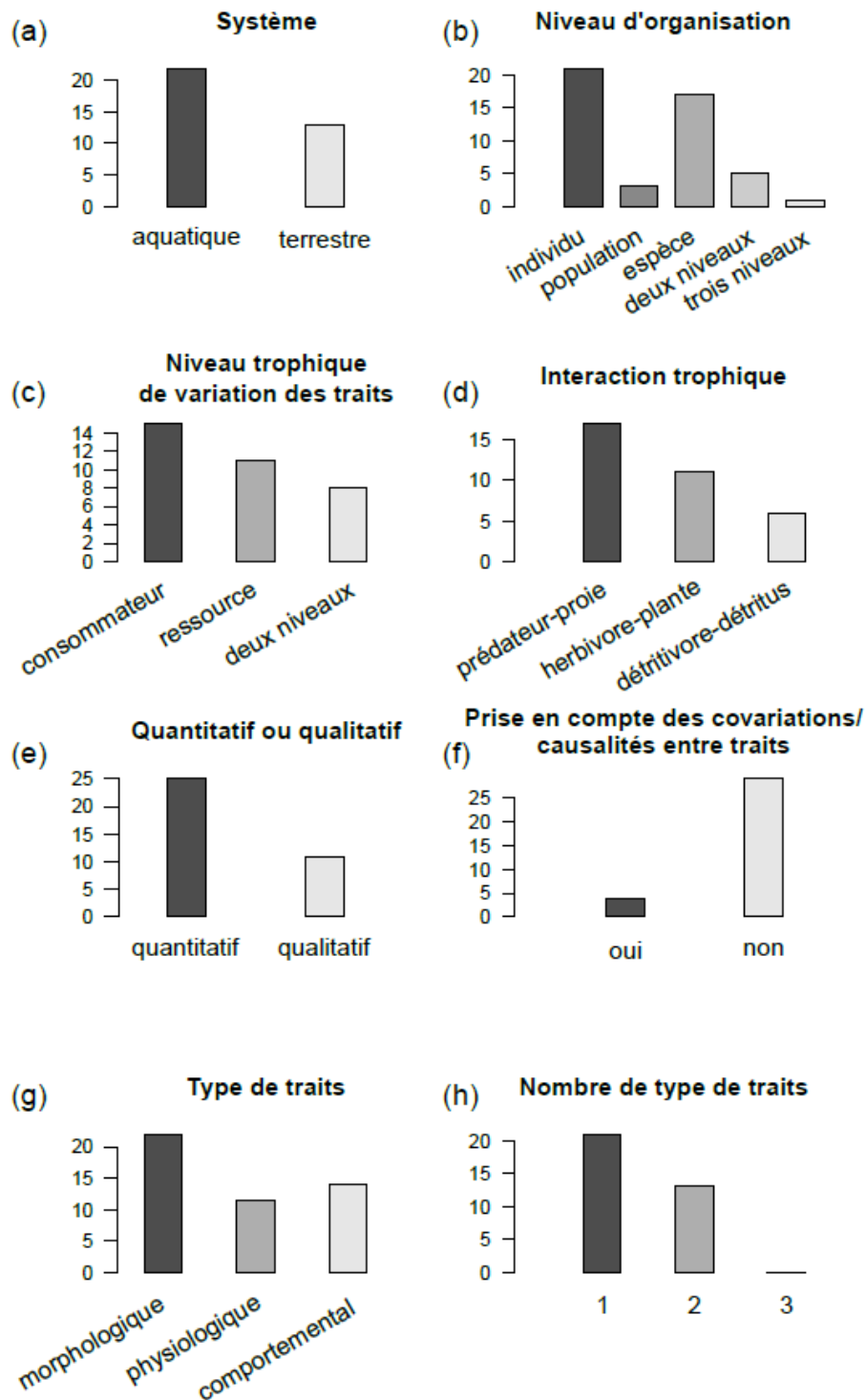


Figure I.6. Histogrammes synthétisant les caractéristiques des 34 études observationnelles et expérimentales concernant l'influence des traits phénotypiques sur les interactions consommateur-ressource.

Premièrement, les variations de traits chez les consommateurs et/ou chez la ressource peuvent affecter directement la nature et l'intensité des interactions trophiques, lorsque les traits phénotypiques influencent le choix ou le taux de consommation. On parle alors d'effets

trophiques (*consumptive effects* ; Schmitz et al. 2004). C'est le cas lorsque la qualité nutritive de différentes espèces de litière affecte la litière préférentiellement consommée ou le taux de consommation par un détritivore, puis sa croissance (Irons et al. 1988 ; Friberg et Jacobsen 1999). Du point de vue du consommateur, le type comportemental du prédateur prédit le taux de consommation des proies en modifiant la nature des courbes fonctionnelles de l'interaction prédateur-proie (Toscano et Griffen 2014). Ces modifications de la nature et de l'intensité des interactions consommateur-ressource par les traits phénotypiques sont à la fois dépendantes du phénotype de la ressource et du phénotype du consommateur (DiRienzo et al. 2013 ; Sweeney et al. 2013 ; Belgrad et Griffen 2016).

Un deuxième cas de figure émerge lorsque la variabilité phénotypique est induite par la plasticité phénotypique, comme c'est le cas lorsqu'un prédateur influence le phénotype des proies consommant la ressource. On parle alors d'effets non-trophiques (*non-consumptive effects* ; Schmitz et al. 2004). Ces effets indirects contrôlés par la plasticité phénotypique interviennent sur de courtes échelles de temps (Miner et al. 2005). Par exemple, les proies en présence d'un prédateur répondent de manière plastique et changent de morphologie, de physiologie ou de comportement, ce qui affecte leur performance à consommer la ressource (Schmitz et al. 2004 ; Miner et al. 2005 ; Hawlena et Schmitz 2010 ; Hawlena et al. 2012). Inversement, l'exposition d'individus prédateurs à différents types de proies peut induire un changement des caractères morphologiques et comportementaux du prédateur, ce qui modifiera leur capacité à capturer différents types de proie (Day et McPhail 1996 ; Parsons et Robinson 2007). Ces réponses plastiques peuvent être bidirectionnelles ou réciproques, c'est-à-dire lorsque le phénotype du consommateur et de la ressource s'influencent mutuellement. Une étude a démontré que la prise en compte de la variabilité comportementale induite à la fois chez le prédateur et chez la proie était importante pour prédire la force des interactions trophiques (McGhee et al. 2013).

Une question centrale relative à l'étude des liens entre les traits phénotypiques et les interactions trophiques est de savoir quels traits mesurer (Petchey and Gaston 2006). Les traits phénotypiques peuvent influencer directement ou indirectement les interactions trophiques à travers une variété de mécanismes : biomécaniques, énergétiques et résultant de stratégies comportementales et d'histoire de vie (cf. partie I.1.4 et **Figure I.6g**). Etant donné la diversité de ces mécanismes, une stratégie multi-traits apparaît indispensable pour comprendre la

variabilité de la nature et de la force des interactions trophiques. Néanmoins, une majorité d'études recensées ici ne concerne qu'un seul type de traits (**Figure I.6h**), avec une majorité d'études focalisant sur l'effet de la variabilité des traits morphologiques (**Figure I.6g**).

Les covariations et les liens de causalité entre différents traits peuvent entraîner des problèmes d'inférence entre l'importance de chaque trait pour expliquer l'interaction consommateur-ressource. La littérature analysée ne répond cependant pas à ces problèmes d'inférence, puisque seulement un faible nombre d'études incluent dans leur analyse les covariations et les liens de cause à effets entre traits (Metcalfé et al. 1995 ; Richardson 2002 ; Speakman et al. 2004 ; McGhee et al. 2013 ; **Figure I.6f**). Ce constat est probablement dû au fait que la plupart des études s'inscrivent dans une démarche de test d'hypothèse selon un plan expérimental et n'ont pas comme objectif d'explorer les liens entre traits.

Cette revue bibliographique permet de souligner des biais existant dans la littérature. En premier lieu, ces biais sont inhérents à la répartition des études entre systèmes d'étude. Les interactions prédateur-proie, puis les interactions herbivore-plante sont largement dominantes dans la littérature. De plus, les études retenues concernant les interactions detritivore-détritus manipulent pour leur totalité la variabilité phénotypique de la ressource, et ne considèrent pas l'influence de la variabilité phénotypique des consommateurs (**Tableau A1.1**). La plupart des études sont peu intégratives, puisqu'aucune ne concerne à la fois les systèmes aquatiques et les systèmes terrestres (**Tableau A1.1**) et que seulement un faible nombre d'entre elles intègrent plusieurs niveaux d'organisation (**Figure I.6b**). Ces limitations sont un frein à l'avènement d'un cadre conceptuel général pour comprendre le contrôle de la force des interactions consommateur-ressource par les traits phénotypiques, avec comme perspective de pouvoir prédire et anticiper les conséquences d'un changement des traits sur le fonctionnement de l'écosystème.

I.3 Liens entre variabilité phénotypique intraspécifique et fonctionnement de l'écosystème à travers l'étude de la décomposition des litières

1.3.1 Synthèse des principaux facteurs biotiques affectant la décomposition des litières

La matière végétale morte d'origine allochtone, et plus spécifiquement la litière, c'est-à-dire les débris de matière organique morte d'origine végétale, est une ressource abondante à la base des

réseaux trophiques des écosystèmes forestiers (Wallace et al. 1997,1999 ; Gessner et al. 2010). La décomposition de la litière est un processus majeur du fonctionnement des sols et des cours d'eau (Gessner et al. 2010), qui –malgré les différences apparentes entre ces deux habitats, au moins d'un point de vue structurel – présentent de fortes similarités dans le devenir de la matière organique morte et les modalités de son recyclage (Wagener et al. 1998 ; Gessner et al. 2010). Je décrirai seulement les caractéristiques de la décomposition des litières en cours d'eau de tête de bassin forestier.

Les cours d'eau forestiers reçoivent et transportent d'importantes quantités de matière organique d'origine terrestre (Post et al. 1990 ; Wetzel 2001 ; Gessner et al. 2010). Les cours d'eau forestiers de faible gabarit ont une ripisylve imposante, ce qui limite l'apport de lumière. Leur caractère souvent oligotrophe conduit à une faible production primaire autotrophe et à la dominance de l'hétérotrophie (Vannote et al. 1980). La litière est décomposée par l'activité des microorganismes décomposeurs, comme les bactéries et les champignons, notamment les hyphomycètes aquatiques (Weyers et Suberkropp 1996 ; Hieber et Gessner 2002), mais également par la consommation directe par des macroorganismes détritvires, principalement des invertébrés (Cummins 1974 ; Wallace et al. 1997). La production de biomasse des invertébrés consommateurs de litières et prédateurs est régulée par la quantité de litières apportées aux cours d'eau (Richardson 1991 ; Wallace et al. 1997). Les micro-décomposeurs et macro-détritvires participent à la conversion des particules organiques grossières en plus petites particules, en carbone organique et inorganique dissous, en CO₂ et en nutriments solubles, mais aussi à la production de nouvelle biomasse hétérotrophe (Gessner et al. 1999). Les produits de décomposition sont utilisés comme ressources par d'autres organismes hétérotrophes et autotrophes, présents à l'aval des zones où se produit la décomposition (Vannote et al. 1980). La décomposition des litières au sein des cours d'eau de tête de bassin est donc fondamentale au fonctionnement de l'hydroécosystème, d'un point de vue local (Wallace et al. 1997) et global (Vannote et al. 1980). Ce processus est essentiel au cycle du carbone et des nutriments à l'échelle du globe (Post et al. 1990), puisque 90% de la biomasse issue de la production végétale terrestre échappe à l'herbivorie et rejoint le pool détritvire (Cebrian 1999).

Après une première phase de lessivage abiotique durant les premières heures d'immersion des feuilles (24 - 48 heures), correspondant à la perte rapide des produits solubles intra-cellulaires

(sucres, acides aminés, phénols, nutriments ; Suberkropp et al. 1976), les feuilles sont rapidement colonisées par les conidies d'hyphomycètes aquatiques dispersées dans la colonne d'eau (Bärlocher 1992 ; Gessner et al. 2007). Les hyphomycètes aquatiques sont, de par leur biomasse, le principal contrôle microbien de la décomposition des litières (Baldy et al. 1995 ; Hieber et Gessner 2002). Lorsque les conidies ont germé à la surface des feuilles, le mycélium des hyphomycètes aquatiques colonise la matrice foliaire et dégrade les composés organiques structurels grâce à des enzymes spécifiques. Ceci a pour conséquence un ramollissement de la feuille et un enrichissement en nutriments de la litière, via l'assimilation mycélienne des nutriments de la colonne d'eau. Ce changement structurel et chimique sous l'activité des hyphomycètes aquatiques, ou conditionnement des litières, favorise l'activité de consommation des litières par les macro-invertébrés détritiques (Suberkropp et Arsuffi 1984 ; Gessner et al. 1999).

La litière conditionnée par le mycélium des hyphomycètes aquatiques est consommée et digérée par les macro-invertébrés détritiques, ce qui a pour conséquence sa fragmentation en fines particules de matière organique (*Fine Particulate Organic Matter* ou FPOM ; Wallace et Webster 1996). Les macro-invertébrés contribueraient dans un certain nombre de cas à plus de 50% dans la perte de masse des litières (Cuffney et al. 1990), et jouent donc un rôle primordial dans l'écosystème (Graça 2001). Les prédateurs sont également importants pour expliquer la variabilité d'intensité de ce processus, car en consommant ou en apeurant les proies détritiques, ils induisent des cascades trophiques mesurables via le taux de décomposition des litières (Woodward and Hildrew 2002 ; Jabiol et al. 2014 ; Lagrue et al. 2015). Les facteurs impliqués dans la décomposition des litières n'opèrent pas dans le temps comme une succession d'étapes discrètes, mais plutôt comme un ensemble continu ou concomitant (Gessner et al. 1999). L'ensemble de ces contrôles affectent positivement ou négativement la quantité et le type de produits de la décomposition (Gessner et al. 1999 ; **Figure I.7**), ce qui lie les propriétés du réseau trophique détritique (prédateurs, macro-détritiques, micro-décomposeurs, litières ; **Figure I.7a**), aux flux de matières à l'échelle locale (produits de décomposition ; **Figure I.7b**) et globale (cycles du carbone et des nutriments ; **Figure I.7c**).

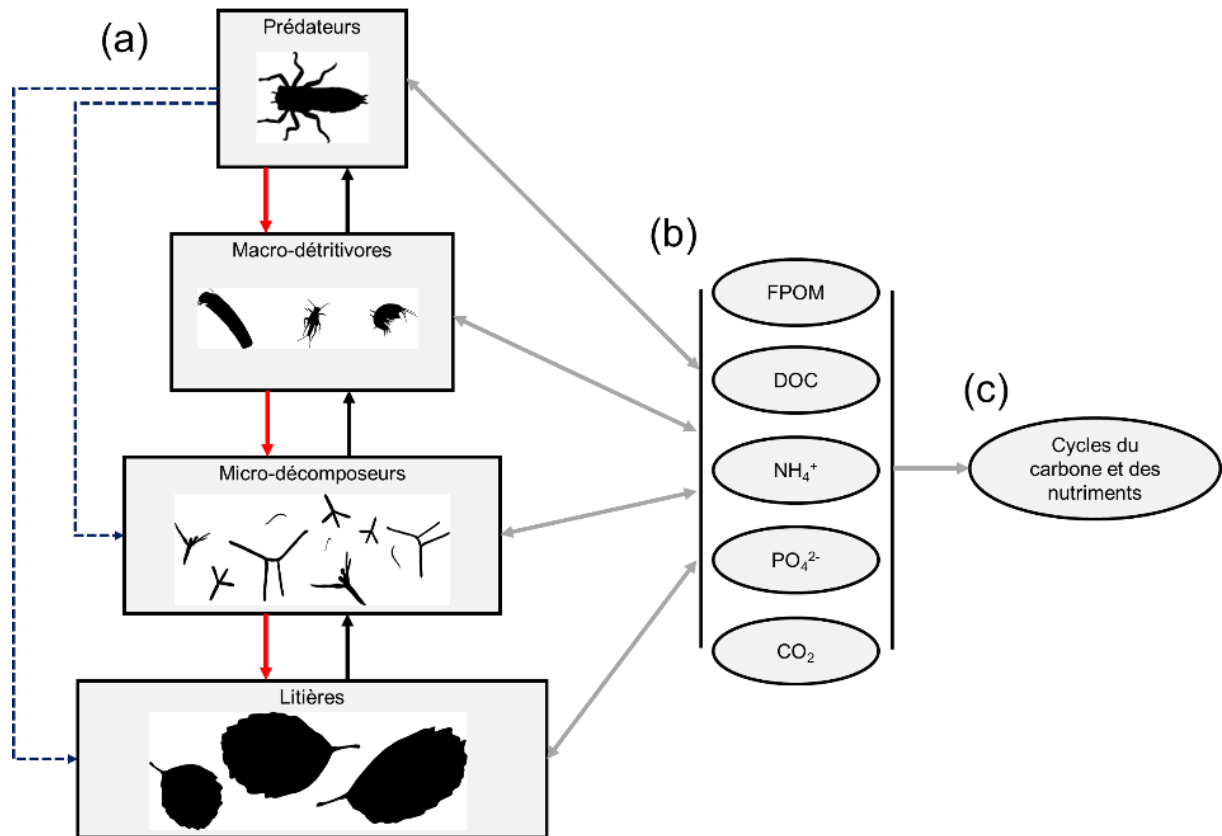


Figure I.7. Réseau trophique détritique de cours d'eau de tête de bassin (a) ; produits de décomposition des litières (b) ; et lien avec le cycle global du carbone et des nutriments (c). Les rectangles représentent des propriétés du système : le type d'individu, de population ou d'espèce, la structure de la communauté et leur biomasse. La largeur des niveaux trophiques représente leur biomasse. Les flèches noires symbolisent les effets positifs du bas vers le haut (*bottom-up*), typiquement le transfert d'énergie aux niveaux supérieurs. Les flèches rouges symbolisent des effets du haut vers le bas (*top-down*) initiées par les prédateurs. Les flèches bleues symbolisent les effets indirects dus aux effets *top-down*, qui peuvent être de signe positif ou négatif. Les doubles flèches grises représentent l'effet de chaque niveau trophique sur les produits de décomposition (b) et leur potentielle rétroaction (FPOM : *Fine particulate organic matter* ; DOC : *Dissolved organic carbon* ; NH_4^+ : Ammonium ; PO_4^{2-} : Phosphates ; CO_2 : Dioxyde de carbone). Les produits de décomposition peuvent être biotiques, comme la biomasse secondaire des niveaux trophiques supérieurs à la litière (a), ou abiotiques (b).

I.3.2 Variabilité intraspécifique et décomposition des litières

L'importance de la variabilité intraspécifique pour la décomposition des litières a été abordée principalement sous l'angle des traits physico-chimiques des litières (Whitham et al. 2006 ; LeRoy et al. 2007 ; Lecerf et Chauvet 2008 ; Jackson et al. 2013 ; Graça et Poquet 2014 ; Jackrel et Morton 2018). En effet, les traits physico-chimiques des feuilles varient entre et au sein des espèces, et sont connus pour être un facteur primordial de la variabilité du taux de décomposition des litières (Cornwell et al. 2008). La variabilité intraspécifique du taux de décomposition chez l'Aulne glutineux a été rapportée comme étant de même ampleur que la variabilité interspécifique locale (Lecerf et Chauvet 2008). La variabilité intraspécifique du taux de décomposition est vraisemblablement liée à celle des teneurs en nutriments et des fibres récalcitrantes (lignine) contenus dans les feuilles (Lecerf et Chauvet 2008). De nombreuses études ont, depuis, quantifié la part de variabilité de traits fonctionnels présente au niveau intra- et interspécifique chez les plantes (Albert et al. 2010 ; Albert et al. 2010 ; Messier et al. 2010).

Très peu d'études à ce jour ont quantifiées l'importance de la variabilité intraspécifique des traits phénotypiques des consommateurs invertébrés présentant un contrôle direct (détritivores) ou indirect (prédateurs) sur la décomposition des litières. Des travaux ont préalablement mis en évidence que le régime alimentaire des détritivores ou des prédateurs peut varier entre populations, stades ontogéniques ou sexes d'une même espèce, et donc potentiellement influencer la vitesse de décomposition des litières (Dudgeon et Richardson 1988 ; Summers et al. 1997 ; Dangles 2002 ; Bondar et al. 2005 ; Bondar et Richardson 2009 ; Felten et al. 2008 ; Van der velde et al. 2009). Néanmoins, seulement quelques études récentes lient directement les traits phénotypiques mesurés sur des individus à la variabilité du taux de décomposition des litières (p. ex. : Rudolf et Rasmussen 2013a ; Raffard et al. 2017 ; Evangelista et al. 2017).

I.4 Objectifs et hypothèses de travail

I.4.1 Objectifs généraux

L'objectif général de ce travail de thèse est de quantifier l'importance de la variabilité intraspécifique chez des invertébrés connus pour réguler directement (détritivores), ou indirectement (prédateurs), le taux de décomposition des litières dans les écosystèmes. Cet objectif général se décline en plusieurs questions et hypothèses testées via des études expérimentales. Celles-ci ont été menées sur le terrain et/ou au laboratoire, en considérant la

variabilité phénotypique aux niveaux de l'individu ou de la population. Les objectifs étaient les suivants (**Tableau I.1**) :

- (1) Quantifier l'ampleur de la variabilité du taux de consommation de litières aux niveaux inter- et intraspécifique chez des détritvovres terrestres et aquatiques ;
- (2) Tester si cette variabilité intraspécifique individuelle pourrait être déterminée par les traits phénotypiques des individus détritvovres ;
- (3) Tester si les relations entre les traits phénotypiques individuels et la décomposition des litières sont généralisables au cas des cascades trophiques initiées par des prédateurs en conditions naturelles ;
- (4) Tester si l'origine des populations de prédateurs le long d'un gradient latitudinal pourrait influencer la décomposition des litières à travers les cascades trophiques dans un contexte de réchauffement climatique.

Tableau I.1 : Récapitulatif des objectifs abordés dans les chapitres de cette thèse, avec le détail des modèles d'étude, des niveaux d'organisation biologique d'investigation.

Objectifs	Modèle(s) biologique(s)	Niveau d'organisation	Niveau d'investigation	Chapitre
1	5 espèces de détritvovres terrestres et 5 aquatiques	- individu	Microcosme	1
		- espèce		
		- écosystème		
2	<i>Gammarus fossarum</i>	- individu	Microcosme	2
2 et 3	<i>Cordulegaster boltonii</i>	- individu	Ecosystème naturel	3
4	<i>Cordulegaster boltonii</i>	- population	Ecosystème artificiel, mésocosme	4

1.4.2 Hypothèses générales

Trois questions générales sont communes à plusieurs chapitres :

- 1) Peut-on relier le phénotype des individus à leur effet sur les niveaux d'organisation supérieurs ? (**Figure I.8**)
- 2) La variabilité inter-individuelle des traits phénotypiques et de leurs effets sur la décomposition des litières (impact sur l'écosystème) est-elle répétable au cours du temps ? (**Figure I.8a**)
- 3) Est-ce que la masse des individus est le trait qui explique le plus la variabilité inter-individuelle d'effet sur la décomposition des litières ? (**Figure I.8b**).

Des hypothèses spécifiques à chaque chapitre ont également été testées. Dans le Chapitre III, nous faisons l'hypothèse que la plus grande variabilité du taux de consommation des litières que nous attendons au niveau interspécifique est due au fait que la taille des organismes varie plus entre espèces qu'entre individus d'une même espèce. Dans le Chapitre IV, nous faisons l'hypothèse que tous les traits phénotypiques n'ont pas la même propension à affecter le taux de consommation de litières des individus détritivores, puisque des liens de covariation et de cause à effets entre les traits impliquent des liens directs et indirects avec le taux de consommation des litières. Nous avons également voulu savoir dans le Chapitre V si différents traits n'avaient pas la même propension à moduler les cascades trophiques individuelles sur la décomposition des litières.

En dehors de l'effet important de la masse corporelle, nous nous attendons à ce que le sexe des individus explique une grande part des variations phénotypiques et donc également en partie la variabilité inter-individuelle d'effet sur la consommation ou la décomposition des litières (**Figure I.8c**). En dehors des effets de la masse corporelle et du sexe, nous nous attendons à ce que les différences physiologiques, comportementales et de traits d'histoires de vie (POLs), puisque reliées à la gestion énergétique des organismes, prédisent une partie des variations d'effets individuels ou populationnels sur la vitesse de consommation ou de décomposition des litières (p. ex. à travers les cascades trophiques). Les traits morphologiques peuvent également moduler l'impact des individus sur l'écosystème (**Figure I.8d**).

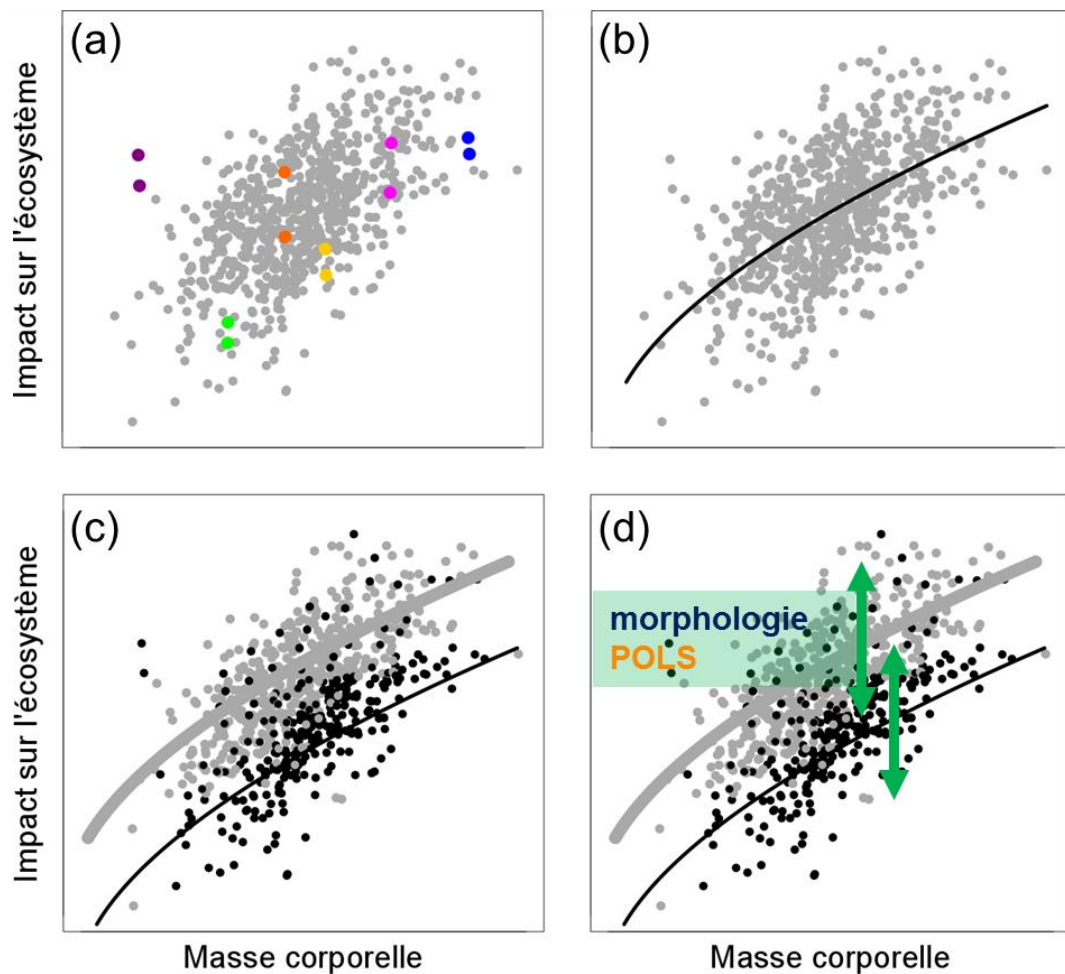


Figure I.8. Graphiques illustrant les hypothèses et prédictions de ce travail de thèse (données simulées). (a) La première hypothèse de travail est que la variabilité inter-individuelle d'impact sur l'écosystème (taux de consommation de litières ou cascades trophiques) n'est pas due au hasard mais est bien inhérente aux traits phénotypiques des individus. Cette hypothèse est valide si l'impact d'un individu sur l'écosystème est répétable au cours du temps, c'est-à-dire si un même individu impacte l'écosystème avec la même intensité (les *points de couleurs* sont différents individus et deux points d'une même couleur sont des mesures à des temps distincts). (b) Une fois ce prérequis validé, et en s'appuyant sur la Théorie Métabolique de l'Ecologie (MTE), nous nous attendons à ce que les variations de masse corporelle entre individus expliquent la majeure partie de la variabilité inter-individuelle d'impact sur l'écosystème (la *ligne noire* de régression de type puissance désigne l'effet de la masse corporelle). (c) En dehors des variations de masse, nous nous attendons à ce que le sexe des individus explique de la variabilité non-expliquée par la masse corporelle (les *points gris* désignent des individus femelles et les *points noirs* des individus males). (d) Pour finir, nous nous attendons à ce que les traits phénotypiques morphologiques et les traits liés au rythme de vie (POLS) nous permettent d'expliquer la variabilité inter-individuelle non-expliquée par la masse corporelle et le sexe des individus (*double flèches vertes*).

I.4.3 Travaux effectués en complément de ce travail de thèse

En parallèle de la réalisation de ces quatre études, ce projet de thèse m'a conduit à la réalisation de deux études supplémentaires dans le cadre de stages de Master 2 que j'ai eu le plaisir de co-cadrer. Une première étude (stage d'Achour Laribi) a consisté à explorer les liens entre les facteurs environnementaux et la variabilité morphologique et de sex-ratios entre populations de *Cordulegaster boltonii* (Odonata, Anisoptera) sur le massif de la Montagne Noire. Cette étude a principalement permis d'alimenter la réflexion à l'amont de l'étude présentée dans le Chapitre V (Supplementary materials). Les résultats principaux de ce travail sont présentés dans l'Annexe 2. Une seconde étude (stage de Tom Réveillon), en collaboration avec Arnaud Sentis (SETE), visait à mieux comprendre les liens entre la masse des individus et la variabilité inter-individuelle de réponses du taux métabolique d'un détritivore (*Gammarus fossarum*) face à une augmentation de la température ; les résultats principaux sont présentés en tant que support à la discussion (Annexe 3).

Des travaux de vulgarisation auprès du grand public ont conduit à l'initiation d'un projet pédagogique à destination du monde scolaire (écoles primaires, collèges et lycées), visant à sensibiliser les plus jeunes à l'étude du processus de décomposition des litières. Ce travail collaboratif a conduit à la réalisation d'un guide pédagogique et d'un poster illustré, qui sont présentés en Annexe 4. Un site est disponible à l'adresse suivante : <https://edu.obs-mip.fr/kit-decompo/>

METHODOLOGIE

Sites d'étude

Ce projet de thèse vise à démontrer si la variabilité intraspécifique du phénotype des invertébrés est importante pour le fonctionnement de l'écosystème. Afin de poursuivre cet objectif, nous avons considéré à la fois la variabilité phénotypique chez des :

- Espèces de détritivores terrestres et aquatiques (rectangles respectivement bleus et rouges, localisés dans le sud de la France, site numéro 2, **Figure II.1**, Chapitre III),
- Populations d'une même espèce le long d'un gradient latitudinal (*Cordulegaster boltonii* ; rectangles rouges, site 2, **Figure II.1a**, Chapitre VI),
- Populations d'une même espèce au sein d'un même massif forestier (*Cordulegaster boltonii* ; Montagne Noire, n = 51 ; points oranges, **Figure II.1b**, Annexe 2),
- Individus d'une même population de détritivores terrestres et aquatiques (rectangle bleu, et site 2, **Figure II.1**, Chapitre III), et
- Individus d'une même espèce de détritivores (*Gammarus fossarum* ; site 1, **Figure II.1b**, Chapitre IV et *Gammarus fossarum*, site 3, **Figure II.1b**, Annexe 3) et de prédateurs aquatiques (*Cordulegaster boltonii* ; site 1, **Figure II.1b**, Chapitre V).

Tous les sites étudiés dans cette thèse représentaient des écosystèmes majoritairement influencés par les apports de litières, le site terrestre étant une haie et les sites aquatiques des cours d'eau de tête de bassins forestiers d'un faible ordre de Strahler (majoritairement 1 ou 2). En effet, la majorité des sites d'étude est localisée sur le massif de la Montagne Noire (**Figure II.1b**), un contrefort du Massif Central, les autres étant situés près du massif de la Serra da Estrela au Portugal (Ribeiro de Múceres) et sur le massif vosgien (Ravines ; **Figure II.1a**). Les cours d'eau concernés sont peu minéralisés car présents sur des massifs composés de roches métamorphiques (granites et gneiss), de type torrentiel dû aux pentes relativement importantes et s'écoulant au travers d'un couvert forestier mixte, donc limitant les apports de lumière. Ces

conditions sont relativement limitantes pour la production primaire autotrophe, conduisant à des réseaux trophiques principalement hétérotrophes, basés sur les apports allochtones ripariens (typiquement constitués de litières). Ces systèmes évoluent cependant vers des apports de carbone organique d'origine mixte ou autotrophe lorsque la couverture de canopée est moins importante (Evangelista et al. 2014).

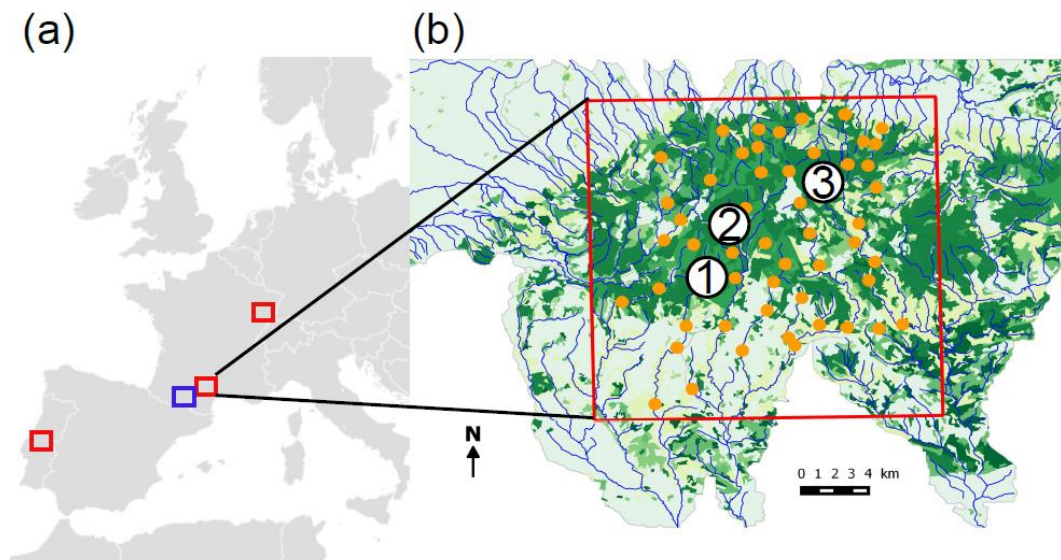


Figure II.1. Carte des sites de prélèvement des invertébrés pour les différentes études du travail de thèse. (a) Carte des sites à l'échelle européenne et (b) régionale (Montagne Noire). Les *rectangles rouges* indiquent les sites aquatiques, et le *rectangle bleu* indique le site terrestre (a). Les sites *oranges* sont les sites de l'étude correspondant au Supplementary materials du Chapitre V et à l'annexe 2. Les sites numérotés sont des sites spécifiques à d'autres études (b).

Organismes d'étude

Nous avons utilisé des invertébrés détritivores (5 espèces terrestres et 5 espèces aquatiques) et une espèce d'invertébré prédateur aquatique comme modèles biologiques (**Tableau II.1**). L'ensemble des 10 espèces de détritivores a servi de base à la comparaison inter- *versus* intraspécifique dans la première étude présentée au chapitre suivant (Chapitre III). Le détritivore *Gammarus fossarum* (**Figure II.2a**) était l'organisme modèle pour une étude visant à faire le lien entre la variabilité inter-individuelle de plusieurs types de traits phénotypiques et le taux de consommation individuel (Chapitre IV et Annexe 3).

Gammarus fossarum (Koch 1835) est une espèce de petite taille (<1,5 cm) qui affectionne les cours d'eau de tête de bassin frais et oxygénés, supporte des vitesses d'écoulements relativement importantes, et donc est présent dans les cours d'eau de type forestier et torrentiel. Sur son aire géographique, il partage le réseau hydrographique selon un gradient amont-aval avec les espèces *G. pulex* (Linnaeus 1758) et *roseli* (Gervais 1835) trouvés plus à l'aval de la succession longitudinale, même si on peut parfois trouver ces trois espèces en sympatrie dans la partie médiane des cours d'eau (Pöckl et al. 2003). *G. fossarum* présente deux grands types génétiques en Europe occidentale, qui sont en contact au centre de l'Europe, entre les bassins du Rhin et du Danube (Müller 2000). Sa durée de vie est de 1 à 2 ans, et la période de reproduction est étalée le long de la période de croissance estivale, avec un pic de reproduction au printemps (Pöckl et al. 2003). Ce crustacé amphipode très commun dans les ruisseaux forestiers et montagneux en Europe est, par son ubiquité et ses abondances souvent fortes, une espèce clé pour la décomposition des litières et le transfert d'énergie aux prédateurs (Dangles et al. 2004 ; Lecerf et al. 2005 ; Felten et al. 2008 ; Bundschuh et al. 2011 ; Lagrue et al. 2015), et présente donc un fort intérêt pour l'étude de sa variabilité phénotypique et de ses effets supposés sur la décomposition des litières.

Tableau II.1. Récapitulatif des espèces utilisées dans les expériences de cette thèse.

Nom de l'espèce	Système	Classe	Ordre	Famille	Chapitre
<i>Chaetophiloscia elongata</i>	Terrestre	Malacostraca	Isopoda	Philosciidae	3
<i>Philoscia muscorum</i>	Terrestre	Malacostraca	Isopoda	Philosciidae	3
<i>Polydesmus angustus</i>	Terrestre	Diplopoda	Polydesmida	Polydesmidae	3
<i>Armadillidium vulgare</i>	Terrestre	Malacostraca	Isopoda	Armadillididae	3
<i>Glomeris marginata</i>	Terrestre	Diplopoda	Glomerida	Glomeridae	3
<i>Amphinemura sp.</i>	Aquatique	Hexapoda	Plecoptera	Nemouridae	3
<i>Gammarus fossarum</i>	Aquatique	Malacostraca	Amphipoda	Gammaridae	3 et 4
<i>Sericostoma personatum</i>	Aquatique	Hexapoda	Trichoptera	Sericostomatidae	3
<i>Potamophylax cingulatus</i>	Aquatique	Hexapoda	Trichoptera	Limnephilidae	3
<i>Tipula lateralis</i>	Aquatique	Hexapoda	Diptera	Tipulidae	3
<i>Cordulegaster boltonii</i>	Aquatique	Hexapoda	Odonata	Cordulegastridae	5 et 6

Nous avons voulu tester la réponse du taux de décomposition des litières à la variabilité intraspécifique des traits d'un prédateur via les cascades trophiques, en condition naturelle (Chapitres V) ou en canaux artificiels (Chapitre VI). Nous avons également voulu décrire la variabilité inter-populationnelle d'abondances, de sex-ratios et de traits morphologiques chez ces mêmes invertébrés prédateurs dans des cours d'eau forestiers de la Montagne Noire. Dans ces deux chapitres, nous avons utilisé comme modèle biologique des larves d'odonates (Anisoptera) de l'espèce *Cordulegaster boltonii* (**Figure II.2b**).

Cordulegaster boltonii (Donovan 1807) ou Cordulegastre annelé (*Golden-ringed dragonfly*) est une libellule anisoptère de grande taille (~7 cm chez l'adulte), dont l'aire de répartition s'étend du Magreb au sud de la Scandinavie (Ferrerias-Romero et Corbet 1999). *C. boltonii* est l'espèce la plus courante et abondante du genre *Cordulegaster* en Europe (Ferrerias-Romero et Corbet 1999), où l'on trouve 8 espèces (Froufe et al. 2014). Cette espèce est polytypique, car présentant une grande variabilité morphologique chez l'adulte en fonction des différentes localités au sein de son aire de répartition. Ces types morphologiques étaient jusqu'alors considérés comme correspondant à 4 sous-espèces (Boudot 2001). Or, des travaux récents utilisant une approche biomoléculaire basée sur des fragments d'ADN mitochondrial et ribosomique [cytochrome c oxydase I (COI) et *Internal Transcribed Spacer-1* (ITS-1)] reportent une faible variabilité génétique sur ces marqueurs pour *C. boltonii*, et n'observent aucune séparation nette entre ce que l'on considérait comme étant 4 sous-espèces morphologiques, mis à part pour le type *C. boltonii algerica*, présent au Magreb (Froufe et al. 2014).

Le développement de la larve de *C. boltonii*, échelonné en 14 stades larvaires dure 2 à 5 ans en fonction de la latitude (Ferrerias-Romero et Corbet 1999). La période de vol de l'adulte après émergence de la larve s'étend de juin à septembre, et les adultes utilisent le chenal des cours d'eau comme habitat de chasse en plein vol, où ils capturent de petits insectes (*observations personnelles*). A l'état larvaire, cette espèce est principalement inféodée aux habitats sablonneux et graveleux des cours d'eau forestiers (Ferrerias-Romero et Corbet 1999 ; de Nadaï Monoury et al. 2014), où elle s'enfouit pour chasser à l'affût des invertébrés aquatiques de plus petite taille, grâce à son masque préhensile (Bo et al. 2011). La granulométrie préférée de l'habitat de chasse des larves de *C. boltonii*, tout comme la taille préférée de ses proies semblent être dépendantes de la taille corporelle des individus ; les plus petits individus utilisent des substrats plus fins (chez *C. dorsalis* en Colombie britannique ; Marczac et al. 2006) et capturent

des proies plus petites (Woodward et Hildrew 2002 ; Bo et al. 2011) que les plus gros individus. Ses fortes abondances [couramment entre 10 et 50 individus m^{-2} d'habitat favorable, c'est-à-dire des sables ou graviers en Montagne Noire (Supplementary Materials du Chapitre V), habitats propices aux accumulations de litières] font de ce prédateur un agent de contrôle indéniable de la vitesse de décomposition des litières à travers les cascades trophiques (Woodward et Hildrew 2002 ; Jabiol et al. 2014 ; Lagrue et al. 2015). Nous avons vu que cette espèce possédait un fort potentiel pour étudier l'effet de la variabilité intraspécifique sur la décomposition des litières au niveau inter-populationnel, en raison de sa vaste aire de répartition en Europe couvrant plusieurs conditions thermiques. Cette espèce possède également un fort intérêt pour étudier les différences inter-individuelles au sein d'une population. En effet, en plus de la présence de dimorphisme sexuel chez la larve, où les femelles d'une même cohorte sont plus grosses que les mâles (Ferrers-Romero et Corbet 1999), cette espèce, tout comme l'espèce nord-américaine *C. dorsalis*, comprendrait des individus de type "rapides" et "lents" au sein d'une même cohorte. Ainsi, les individus "rapides" nécessiteraient deux années pour compléter leur cycle de vie, contre les trois années nécessaires aux individus "lents" pour accéder au stade adulte (Ferrers-Romero et Corbet 1999; Marczac et al. 2006).

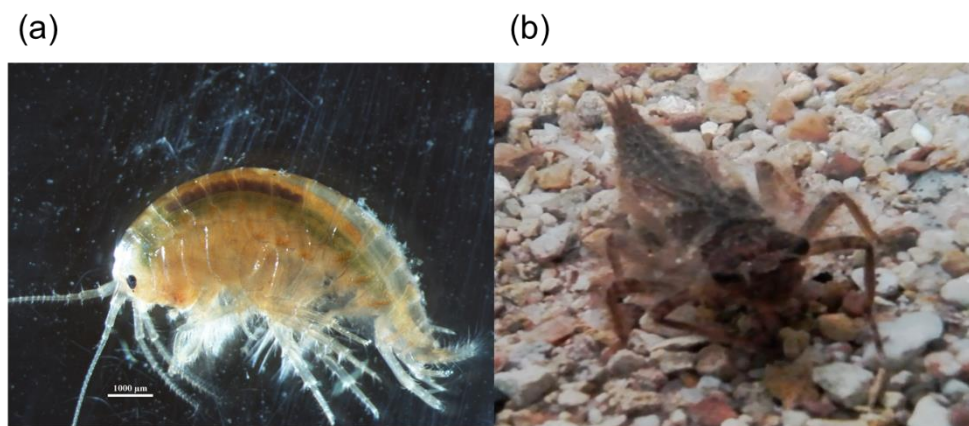


Figure II.2. Photographies d'un individu de l'espèce de détritivore *Gammarus fossarum* (a) et d'un individu de *Cordulegaster boltonii* à l'état larvaire dans son habitat préférentiel (b).

Dispositifs expérimentaux

Des microcosmes en laboratoire maintenus dans des salles thermo-régulées ont été utilisés à plusieurs occasions pour mesurer des traits au niveau individuel, comme la consommation de litières chez les détritivores (Chapitres III et IV ; **Figure II.3a**). Grâce à leur faible taille et leur structure simple, les microcosmes ont l'avantage de permettre un bon niveau de réplication des expériences et une standardisation des conditions expérimentales, prérequis indispensables pour aboutir à des mesures précises et répétables. Nous avons opté pour un compromis entre réalisme et contrôle des facteurs externes dans l'expérience du Chapitre VI, où nous avons manipulé la température de rivières artificielles simulant des réseaux trophiques détritiques à deux niveaux trophiques (litières et détritivores) ou à trois niveaux trophiques (litières, détritivores et *C. boltonii*) (**Figure II.3b**). Enfin, l'expérience du Chapitre V a été réalisée dans des cages expérimentales installées au sein d'un cours d'eau (**Figure II.3c**). Ce type de dispositif est couramment utilisé pour évaluer l'impact des prédateurs sur les communautés naturelles de proies et le fonctionnement de l'écosystème (Cooper et al. 1990 ; Englund 1997 ; Shurin et al. 2002 ; Woodward et Hildrew 2002 ; Borer et al. 2005 ; Jabiol et al. 2014 ; Lagrue et al. 2015). Dans notre étude, les cages positionnées en bordure de rivière et remplies de sable standard renaient les litières et l'individu prédateur que l'on avait ajouté, mais laissaient circuler l'eau et les proies potentielles de toutes tailles (**Figure II.3c**).

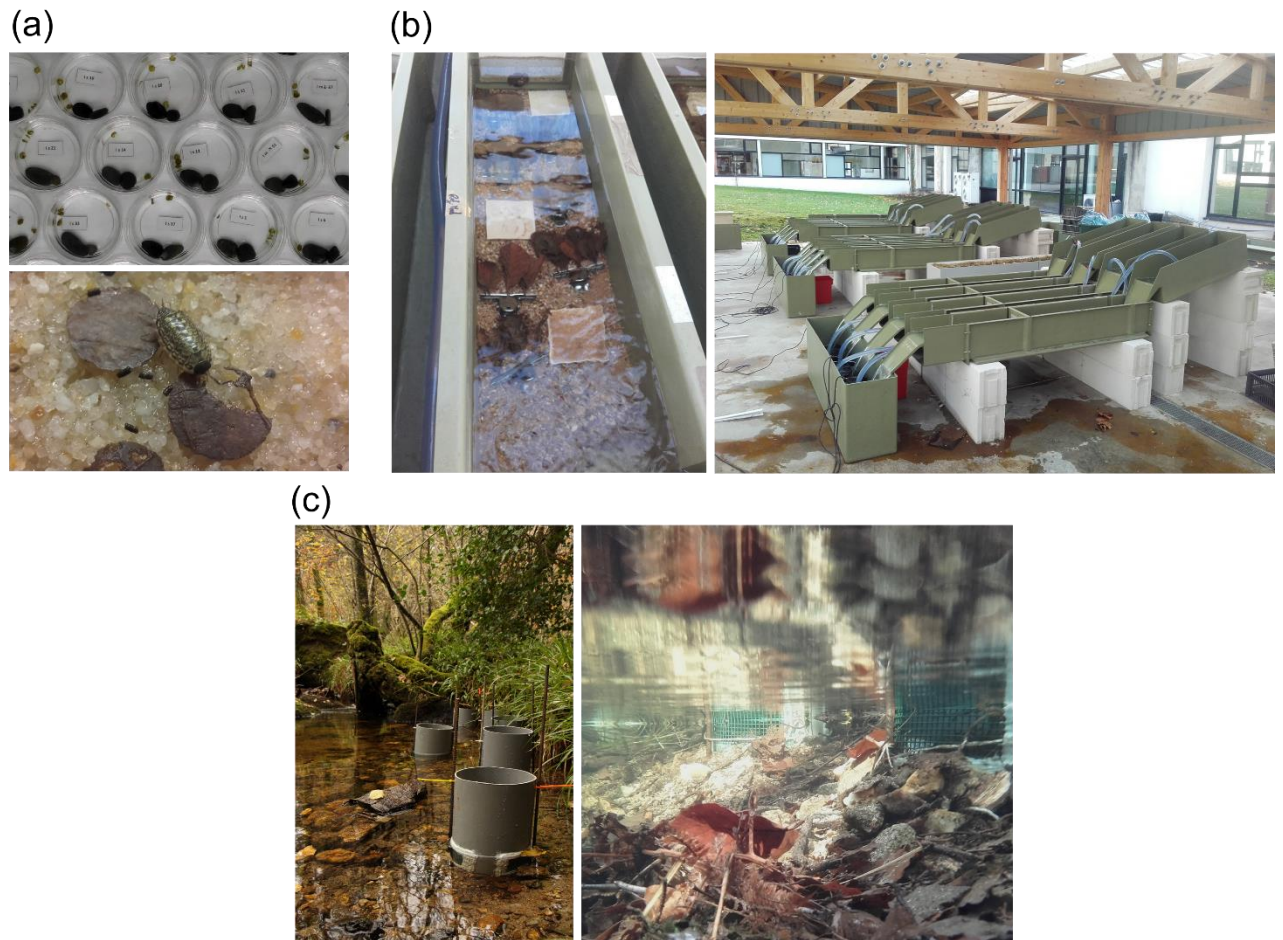


Figure II.3. Illustration des systèmes expérimentaux utilisés lors des expériences de la thèse. (a) Microcosmes aquatiques (*haut*) et un individu de *Philoscia muscorum* en train de consommer des disques de litière standardisés (*bas*). (b) Disposition (*gauche*) et vue éloignée (*droite*) des rivières artificielles utilisées au LIEC à Metz. (c) Vue éloignée (*gauche*) et vue subaquatique (*droite*) des cages expérimentales positionnées dans la rivière Peyreblanque.

CHAPITRE III

VARIABILITE DU TAUX DE CONSOMMATION DE LITIERES AUX NIVEAUX INTER- ET INTRASPECIFIQUES CHEZ DES DETRITIVORES TERRESTRES ET AQUATIQUES

Malgré l'importance des macro-invertébrés pour le processus de décomposition des litières en milieu aquatique et terrestre (Wallace et al. 1997 ; Graça 2001 ; Gessner et al. 2010), aucune étude à notre connaissance ne renseigne sur le partitionnement de la variabilité entre les niveaux inter- et intraspécifiques du taux de consommation de litières, un trait *a priori* directement impliqué dans la décomposition des litières. Avec une étude au laboratoire, nous avons voulu tester chez des détritivores terrestres et aquatiques la répétabilité du taux de consommation de litières au cours du temps, quantifier la variabilité de ce trait aux niveaux inter- et intraspécifiques, et tester l'influence de la masse des individus pour expliquer cette variabilité.

Inter- and intraspecific litter consumption rate variability across terrestrial and aquatic detritivores

Manuscript in preparation

Rota Thibaut*, Pey Benjamin, Eric Chauvet and Antoine Lecerf

EcoLab, Université de Toulouse, CNRS, INP, UPS, Toulouse, France

* E-mail of the corresponding author : thibaut.rota@univ-tlse3.fr

Abstract

Do inter- and intraspecific levels contribute equally to the functional variability? To answer this general question, we partitioned the litter consumption rate variability into inter- and intraspecific components across terrestrial and aquatic detritivorous invertebrates. We found that ecosystem type (terrestrial vs. aquatic) did not account for the total functional variability. About half (53%) of variation in litter consumption rate was due interspecific differences whereas within-species variability contributed to 34%. Ecosystem type did not alter how functional variability was partitioned between inter- and intraspecific levels. Therefore, we suggest that intrinsic constraints over litter consumption of detritivores inhabiting both ecosystems are similar, and that future studies and conservation plans should consider intraspecific functional variability as an important part of biodiversity. A part of functional variability was attributable to body mass at the interspecific level, but it was not the case at the intraspecific level. This may indicate that the importance of body size in mediating impacts of environmental changes on ecosystems decreases as we move down the hierarchy of biological organization.

Keywords: Body mass; detritivores; functional traits; individuals; intraspecific variability; litter decomposition; terrestrial and aquatic ecosystems.

Introduction

Biodiversity is steeply declining (Butchart et al. 2010), and intraspecific variability of traits are shifting under anthropogenic changes (Hendry et al. 2017; Alberti et al. 2017). This reinforces the need to investigate how functional variability is partitioned between inter- and intraspecific levels, and to test if common patterns are found in different ecosystems.

Terrestrial and aquatic detritivorous invertebrates ingest plant litter detritus, enlivening the global carbon cycle (Gessner et al. 1999; Gessner et al. 2010; Schmitz et al. 2014) and ecosystem services (Kremen 2005). Detrital habitats in streams and forests show many similarities in how they are structured and how microbial and macro-organisms process leaf litter (Wagener et al. 1998). Moreover, since terrestrial and aquatic detritivores share a common resource, physiological and evolutionary constraints are likely the same irrespective of the habitat type. For instance, the constraint imposed by body size on metabolic rates should lead to similarities in the mass-specific rates at which terrestrial and aquatic detritivores consume terrestrial plant litter (Brown et al. 2004; Pawar et al. 2012).

In contrast, the leaf litter layer is more homogeneous and stable in forest floor habitats compared with riverbed habitats, where litter packs are heterogeneously distributed (Gjerløv and Richardson 2004) and are affected by discharge. In addition, detritus in aquatic ecosystems are more nutritious than in the terrestrial counterpart, since streams receive and concentrate nutrients percolating from land (Cebrian and Lartigue 2004). This temporal unpredictability of forested stream leaf litter and their higher nutritive quality may explain why detritivores inhabiting aquatic ecosystems exhibit higher growth rates and faster life histories than terrestrial species (Nowlin et al. 2008). As a result, aquatic detritivores could consume leaf litter at faster rates than terrestrial detritivores (Gessner et al. 2010; Réale et al. 2010).

Functional diversity effects on ecosystem processes have been assumed to emerge from interspecific phenotypic variation, following the paradigm that long-term evolution maximizes niche differentiation of species and leads to small intraspecific variability (Albert et al. 2010). Yet, natural selection acts on individual's phenotypes at short time scales (Carlson et al. 2011), and diversification emerges faster than we thought initially within and among populations adapted to different conditions (Hendry et al. 2017). Recent studies in plant and animal ecology showed that intraspecific trait variation is non-negligible and matters ecologically (Lecerf and Chauvet 2008; Albert et al. 2010; Messier et al. 2010; Albert et al. 2010; Start and Gilbert 2017;

Raffard et al. 2017; Evangelista et al. 2017; Des Roches et al. 2018; Rota et al. 2018). Therefore, ecosystem-level changes can emerge from a change in intraspecific trait variation, without any change in species composition (Palkovacs et al. 2012). Evolutionary rules shaping the contribution of inter- and intraspecific levels to the total functional variability of a community of detritivores should be the same for terrestrial and aquatic ecosystems. Therefore, we expect no difference between terrestrial and aquatic ecosystems in the patterns of partitioning of detritivores' functional variability.

Previous works whose goal was to partition inter- and intraspecific functional traits variability and their ecological effects did not inform us how much body mass accounted for the results. We can expect that a part of the functional traits' variability found at the interspecific level could be explained by broader body mass range among species than among individuals within a species (Pawar et al. 2012). A reduction of body mass at inter- and intraspecific levels is observed under anthropogenic changes, for instance under urbanization (Merckx et al. 2018) and global warming (Daufresne et al. 2009). Such a body mass shift leads to the homogenization of body mass variability, since body mass range is bounded toward zero. This homogenization could re-shape the distribution of functional traits variability between inter- and intraspecific levels.

Here we raised the question: how does litter consumption rate vary between and within species of detritivores? We conducted a laboratory experiment with detritivore invertebrates originating from terrestrial and aquatic ecosystems and consuming a standardized leaf litter. Our design allowed us to test for differences between ecosystem types (2), between species within each ecosystem type (5 species by habitat), and among individuals within species (30 individuals by species, each assayed twice), with or without statistically accounting for the effect of body mass.

Methods

Invertebrate sampling and general design

We collected individual detritivores from two sites locations. The terrestrial detritivores came from the hedgerows of a permanent mown meadow (South Western of France, 43° 16' 24.3" N; 0° 55' 23.3" E; Long-Term Ecological Research site 'Vallées et Coteaux de Gascogne', LTER_EU_FR_003). The aquatic detritivores came from a low-order pristine forested stream located in the same region as the terrestrial site, and were sampled from submerged litter patches (Peyreblanque River, Montagne Noire, South Western of France, 43° 26' 5.1" N; 2° 12' 56.1" E). Collection occurred at less than a two-week interval. We selected the five most common detritivore species from the terrestrial site (*Chaetophiloscia elongata*, Dollfus (1884); *Philoscia muscorum*, Scopoli (1763); *Polydesmus angustus*, Latzel (1884); *Glomeris marginata*, Villers (1789) and *Armadillidium vulgare*, Latreille (1804)), and from the aquatic site (*Amphinemura* sp.; *Gammarus fossarum*, Koch (1836); *Sericostoma personatum*, Kirby and Spence (1826); *Potamophylax cingulatus*, Stephens (1837) and *Tipula lateralis*, Meigen (1804)). For each of them, we sorted thirty individuals of contrasted body sizes. To obtain an estimate of inter-individual variability of litter consumption rates, we conducted the same litter feeding experiment twice at one-week interval. We used a fully-nested experimental design (Bailey et al. 2009) with the trial (n=2) nested in the individual level, individuals nested in the species level (n=30 individuals by species), and species nested in the ecosystem type (n = 5 species by ecosystem type).

Detritivore acclimatization and leaf litter conditioning

In order to limit phenotypic trait variations owing to microhabitat differences among collected individuals, we acclimatized organisms for two weeks to laboratory conditions, immediately after the field sampling and until the beginning of the experiment. This acclimatization step took place in the dark at a temperature set up at 15°C (15.6°C ± 0.58 SD). Plastic containers were filled either with moist soil from the terrestrial site or with aerated water from the aquatic site. Leaf litter from both sites was provided *ad libitum* to the detritivores. We then acclimatized aquatic organisms to the mineral water used in the feeding experiment, by gradually replacing the water of the site with mineral water.

We used air-dried ash (*Fraxinus excelsior*, Linné (1753)) leaves that were carefully selected to minimize variations in color, shape and toughness. Leaves were sampled from a single tree. We rewetted the leaves in a tray filled with distilled water before 10-mm leaf discs were cut using a cork-borer. We used a tank filled with 5 L of aerated water and macerated leaf litter originating from the aquatic site to obtain an inoculum of microbial decomposers. When the concentrations of fungal spores peaked (~ 20 000 spores per litter), we used this water for litter conditioning. The leaf discs were then added after being sterilized in an autoclave (5L Erlenmeyer filled with 2L of distilled water; 1h at 121°C), which also removed soluble compounds contained in the leaves. The microbial inoculation took place under constant aeration and agitation for ten days. We renewed the natural inoculum at days three and six. After having constituted batches of six leaf discs, we freeze-dried and weighed them individually with a precision balance (± 0.001 mg), in order to estimate initial mass.

Litter consumption experiments

We deployed a total of 330 microcosms ($9 \times 6.5 \times 3.5$ cm) filled with 50 mL of calibrated sand, previously washed with tap water. One-half of the microcosms was used with aquatic detritivores and the second half with terrestrial detritivores. We tested 30 individuals for each of the five species, and we kept 15 controls without detritivores for each ecosystem type. The sand inside the terrestrial microcosms was moistened in a consistent way by adding 5 mL of mineral water before the experiment. The aquatic microcosms were filled with 100 mL of mineral water. Forty-eight hours before the beginning of the experiments, individuals were randomly assigned to microcosms, without food to starve them. The feeding experiment began when we added rewetted discs to the microcosms. We retrieved the leaf discs of five controls for terrestrial and aquatic microcosms at ~ 48, 72 and 96 hours in order to capture potential temporal dynamics of microbial decomposition rates. Detritivores were allowed to feed on the leaf discs until discs area has shrunk between 50 to 75% (visually assessed). We retrieved the remaining > 1mm litter fragments and kept them frozen at -20°C . Individuals that were allowed to feed on leaf discs for less than 4 days (maximal duration of the experiment), were fed *ad libitum* with additional leaf discs until 48 hours before the experiment was repeated a second time. The second trial was conducted in the same manner as the first one. At the end, the individuals were starved 24 hours and were then sacrificed by freezing at -20°C . We freeze-dried leaf discs and detritivores before weighing them to the nearest 0.001 mg.

Statistical analyses

We first tested if litter mass loss in control microcosms (without detritivore) showed differences between ecosystem types or between trials using one-way ANOVAs. Since we retrieved five control microcosms at ~48, 72 and 96 hours for terrestrial and aquatic conditions, we were able to identify dynamics in microbial decomposition rates, in order to best estimate litter consumption rate by detritivores. Visual inspection of those dynamics showed a negative sub-linear trend of microbial decomposition rate ($I_{microbial}$), that we modelled by fitting a negative model by the mean of non-linear least square regression:

$$I_{microbial} = c e^{(aT)} \quad (\text{eq. 1}),$$

with c an intercept, a a decay exponent, and T the duration (~48, 72 and 96 hours). We then calculated individual consumption rates I as follows:

$$I = \frac{(Mi - Mf)}{T} - \text{predicted}_{microbial} \quad (\text{eq. 2}),$$

where Mi and Mf are the initial and final dry mass of leaf litter in the microcosm with the i^{th} invertebrate, and $\text{predicted}_{microbial}$ is the predicted value of microbial decomposition at time T .

Over the 300 individuals we assayed twice, 26 died and thus corresponding values were removed from the dataset (8.7% of mortality). Additional eleven individuals displaying a negative value for consumption rate were removed from the final dataset containing 537 observations. Although these observations might not always be due to measurement error, they could not have been analyzed in a log-log space used to assess the relationship between litter consumption rates and body mass (Brown et al. 2004).

The main objective of this study was to decompose the variance of litter consumption rate owing to ecosystem type, species, and individuals, with and without accounting statistically for the control of body mass. The Metabolic Theory of Ecology (MTE) assumes that energy flows passing through an organism (e.g. metabolic rate, food intake) scales allometrically with its body mass (Brown et al. 2004):

$$I = I_0 M^b \quad (\text{eq. 3}),$$

where I_0 is a normalization constant, M is the individual body mass and b is a power-law exponent. We analysed this equation statistically with mixed effect models using the linearized form:

$$\text{Log}_{10}(I)_{\text{ESIW}} = b \text{Log}_{10}(M) + \text{Log}_{10}(I_0) + \alpha_E + \beta_{\text{ES}} + \gamma_{\text{ESI}} + \varepsilon_{\text{ESIW}} \quad (\text{eq. 4}),$$

where α_E is the variance component for ecosystem type, β_{ES} is the interspecific variance component nested in ecosystems, γ_{ESI} is the variance component for individuals nested within species and ecosystems, and $\varepsilon_{\text{ESIW}}$ is the residual intra-individual variance (further abbreviated 'res-IIV') depicting individual differences between the two experimental trials.

In a first model, we did not include body mass effect (no fixed effect). Therefore, this first model expresses the variance of '*Per capita* consumption rate'. In a second model, we included body mass as a fixed effect, while we maintained the same random structure. This second model expresses the variance of '*Mass-specific* consumption rate'.

We tested the significance of the random terms of both models using a log-likelihood ratio test with the Restricted Maximum Likelihood (REML) approach. We followed the same procedure for these two models to calculate the variance components of all organizational levels. We computed 95% bootstrapped (500 samples) confidence intervals for estimated percentages of variance following the procedure in Messier et al. (2010).

We estimated the explanatory power of body mass (fixed effect) by computing a marginal R^2 ($R^2 m$). The associated conditional R^2 ($R^2 c$) gave the percentage of variance explained by both fixed and random effects (Nakagawa and Schielzeth 2013).

To compare ecosystem types, the models were run on the terrestrial and aquatic subsets of the data separately.

We added an interaction between body mass and species (Body mass \times Species) in the model described in equation 2, with only the individual random term to obtain species-specific mass scaling exponents.

In order to assess the temporal consistency of individual differences in litter consumption rate between the two experimental trials, we calculated repeatability estimates by calculating the Intraclass Correlation Coefficient (ICC) from a mixed effect model without fixed effect and with the individual as a random effect. The ICC is defined as the variance observed among

individuals divided by the total variance in the dataset. A likelihood ratio test was used to assess the significance of ICCs.

We used the 'nlme' package (Pinheiro et al. 2017) for mixed effects models, and the 'MuMIn' package (Barton 2018) for marginal and conditional R^2 computations. We performed all statistical analyses with the version 3.3.1 of the R software (R Core Team 2017).

Results

Litter mass loss rate in controls showed no significant difference between ecosystem types (one-way ANOVA; $F_{1,58} = 1.15$; $P=0.289$), nor between trials (one-way ANOVA; $F_{1,58} = 1.42$; $P=0.239$). However, it declined with time following a negative exponential relationship ($R^2 = 0.51$; $F_{1,58} = 59.11$; $P<0.0001$; **Figure III.S1**).

We observed substantial and repeatable variations in litter consumption rate assessed at the individual level (ICC, LRT, **Table III.1**). Body mass variation was 2.6-fold higher at the interspecific than intraspecific level (between species $SD = 24.1$ and mean within-species $SD = 9.4$). The magnitude of variation in *per capita* consumption rate was great among species, as well as among individuals within species, with ranges spanning 7 and 10 orders of magnitude in the most variable inter- and intraspecific cases.

Table III.1. Summary of the variables investigated in this study. The column 'Scaling' shows the estimated power-law exponent for the relationship between litter consumption rate and body mass. 'ICC' (Intraclass Correlation Coefficient) is the repeatability index calculated without including fixed effects in the model, and 'LRT' is the corresponding likelihood ratio test for ICC significance.

Levels	Body mass (mg) ± SD	Consumption rate (mg d ⁻¹) ± SD	Scaling exponent ± SE	ICC [CI-95%]	LRT ; P-value
<u>Whole dataset</u>	21.86 ± 23.98	4.18 ± 6.99	0.56 ± 0.13	0.72 [0.65; 0.77]	186.67; <0.0001
<u>Aquatic detritivores</u>	18.81 ± 26.62	6.22 ± 9.29	0.48 ± 0.17	0.78 [0.70; 0.84]	116.39; <0.0001
<i>Amphinemura</i> sp.	0.43 ± 0.15	0.39 ± 0.21	1.69 ± 0.50	0.56 [0.24; 0.76]	9.50; 0.0010
<i>Gammarus fossarum</i>	4.15 ± 2.15	2.09 ± 1.86	1.37 ± 0.08	0.51 [0.17; 0.73]	8.49; 0.0020
<i>Sericostoma personatum</i>	11.56 ± 4.24	1.86 ± 1.74	-0.58 ± 0.14	0.62 [0.32; 0.81]	10.55; 0.0006
<i>Potamophylax cingulatus</i>	24.22 ± 9.07	21.36 ± 8.11	0.20 ± 0.19	0.02 [0.00; 0.36]	0.00; 0.4846
<i>Tipula lateralis</i>	76.47 ± 29.90	3.06 ± 2.88	-1.22 ± 0.20	0.38 [0.00; 0.73]	1.48; 0.1119
<u>Terrestrial detritivores</u>	24.77 ± 20.80	2.23 ± 2.35	0.73 ± 0.20	0.64 [0.53; 0.73]	68.77; <0.0001
<i>Chaetophiloscia elongata</i>	3.73 ± 1.35	0.30 ± 0.33	0.09 ± 0.21	0.36 [0.00; 0.65]	3.44; 0.0318
<i>Philoscia muscorum</i>	7.57 ± 2.96	0.82 ± 0.46	0.95 ± 0.18	0.47 [0.08; 0.72]	5.13; 0.0118
<i>Polydesmus angustus</i>	23.37 ± 5.13	4.53 ± 2.47	0.38 ± 0.36	0.60 [0.32; 0.78]	12.50; 0.0002
<i>Glomeris marginata</i>	39.52 ± 19.43	3.02 ± 2.09	0.91 ± 0.11	0.47 [0.14; 0.71]	7.13; 0.0038
<i>Armadillidium vulgare</i>	45.31 ± 19.36	1.92 ± 2.03	0.77 ± 0.17	0.27 [0.00; 0.58]	1.77; 0.0914

The random part of the model (i.e. organizational levels) captured a large amount of the total variance of *per capita* consumption rate ($R^2_c = 0.72$; **Figure III.1a**). The variance explained by the model did not change substantially from the previous model when we added body mass as a fixed effect ($R^2_c = 0.74$; **Figure III.1b**). Detritivore body mass scaled allometrically with *per capita* consumption rate ($b = 0.56$ [0.31; 0.81] CI-95%; $F_{1,264} = 19.9$; $P < 0.0001$; $R^2_m = 0.19$; **Figure III.1b**). We found that the mass-scaling exponent differed substantially among species although the mean estimate did not strongly deviate from the theoretical value of 3/4 (Table 1; **Figure III.S2**). For both mixed effects models (i.e. with or without body mass as a fixed effect), all organizational levels captured a statistically significant part of the total variance in the dataset (**Table III.S1**).

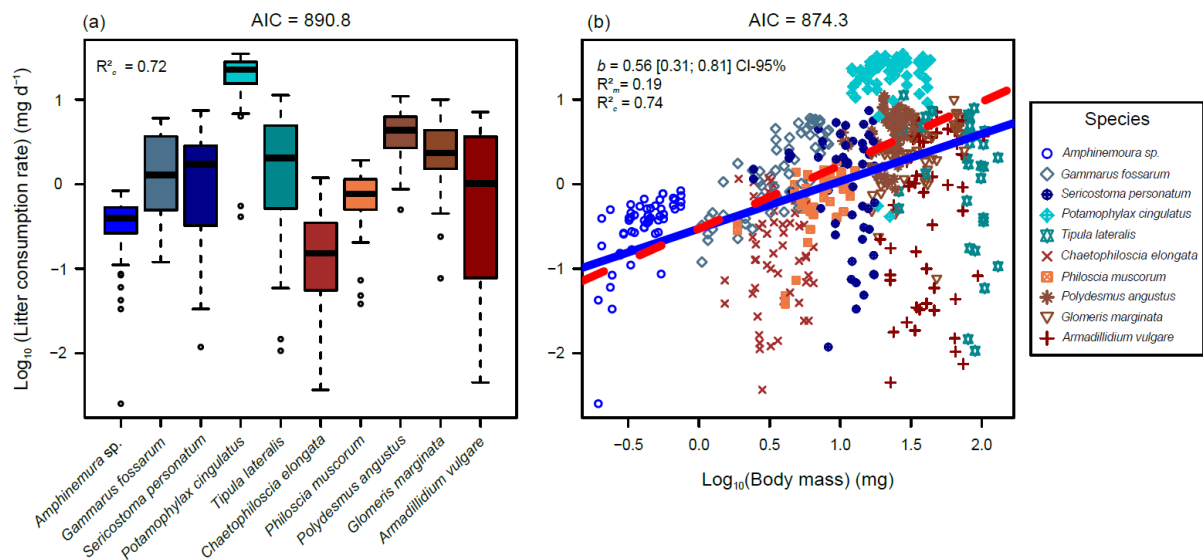


Figure III.1. Litter consumption rate (log) as a function of species identity (a) and log-body mass (b). (a) Blue and brown boxplots represent aquatic and terrestrial detritivore species. (b) The red-dotted line shows the allometric relationship expected based on the Metabolic Theory of Ecology ($b = 0.75$), and the blue line shows the relationship we obtained from our dataset. AIC values displayed at the top of each panel were calculated with the Maximum Likelihood procedure, to compare models differing in their fixed effect structure.

The variance partitioning analysis for *per capita* litter consumption rate showed no difference between terrestrial and aquatic detritivores when we did not add body mass in the model (**Figure III.2a**). The interspecific level captured the largest amount of variance (53% [49; 58] CI-95%). Interspecific variance was on average 1.6-fold higher than the intraspecific variance (34% [27; 41] CI-95%). This difference was significant, since the 95% confidence intervals of inter- and intraspecific levels did not overlap (**Figure III.2a**). The inter- and intraspecific components showed an estimated variance significantly higher (3.8- and 2.4-fold, respectively), than the residual intra-individual variance component (14% [0.8; 19] CI-95%). When we included a fixed effect for body mass in the model, ecosystem type explained some variation in mass-specific consumption rate (7% [0.03; 16] CI-95%). Aquatic detritivores consumed the leaf litter faster than terrestrial detritivores ($F_{1,271} = 39.71$; $P < 0.0001$). We did not observe a difference of variance in mass-specific litter consumption rates between the inter- and intraspecific levels (42% [35; 48] CI-95% and 35% [27; 42] CI-95%, respectively; **Figure III.2b**). We did not find different patterns of *per capita* consumption rate variance partitioning between terrestrial and aquatic litter detritivores (**Figure III.2a**). However, the mass-specific consumption rate variance was higher for aquatic than for terrestrial detritivores within the

interspecific level (53% [46; 60] CI-95% and 37% [30; 44] CI-95%, respectively; **Figure III.2b**).

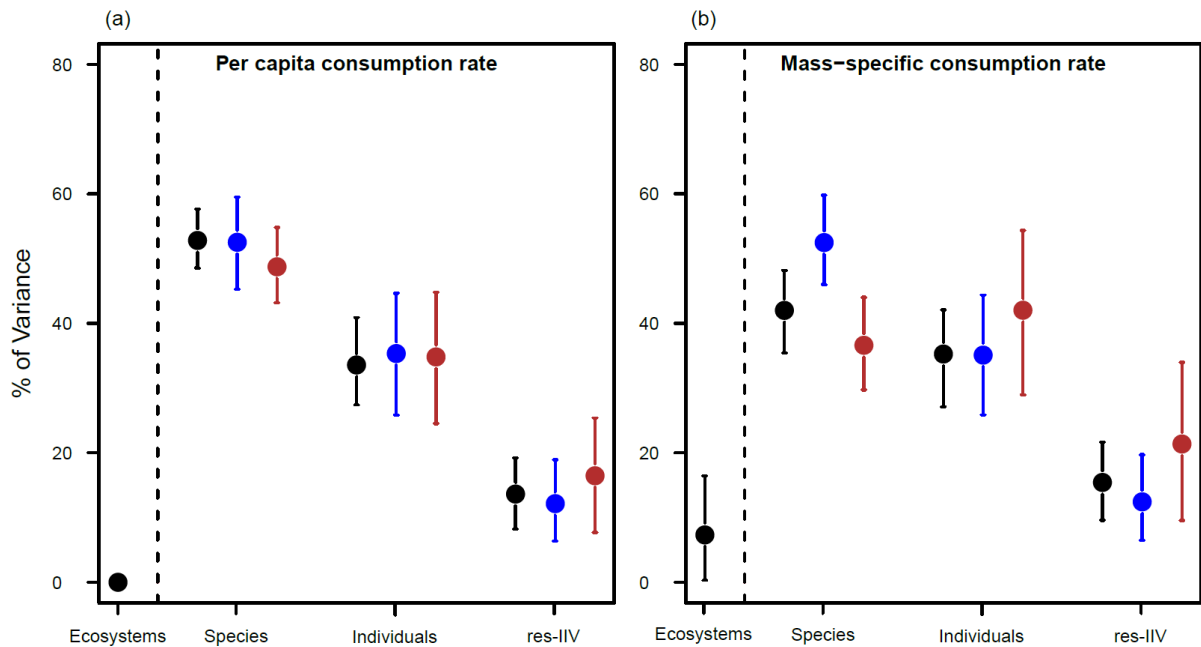


Figure III.2. Components of the variance of per capita (a) and mass-specific (b) consumption rate. Dots show mean percentage of variance and the bars correspond to 95% confidence intervals. The left panel (a) shows results obtained when body mass was not included as a fixed effect in the model, and the right panel (b) when body mass was included as a fixed effect. For each organizational level except 'Ecosystem', the percentage of variance for aquatic (blue) and terrestrial (red) ecosystems are provided.

Discussion

An important finding from this study is that the variability of leaf litter consumption rate between ecosystem types (terrestrial vs. aquatic) was small compared with differences among species or individuals. This supports the view that terrestrial and aquatic ecosystems are quite similar in the way detritivores influence litter decomposition (Handa et al. 2014). Handa et al. (2014) examined variation in C and N loss from leaf litter during decomposition across biomes and found that ecosystem type (stream vs soil) was a minor driver of process rates (6.4 and 1.4%). In contrast, they found that the biome was a more important source of variation (12.1 and 16.9% for C and N loss, respectively). The high similarity in the magnitude of litter consumption rate in terrestrial and aquatic detritivores reported here leads us to the hypothesis

that terrestrial-aquatic differences in litter decomposition rate, when observed in the field, are driven by environmental factors rather than detritivore feeding performance. Potentially important environmental factors are the physical environment, temperature regime and nutrient quality of detritus (Wagener et al. 1998; Gessner et al. 1999; Cebrian and Lartigue 2004).

Per capita consumption rate variability was higher at the interspecific than at the intraspecific level. This corroborates the results of previous studies (Albert et al. 2010; Des Roches et al. 2018, but see Lecerf and Chauvet 2008 and Messier et al. 2010). However, the intraspecific level contributed significantly to the overall functional variability (34% of the variance). This variability in litter consumption rate among species and individuals are likely to emerge from phenotypic differences. However, except body mass, the phenotypic determinants of resource consumption rate are poorly understood and hence need to be examined empirically at the interspecific (Brousseau et al. 2018) and intraspecific levels (Raffard et al. 2017; Rota et al. 2018).

We observed a significant 1.4-fold higher mass-specific consumption rate variability at the interspecific level for aquatic than for terrestrial detritivores. This difference might highlight different patterns of functional redundancy between aquatic and terrestrial detritivores, and this possibility should be evaluated. Rather than focusing on this difference, we observed generally no difference in the partitioning of consumption rate variability among inter- and intraspecific levels between terrestrial and aquatic detritivores (**Figure III.2**). This general result suggests instead that the ecophysiological laws holding on terrestrial and aquatic arthropods of a similar size and consuming the same resource leads to shape the same partitioning of functional diversity between inter- and intraspecific levels. This cross-ecosystem similarity suggests that aquatic and terrestrial studies can provide equally insightful results about the phenotypic determinants of functional diversity and their ecosystem level consequences.

We observed that the body mass gradient drove the difference in variance component between inter- and intraspecific levels. It is likely to occur if the variability of consumption rate at the intraspecific level is not accounted for by individual body mass, while the reverse hold true at the interspecific level. Despite the strong explanatory power of body mass at the interspecific level (Pawar et al. 2012; Maino and Kearney 2015), several authors noted that body mass failed to explain ecologically-relevant variation in intraspecific consumption rates (Start and Gilbert 2017; Raffard et al. 2017; Rota et al. 2018). Some facts could help future investigators to resolve the mechanisms behind this pattern. First, in most studies, body mass varied less among

individuals of the same species than among the species that were compared (Pawar et al. 2012; Maino and Kearney 2015). A smaller body mass variation at the intra- than at the interspecific levels can produce misleading statistical results. A non-mutually exclusive explanation is that the large inter-individual consumption rate variability we found for a same body mass is mediated by other phenotypic traits (Start and Gilbert 2017; Raffard et al. 2017; Rota et al. 2018). Therefore, other phenotypic traits than body mass (Moretti et al. 2017) should help us to explain the consumption rate variability at the intraspecific level.

Because of anthropogenic impacts, specific richness is declining at a dramatic rate (Butchart et al. 2010) and remaining species and individuals may experience a decline in body mass (Daufresne et al. 2009; Klok and Harrison 2013; Merckx et al. 2018). We found that the dependence of consumption rate on body mass was weaker at the intra- compared to the interspecific level. In addition, the decline in body mass may occur at faster rates for aquatic than terrestrial organisms (Forster et al. 2012; Merckx et al. 2018). Therefore, the relative contribution of the interspecific level to the overall functional variability may be reduced under anthropogenic impacts. Intraspecific functional variability could be important for ecosystem functioning, especially when large species get lost first and small individuals remain.

Our understanding of the effects of detritivores on aquatic and terrestrial decomposition may be enhanced by seeing them as functionally similar but inhabiting contrasting ecosystems and expressing functional trait variability at the interspecific and intraspecific levels. Intraspecific functional variability is substantial, and should not be neglected in functional ecology. Including intraspecific diversity in ecological research and conservation plans appears nowadays as an evidence.

Authorship

A.L. and R.T. designed the study; R.T. and B.P. sampled the organisms; R.T. performed the experimental work in the laboratory, made the statistical analysis and drafted the first version of the paper. A.L., E.C. and B.P. gave fruitful and instructive comments on the first draft and drafted the paper with R.T. until its present form.

Acknowledgments

We are thankful to Sylvain Lamothe and Camille Lanux for their helps during field invertebrate collection and to Alice Gossiaux and Jérémy Jabiol for their help during laboratory experiments.

References

- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, R. Douzet, S. Aubert, and S. Lavorel. 2010a. A Multi-Trait Approach Reveals the Structure and the Relative Importance of Intra- vs. Interspecific Variability in Plant Traits. *Functional Ecology* 24 (6): 1192–1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x>.
- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, A. Soudant, F. Boucher, P. Saccone, and S. Lavorel. 2010b. Intraspecific Functional Variability: Extent, Structure and Sources of Variation. *Journal of Ecology* 98 (3): 604–13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x>.
- Alberti, M., C. Correa, J. M. Marzluff, A. P. Hendry, E. P. Palkovacs, K. M. Gotanda, V. M. Hunt, T. M. Apgar, and Y. Zhou. 2017. Global Urban Signatures of Phenotypic Change in Animal and Plant Populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (34): 8951–56. <https://doi.org/10.1073/pnas.1606034114>.
- Bailey, J. K., J. A. Schweitzer, F. Ubeda, J. Koricheva, C. J. LeRoy, M. D. Madritch, B. J. Rehill, et al. 2009. From Genes to Ecosystems: A Synthesis of the Effects of Plant Genetic Factors across Levels of Organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364 (1523): 1607–16. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0336>.
- Brousseau, P., D. Gravel, and I. T. Handa. 2018. Trait Matching and Phylogeny as Predictors of Predator-Prey Interactions Involving Ground Beetles. Edited by Maud Ferrari. *Functional Ecology* 32 (1): 192–202. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12943>.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology* 85 (7): 1771–89. <https://doi.org/10.1890/03-9000>.
- Butchart, S. H. M., M. Walpole, B. Collen, A. van Strien, J. P. W. Scharlemann, R. E. A. Almond, J. E. M. Baillie, et al. 2010. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* 328 (5982): 1164–68. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>.
- Carlson, S. M., T. P. Quinn, and A. P. Hendry. 2011. Eco-Evolutionary Dynamics in Pacific Salmon. *Heredity* 106 (3): 438–47. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.163>.
- Cebrian, J., and J. Lartigue. 2004. Patterns of Herbivory And Decomposition in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *Ecological Monographs* 74 (2): 237–59. <https://doi.org/10.1890/03-4019>.
- Daufresne, M., K. Lengfellner, and U. Sommer. 2009. Global Warming Benefits the Small in Aquatic Ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (31): 12788–93. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>.

- Des Roches, S., D.M. Post, N. E. Turley, J. K. Bailey, A. P. Hendry, M. T. Kinnison, J. A. Schweitzer, and E. P. Palkovacs. 2018. The Ecological Importance of Intraspecific Variation. *Nature Ecology & Evolution* 2 (1): 57–64. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5>.
- Evangelista, C., A. Lecerf, J. R. Britton, and J. Cucherousset. 2017. Resource Composition Mediates the Effects of Intraspecific Variability in Nutrient Recycling on Ecosystem Processes. *Oikos* 126 (10): 1439–50. <https://doi.org/10.1111/oik.03787>.
- Forster, J., A. G. Hirst, and D. Atkinson. 2012. Warming-Induced Reductions in Body Size Are Greater in Aquatic than Terrestrial Species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (47): 19310–14. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210460109>.
- Gessner, M. O., C. M. Swan, C. K. Dang, B. G. McKie, R. D. Bardgett, D. H. Wall, and S. Hättenschwiler. 2010. Diversity Meets Decomposition. *Trends in Ecology & Evolution* 25 (6): 372–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.010>.
- Gessner, M. O., E. Chauvet, and M. Dobson. 1999. A Perspective on Leaf Litter Breakdown in Streams. *Oikos* 85 (2): 377. <https://doi.org/10.2307/3546505>.
- Gjerløv, C., and J. S. Richardson. 2004. Patchy Resources in a Heterogeneous Environment: Effects of Leaf Litter and Forest Cover on Colonisation Patterns of Invertebrates in a British Columbian Stream. *Archiv Für Hydrobiologie* 161 (3): 307–27. <https://doi.org/10.1127/0003-9136/2004/0161-0307>.
- Handa, I. T., R. Aerts, F. Berendse, M. P. Berg, A. Bruder, O. Butenschoen, E. Chauvet, et al. 2014. Consequences of Biodiversity Loss for Litter Decomposition across Biomes. *Nature* 509 (7499): 218–21. <https://doi.org/10.1038/nature13247>.
- Hendry, A. P., K. M. Gotanda, and E. I. Svensson. 2017. Human Influences on Evolution, and the Ecological and Societal Consequences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372 (1712): 20160028. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0028>.
- Klok, C. Jaco, and J. F. Harrison. 2013. The Temperature Size Rule in Arthropods: Independent of Macro-Environmental Variables but Size Dependent. *Integrative and Comparative Biology* 53 (4): 557–70. <https://doi.org/10.1093/icb/ict075>.
- Kremen, C. 2005. Managing Ecosystem Services: What Do We Need to Know about Their Ecology? *Ecology Letters* 8 (5): 468–79. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x>.
- Lecerf, A., and E. Chauvet. 2008. Intraspecific Variability in Leaf Traits Strongly Affects Alder Leaf Decomposition in a Stream. *Basic and Applied Ecology* 9 (5): 598–605. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.11.003>.
- Maino, J. L., and M. R. Kearney. 2015. Ontogenetic and Interspecific Scaling of Consumption in Insects. *Oikos* 124 (12): 1564–70. <https://doi.org/10.1111/oik.02341>.
- Merckx, T., C. Souffreau, A. Kaiser, L. F. Baardsen, T. Backeljau, D. Bonte, K. I. Brans, et al. 2018. Body-Size Shifts in Aquatic and Terrestrial Urban Communities. *Nature* 558 (7708): 113–16. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0140-0>.
- Messier, J., B. J. McGill, and M. J. Lechowicz. 2010. How Do Traits Vary across Ecological Scales? A Case for Trait-Based Ecology. *Ecology Letters* 13 (7): 838–48. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x>.

- Moretti, M., A. T. C. Dias, F. de Bello, F. Altermatt, S. L. Chown, F. M. Azcárate, J. R. Bell, et al. 2017. Handbook of Protocols for Standardized Measurement of Terrestrial Invertebrate Functional Traits. Edited by Charles Fox. *Functional Ecology* 31 (3): 558–67. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12776>.
- Nakagawa, S., and H. Schielzeth. 2013. A General and Simple Method for Obtaining R^2 from Generalized Linear Mixed-Effects Models. Edited by Robert B. O’Hara. *Methods in Ecology and Evolution* 4 (2): 133–42. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>.
- Nowlin, W. H., M. J. Vanni, and L. H. Yang. 2008. Comparing Resource Pulses in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *Ecology* 89 (3): 647–59. <https://doi.org/10.1890/07-0303.1>.
- Palkovacs, E. P., M. T. Kinnison, C. Correa, C. M. Dalton, and A. P. Hendry. 2012. Fates beyond Traits: Ecological Consequences of Human-Induced Trait Change. *Evolutionary Applications* 5 (2): 183–91. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2011.00212.x>.
- Pawar, S., A. I. Dell, and V. M. Savage. 2012. Dimensionality of Consumer Search Space Drives Trophic Interaction Strengths. *Nature*, May. <https://doi.org/10.1038/nature11131>.
- Raffard, A., A. Lecerf, J. Cote, M. Buoro, R. Lassus, and J. Cucherousset. 2017. The Functional Syndrome: Linking Individual Trait Variability to Ecosystem Functioning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284 (1868): 20171893. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1893>.
- Réale, D., D. Garant, M. M. Humphries, P. Bergeron, V. Careau, and P.-O. Montiglio. 2010. Personality and the Emergence of the Pace-of-Life Syndrome Concept at the Population Level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1560): 4051–63. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>.
- Rota, T., J. Jabiol, E. Chauvet, and A. Lecerf. 2018. Phenotypic Determinants of Inter-Individual Variability of Litter Consumption Rate in a Detritivore Population. *Oikos*, May. <https://doi.org/10.1111/oik.05228>.
- Schmitz, O. J., P. A. Raymond, J. A. Estes, W. A. Kurz, G. W. Holtgrieve, M. E. Ritchie, D. E. Schindler, et al. 2014. Animating the Carbon Cycle. *Ecosystems* 17 (2): 344–59. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9715-7>.
- Start, D., and B. Gilbert. 2017. Predator Personality Structures Prey Communities and Trophic Cascades. Edited by Andrew Sih. *Ecology Letters* 20 (3): 366–74. <https://doi.org/10.1111/ele.12735>.
- Wagener, S. M., M. W. Oswood, and J. P. Schimel. 1998. Rivers and Soils: Parallels in Carbon and Nutrient Processing. *BioScience* 48 (2): 104–8. <https://doi.org/10.2307/1313135>.

Supplementary materials

Table III.S1. Significance of random effects (i.e. organizational levels) for models without or with body mass included as a fixed effect. Δ_{AIC} compared the i^{th} model to the most parsimonious model (here, the most complex model). LRT (likelihood ratio test; Chi^2 statistic) and associated P values are given for the comparison of the considered model with the nested $n - 1$ model.

Model		AIC	Δ_{AIC}	LRT	P
Fixed effect	Random effect				
(Intercept)	–	1291	399	–	–
(Intercept)	$\alpha_E + \varepsilon_{ESIW}$	1282	390	11.1	<0.001
(Intercept)	$\alpha_E + \beta_{ES} + \varepsilon_{ESIW}$	933	41	350.6	<0.0001
(Intercept)	$\alpha_E + \beta_{ES} + \gamma_{ESI} + \varepsilon_{ESIW}$	892	0	43.0	<0.0001
Log_{10} Body mass	–	1197	319	–	–
Log_{10} Body mass	$\alpha_E + \varepsilon_{ESIW}$	1139	261	60.3	<0.0001
Log_{10} Body mass	$\alpha_E + \beta_{ES} + \varepsilon_{ESIW}$	912	34	229	<0.0001
Log_{10} Body mass	$\alpha_E + \beta_{ES} + \gamma_{ESI} + \varepsilon_{ESIW}$	878	0	36.2	<0.0001

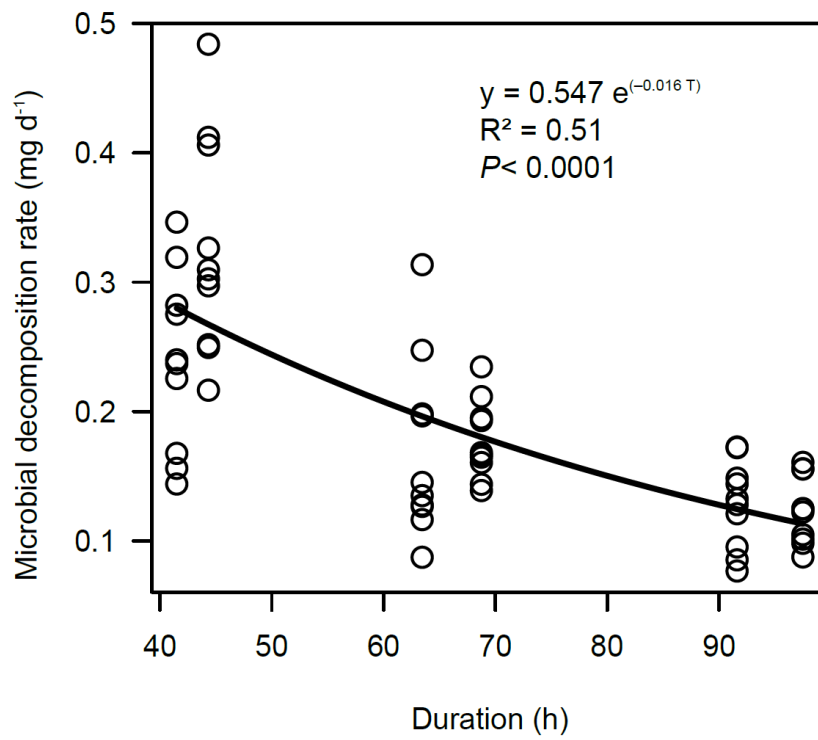


Figure III.S1. Microbial decomposition rate assessed in the feeding experiment using terrestrial and aquatic microcosms without organisms. Values declines with experimental duration according a negative exponential function.

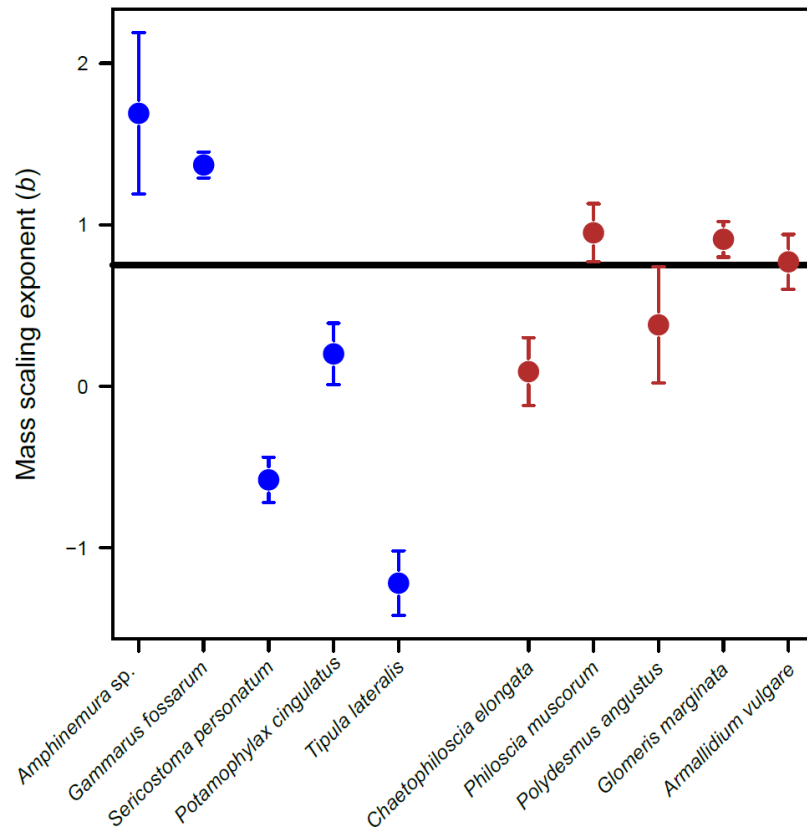


Figure III.S2. Species-specific mass scaling exponents (b , dots) and their 95% confidence intervals (bars), for aquatic (blue) and terrestrial (red) species. The horizontal line show the mass scaling exponent predicted by the metabolic theory of ecology (i.e. $3/4$).

CHAPITRE IV

DETERMINANTS PHENOTYPIQUES DE LA VARIABILITE INTER-INDIVIDUELLE DU TAUX DE CONSOMMATION DES LITIERES CHEZ UNE POPULATION DE DETRITIVORES

L'importance des traits phénotypiques a été étudiée le plus souvent dans la perspective de comprendre la variabilité intraspécifique des traits de performances et de *fitness* (Arnold 1983 ; Garland et Losos 1994 ; Carlson et Quinn 2007 ; Carlson et al. 2009 ; Carlson et al. 2011). Cependant, les traits phénotypiques peuvent être fonctionnels dans le sens où ils pourraient expliquer la variabilité intraspécifique d'effet sur le fonctionnement de l'écosystème (Violle et al. 2007 ; Hendry 2016). Néanmoins, la plupart des études testant l'effet de la variabilité intraspécifique du phénotype sur le fonctionnement de l'écosystème manipulent des populations et non des individus (Harmon et al. 2009 ; El-Sabaawi et al. 2015 ; Bassar et al. 2017 ; Post et Palkovacs 2009), se focalisent sur un seul type de traits, et n'incorporent pas les liens de covariation ou de causalité entre traits dans leur analyse. Cela ne nous permet pas de discriminer l'importance de plusieurs traits ou types de traits (morphologiques, physiologiques, comportementaux) pour expliquer la nature ou la force des interactions trophiques, ni même pour expliquer les différences d'impact entre individus sur le fonctionnement de l'écosystème.

Cette étude conduite au laboratoire a eu pour objectif de tester si les traits morphologiques, physiologiques et comportementaux chez des détritivores (*Gammarus fossarum*) pourraient expliquer la variabilité inter-individuelle du taux de consommation de litières, et de hiérarchiser l'importance de chaque trait pour expliquer cette variabilité, en tenant compte de potentielles covariations et/ou liens de causalité entre traits.

Phenotypic determinants of inter-individual variability of litter consumption rate in a detritivore population

Adapted from a publication in Oikos.

Thibaut Rota*, Jérémy Jabiol, Eric Chauvet and Antoine Lecerf

EcoLab, Université de Toulouse, CNRS, INP, UPS, Toulouse, France

* E-mail of the corresponding author: thibaut.rota@univ-tlse3.fr

Abstract

The Metabolic Theory of Ecology predicts resource consumption rates of animals from their body mass, but other phenotypic traits might affect individual resource consumption rate. In this paper, we used a hierarchical framework to examine relationships between phenotypic traits thought to constrain variation in *per capita* resource consumption rate. Physiological and behavioural traits were assumed to be important in mediating the control of morphology and sex on consumption. We conducted a longitudinal study aiming to relate the consumption rate of submerged leaf litter to sex, morphological, physiological and behavioural traits in an aquatic detritivore population. Then, we analysed the pattern of trait covariation using Structural Equation Modelling (SEM). We observed broad and repeatable inter-individual variations in leaf consumption rate and other phenotypic traits. We found that expressing the litter consumption rate relative to the time individuals spent feeding revealed and increased the effect of body mass and sex differences, respectively. Accordingly, SEM analyses showed that time allocated to resource acquisition mediated body mass and sex effects on apparent litter consumption rate whose variation was also accounted for by an indicator of activity-specific metabolic rate. Substantial variation in resource consumption rate was due to sex difference whereas body mass was of secondary importance. Individual phenotypic trait variations strongly altered consumer-resource relationships. Therefore, we encourage studies on consumers' intraspecific variability to advance knowledge about phenotypic determinants of individual resource consumption, an important link between individuals and ecosystems.

Keywords: Behavioural type; consumer-resource interaction; energetic balance; gammarids; intraspecific variation; leaf litter; morphology; Structural Equation Modelling (SEM).

Introduction

Animals consume resources at rates spanning over several orders of magnitude and a lot of this variability is explained by body mass (Pawar et al. 2012). This makes sense since large organisms require more energy than smaller ones to maintain essential body functions (Brown et al. 2004). Because energy expenditure is not solely driven by body mass, mass-independent variations in resource consumption rate are also expected between individuals of a same species or population (see Fig.2 in Careau et al. 2008). Energy requirement, foraging behaviour and resource consumption rates can differ between sexes due to asymmetric contribution of males and females to reproduction, parental care, and sexual dimorphism (Becker et al. 2003, Plaistow et al. 2003, Geffard et al. 2010, Fryxell et al. 2015). In addition, phenotypic traits beyond sex or body mass should explain the remaining variation in resource consumption rate (Bolnick et al. 2003, Sih et al. 2004, Biro and Stamps 2010). Feeding morphological traits could constrain the handling of resources and reflect trophic specialisation (Araújo et al. 2008). There is also ample evidence that animals can display consistent behavioural differences (Sih et al. 2004, Wolf and Weissing 2012) and such an intraspecific behavioural variability can influence consumer-resource interaction through mass-independent effects (Raffard et al., 2017, Start and Gilbert 2017).

A premise of ecology is to predict the resource consumption rates of organisms with their phenotypic traits (Violle et al. 2007, Brousseau et al. 2017). However, current approaches often assume independence among phenotypic traits (Verberk et al. 2013). This raises inferential issues (Shiple 2004), since phenotypic traits could be inter-dependent or causally related (Arnold 1983, Garland and Losos 1994, Violle et al. 2007, Careau and Garland 2012, Pey et al. 2014, Coelho et al. 2017, Závorka et al. 2017). Here we use a hierarchical approach (cf. Agrawal et al. 2010) to examine relationships among phenotypic traits (**Figure IV.1**).

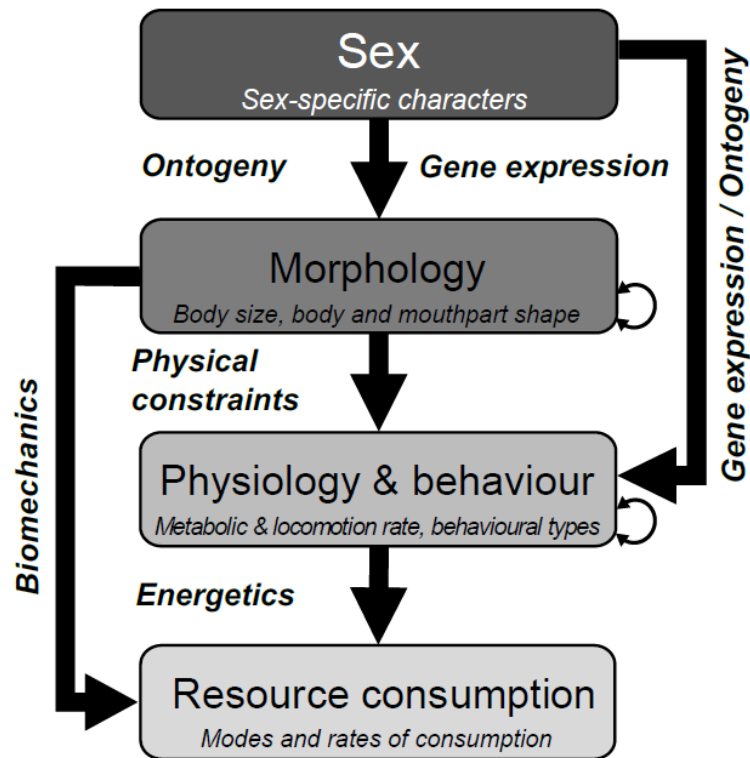


Figure IV.1. Hierarchical framework for organising the phenotypic traits controlling resource consumption. Each box represents a type of traits (examples are given in italics). Examples of biological mechanisms and processes underpinning causal relationships (arrows) are given in bold italics. Two-headed arrows represent covariations between traits of the same type.

Resource consumption rate could be directly conditioned upon physiological (e.g. metabolic rate in activity and at rest), behavioural (e.g. time budget) and morphological traits (e.g. shape of mouthparts) and, indirectly, by sex difference. Sex difference may impose limits on the range of morphological, physiological and behavioural traits (Fryxell et al. 2015). Morphology (e.g. body size) is assumed to drive variations in physiological and behavioural traits, and thus to have an indirect effect on consumption rate. Although the reverse holds true (i.e., morphological plasticity is induced by change in physiological traits), the processes underpinning morphological control over physiological and behavioural traits conceivably operate within a shorter period than morphological plasticity. The same rationale is applied to the case of allometric scaling relationships between metabolic rate and the size of organisms, as size is viewed as a cause, not a consequence of variation in metabolism (Brown et al. 2004).

To assess the phenotypic determinants of individual variations in resource consumption rates, we measured phenotypic traits in a wild population of the freshwater amphipod *Gammarus fossarum*, which primarily relies on submerged leaf litter as a food source. We used a

longitudinal design where litter consumption rate was measured twice over time. As prerequisites to infer hypothesised traits-to-resource consumption rate causation, we expected repeatable inter-individual differences, and coordinated variations among the phenotypic traits. Beyond a positive effect of body mass and differences among males and females, we predicted a positive covariation among specific metabolic rate proxies at rest and in activity, alike a positive direct effect of energy expenditure proxies on consumption rates (Careau and Garland 2012). Hierarchical relationships among the traits were examined using Structural Equation Models (SEMs), built relative to our conceptual model and *a priori* information.

Material and methods

Animal collection and experimental design

We collected gammarids from natural accumulations of submerged leaf litter in a 10 m long reach of a first-order forested stream (Lampy, 43°26'7.3" N; 2°9'56.8" E; southwestern of France) in January 2016. We immediately transported them in a cool box to the laboratory and held them to a constant temperature room set at 9°C (actual mean: 9.28 °C, SD = 0.32). We used horticultural LED lightning to create a 11:13 photoperiod light–dark regime with light flux alternating between <1 to 198 lux (GreenVisuaLED, XMODULE 72 V2, FLORALED, France). Two small light bulbs set in opposite corners of the room ensured that there was sufficient illumination to record videos of the microcosms during dark phases. All video captures done in this study were recorded using a video camera (Ultra HD 4K HC-VX980, Panasonic®) pointed vertically downwards, set at 1.3 m above a white laboratory bench.

After a one-week acclimation period to room conditions, we sorted gammarids into females and males based on primary sexual characters (i.e., presence of oocytes and first stage embryos for females). We did not consider juveniles in this study because of their low reliance on leaf litter as a food source (Felten et al. 2008). A subset of 78 individuals was selected in such a way that sex- and size-dependent variations of phenotypic traits could be teased apart. There were equal numbers (39) of females and males with body length being distributed over ranges of 8.25–12.29 mm and 8.77–13.89 mm, respectively. We placed animals individually in microcosms consisting of food grade plastic containers (diameter: 117 mm, height: 61 mm), filled with 90 ml of spring bottled water, and renewed with 20 ml of water every three days. Gammarids were allowed to feed *ad libitum* on submerged litter from the stream until five days prior to going

through a sequence of two experiments to assess litter consumption rate, time budget, pleopod beat rate, and locomotion velocity. We repeated this sequence twice at a one-week interval to assess the consistency of traits over time. Then, we sacrificed and dissected the individuals before body mass determination and mandible morphometry analyses. Mortality was low (5%) over the study period.

Litter consumption and time budget (Experiment 1)

We moved gammarids individually to new microcosms supplied with ash *Fraxinus excelsior* leaf litter as resource, and containing two 2-cm long pebbles underneath which gammarids could hide while not feeding. We took care to ensure minimum variability of the palatability of the food items offered to gammarids. We collected abscised leaves of similar appearance (size, colour and toughness) from one tree and cut 10-mm diameter leaf discs using a cork borer, avoiding the central vein. Following the procedure of Jabiol et al. (2013), we conditioned leaf discs for 6 days in a nutritive liquid medium containing spores of six species of aquatic hyphomycetes. Batches of four leaf discs were then freeze-dried, weighed to the nearest 0.001 mg (mean mass: 6.24 mg; SD = 0.57) and stored at -20°C prior being offered to gammarids. Elemental C-to-N ratio of the leaf discs exhibited very small variation around the mean ($n=13$, mean = 22.4, CV = 8%).

Each gammarid was allowed to feed on a set of pre-weighed and re-wetted leaf discs for two days. We used ten control microcosms without animal to assess leaf mass loss solely due to leaching and microbial decomposition. At the end of Experiment 1, we transferred individuals in new microcosms containing water only. Remaining leaf fragments larger than 1 mm were freeze-dried and weighed. We calculated apparent consumption rate (apparent CR, mg d^{-1}) as follows:

$$\text{apparent CR} = \frac{(M_i - M_f) - \mathcal{E}}{T},$$

where M_i and M_f are the initial and final dry mass of litter in microcosms with animals, respectively, \mathcal{E} is the mean mass of litter lost in control microcosms ($n = 10$), and T is the experiment duration (i.e. 2 days). We calculated an effective rate of litter consumption (effective CR) by dividing apparent CR by the fraction of time each individual allocated to feeding.

During the feeding experiment, gammarids allocated their time to feed on ash leaf litter, to shelter underneath pebbles, and to move in the microcosm. The relative amount of time spent on each activity (i.e. time budget) was determined based on 15-min video sequences recorded at four occasions, one at daytime and one at nighttime on two consecutive days. We extracted one frame per 30 s from each video sequence using the software VirtualDub (ver. 1.10.4). Then, we analysed images to determine the number of occurrences of each type of behaviour (feeding, sheltering or moving) in light and dark conditions. We estimated the relative time allocated to feed, shelter or move (hereafter referred as ‘feeding RD’, ‘sheltering RD’ and ‘movement RD’, respectively, expressed in % of time), by dividing occurrences by the total number of frames analysed.

Ventilation and locomotion velocity (Experiment 2)

Twenty-four hours after the end of the feeding experiments, we placed gammarids individually in petri dishes (diameter: 6 cm, height: 2 cm), filled with 15 ml of water and allowed them to acclimate for 1 h. Ventilation activity of pleopods at rest was used as a proxy of mass-specific resting metabolic rate (Vellinger et al. 2012). Not only metabolism at rest but also metabolism when animals are active might affect energetic demands (Humphries and McCann 2014). Consequently, we designed an index combining the locomotion activity duration (i.e. movement RD) with the intensity of this locomotion activity (i.e. locomotion velocity). Therefore, this index represents a proxy of the mass-specific metabolism in activity (Peters 1983). We made measurements during light phases. We counted pleopod beats visually over three 30-s periods, after animals had stayed *ca* 5-min at rest. We summed the number of beats over the three counting periods and expressed them as a rate (beat min^{-1}). After 1 h, we determined locomotion velocity based on a 5-min video recording of all petri dishes. We then converted the video record to a sequence of images at a rate of one frame every three seconds and analysed them using Image J (ver. 1.46). We tracked individuals between consecutive frames in order to determine their mean locomotion velocity (cm s^{-1}). The index representing mass-specific metabolism in activity (hereafter referred to ‘velocity \times movement RD’) was calculated as the product of mean locomotion velocity (expressed in cm h^{-1}) and movement RD (expressed in h), the latter being assessed in experiment 1.

Mandible shape and body mass measurements

Morphological traits were measured after having completed all experiments on living organisms. We sacrificed gammarids by placing them in a freezer set at -20°C . The left mandible of each individual was dissected, mounted on a microscopic slide under a glycerol drop, and photographed with a dissecting microscope (Nikon SMZ1000) equipped with a numeric camera (Nikon DS-Fi1) at a 40-fold magnification. We then freeze-dried individuals and weighed them to the nearest 0.001 mg.

Morphological analysis

The external shape of mandibles was described by 7 landmarks and 70 semi-landmarks using the software tpsDig2 ver. 2.3.2 (Rohlf 2005, for details about morphometrics, see Webster and Sheets 2010). After digitisation, we converted landmark and semi-landmark coordinates to warp scores after a superimposition stage, and analysed the corresponding shapes using the R package 'geomorph' (Adams et al. 2017). The two first axes of the Principal Component Analysis (PCA) of warp scores accounted for 60% of the variability of mandible shapes among individuals ($n = 71$). Deformation grids indicated that the first principal component 'mandible PC1' (40% of the variance in the data set) was associated with differences in thickness of the basal part of the mandible, whereas the second principal component 'mandible PC2' (20% of the variance) was associated with differences in curvature of the incisor process (Supplementary Material; Appendix 1; **Figure IV.A.1**).

Data analysis

Seven mandibles were broken at the dissection stage, and one and three individuals died during the experiment 1 and 2, respectively. Moreover, we excluded one additional individual that displayed an extreme behaviour: it spent 2.1% of its time feeding, while its congeners spent on average 60.3% (± 24.3 SD). Therefore, we used a dataset of 68 observations for multivariate analyses (PCA, PERMANOVA and SEM) as well as for linear models testing for the effects of body mass and sex on other traits. In contrast, we used the totality of observations (147 to 152 observations) available for repeatability analyses.

We evaluated the repeatability of traits measured in the two experiments by the mean of the Intraclass Correlation Coefficient (ICC; Dingemans and Doctermann 2013). We estimated

ICCs using generalised linear mixed-effects models with no fixed effect and individual identity as a random variable. We obtained ICCs and 95% confidence intervals by bootstrapping 1000 samples, and significance was tested using a likelihood ratio test (LRT). We also assessed the repeatability of traits in terms of covariation pattern. We computed two correlation matrices with trait values determined twice over time, and compared these covariance matrices using the Jennrich test (Jennrich 1970). Trait values and their covariations were consistent over time; therefore, phenotypic variability was assessed based on trait values averaged over trials.

We assessed the main and interactive effects of body mass and sex on phenotypic traits using a two-way permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA), based on the Euclidean distances. We visualised correlations among traits and similarities among individuals using a PCA. To prevent the influence of trivial correlations on PCA results, we specified sheltering RD and velocity \times movement RD as supplementary rather than active variables. The former trait was strongly associated with time spent feeding and moving whereas the latter was intrinsically related with the two traits (i.e., feeding RD and mean locomotion velocity) combined for its calculation. All multivariate analyses were performed using standardised data (mean = 0 and SD = 1).

We analysed traits separately using generalised linear models (**Table IV.1**). As the interaction between sex and body mass was not significant in the PERMANOVA, we did not test it in further analyses in order to limit the risk of false discoveries. We assumed a Gaussian error distribution for the statistical analyses of all traits except time budget traits, for which we assumed a binomial distribution. Assumptions of generalised linear models were assessed visually using residuals versus fits plots, which did not reveal serious inferential problems.

Finally, we examined how apparent CR was influenced by phenotypic traits using SEM (Shipley 2004), computed from variance-covariance matrices (function *sem* in package ‘lavaan’; Rosseel 2012). First, we constructed a minimal model including sex, body size, and other important traits selected based on results from multivariate and univariate analyses. We refrained from testing all phenotypic traits at a time because our dataset was not large enough to properly fit complex SEMs. We rather added one or two variables at a time to the minimal model in order to obtain a model exhibiting the best balance between a high r^2 of apparent CR versus a low AICc. Total, direct and indirect effects and their standard errors were computed based on the results of the final model using the function *sem* and the delta method (Rosseel 2012). Indirect effects were calculated as the sum of the products of path coefficients along all

indirect pathways. Total effects equalled the sum of direct and indirect effects. We performed all statistical analyses using the R software (ver. 3.3.1, <www.r-project.org>).

Data deposition

The dataset is available from the Dryad Digital Repository: <<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.j3mk157>> (Rota et al. 2018).

Results

Evidence for inter-individual phenotypic variability

Gammarids spent on average 60% of the time feeding, 35% sheltering underneath pebbles, and 5% moving in the microcosms (values extrapolated over the 48h experimental period). They consumed 0.74 mg leaf litter per day. This value was twice as low as the grand mean rate of effective CR (1.55 mg d⁻¹ if individuals spent 100% of their time feeding). Individuals performed, on average, 143 pleopod beats per minute at rest and moved at a rate of 1 cm s⁻¹. The body mass of gammarids determined at the end of the study varied over a ten-fold range. We detected substantial variations around the mean in all traits assessed in this study (CV = 21-130%; **Table IV.1**). ICC always significantly departed from zero with values ranging from 0.23 to 0.76. Mean locomotion velocity (ICC = 0.23) and apparent CR (ICC = 0.35) were moderately repeatable whereas pleopod beat rate and time budget traits were highly repeatable (from ICC = 0.65 to 0.76, respectively). The consistency of traits was also highlighted by the statistically indistinguishable covariance matrices of the traits assessed in the two trials (Jennrich test: $\chi^2_{15} = 9.52$, $p = 0.85$).

Table IV.1. Phenotypic traits measured on *Gammarus fossarum*. Intraclass Correlation Coefficients (ICC) are displayed along with bootstrap 95% confidence intervals (CI 95%, bootstrap: 1000 samples). The log-likelihood ratio test (LRT) was performed to evaluate the significance of ICC (i.e. ICC > 0). ICC was not calculated for morphological traits, as they were measured once. Apparent consumption rate (*) was estimated assuming that individuals spent 100% of their time feeding. Effective consumption rate (**) was calculated based on the actual feeding duration. ‘–’ indicates non-calculated values for composite traits.

Traits	ICC (CI 95%)	LRT (χ^2)	P	Mean	Range	CV (%)	Body mass		Sex	
							$F_{1,65}$	P	$F_{1,65}$	P
<i>Time budget</i>										
Feeding RD (% of time)	0.74 (0.66 – 0.80)	4984.2	<0.001	60.34	15.42 – 100	40.3	31.17	<0.001	6.34	0.01
Sheltering RD (% of time)	0.76 (0.69 – 0.81)	5018.2	<0.001	34.74	0 – 80.42	68.6	32.84	<0.001	4.79	0.03
Movement RD (% of time)	0.72 (0.61 – 0.78)	716.8	<0.001	4.92	0 – 20.83	109.3	0.10	0.75	1.92	0.17
<i>Litter consumption</i>										
Apparent <i>per capita</i> rate (mg d ⁻¹)*	0.35 (0.13 – 0.53)	9.7	<0.001	0.74	0 – 1.49	51.8	0.82	0.39	3.94	0.05
Effective <i>per capita</i> rate (mg d ⁻¹)**	–	–	–	1.55	0 – 8.56	93.0	13.27	<0.001	6.72	0.01
<i>Energy expenditure proxies</i>										
Pleopod beat rate (beats min ⁻¹)	0.65 (0.50 – 0.76)	40.8	<0.001	142.70	79.7 – 200.0	20.8	2.65	0.11	3.76	0.06
Locomotion velocity (cm s ⁻¹)	0.23 (0.02 – 0.45)	4.0	0.020	1.02	0 – 3.82	83.2	0.16	0.69	0.49	0.49
Velocity × movement RD (cm)	–	–	–	222.10	0 – 1525	129.6	0.28	0.60	2.36	0.13
<i>Morphology</i>										
Mandible PC1 (thickness)				–	–	73.3	35.10	<0.001	1.19	0.28
Mandible PC2 (incisor process curvature)				–	–	81.2	0.00	0.98	3.91	0.05
Body mass (mg)				4.44	1.06 – 10.11	37.4			15.78	<0.001

Patterns of trait covariation

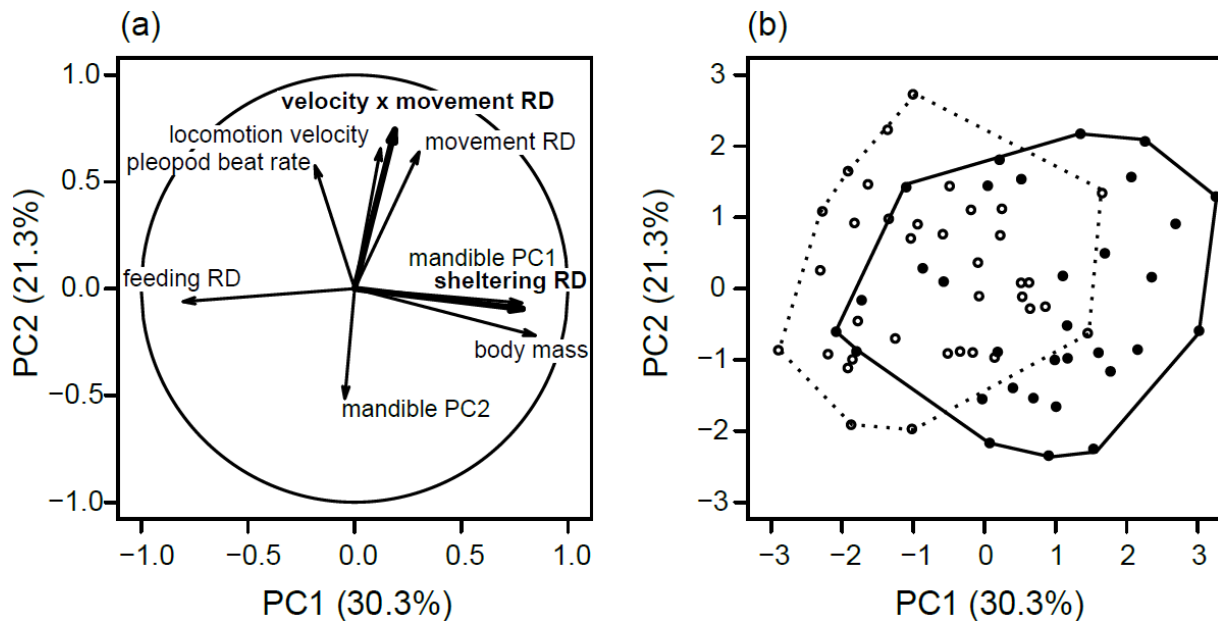


Figure IV.2. Principal Component Analysis of phenotypic traits. The correlation circle (a) and ordination plot of the individuals (b) were drawn for the two first principal components, which condensed 51.6% of the total variation in phenotypic traits within the dataset. Traits in regular characters were specified as active variable and those in bold characters were included as supplementary variables (a). Solid and open dots depict males and females, respectively (b). The convex hull of all individuals of the same sex is also displayed.

A two-way PERMANOVA test indicated that sex ($F_{1,64} = 3.10$, $p < 0.01$, $r^2 = 0.04$) and body mass ($F_{1,64} = 11.50$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.14$) accounted for significant variations in other traits. The mass-by-sex interaction was not significant ($F_{1,64} = 1.18$, $p = 0.30$, $r^2 = 0.02$), suggesting that body mass was equally important in determining phenotypic variations in males and females. A PCA of quantitative traits showed that body mass correlated positively with mandible PC1 and sheltering RD (included as a supplementary variable), and negatively with feeding RD (**Figure IV.2a**). These three traits had by far the highest loadings on the first principal component (PC1), which captured 30.3% of the total variance in the traits specified as active variables in the analysis. PC1 also discriminated males and females, the latter having on average lower scores than the former (**Figure IV.2b**). PC2 was largely unrelated to sex and body mass, yet it still captured substantial phenotypic variation (21.3%). PC2 was primarily related to specific metabolism proxies. Pleopod beat rate, movement RD, locomotion velocity and their product (velocity \times movement RD; included as a supplementary variable) loaded positively on PC2 whereas the scores of the second axis of mandible shapes (mandible PC2) had a negative loading. The product velocity \times movement RD contributed the most to PC2 (**Figure IV.2a**).

Explaining inter-individual variations in litter consumption rate

The body mass of animals did not predict their apparent consumption rate ($F_{1,65} = 0.82$, $p = 0.37$). We observed only a small difference between males and females ($F_{1,65} = 3.94$, $p = 0.05$, **Figure IV.3a**). When we took the actual amount of time that individuals allocated to feed into account (effective CR), the effect of body mass became significant and the effect of sex was stronger (Table 1; **Figure IV.3b**). Effective CR increased significantly with body mass ($F_{1,65} = 13.27$, $p < 0.001$) and was on average higher in males than in females ($F_{1,65} = 6.72$, $p = 0.01$; **Figure IV.3b**). These results were not strongly influenced by three outliers displaying extremely high effective CR (4–9 mg d⁻¹). These three individuals were those that spent the least time feeding, explaining their high effective CR. The relationship between apparent CR and body mass did not provide evidence for allometric scaling, since the power-law exponent was close to zero (non-linear estimation: $b = 0.16 \pm 0.15$ SE, $t_{1,65} = 1.04$, $p = 0.30$; **Figure IV.3a**). This was not the case either for the relationship between effective CR and body mass, since the power law exponent has an exponent close to 1 (non-linear estimation: $b = 0.93 \pm 0.31$ SE, $t_{1,65} = 3.04$, $p < 0.01$; **Figure IV.3b**).

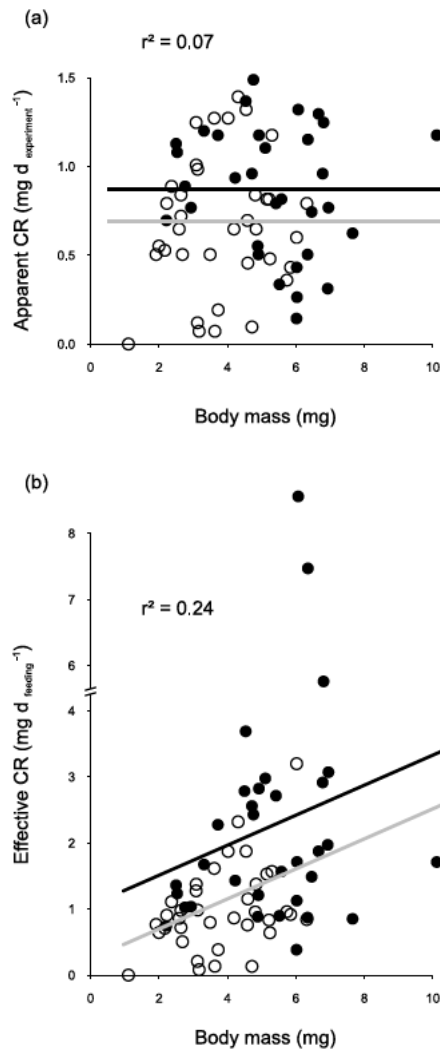


Figure IV.3. Apparent (a) and effective (b) consumption rate of litter by gammarids as a function of body mass. Solid and open dots depict males and females, respectively. Black and grey lines are intercepts (a) and regression lines (b) for males and females, respectively. r^2 -values are computed from a model including body mass and sex as main effects.

We constructed a first SEM based on the hypothesised hierarchical relationships among phenotypic traits (cf. **Figure IV.1**) and abovementioned results. We found that both sex and body mass affected indirectly apparent CR through feeding RD, but also that sex had direct (i.e. mass-independent) effects on feeding RD and apparent CR (**Figure IV.4a**). As this model explained very little variance in apparent CR ($r^2 = 0.13$), we sought to identify further predictors (Supplementary Material Appendix 2). We found that the r^2 -value for apparent CR almost doubled when we added the proxy for specific metabolism in activity (velocity \times movement RD) into SEMs. This trait had a direct effect on apparent CR whereas, unlike feeding RD, it was independent of sex and body mass (**Figure IV.4b**; Supplementary Material Appendix 2).

The initial (**Figure IV.4a**) and final (**Figure IV.4b**) models provided comparable estimates of path coefficients, yet the former was more parsimonious than the latter ($AIC_c = 643$ versus 826).

Total effect estimates of phenotypic traits revealed that inter-individual variation in apparent CR was primarily due to sex differences ($p = 0.02$; **Figure IV.4c**). Feeding RD and velocity \times movement RD still had a substantial influence on apparent CR ($p < 0.01$). In contrast, body mass differences did not significantly account for variation in apparent CR (0.06 , $p = 0.61$). Partitioning total effect into direct and indirect components revealed that direct effects were by far the most important in determining how phenotypic traits controlled apparent CR in this study. In contrast, estimates for indirect effects were not significant for all traits, except for body mass ($p = 0.03$; **Figure IV.4c**).

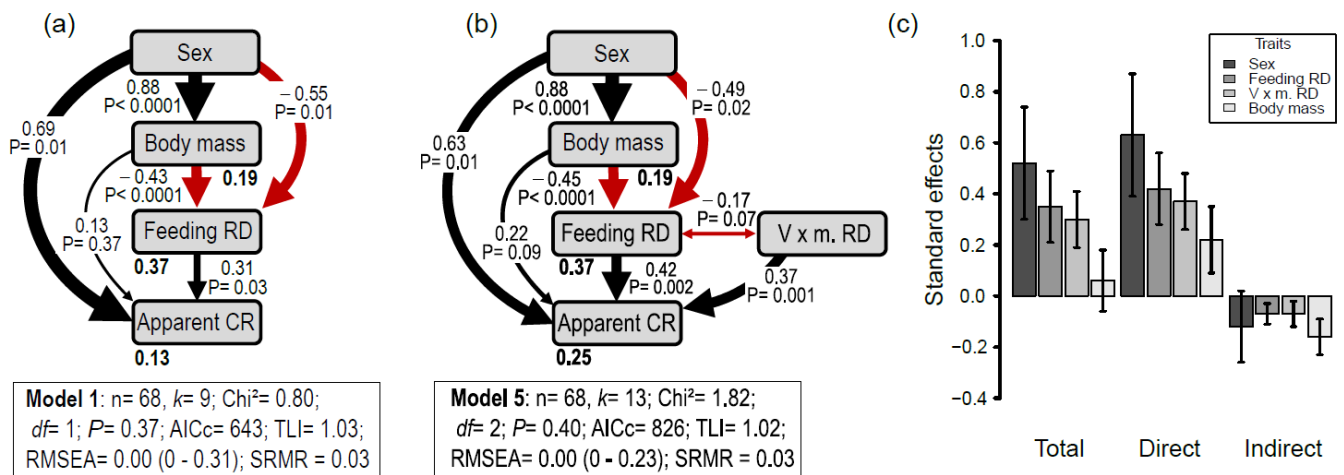


Figure IV.4. (a) Initial structural equation model describing how a behavioural trait (Feeding RD) constrains the effects of body mass and sex on apparent consumption rate of litter. (b) Final structural equation model including a physiological trait used as a proxy of specific metabolism in activity ('V \times m. RD'). Black and red arrows indicate positive and negative relationships, respectively, and the size of arrows is proportional to path coefficients (i.e. beta estimates). The signs of path coefficients of 'Sex' correspond to the effect of male compared to that of female gammarids. The two-headed arrow represents covariances. r^2 -values are given in bold. The boxes below the models contain summary statistics. A valid model should have a χ^2 p-value > 0.05 , $RMSEA < 0.06$, $TLI > 0.90$ and $SRMR < 0.08$. (c) Barplots of total, direct and indirect effects assessed in the final model shown in panel (b). Error bars are standard errors (SE).

Discussion

The hierarchical framework we designed to assess intrinsic determinants of individual resource consumption rate was useful to organise hypotheses about how phenotypic traits drive variation in resource consumption rate and to assess the relative importance of hypothesised relationships. Two *a priori* predictions were supported by our data: 1) litter consumption rate was controlled by physiological (a proxy of specific metabolism in activity) and behavioural (feeding RD) traits and 2) the behavioural trait was constrained by sex and body mass. In contrast, we did not expect that a strong influence of sex on litter consumption rate would be transmitted through a direct pathway. As sex had an influence on feeding RD, a significant indirect effect of sex on litter consumption rate was expected to occur. This was not the case, conceivably because the apparent direct effect of sex on resource consumption was, in fact, mediated by unmeasured traits linked to resource consumption.

There are many reasons why female and male gammarids are different in terms of resource consumption. The *a priori* higher energy demand for females, associated with egg and embryos production as well as their ventilation (Geffard et al. 2010), should be balanced by a higher resource consumption than in males. However, the mate-guarding behaviour of male gammarids may be energetically costly (Plaistow et al. 2003, Becker et al. 2013). In our study, while female gammarids did exhibit higher pleopod beat rates than males, reflecting higher standard metabolic rates, they also ingested resource at lower rates for the same amount of time spent to feed (lower effective CR, **Figure IV.3b**). A possible explanation is that females compensated the energetic cost inherent to reproduction by selecting the highest quality resource patches, which is consistent with the longer feeding duration observed in females (**Figure IV.4b**). The ability to select the most nutritive patches at the surface of the leaf mosaic (Bärlocher 1985) could thus be higher in females, and be related to subtle differences in mandible shape between sexes (i.e., higher curvature of the incisor process for females). Intuitively, a curved incisor process for females is better suited to graze leaves on a 2d space, while streamlined incisor processes for males might be an advantage for shredding leaves (Supplementary material Appendix 1 **Figure IV.A1**). A close examination of the shape of leaf discs at the end of the feeding experiments provided evidence that females indeed grazed the surface of leaf discs, while males shredded at their edge (Supplementary material Appendix 1 **Figure IV.A3**).

In this study, resource consumption rate varied over a wide (*ca* one order of magnitude) range and, as expected, individual differences were repeatable. A recent study has reported similarly large and temporally-consistent individual variation in litter consumption rate in an omnivorous crayfish species (Raffard et al. 2017). Another common thread between these studies was that body size explained little variation in resource consumption rate at the intraspecific level. A tight size-consumption relationship is expected when it is inferred from interspecific data encompassing many orders of magnitude variation (Pawar et al. 2012). As we narrow down the range of body size variation, such as in studies of single species, mass-dependent variation in consumption rate may become less prominent (Maino and Kearney 2015).

Small-sized individuals are known to invest more energy in growth than large individuals, which exhibit small biomass production (Brown et al. 2004, Houston and McNamara 2014). Here, the behaviourally-mediated body mass effect on consumption rates (**Figure IV.3, Figure IV.4c**), may reveal a tradeoff between survival and energy intake rates. The rationale is that older individuals, which have a high reproductive value, should adopt a behaviour that minimises mortality whereas younger individuals should seek for rapid growth (Biro et al. 2005, Killen 2011, Houston and McNamara 2014). This tradeoff may explain why small individuals spent more time feeding in our study, unlike larger ones, which spent more time in shelters (**Figure IV.2a**). Additionally, the size and shape of mandibles may also determine how much time gammarids spent feeding on leaf litter. However, the biomechanical explanation is not supported by our results, as no significant relationship was found between feeding RD and mandible morphology axes (Supplementary material Appendix 1 **Figure IV.A2b – c**).

As behavioural traits measured in our study were repeatable and covaried together, our results lend support for the existence of behavioural types in the gammarid population investigated (Sih et al. 2004). The behavioural type is defined here in term of activity energy expenditure assessed by the mean of the velocity \times movement RD index (see PCA axis 2 in **Figure IV.2a**). Moreover, covariations between physiological and behavioural traits (**Figure IV.2a**), as well as the positive effect of the velocity \times movement RD index on litter consumption rate (**Figure IV.4b**), indicate that gammarid individuals were distributed along a continuum of energy turnover from slow to fast rates. This is consistent with the POLS hypothesis (Biro and Stamps 2008 and 2010, Réale et al. 2010). The POLS hypothesis states that aggressive and bolds individuals displaying highest locomotion activity exhibit higher standard metabolic rate. This is because fast metabolism can sustain energetically costly behaviours, but in turn requires a

higher energy intake rate (Careau et al. 2008, 2014, Biro and Stamps 2010, Careau and Garland 2012).

Proxies used to assess standard and in activity specific metabolic rates were not significantly related (Supplementary material Appendix 1 **Figure IV.A2d**). Biro et al. (2016) found similar results, and observed that swimming activity levels in guppies did not relate significantly with resting metabolic rate, while it was related with peak metabolic rate. In our study, the gammarids expressing high locomotion activity tended to spend a little time feeding on leaf discs, while consuming large amounts of litter. This might indicate that such active individuals adopted a pulse foraging strategy (Biro et al. 1996, Biro et al. 2016).

A commonplace tenet in ecology is that the effects of phenotypic variability on ecosystems are higher among species than between populations or individuals of the same species. However, this postulate should be revised downward, since meta-analyses have shown that intra- and inter-specific variability are almost equally important in mediating the biotic control on ecosystems (Palkovacs et al. 2015, Des Roches et al. 2018). Although the present study was not designed to compare magnitudes of biological variations across levels of organisation, it provides evidence that intraspecific variability of consumption rate within a population of litter consumers have phenotypic determinants. Litter consumption is an important mechanism through which litter decomposition occurs (Gessner et al. 2010) and, therefore, this fundamental ecological process may be affected by phenotypic changes in detritivore populations.

Acknowledgements

We thank Frédéric Julien and Sylvain Lamothe for providing technical assistance and Charlotte Evangelista for sharing her expertise in morphological analyses.

Funding

TR was funded by a PhD scholarship from the French ministry of research and education.

Author contributions

TR, EC and AL organised the ideas and conceived the experimental design; TR, AL and JJ performed the experimental work; TR analysed the data and wrote the first draft of the paper, with guidance from AL, JJ and EC. All authors participated in drafting the paper and revising it, and gave final approval of the revised version to be submitted.

Conflicts of interest

We have no conflicts of interest to declare.

References

- Adams, D. C. et al. 2017. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 3.0.5. <<https://cran.r-project.org/package=geomorph>>.
- Agrawal, A. A. et al. 2010. Tradeoffs and negative correlations in evolutionary ecology. – In: Bell, M. A. et al. (eds), *Evolution after Darwin: the first 150 years*. Sinauer, pp. 243–268.
- Araújo, M. S. et al. 2008. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. – *Ecology* 89: 1981–1993.
- Arnold, S. J. 1983. Morphology, Performance and Fitness. – *Am. Zool.* 23: 347–361.
- Bärlocher, F. 1985. The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates. – *Bot. J. Linn. Soc.* 91: 83 – 94.
- Becker, J. et al. 2013. Mate guarding in relation to seasonal changes in the energy reserves of two freshwater amphipods (*Gammarus fossarum* and *G. pulex*). – *Freshwater Biol.* 58: 372 – 381.
- Biro, P. A. et al. 1996. Does the rate of foraging attempts predict ingestion rate for young-of-the-year brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in the field? – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1814–1820.
- Biro, P. A. et al. 2005. Ontogeny of energy allocation reveals selective pressure promoting risk-taking behaviour in young fish cohorts. – *Proc. R. Soc. B.* 272: 1443–1448.
- Biro, P. A. and Stamps, J. A. 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? – *Trends Ecol. Evol.* 23: 361–368.
- Biro, P. A. and Stamps, J. A. 2010. Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? – *Trends Ecol. Evol.* 25: 653–659.

- Biro, P. A. et al. 2016. Stress-induced peak (but not resting) metabolism correlates with mating display intensity in male guppies. – *Ecol. Evol.* 6: 6537–4655.
- Bolnick, D. I. et al. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. – *Am. Nat.* 161: 1–28.
- Brousseau, P.-M. et al. 2017. Trait matching and phylogeny as predictors of predator–prey interactions involving ground beetles. – *Funct. Ecol.* 32: 1–11.
- Brown, J. H. et al. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. – *Ecology* 85: 1771–1789.
- Careau, V. et al. 2008. Energy metabolism and animal personality. – *Oikos* 117: 641–653.
- Careau, V. and Garland, T. Jr. 2012. Performance, personality, and energetics: correlation, causation, and mechanism. – *Physiol. Biochem. Zool.* 85: 543–571.
- Careau, V. et al. 2014. Adding fuel to the ‘fire of life’: energy budgets across levels of variation in ectotherms and endotherms. – In: Martin L. B., Ghalambor C. K. and Woods H. A. (ed.), *Integrative Organismal Biology*. John Wiley & Sons, pp. 219–234.
- Coelho, P. et al. 2017. A ‘striking’ relationship: scorpion defensive behaviour and its relation to morphology and performance. – *Funct. Ecol.* 31: 1390–1404.
- Des Roches, S. et al. 2018. The ecological importance of intraspecific variation. – *Nat. Ecol. Evol.* 2: 57–64.
- Dingemanse, N. J. and Dochtermann, N. A. 2013. Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. – *J. Anim. Ecol.* 82: 39–54.
- Felten, V. et al. 2008. Quantification of diet variability in a stream amphipod: implications for ecosystem functioning. – *Fund. Appl. Limnol.* 170: 303–313.
- Fryxell, D. C. et al. 2015. Sex ratio variation shapes the ecological effects of a globally introduced freshwater fish. – *Proc. R. Soc. B.* 282: 20151970.
- Garland, T. Jr. and Losos, J. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. – In: Wainwright P. C. and Reilly S. (ed.), *Ecological morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, pp. 240–302.
- Geffard, O. et al. 2010. Ovarian cycle and embryonic development in *Gammarus fossarum*: application for reproductive toxicity assessment. – *Environ. Toxicol. Chem.* 29: 2249–2259.
- Gessner, M. O. et al. 2010. Diversity meets decomposition. – *Trends Ecol. Evol.* 25: 372–380.
- Houston, A. I. and McNamara, J. M. 2014. Foraging currencies, metabolism and behavioural routines. – *J. Anim. Ecol.* 83: 30–40.
- Humphries, M. M. and McCann, K. S. 2014. Metabolic Ecology. – *J. Anim. Ecol.* 83: 7–19.
- Jabiol, J. et al. 2013. Trophic complexity enhances ecosystem functioning in an aquatic detritus-based model system. – *J. Anim. Ecol.* 82: 1042–1051.

- Jennrich, R. I. 1970. An asymptotic χ^2 test for the equality of two correlation matrices. – J. Am. Stat. Assoc. 65: 904–912.
- Killen, S. S. 2011. Energetics of foraging decisions and prey handling. – In: Farell A. P. (ed.), Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment. Academic Press, pp. 1588–1595.
- Maino, J. L. and Kearney, M. R. 2015. Ontogenetic and interspecific scaling of consumption in insects. – Oikos 124: 1564–1570.
- Palkovacs et al. 2015. Ecological effects of intraspecific consumer biodiversity for aquatic communities and ecosystems. – In: Belgrano, A. Woodward, G. and U. Jacob, U. (ed.), Aquatic Functional Biodiversity – An Ecological and Evolutionary Perspective. Elsevier, Academic Press, pp. 37–51.
- Pawar, S. et al. 2012. Dimensionality of consumer search space drives trophic interaction strengths. – Nature 486: 485–489.
- Peters, R. H. 1983. The ecological implications of body size. – Cambridge Univ. Press.
- Pey, B. et al. 2014. Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. – Basic Appl. Ecol. 15: 194–206.
- Plaistow, S. J. et al. 2003. Energetically costly precopulatory mate guarding in the amphipod *Gammarus pulex*: causes and consequences. – Anim. Behav. 65: 683–691.
- Raffard, A. et al. 2017. The Functional Syndrome: linking individual trait variability to ecosystem functioning. – Proc. R. Soc. B. 284: 20171893.
- Réale, D. et al. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. – Proc. R. Soc. B. 365: 4051–4063.
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. – <<http://www.R-project.org>>.
- Rohlf, F. J. 2005. tpsDIG2. A program for landmark development and analysis. – <<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>>.
- Rosseel, Y. 2012. lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling. – J. Stat. Softw. 48: 1–36. <<http://www.jstatsoft.org/v48/i02/>>.
- Rota, T. et al. 2018. Data from: Phenotypic determinants of inter-individual variability of litter consumption rate in a detritivore population. – Dryad Digital Repository, <<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.j3mk157>>.
- Shipley, B. 2004. Cause and correlation in biology: A user's guide to path analysis, structural equations and causal inference. – Cambridge Univ. Press.
- Sih, A. et al. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. – Trends Ecol. Evol. 19: 372–378.

- Start, D. and Gilbert, B. 2017. Predator personality structures prey communities and trophic cascades. – *Ecol. Lett.* 20: 366–74.
- Vellinger, C. et al. 2012. Behavioural and physiological responses of *Gammarus pulex* exposed to cadmium and arsenate at three temperatures: individual and combined effects. *Plos One* 7: 1–17.
- Verberk, W. C. E. P. et al. 2013. Delivering on a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science. – *Freshw. Sci.* 32: 531–547.
- Violle, C. et al. 2007. Let the concept of trait be functional! – *Oikos* 116: 882–892.
- Webster, M. and Sheets, H. D. 2010. A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. – In: Alroy J. A. and Hunt G. (ed.), *Quantitative Methods in Paleobiology*. The Paleontological Society, pp. 163–188.
- Wolf, M. and Weissing, F. J. 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. – *Trends Ecol. Evol.* 27: 452–461.
- Závorka, L. et al. 2017. Co-existence with non-native brook trout breaks down the integration of phenotypic traits in brown trout parr. – *Funct. Ecol.* 31: 1582–159.

Supplementary materials

Appendix 1. Morphological analysis of gammarid mandibles

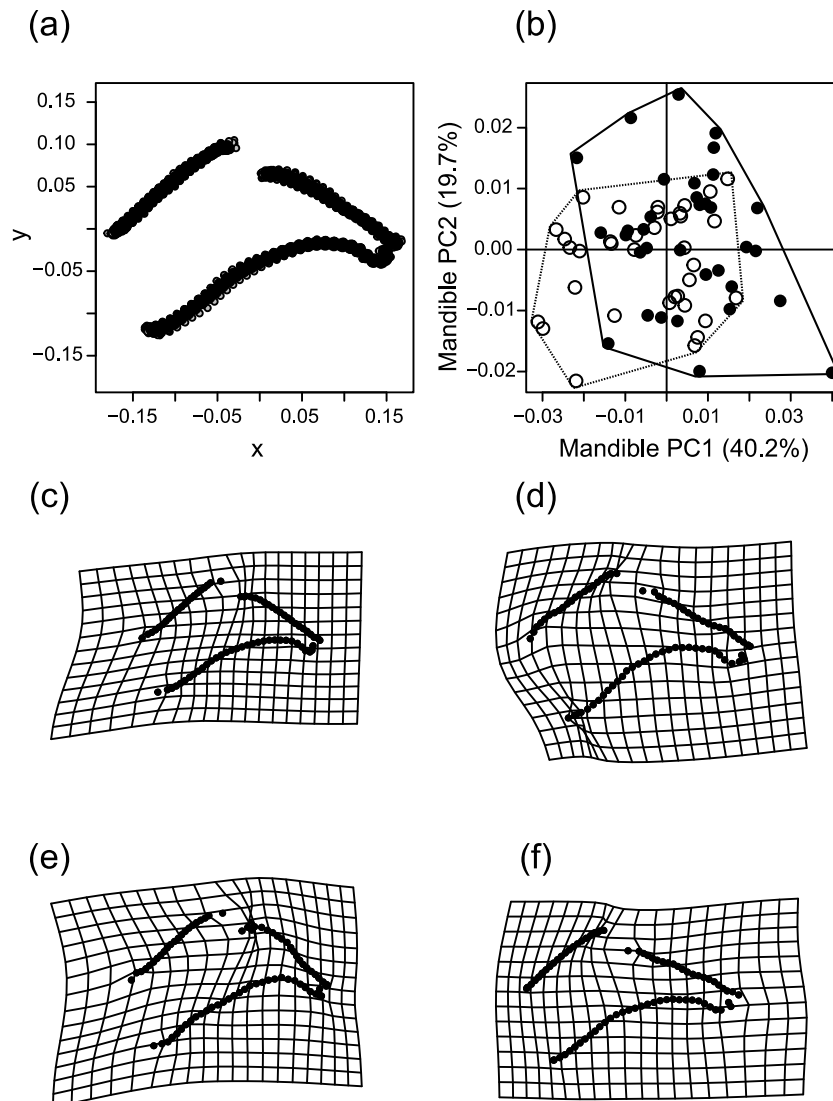


Figure IV.A1. Summary of the geometric morphometric analysis conducted on gammarid mandibles. (a) Mandible shape consensus after Procrustes superimposition. (b) Ordination of individuals along the two first axes of a PCA on mandible warp scores. The two PCA axes explained 60% of mandible shape variations among individuals. Solid and open dots depict males and females, respectively. Convex hulls for each sex are displayed. (c-f) Deformation grids illustrating shape changes along PCA axis 1 as we move from extreme negative (c) to extreme positive (d) scores and along PCA axis 2 as we move from extreme negative (e) to extreme positive (f) scores.

Appendix 2. Structural Equation Modelling

We constructed a first SEM depicting the hierarchy of traits presented in Figure 1 in order to assess direct and indirect effects of sex and body mass on apparent CR (cf. Model 1 in **Figure IV.A2a** and **Figure IV.4a** in the main text). While both sex and body mass affected indirectly apparent CR through feeding RD, only sex had a direct effect. As the model explained little variance in apparent CR ($r^2 = 0.13$), we sought to identify further predictors. Mandible PC1 (**Figure IV.A2b**) or PC2 (**Figure IV.A2c**) had no significant effect on apparent CR whose variance explained by the model remained virtually unchanged ($r^2 = 0.13$ and 0.16). In contrast, r^2 for apparent CR increased by two-fold after proxies for standard (pleopod beat rate) and activity (velocity \times movement RD) specific metabolism were added to the minimal model (**Figure IV.A2d**). However, as pleopod beat rate did not significantly predict apparent CR ($p = 0.08$), we removed it to obtain a final model (cf. Model 5 in **Figure IV.A2e** and **Figure IV.4b** in the main text).

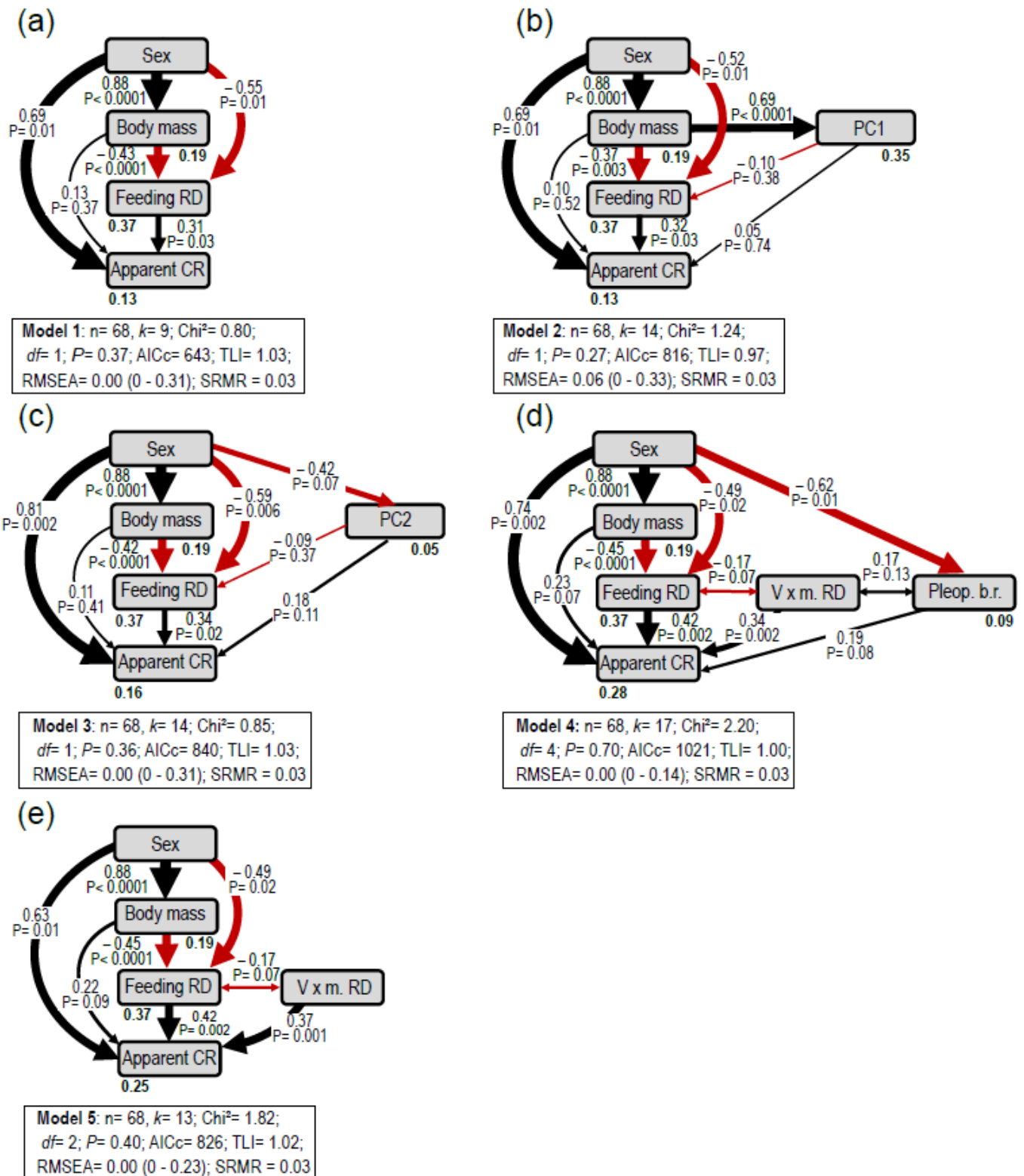


Figure IV.A2. Structural Equation Models used to assess the control of sex, morphology, and physiological and behavioural traits on apparent consumption rate of litter by gammarids. Model 1 (a) is just identified and therefore goodness-of-fit indices were calculated without taking into account the least significant path (i.e. body mass – apparent CR). Black and red arrows are positive and negative relationships, respectively, and the size of arrows is (...)

(continued ...) proportional to path coefficients (i.e. beta estimates). The signs of path coefficients between 'Sex' and other variables correspond to the effect of male compared to that of female gammarids. Two headed arrows represent covariations. *r-squared* values of each endogenous trait are given in bold. The variables 'PC1' (b) and 'PC2' (c) abbreviate Mandible PC1 and Mandible PC2, respectively. The variables 'V x m. RD' and 'Pleop. b.r.' (d) abbreviate velocity × movement RD and pleopod beat rate, respectively. The boxes at the bottom of panels contains summary statistics. Valid models should have Chi² P-values > 0.05, RMSEA < 0.06, TLI > 0.90 and SRMR < 0.08.

Appendix 3: Assessment of the variability of feeding modality across gammarid individuals

We sought to determine if contrasting feeding modalities occur between individuals of a same population due, for instance, to energetic or biomechanic constraints. Some species of aquatic detritivores have been proposed to differ in their feeding modalities, including grazing the surface, or shredding the edges of leaves (Jonsson et al. 2002), although in fact most species and individuals may be capable of adopting both feeding strategies. Leaf grazing consists of consuming leaf tissues and associated microbial biomass by peeling off the surface layers of the leaf litter whereas leaf shredding consists of taking bites through the entire thickness of the leaf litter. We assessed the propensity of gammarid individuals to feed on leaf surface through grazing, vs. their propensity to feed on leaf edges through shredding, using data on areal loss of leaf discs during the feeding experiments. At the end of each experiment, the leaf discs were placed between two rigid clear plastic sheets and then were digitised with a scanner. We used Image J version 1.46 (Schneider et al. 2012) in order determine leaf disc area through particle analysis of the pictures after thresholding. We calculated the ratio of the leaf area including holes embedded in the leaf disc (total area), divided by the leaf disc area excluding holes (real area). We averaged ratios over the two trials. Prevalence of shredding was evidenced by values close to one, and larger values indicated increasing importance of grazing.

After having accounted for a relationship inherent to the measure, between the grazing-to-shredding ratio and apparent CR ($F_{1,75} = 34.17$, $p < 0.0001$; **Figure IV.A3a**), we observed that females grazed to a higher extent leaves than males ($F_{1,75} = 4.64$, $p = 0.034$; **Figure IV.A3b**). We suggest that morphological variations of mandibles, an important mouthpart apparatus (**Figure IV.A1**), and probably life history differences among male and female (see discussion)

within the amphipod population studied may contribute to the observed grazing-to-shredding continuum we observed.

The existence of this feeding modalities continuum would indicate that individuals of the same population could qualitatively contribute in different ways to leaf litter processing. For instance, individuals opposed in this continuum might produce fine particulate organic matter (FPOM) of different sizes, as they fragment leaves in different modes. These feeding modality variations might also result to the emergence of facilitation between individuals to acquire resources, as it has been discussed between functionally distinct species (Jonsson et al. 2002). From an individual perspective, it may reveal energetic constraints (e.g. if selective individuals tend to graze at the surface of leaves looking for high-nutritive patches). Mandible morphology variations may also directly relate with biomechanical capabilities of individuals and could lead to variations in feeding behaviours (e.g. if animals possessing streamlined or curved incisor processes tend to cut leaves or graze at their surface, respectively). The two mentioned pathways (energetic and biomechanic) may also be confounded, as they are not expected to be mutually exclusive.

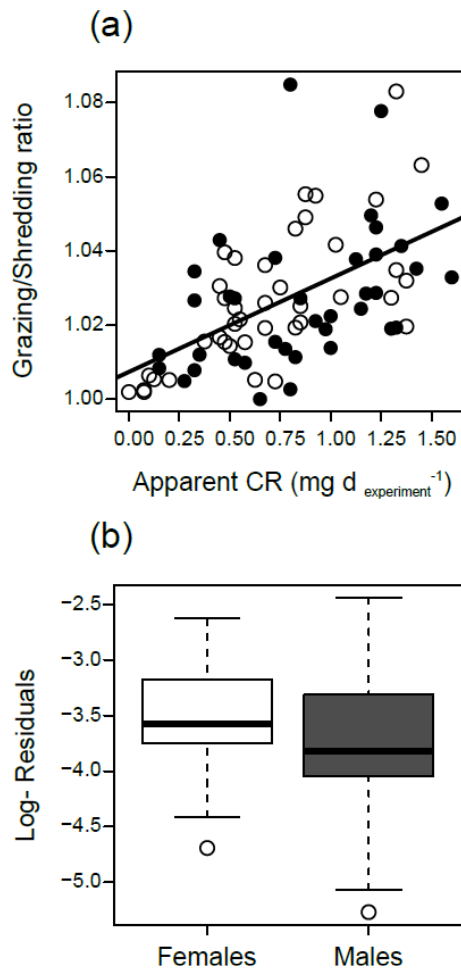


Figure IV.A3. Relationship between grazing-to-shredding ratio and apparent consumption rate (a), the regression line shows the significant relationship, while solid and open dots depict male and female gammarids, respectively. (b) Boxplot of the logarithm of the residual values from the regression in panel (a), for gammarid females and males (white and dark grey boxplots, respectively). For a same consumption rate, females grazed (i.e. fed at the surface of leaf discs) to a significantly higher extent than males (i.e. fed at the edge of leaf discs).

References

Jonsson, M. et al. 2002. Simulating species loss following perturbation: assessing the effects on process rates. – *Proc. R. Soc. B* 269: 1047–1052.

Schneider, C. A. et al. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. – *Nat. Methods* 9: 671–675.

CHAPITRE V

EFFET DU PHENOTYPE SUR LES CASCADES TROPHIQUES INDIVIDUELLES D'UN PREDATEUR DANS UN CONTEXTE NATUREL

Les cascades trophiques, l'effet des prédateurs sur les proies et leurs ressources, ont majoritairement été étudiées à l'échelle de l'espèce (Shurin et al. 2002 ; Borer et al. 2005) et aucune étude à notre connaissance ne teste le contrôle de l'intensité des cascades trophiques par la variabilité phénotypique inter-individuelle chez des prédateurs supérieurs dans un contexte naturel.

L'objectif de cette étude a été de tester l'hypothèse selon laquelle les traits phénotypiques des prédateurs avaient un effet significatif sur la variabilité des cascades trophiques d'un réseau trophique détritique de ruisseau forestier. Dans cette étude, nous avons isolé des prédateurs (*Cordulegaster boltonii*) dans des cages individuelles au sein d'un cours d'eau de tête de bassin, tout en contrôlant leur phénotype. Ce travail expérimental au sein d'un cours d'eau nous a également permis de tester l'hypothèse de répétabilité de l'effet inter-individuel sur le fonctionnement de l'écosystème et de discriminer l'importance relative de plusieurs traits phénotypiques.

Phenotypes underpin contrasting ecological impact of predator individuals

Manuscript in preparation

Thibaut Rota*, Jérémy Jabiol, Sylvain Lamothe, Didier Lambrigot, Eric Chauvet and Antoine Lecerf

EcoLab, Université de Toulouse, CNRS, INP, UPS, Toulouse, France

* E-mail of the corresponding author: thibaut.rota@univ-tlse3.fr

Summary

Top-predators classically drive ecosystem processes through effects on prey populations, indirectly exerting top-down control on plant standing stocks, a coarse picture called trophic cascade. In the past decades, we learned that trophic cascades intensity varies across ecosystems and top-predator species. In taking the picture of trophic cascades at the population level, we assume implicitly that all the top-predator individuals in a population contribute equally to the trophic cascade. As a result, we still do not know if a part of variation in trophic cascades owes to individual phenotypic variability, and which type of phenotypic traits may explain this variation. We addressed both issues by quantifying individual top-predator trophic cascades on litter standing stocks and associated fungal biomasses in a forested stream. We provide new evidence that phenotypically different top-predator individuals alter trophic cascades in different directions, and that phenotypic traits do not equally contribute to individual trophic cascades. Capturing individual trait variation of top-predators should help future research in ecology to refine our picture of the natural variability in trophic cascades.

Keywords: Behavioural type; pace-of-life syndrome; trophic cascade; litter breakdown; ecosystem process; intraspecific variation.

Not only insight into phenotype can tell us how an organism responds to selective pressures but also what it can do in ecosystems (Hendry 2016; Hendry et al. 2017). Mounting evidence indicates that a large amount of ecologically relevant phenotypic variation is encapsulated at the intraspecific level (Lecerf and Chauvet 2008; Albert et al. 2010; Violle et al. 2012). Organisms that at first glance look similar can respond differentially to environmental change, and can have contrasting effects on ecosystem processes (Harmon et al. 2009; Alberti et al. 2017; Start and Gilbert 2017; Raffard et al. 2017; Des Roches et al. 2018; Rota et al. 2018). As the species-centred view has been prevalent in community and ecosystem ecology, revisiting this ecological paradigm through the lens of visible and non-visible phenotype may stimulate decisive advance in ecological knowledge.

One of the most prolific areas of research for over the past half century has revolved around the control of apex predators on ecosystem properties (Hairston et al. 1960; Pace et al. 1999; Estes et al. 2011). The big picture that emerges from conceptualizing and testing the role of predators is that they have indirect ecosystem impact propagating from the top to the bottom of food webs, a phenomenon commonly called trophic cascade. Yet the magnitude of trophic cascades and their underlying mechanisms are extremely variable across ecological contexts (Shurin et al. 2002; Sitvarin et al. 2016; Lagrue et al. 2015). Mixed results have been partly attributed to phenotypic differences among predator taxa (Borer et al. 2005). Despite recent examples from controlled setups (Rudolf and Rasmussen 2013; Start and Gilbert 2017), it is still unclear if intraspecific variability matters to predict trophic cascade variability in the wild, and which predator traits are important to this issue.

Predator impact on an ecosystem conceivably depends on individual energy requirement to maintain metabolic rate, as often inferred by the individual body size (Pawar et al. 2012). Body size also determines the strength of predator-prey and competition relationships (Rudolf and Rasmussen 2013; Brose et al. 2006). For individuals having different energy requirements, such as between males and females which contribute asymmetrically to reproduction, we should expect among-individuals variation in a predator's impact (Fryxell et al. 2015). Behavioural traits related to hunting mode or life-style are often linked to mass-independent effects (Raffard et al. 2017; Rota et al. 2018). Levels of trophic specialisation can also differ between individuals, which may strongly modify the strength but also the direction of trophic cascade. For instance, a top-predator shifting its diet from herbivores to mesopredators can reverse

pattern of plant standing stock (Ritchie and Johnson 2009; Palacios et al. 2016). Trophic specialisation is linked to behavioural traits, but ultimately morphological traits enhance the predator efficiency on preferred preys (Araújo et al. 2008; Araújo et al. 2011; Harmon et al. 2009). Moreover, phenotypic traits have at least in part a genetic basis (Mousseau and Roff 1987), and are likely preserved over the lifetime of individuals (Nespolo and Franco 2007; Bell et al. 2009; Brodin 2009). Following the principle of ecosystem heritability, standing that in controlling phenotypic expression that affect ecosystem properties, genes induce heritability of processes at the ecosystem level (Dawkins 1982; Whitham et al. 2003, 2006), we can expect that trait variations between top-predator individuals consistently translate into variations in the strength of the trophic cascade they trigger.

We set up an experiment to assess how phenotypic variation within a population of dragonfly predator larva affects litter standing stock and biomass of fungal decomposers as response variables depicting carbon and nutrient fluxes in the ecosystem. We tested the effects of sex and morphological traits by comparing males and females and individuals with a thin versus a thick body shape (Supplementary Information 1, **Figure V.S1.1 – V.S1.5**). We also described individual behaviour and its repeatability to quantify phenotypic variations highlighting predator personality and life style differences (Sih et al. 2004; Wolf et al. 2007; Wolf and Weissing 2012; Réale et al. 2010) (**Table V.S1.1 – V.S1.3** and **Figure V.S1.6**).

Assuming that all individual predators consume their preys at the same trophic level and that trophic cascades are mediated by the consumption of preys, we expected predator effect to be stronger for females, thick-bodied individuals and fast-lived individuals because they might exhibit higher energy requirements and/or prey handling capacities (Start and Gilbert 2017). However, these predictions may be altered if all individual predators do not consume their preys at the same trophic level (e.g. mesopredator vs consumer), or because of non-consumptive effects mediated by preys (Schmitz 2008). Moreover, traits could exhibit contrasting propensities to relate to ecosystem functioning (Rota et al. 2018). Therefore, we quantified the effect sizes the traits have on individual trophic cascades.

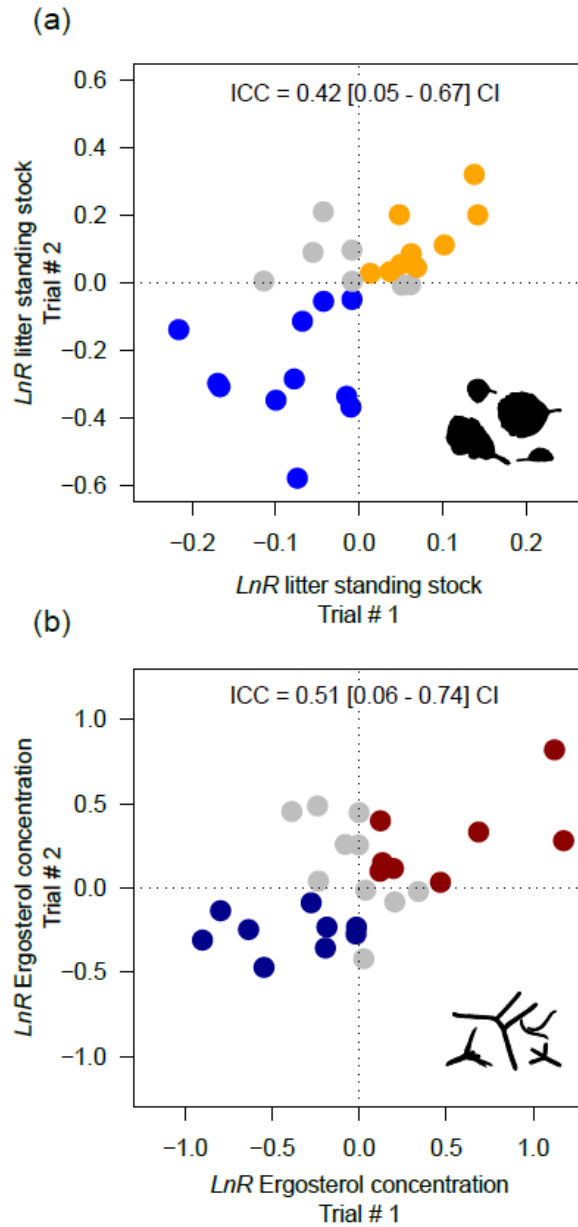


Figure V.1. Repeatability of trophic cascades between the two consecutive trials. (a) Litter standing stock effect sizes, (b) Ergosterol concentration (a proxy for fungal biomass) effect sizes. Orange (litter standing stock) and red (ergosterol concentrations) circles highlight consistently positive trophic cascades, while blue circles show consistently negative trophic cascades. Grey circles show inconsistent trophic cascades. Intra-Class Coefficients (ICC) and their credible intervals at 95% in brackets show that both effect sizes were repeatedly expressed over time.

The 27 individual predators surviving the experiment had variable impact on litter stocks and fungal biomass with respect to both the magnitude and direction of effect sizes (Figure V.1). Repeatability analysis, such as commonly carried out in behavioural studies to investigate animal personality, further indicates that the ecosystem process variability we

observed is more than just a noise in the dataset and can be driven by intrinsic characteristics of individuals. One third of individuals had a consistent positive effect on detritus and fungal biomass, meaning that they increased detritus resident time and allowed fungal decomposers to reach higher biomass. Another third had a consistent opposite negative effect, while the effect triggered by the remaining individuals changed between runs, which may be explained by temporal change in the environment or phenotypic flexibility of individuals.

Individual traits predicted how and the extent to which predators influenced litter standing stocks and fungal biomass (**Figure V.2**), and those traits were not equally relevant to this matter (**Figure V.3**). In this regard, body morphology did not account for much variation in predator impacts (**Figure V.2a** and **V.2b**), despite potential difference between thin- and thick-bodied individuals in their ability to ingest large prey (Kishida et al. 2009). Acceleration of litter decomposition (i.e. negative effect on litter standing stocks) was fourfold more frequent in males than females, leading to a significant sex effect on litter and fungal biomass effect sizes (**Figure V.2c** and **V.2d**). In addition, predator impact changed with individual life-style (**Figure V.2e** and **V.2f**), defined by a set of coordinated traits assessing animal personality and life history (growth rate) condensed into a synthetic variable (PC1). Slow predator individuals were associated with positive indirect effects whereas fast individuals with negative indirect effects. Several studies have shed light on intraspecific variations in behavioural and physiological traits as drivers of the magnitude of animal impact on ecosystems (Schmitz et al. 2004; Schmitz et al. 2015; Palacios et al. 2016). A study already mentioned that actively hunting vs sit-and-wait predator spiders had significant opposite effect on plant diversity and production, and nitrogen mineralization (Schmitz 2008). Active predators enhanced process rates, similarly to males and fast-lived individuals in our study.

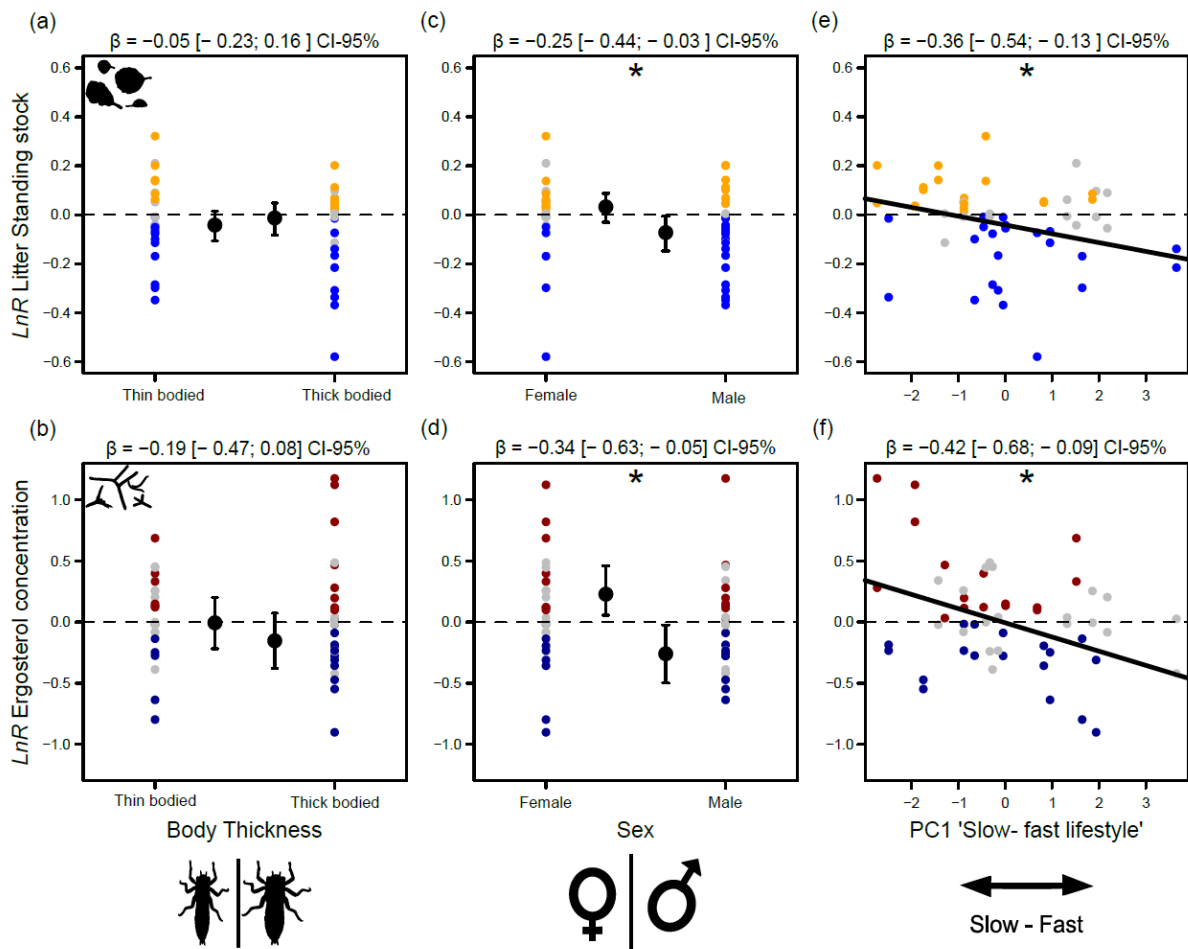


Figure V.2. Effect of the phenotypes on the magnitude and direction of trophic cascades. (a-b) Trophic cascade effect sizes for thin- and thick-bodied dragonfly larvae. **(c-d)** Effect sizes between female and male dragonfly larvae. **(e-f)** Relationships between the effect sizes and the PC1 values. Orange and red show consistently positive, while blue circles show consistently negative trophic cascades. Black lines show the regressions. * indicates that credible intervals (95%) for the group difference or for the slope of regressions do not overlap zero.

The coexistence of predator individuals that trigger opposite effects on the fate of plant litter can produce striking spatial variability across habitat patches in terms of rates of storage and flux of carbon and nutrients. Log response ratio ranged from -0.6 and $+0.4$ for litter standing stock and from -1 and $+1$ for fungal biomass (**Figure V.2**). Litter standing stocks and fungal biomass at mid-decomposition stage differed by up to a 2-fold and a 7-fold factor, respectively, between habitat patches occupied by predator individuals of similar size but triggering opposite indirect effects. These locally different rates of processes at the surrounding of individual top-predators are likely to lead to emergent properties at the ecosystem level. For instance, a recent

numerical simulation study demonstrated that the variance of rates within a complex system such as an ecosystem should induce stabilising properties of the system (Duthie 2018).

A meta-analytical study showed that top-predators enhance the accumulation of plant biomass through releasing herbivore grazing pressure on plants (Shurin et al. 2002). Such a classic trophic cascade, were also reported for detritus-based system wherein top-predators hamper litter depletion by detritivores (Woodward and Hildrew 2002; Jabiol et al. 2014; Lagrue et al. 2015). Detritivores are important agents of litter decomposition in forest ecosystems (Handa et al. 2014), since they feed on both plant tissues and the mycelium of fungal decomposers (Jabiol et al. 2013; Rota et al. 2018), and can account for more than 50% of total litter mass lost during decomposition. Predators consume and scare detritivores, so as to reduce detritivores' local densities or feeding rates (Lagrue et al. 2015). However, those strictly positive effects are not the norm of trophic cascades in detritus-based streams, where accelerations of litter decomposition by top-predators were also reported in previous interspecific studies (Sitvarin et al. 2016). Top-predators could accelerate decomposition and reduce fungal colonization of plant litter through several non-exclusive mechanisms. They can for instance release consumers from predation by meso-predators or change the community structure. Our results of community dissimilarity analyses do not match these hypotheses. Invertebrate communities in enclosures with predators producing negative indirect impacts were statistically indistinguishable from communities in enclosures of predators leading to positive impacts, such as between male and females and along the slow-to-fast life-style component ($F_{1,24} = 0.90$; $P = 0.568$; $r^2 = 0.04$ and $F_{1,24} = 0.88$; $P = 0.610$; $r^2 = 0.03$; **Figure V.S3.1**). However, these analyses of abundance data do not test for trait-mediated interactions, which are important drivers of the detrital pathway (Hawlena et al. 2012; Schmitz et al. 2004). We thus suggest that part of the phenotypic effects we observed was driven by density-independent mechanisms. For instance, predators may increase per capita consumption of litter by detritivores and mycelium through increasing time spent in retreat sites; as leaf litter are used by detritivores to both feed and hide from predators, antipredator avoidance can increase feeding opportunities. This mechanism is a good candidate to explain the effects of life-style on individual impacts, which could occur from non-consumptive effects, while the effects of sex could be mediated by both consumptive and non-consumptive effects (**Figure V.S3.2**).

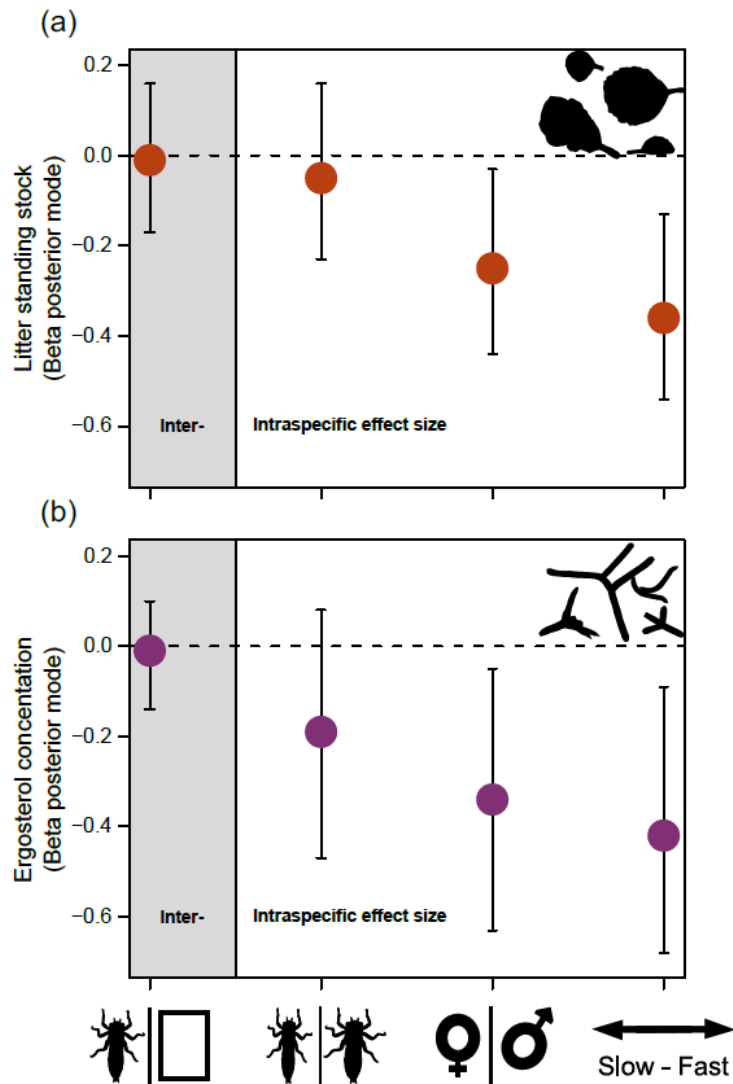


Figure V.3. Effect sizes of predator addition and manipulated traits to explain trophic cascades. (a) Effect sizes (Beta posterior and 95% credible intervals) for Litter standing stock log response ratios. (b) Effect sizes for Ergosterol concentration log response ratios. Overall, only Sex and PC1 had non-zero effects on the ecosystem, and for both ecosystem-level response, lifestyle differences accounted for the most important effect. Oppositely, the predator addition (grey area) and body thickness had no effect.

Populations made of phenotypically distinct individuals with opposite ecosystem impact are likely to produce a variety of apparent species' effects on ecosystems depending on effect trait distribution. Previous studies conducted on the same system have found that the predator species triggered a classical trophic cascade (Jabiol et al. 2014; Lagrue et al. 2015); therefore, we might think that this previous result was driven by the selection of phenotypically similar individuals for the purpose of these experiments, with a predominance of females and slow individuals. Moreover, we give clues to rank phenotypic traits according to their importance to drive trophic cascade effect sizes. We show that sex and life-style variability among top-

predator individuals can have the larger effect, while morphological traits and the predator addition had no significant effects (**Figure V.3**). Overall, our original results demonstrates that the strength of individual effect of top-predators on carbon and nutrient cycling related to litter decomposition depends on the phenotype and is repeatable, but also depends on which trait is investigated. Interestingly, we found like a previous study (Rota et al. 2018) that the morphological traits did not match with the ecological impact of individuals, while behavioural traits did. Future studies should advance our knowledge about the relationships between environmental changes, evolution of phenotypic traits at the individual level and ecosystem-level consequences.

Although many other factors can account for variable predator impact perceived across empirical studies (Borer et al. 2005), we believe there is now sufficient evidence to re-evaluate the importance of predators to ecosystem in light of important intraspecific phenotypic variability.

Methods

Experimental setup

We manipulated the presence and individual identity of dragonfly larvae (*Cordulegaster boltonii*, Donovan) in experimental enclosures set in a forested stream. We used a total of 48 enclosures, including 16 controls where we did not add any predator, arranged in 8 blocks along a 500m-long reach of the stream. Enclosures consisted of 30-cm long pieces of 20-cm diameter PVC pipe (283.5 cm² inner area) set upright and inserted ca. 3 cm deep into the sediment in sandy margins of the stream where the predacious species naturally occurs. Exchanges of water and organisms between the outside and inside of enclosures were allowed by two 20 cm² rectangular windows facing each other cut out the wall of enclosures at the level of stream bottom. These lateral openings were covered with 6-mm plastic mesh screen, and the top and bottom of enclosures with 2-mm mesh screen to avoid the escape of the added predator and the entrance of same-size conspecifics. To allow natural burrowing behaviour of the predator species, we added 300 cm³ of clean sand to reach the same level of the substrate inside and outside the enclosures. The installation of enclosures was made 20 days before the beginning of the field experiment to allow the colonization of enclosures by invertebrates.

Collection of individual predators and experimental design

We captured penultimate instar larvae of the dragonfly species (*Cordulegaster boltonii* Donovan) in a small and forested stream using a handnet. Benthic samples were taken wherever the species is known to occur, that is along stream margins, in depositional zones formed behind boulders or dead wood, and in pool habitats. Sixty-four individuals were transported alive to the laboratory for determination of sex, body dimensions and wet mass (± 0.001 mg). The ratio of head width and body length measured from pictures of larvae was used to capture variation in body thickness (Supplementary Information 1). We selected 16 individuals from each end of the distribution of the body dimension ratio so as to have the same number of males and females with thin and thick bodies and to minimize body mass differences across all individuals. Each predator was randomly assigned to a field enclosure following a 2×2 factorial design with each block comprising a male and a female from each morphological group and two controls without predator added. Predators were kept individually in plastic buckets layered with sand and filled with stream water at 10°C in the laboratory for one week before and two weeks after the field experiment. They were supplied with 2 aquatic invertebrate prey (either Gammarids or Leptophlebiidae larvae) every day.

Individual lifestyle assessment

After a total of 54 days spent in enclosures, dragonfly larvae were transported back to the laboratory for investigating behavioural and lifestyle trait pattern (Sih et al. 2004; Réale et al. 2010). Individuals were reweighed (± 0.001 mg) to estimate their linear growth rates. We carried out three behavioural tests designed to assess predator aggressiveness, boldness and feeding activity (Sih et al. 2004). Aggressiveness was quantified as the number of lure elicited attack strikes summed over three trials repeated at 12h intervals. Each trial consisted of a 30s period on which two 5mm plastic beads were shaken within range of the prehensile labium of larvae. Boldness was estimated as the inverse of the time it takes for an individual that underwent a disturbance to resume movement (Brodin 2009). At the beginning of the experiment, we grabbed larvae, and gently shackled and replaced them in the centre of their holding buckets. All individuals resumed movement within an hour as assessed by the mean of video records. Feeding activity was assessed as the number of prey eaten by the predator within 3 hours after addition of 6 mobile prey (*Gammarus fossarum* Koch). Individuals were starved for 48h prior aggressiveness and feeding experiments, which were performed a second time to

assess the consistency of individual behaviour (Sih et al. 2004). As all behavioural traits were observed at the first trial, we kept the values of the first trial for repeated behavioural traits. Behavioural and life-history traits were linearly combined using a Principal Component Analysis to ordinate individuals along a slow-to-fast lifestyle axis (Réale et al. 2010; **Table V.S1.2**).

Ecosystem response variables

We assessed predator impact on the decomposition and fungal biomass content of submerged leaf litter from alder trees (*Alnus glutinosa*, Gaertn) on two successive runs. At the beginning of the experiment (i.e. predator addition), enclosures were supplied with a known amount of leaf litter ($5.07\text{g} \pm 0.10$ SD air-dry mass) that had been previously enclosed in 200 μm mesh bags and exposed to microbial colonization in the stream for 14 days. The leaf litter was retrieved from enclosures 20 days later, avoiding causing major disturbance to fauna, and new leaf batches were added and allowed to incubate in enclosures for 34 days. The duration of experimental runs was set to reach 50% mass remaining on average over all control enclosures. Run 2 required a longer exposure time of leaf litter than Run 1 to reach the decomposition endpoint probably because of the 1.7°C temperature drop between the two runs (Run 1 = $6.12^\circ\text{C} \pm 1.45$ SD and Run 2 = $4.39^\circ\text{C} \pm 1.70$ SD). Fungal biomass content of leaf litter was approached with the analysis of ergosterol biomass in leaf litter ($\text{g}_{\text{Ergosterol}} \cdot \text{g}^{-1}$ dry mass), and was quantified on five 20 mm leaf discs cut out from leaves recovered at the end of each run following (Gessner and Chauvet 1993). Litter mass remaining in enclosures was predicted at 41 days using decay rates (k), in order to standardize for small variations around the averaged initial mass and a small difference in final mass between the two trials (trial 1 = $2.83 \text{ mg} \pm 0.20$; trial 2 = $2.23 \text{ mg} \pm 0.42$). The final litter averaged dry mass becomes undistinguishable after this procedure (trial 1 = $2.50 \text{ mg} \pm 0.21$; trial 2 = $2.47 \text{ mg} \pm 0.40$). We determined predator effects on litter stocks and fungal biomass content of the leaf litter by the mean of the natural logarithm of the response ratio (Hedges et al. 1999) calculated as follows: $X_{i,j,k}^{P+} / X_{0,j,k}^{P-}$ where the numerator is litter mass remaining or fungal biomass in the enclosure containing predator individual i in block j at run k and the denominator is the mean value from the two control enclosure in block j at run k . We assessed the consistency of predator effect sizes by the mean of the intra-class correlation coefficient (ICC) estimated through bayesian linear mixed effect models (Nakagawa and Schielzeth 2010).

Prey community

We collected invertebrates larger than 0.5 mm from enclosures at the end of Run 2. Individuals were sorted to Families and counted. Rare taxa occurring in lesser than 2 samples were removed for analysis. Differences in community structure and composition between enclosures were visualized using non-metric multidimensional scaling ordinations based on Bray-Curtis distance computed on log-transformed abundance data.

Data analysis

Leaf litter weighing, invertebrate prey community determination and counting and ergosterol concentration analysis were blinded, since they were done by three different operators who did not know the related treatment's nature through the samples labelling. The sample size design was not based on a power analysis because we did not had priors on the strength of effects of different phenotypes of top-predators directly in the field. The sample size was rather designed as a compromise between material and human efforts as well as the necessity to gather a sufficient level of information.

We analysed relationships between individual predator traits and log-response ratio for litter standing stocks and fungal biomass in enclosures using bayesian linear mixed effect models (Supplementary Information 2). Permutational multivariate analysis of variance and structural equation models were used to assess prey community response to predator presence and identity (Jabiol et al. 2014) (Supplementary Information 3).

References

- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, A. S., F. Boucher, P. Saccone, and S. Lavorel. 2010. Intraspecific Functional Variability: Extent, Structure and Sources of Variation. *Journal of Ecology* 98 (3): 604–13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x>.
- Alberti, M., C. Correa, J. M. Marzluff, A. P. Hendry, E. P. Palkovacs, K. M. Gotanda, V. M. Hunt, T. M. Apgar, and Y. Zhou. 2017. Global Urban Signatures of Phenotypic Change in Animal and Plant Populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (34): 8951–56. <https://doi.org/10.1073/pnas.1606034114>.
- Araújo, M. S., D. I. Bolnick, and C. A. Layman. 2011. The Ecological Causes of Individual Specialisation: The Causes of Individual Specialisation. *Ecology Letters* 14 (9): 948–58. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>.
- Araújo, M. S., P. R. Guimarães, R. Svanbäck, A. Pinheiro, P. Guimarães, S. F. dos Reis, and D. I. Bolnick. 2008. Network Analysis Reveals Contrasting Effects of intraspecific Competition on Individual vs. Population Diets. *Ecology* 89 (7): 1981–93. <https://doi.org/10.1890/07-0630.1>.
- Bell, A. M., S. J. Hankison, and K. L. Laskowski. 2009. The Repeatability of Behaviour: A Meta-Analysis. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24707058>.
- Borer, E. T., E. W. Seabloom, J. B. Shurin, K. E. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. D. Cooper, and B. S. Halpern. 2005. What Determines the Strength of a Trophic Cascade? *Ecology* 86 (2): 528–37. <https://doi.org/10.1890/03-0816>.
- Brodin, T. 2009. Behavioral Syndrome over the Boundaries of Life – carryovers from Larvae to Adult Damselfly. *Behavioral Ecology* 20 (1): 30–37. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn111>.
- Brose, U., T. Jonsson, E. L. Berlow, P. Warren, C. Banasek-Richter, L. Bersier, J. L. Blanchard, et al. 2006. Consumer–Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs. *Ecology* 87 (10): 2411–17.
- Dawkins, R. 1982. *The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene*. Oxford University Press. 320 p.
- Des Roches, S., D. M. Post, N. E. Turley, J. K. Bailey, A. P. Hendry, M. T. Kinnison, J. A. Schweitzer, and E. P. Palkovacs. 2018. The Ecological Importance of Intraspecific Variation. *Nature Ecology & Evolution* 2 (1): 57–64. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5>.
- Duthie, A. B. 2018. Component Response Rate Variation Drives Stability in Large Complex Systems. *arXiv*.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, et al. 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* 333 (6040): 301–6. <https://doi.org/10.1126/science.1205106>.
- Fryxell, D. C., H. A. Arnett, T. M. Apgar, M. T. Kinnison, and E. P. Palkovacs. 2015. Sex Ratio Variation Shapes the Ecological Effects of a Globally Introduced Freshwater Fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282 (1817): 20151970. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1970>.

- Gessner, M. O., and E. Chauvet. 1993. Ergosterol-to-Biomass Conversion Factors for Aquatic Hyphomycetes. *Applied and Environmental Microbiology*, sec. 59: p 502-507.
- Hairton, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin. 1960. Community Structure, Population Control, and Competition. *The American Naturalist* 94 (879): 421–25. <https://doi.org/10.1086/282146>.
- Handa, I. T., R. Aerts, F. Berendse, M. P. Berg, A. Bruder, O. Butenschoen, E. Chauvet, et al. 2014. Consequences of Biodiversity Loss for Litter Decomposition across Biomes. *Nature* 509 (7499): 218–21. <https://doi.org/10.1038/nature13247>.
- Harmon, L. J., B. Matthews, S. Des Roches, J. M. Chase, J. B. Shurin, and D. Schluter. 2009. Evolutionary Diversification in Stickleback Affects Ecosystem Functioning. *Nature* 458 (7242): 1167–70. <https://doi.org/10.1038/nature07974>.
- Hawlena, D., M. S. Strickland, M. A. Bradford, and O. J. Schmitz. 2012. Fear of Predation Slows Plant-Litter Decomposition. *Science* 336 (6087): 1434–38. <https://doi.org/10.1126/science.1220097>.
- Hedges, L. V., J. Gurevitch, and P. S. Curtis. 1999. The Meta-Analysis of Response Ratios in Experimental Ecology. *Ecology* 80 (4): 1150. <https://doi.org/10.2307/177062>.
- Hendry, A. P. 2016. *Eco-Evolutionary Dynamics*. Princeton: Princeton University Press.
- Hendry, A. P., K. M. Gotanda, and E. I. Svensson. 2017. Human Influences on Evolution, and the Ecological and Societal Consequences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372 (1712): 20160028. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0028>.
- Jabiol, J., J. Cornut, M. Danger, M. Jouffroy, A. Elger, and E. Chauvet. 2014. Litter Identity Mediates Predator Impacts on the Functioning of an Aquatic Detritus-Based Food Web. *Oecologia* 176 (1): 225–35. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2990-y>.
- Jabiol, J., B. G. McKie, A. Bruder, C. Bernadet, M. O. Gessner, and E. Chauvet. 2013. Trophic Complexity Enhances Ecosystem Functioning in an Aquatic Detritus-Based Model System. Edited by Guy Woodward. *Journal of Animal Ecology* 82 (5): 1042–51. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12079>.
- Kishida, O., G. C. Trussell, and K. Nishimura. 2009. Top-down Effects on Antagonistic Inducible Defense and Offense. *Ecology* 90 (5): 1217–26. <https://doi.org/10.1890/08-0238.1>.
- Lagrué, C., A. A. Besson, and A. Lecerf. 2015. Interspecific Differences in Antipredator Strategies Determine the Strength of Non-Consumptive Predator Effects on Stream Detritivores. *Oikos* 124 (12): 1589–96. <https://doi.org/10.1111/oik.02272>.
- Lecerf, A., and E. Chauvet. 2008. Intraspecific Variability in Leaf Traits Strongly Affects Alder Leaf Decomposition in a Stream. *Basic and Applied Ecology* 9 (5): 598–605. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.11.003>.
- Messier, J., B. J. McGill, and M. J. Lechowicz. 2010. How Do Traits Vary across Ecological Scales? A Case for Trait-Based Ecology. *Ecology Letters* 13 (7): 838–48. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x>.
- Mousseau, T. A., and D. A. Roff. 1987. Natural Selection and the Heritability of Fitness Components. *Heredity* 59 (2): 181–97. <https://doi.org/10.1038/hdy.1987.113>.

- Nakagawa, S., and H. Schielzeth. 2010. Repeatability for Gaussian and Non-Gaussian Data: A Practical Guide for Biologists. *Biological Reviews*, June, <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00141.x>.
- Nespolo, R. F., and M. Franco. 2007. Whole-Animal Metabolic Rate Is a Repeatable Trait: A Meta-Analysis. *Journal of Experimental Biology* 210 (11): 2000–2005. <https://doi.org/10.1242/jeb.02780>.
- Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter, and J. F. Kitchell. 1999. Trophic Cascades Revealed in Diverse Ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14 (12): 483–88. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01723-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01723-1).
- Palacios, M. M., S. S. Killen, L. E. Nadler, J. R. White, and M. I. McCormick. 2016. Top Predators Negate the Effect of Mesopredators on Prey Physiology. Edited by Eoin O’Gorman. *Journal of Animal Ecology* 85 (4): 1078–86. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12523>.
- Pawar, S., A. I. Dell, and V. M. Savage. 2012. Dimensionality of Consumer Search Space Drives Trophic Interaction Strengths. *Nature*, May. <https://doi.org/10.1038/nature11131>.
- Raffard, A., A. Lecerf, J. Cote, M. Buoro, R. Lassus, and J. Cucherousset. 2017. The Functional Syndrome: Linking Individual Trait Variability to Ecosystem Functioning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284 (1868): 20171893. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1893>.
- Réale, D., D. Garant, M. M. Humphries, P. Bergeron, V. Careau, and P.-O. Montiglio. 2010. Personality and the Emergence of the Pace-of-Life Syndrome Concept at the Population Level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1560): 4051–63. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>.
- Ritchie, E. G., and C. N. Johnson. 2009. Predator Interactions, Mesopredator Release and Biodiversity Conservation. *Ecology Letters* 12 (9): 982–98. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01347.x>.
- Rota, T., J. Jabiol, E. Chauvet, and A. Lecerf. 2018. Phenotypic Determinants of Inter-Individual Variability of Litter Consumption Rate in a Detritivore Population. *Oikos*, May. <https://doi.org/10.1111/oik.05228>.
- Rudolf, V. H. W., and N. L. Rasmussen. 2013. Population Structure Determines Functional Differences among Species and Ecosystem Processes. *Nature Communications* 4 (August). <https://doi.org/10.1038/ncomms3318>.
- Schmitz, O. J. 2008. Effects of Predator Hunting Mode on Grassland Ecosystem Function. *Science* 319 (5865): 952–54. <https://doi.org/10.1126/science.1152355>.

- Schmitz, O. J., R. W. Buchkowski, K. T. Burghardt, and C. M. Donihue. 2015. Functional Traits and Trait-Mediated Interactions. In *Advances in Ecological Research*, 52:319–43. Elsevier. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065250415000045>.
- Schmitz, O. J., V. Krivan, and O. Ovidia. 2004. Trophic Cascades: The Primacy of Trait-Mediated Indirect Interactions: Primacy of Trait-Mediated Indirect Interactions. *Ecology Letters* 7 (2): 153–63. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00560.x>.
- Shurin, J. B., E. T. Borer, E. W. Seabloom, K. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. D. Cooper, and B. S. Halpern. 2002. A Cross-Ecosystem Comparison of the Strength of Trophic Cascades: Strength of Cascades. *Ecology Letters* 5 (6): 785–91. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00381.x>.
- Sih, A., A. Bell, and J. C. Johnson. 2004. Behavioral Syndromes: An Ecological and Evolutionary Overview. *Trends in Ecology & Evolution* 19 (7): 372–78. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>.
- Sitvarin, M. I., A. L. Rypstra, and J. D. Harwood. 2016. Linking the Green and Brown Worlds through Nonconsumptive Predator Effects. *Oikos* 125 (8): 1057–68. <https://doi.org/10.1111/oik.03190>.
- Start, D., and B. Gilbert. 2017. Predator Personality Structures Prey Communities and Trophic Cascades. Edited by Andrew Sih. *Ecology Letters* 20 (3): 366–74. <https://doi.org/10.1111/ele.12735>.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, and J. Messier. 2012. The Return of the Variance: Intraspecific Variability in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27 (4): 244–52. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>.
- Whitham, T. G., J. K. Bailey, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, R. K. Bangert, C. J. LeRoy, E. V. Lonsdorf, et al. 2006. A Framework for Community and Ecosystem Genetics: From Genes to Ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 7 (7): 510–23. <https://doi.org/10.1038/nrg1877>.
- Whitham, T. G., W. P. Young, G. D. Martinsen, C. A. Gehring, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, G. M. Wimp, et al. 2003. Community and Ecosystem Genetics: A Consequence of the Extended Phenotype. *Ecology* 84 (3): 559–73.
- Wolf, M., G. S. van Doorn, O. Leimar, and F. J. Weissing. 2007. Life-History Trade-Offs Favour the Evolution of Animal Personalities. *Nature* 447 (7144): 581–84. <https://doi.org/10.1038/nature05835>.
- Wolf, M., and F. J. Weissing. 2012. Animal Personalities: Consequences for Ecology and Evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 27 (8): 452–61. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.001>.
- Woodward, G., and A. G. Hildrew. 2002. The Impact of a Sit-and-Wait Predator: Separating Consumption and Prey Emigration. *Oikos* 99 (3): 409–18. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.11210.x>.

Supplementary Materials 1: Top-predator phenotypic variability

1. Abundance and morphology of *Cordulegaster boltonii* larvae in the Montagne Noire forested rivers.

1.1. *Cordulegaster boltonii* density in the Montagne Noire streams

Larvae of the dragonfly *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) were sampled in Montagne Noire streams (upland pristine and forested streams) in the spring 2016, in order to gain informations about their abundances and body morphology patterns of variation.

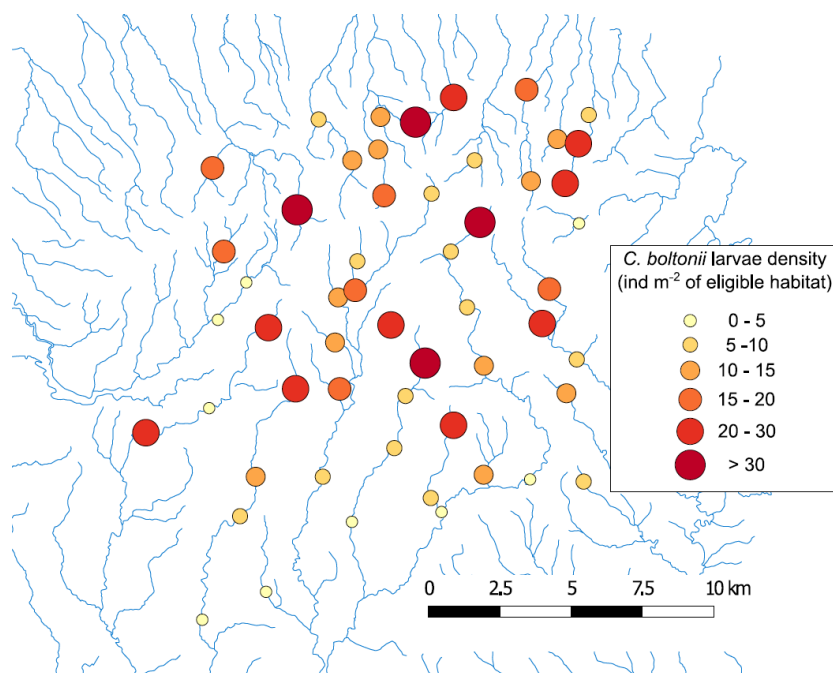


Figure V.S1.1. Map of *Cordulegaster boltonii* larvae densities monitored in the 2016 spring in the Montagne Noire streams (unpublished data). The size and the colour of the circles are proportional to the density of sampled populations (n=51) in individual per square meter of eligible habitats (depositional areas composed of fine gravels, sand and/or leaf litter).

This species is widely distributed across Europe (Ferrerias-Romero and Corbet 1999), and is found in high densities in low order streams (**Figure V.S1.1**). These dragonflies are ambush top-predator in their ecosystems, where they burrow in shallow areas of fine mineral and organic sediments. These dragonfly larvae prey upon various invertebrates involved in litter

decomposition. Indeed, they are known to induce trophic cascades on leaf litter stocks, the major food resource in those forested river ecosystems (Lagrue et al. 2015; Jabiol et al. 2014). Since *Cordulegaster boltonii* larvae is an abundant predator species in its habitat and lives as a shallow burrower in the sediment, thus is poorly mobile, phenotypic differences among individuals could lead to different trophic cascades on leaf litter standing stocks at the microhabitat scale.

1.2. Measure and visualisation of morphology: body thickness variability

Body size differ widely between male and female larvae of a same instar in the *Cordulegaster boltonii* species (Ferrerias-Romero and Corbet 1999). Sexual-size dimorphism (SSD) is a phenomenon well represented in the animal kingdom, and particularly within insects (Stillwell et al. 2010). Because of the body size and reproductive constraints differing between males and females, they should also differ in their physiological and behavioural traits (Blanckenhorn 2005; Stillwell et al. 2010). Therefore, we can expect that females and males lead to different trophic cascades intensity or nature because of direct or indirect effects on preys or on fungal biomasses associated with leaf litter. For instance, differences between sexes could occur through consumptive effects (CE) if sexes prey upon different taxa and/or at different rates. Trophic cascades variability between females and males could also occur through non-consumptive effects (NCE), e.g. if sexes affect differently the behaviour of preys, or if the physiological differences between the sexes affect the stoichiometry of their waste products (Yee et al. 2015).

However, variations in body shape can arise from other causes than sex or ontogeny. For instance, evolutionary diversification can cause eco-morphological types (Harmon et al. 2009). Even within a same genotype, sex and instar, external cues, like the presence or absence of other predators (e.g. fishes), or the abundance of conspecifics, can induce the expression of morphological defences or a self-thinning of the body shape, respectively (Arnqvist and Johansson 1998; Jonsson 2017). These morphological variations between individuals are not only interesting under an evolutionary perspective, but can also induce ecosystem processes heterogeneity (Harmon et al. 2009). It can be the case when morphological variations affects the propensity of individual predators to predate on a type of prey, through trophic specialisation or inducible offense traits (Kishida et al. 2009; Araújo et al. 2011).

To describe patterns of morphological variations, we sampled a maximum number of 17 individual larvae by site, and sacrificed these larvae by freezing in order to proceed to morphological measurements and sex determination at the laboratory (presence of gonapophyses on the eighth and ninth abdominal segment; Ferreras-Romero and Corbet 1999). After thawing the samples in cold water, larvae were positioned on the back and on a horizontal white plan with a millimetre scale under an homogeneous white light, and were photographed with a digital camera (Canon EOS 20D) positioned horizontally and at the same height for each individual. The pictures were then digitalized with 26 landmarks (**Figure V.S1.2a**) with the TPS DIG2 software. The landmark positions (coordinates in x and y) were rotated and superimposed with a generalized procruste analysis (Webster and Sheets 2010). This first procedure allows the statistical analysis of shapes (procruste scores). In addition, we measured the head width (distance between compound eyes) and the body length (distance between the anterior extremity of the labium and the anal spine), with the Image J software. Then, we synthesized shape variation (procruste scores) with a constrained analysis (RDA) on two principal axes of variations (**Figure V.S1.2b**). We included the body length in the RDA in order to constrain the shape axis corresponding to the ontogenetic shift in larvae's shape (RDA1 axis), remaining the second axis of morphological variability invariant to body length. The choice to focus on morphological variation beyond body size was motivated because the ecosystem processes implications of intraspecific variability of body mass are relatively known compared to the effects of traits variability beyond body size (Rudolf and Rasmussen 2013; Brose et al. 2006; Peters 1993).

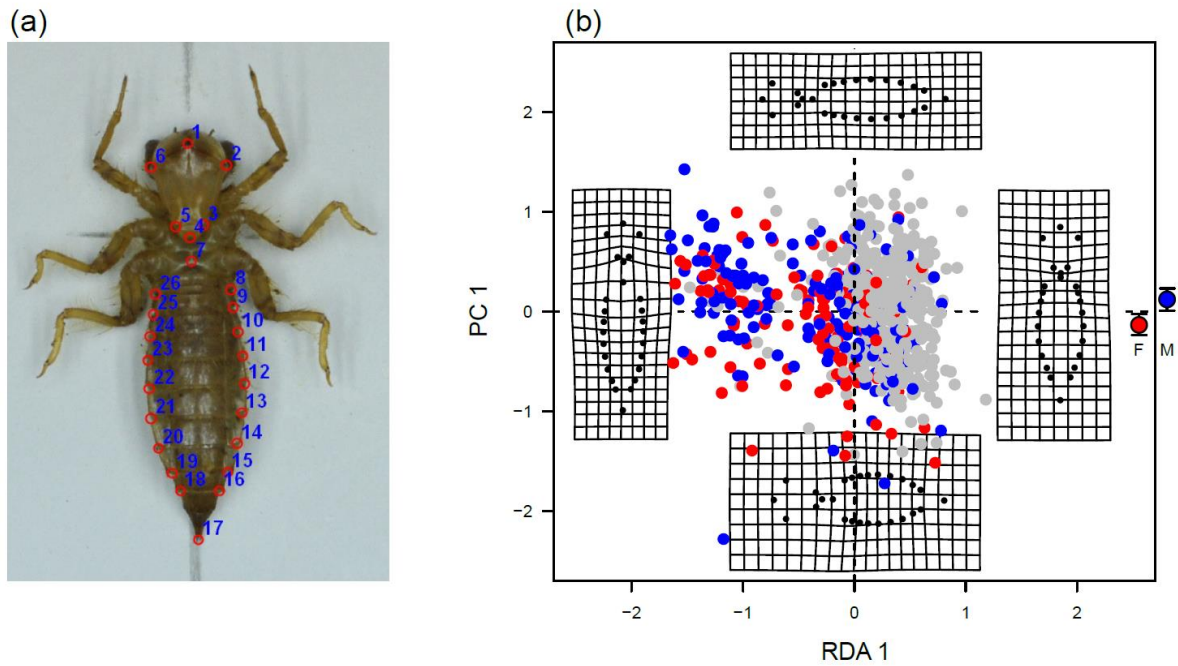


Figure V.S1.2. Landmark positions and the analysis of body shapes. The picture at left (a) shows the 26 landmarks digitalised on each of the 721 individuals sampled, in order to describe their body shape. The scatterplot at right (b) shows the Redundancy Analysis (RDA) distribution of shapes reduced on two main axes under constraint of body length (varying negatively with RDA1). Red and blue circle, respectively, represent female and male larvae. Grey circles show undifferentiated individuals (all individuals inferior in length to the smallest female). Deformation grids help to observe the shape of individuals at the extreme of each axes (non-magnified). Circles at right show posterior mode and 95% credible intervals of the PC1 axis for female (red) and male (blue) larvae.

The deformation grids of the first RDA axis show an elongation of the thorax from higher to lower RDA1 values (**Figure V.S1.2b**), intuitively describing a shift in shape between young and older larvae corresponding to a transformation to prepare larvae to the imaginal flying stage. More interestingly to our concern, a second axis of shape variation described a gradient from thin- (high PC1 values) to thick-bodied larvae (low PC1 values). This shape axis seemed only partly related to the sex of larvae, since we observed that male are only slightly thinner than female larvae ($\beta = 0.12$ [0.01; 0.23] 95% CI; **Figure V.S1.2b**). Variation of body thickness among individuals within a same sex seemed greater, and could be important to condition the nature and intensity of individual trophic cascades. For instance, two individual larvae of different body thickness might have different biomechanical constraints to capture prey because of trophic apparatus size and strength constraints. Therefore, studying the importance of sex and body thickness in mediating trophic cascades can help us to understand the importance of different kind of phenotypic variation in the intensity of trophic cascades.

1.3. Body thickness variance partitioning

We can partition the remaining body thickness variation not explained by sex among (1) river's catchments, (2) populations, and (3) individuals within populations. This last scale of phenotypic variation can be relevant to our understanding of the links between phenotypic traits and ecosystem processes variability, because variations at the phenotypic and at the ecosystem-level can occur at the same spatial and temporal scale, and could be tightly related (Hendry 2016).

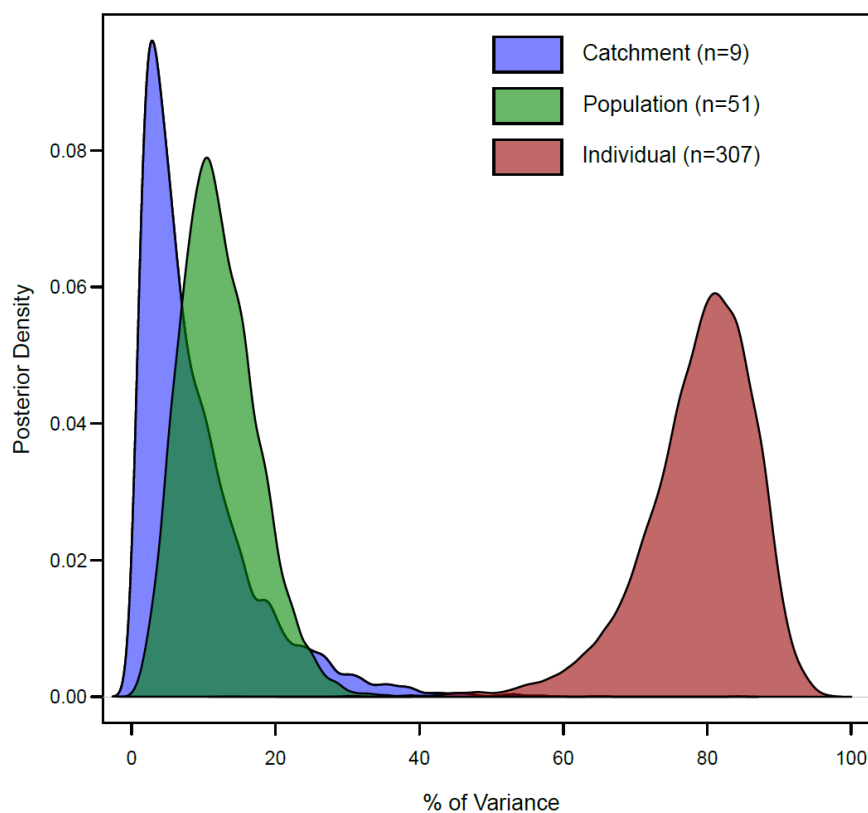


Figure V.S1.3. Posterior kernel densities of the percentage of variance of body thickness (PC1) among spatial levels depicting different levels of biological organisation. We added a fixed effect for sex in the model to quantify sources of intra-sex body thickness variation.

Therefore, to test if this component of variance is relevant for the morphological trait we evidenced, we partitioned the variability of body thickness (PC1) among catchments, populations and individuals (plus the statistical error), using a bayesian Markov Chain Monte Carlo hierarchical model (**Figure V.S1.3**). We used only individuals of a body length superior

than the length of the smaller female found in the dataset for this analysis, in order to partition the variance of body thickness within both sexes (we excluded undetermined individuals).

Body thickness variance is greater between individuals coming from the same population, with 78.9 % [57.78; 103.04] CI- 95% observed at this scale. As we included the difference between sexes as a fixed effect in the model, we can say that intra-sex variation of body thickness is the scale containing the most of variation. This first scale of variation has a 100% posterior probability to be higher of the variance contained among populations (11.63 % [2.91; 24.04] CI-95%), and has a 99% posterior probability to be higher than the variance contained among catchments (2.09 % [0.37; 28.70] CI-95%). Indeed, we have weight to think that this level is relevant for our investigation.

1.4. Expression of the 'body thickness ratio'

We searched for translating the original complex metric of body thickness (PC1) to a simplified metric, most intuitive and easily measured. The ratio head width / body length expressed the body thickness of the top-predator larvae (**Figure V.S1.4**). Therefore, we quantified furtherly the body thickness variation among individual top-predators with this ratio.

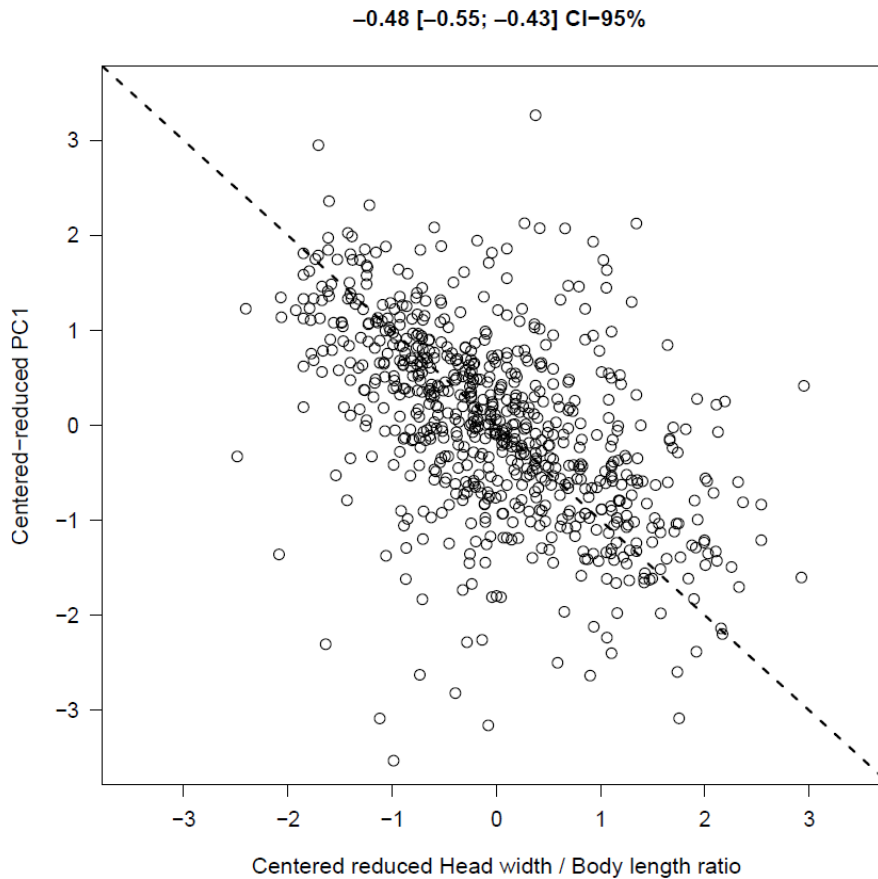


Figure V.S1.4. Scatterplot of the relationship between a simplified expression of body thickness (Head width / Body length ratio) in abscises and the original synthetic shape axis (PC1), both on reduce-centered scales. Note that the observations are symmetric around a proportional line of 1:1.

1.5. Body thickness ratio distribution of the selected predator individuals

We collected 64 new dragonfly larvae of the penultimate stage in the 'Peyreblanque' river, at the upstream (~ 2 kilometres upstream) of the station where the field ecosystem study later occurred. These individuals reached the laboratory for body mass (wet mass) and body thickness measurements (head width / body length ratio), as well as sex determination.

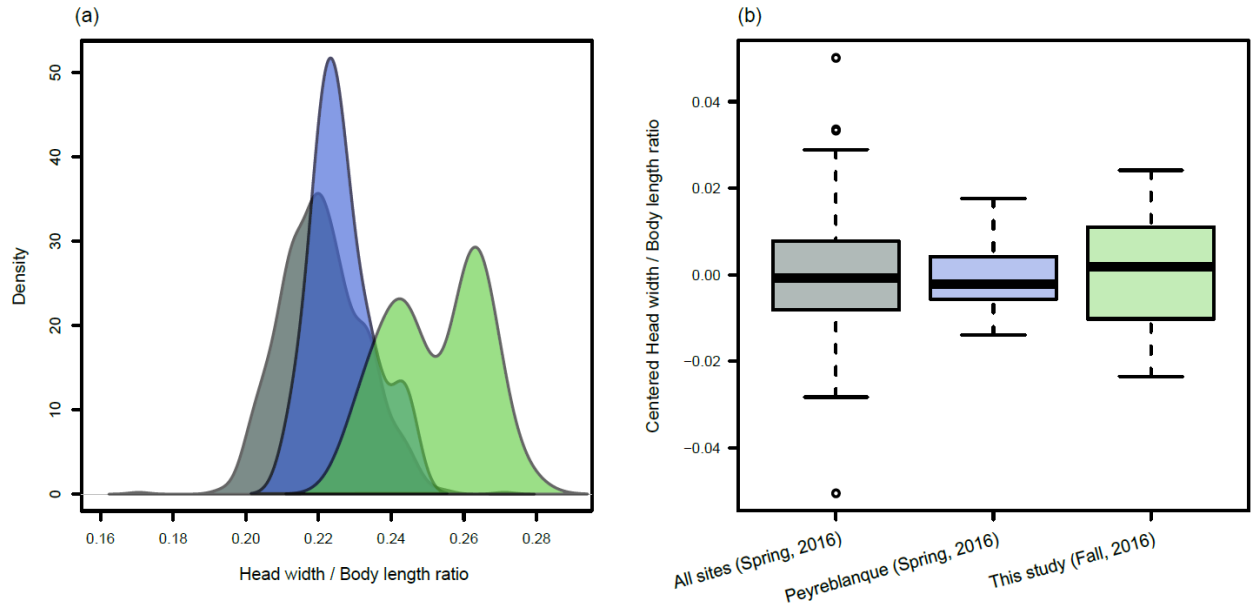


Figure V.S1.5. Kernel density (a) and boxplots on a centered scale (b) of the body thickness distributions measured as the head width / body length ratio for the Montagne Noire Rivers (All sites, grey), the studied population (Peyreblanque, blue) and the individuals selected for the experiment presented in this paper (This study, green).

We constituted two groups evenly distributed between male and females of thin- and thick-bodied larvae of 16 individuals each, based on the 32% thinner- and the 68% thicker-bodied individuals. Indeed, this procedure allowed testing the effect of sex and body thickness in a factorial design with 16 females and 16 males, crossed with 16 thin- and 16 thick-bodied larvae (8 of each sex). We can observe graphically that the individuals selected on this ground constituted two modes of body thickness density distribution (*green distribution*; **Figure V.S1.5a**), and that despite the selected individuals seemed thicker than the individuals previously measured, the range of selected individuals covered largely the natural variance of body thickness found naturally in the populations studied (**Figure V.S1.5b**).

2. Patterns of trait correlation

In addition to the presented factorial design (Sex \times Body thickness) previously described, we aimed to test if behavioural types or a Pace-of-Life syndrome occurred in the studied population, and if it altered individual trophic cascades. Therefore, we measured growth rates during the experimental duration in the field, and behavioral traits *a priori* linked with the mechanisms at the origin of the trophic cascades individuals can had during the experiment (see the Methods section of the paper).

2.1. Correlation matrix of phenotypic traits

Table V.S1.1. Correlation matrix (Spearman's correlations) among quantitative phenotypic traits measured in this study. Boldness was log-transformed and growth rate and aggressiveness were square-root transformed prior the analysis. Significance levels are indicated by asterisks (*: $P < 0.05$ and **: $P < 0.001$).

	Boldness	Aggressiveness	Predation	Growth	Mass	Thickness
Aggressiveness	0.42 *	1.00	-	-	-	-
Predation	0.41 *	0.76 **	1.00	-	-	-
Growth	0.27	0.25	0.35	1.00	-	-
Mass	0.35	0.14	0.19	0.09	1.00	-
Thickness	-0.25	-0.21	-0.20	0.08	0.02	1.00

2.2. Repeatability estimates of predation and aggressiveness and their correlation

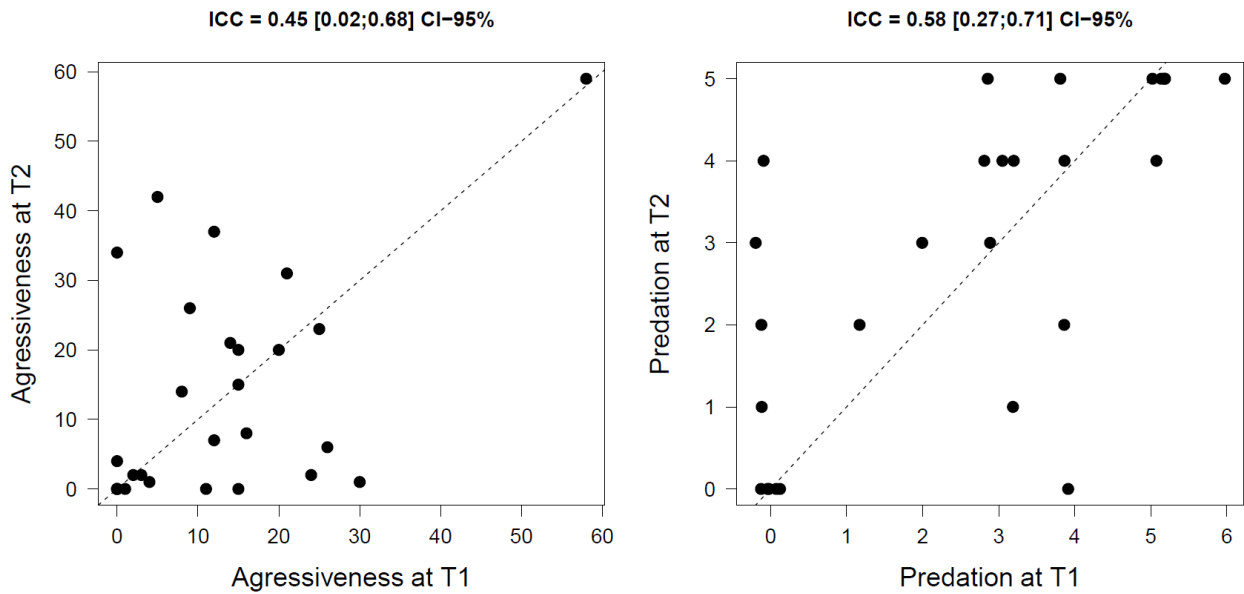


Figure V.S1.6. Repeatability plots of the two traits measured twice at one-week interval. Intra-Class Correlation (ICC) point estimates are given for each panel, together with their 95% confidence intervals (bootstraps =1000). Since both aggressiveness (a) and predation scores (b) were count data and Poisson distributed, we used the function 'rptPoisson' function (package rptR) based on a linear mixed effect model assuming a Poisson distribution for the dependent variable and a square-root link to calculate ICC and CI-95%.

2.3. Principal Component Analysis of behavioural and life-history traits

Table V.S1.2. Results of the Principal Component Analysis used to synthesise behavioural and growth rate covariations in two principal components. The first principal component (PC1) was further used as a trait describing predator's slow-to-fast lifestyle.

Loadings	PC1	PC2
Boldness	0.45	-0.04
Aggressiveness	0.57	0.38
Predation	0.58	0.23
Growth rate	0.37	-0.90
Eigenvalue	2.28	0.82
% Variance	56.97	20.49

2.4. Effect of sex on phenotypic traits

Table V.S1.3. Effect size (beta posterior mode) estimates and their associated error (credible intervals at 95%) for the dependence between phenotypic traits and sex.

Trait	β posterior mode	Credible interval 95%
Mass	- 0.79	[- 1.04; - 0.53]
Thickness	- 0.15	[- 0.53; 0.21]
Boldness	- 0.28	[- 0.67; 0.11]
Aggressiveness	- 0.13	[- 0.54; 0.28]
Predation	- 0.34	[- 0.71; 0.06]
Growth rate	- 0.38	[- 0.71; 0.02]
PC1	- 0.37	[- 0.73; 0.04]

References

- Araújo, M. S., D. I. Bolnick, and C. A. Layman. 2011. The Ecological Causes of Individual Specialisation: The Causes of Individual Specialisation. *Ecology Letters* 14 (9): 948–58. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>.
- Arnqvist, G., and F. Johansson. 1998. Ontogenetic Reaction Norms of Predator-Induced Defensive Morphology in Dragonfly Larvae. *Ecology* 79 (6): 1847–58.
- Blanckenhorn, W. U. 2005. Behavioral Causes and Consequences of Sexual Size Dimorphism. *Ethology* 111 (11): 977–1016. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01147.x>.
- Brose, U., T. Jonsson, E. L. Berlow, P. Warren, C. Banasek-Richter, L. Bersier, J. L. Blanchard, et al. 2006. Consumer–Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs. *Ecology* 87 (10): 2411–17.
- Ferreras-Romero, M., and P. S. Corbet. 1999. The Life Cycle of *Cordulegaster Boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata: Cordulegastridae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia* 405: 39–48.
- Harmon, L. J., B. Matthews, S. Des Roches, J. M. Chase, J. B. Shurin, and D. Schluter. 2009. Evolutionary Diversification in Stickleback Affects Ecosystem Functioning. *Nature* 458 (7242): 1167–70. <https://doi.org/10.1038/nature07974>.
- Hendry, A. P. 2016. *Eco-Evolutionary Dynamics*. Princeton University Press. 397 p.
- Jabiol, J., J. Cornut, M. Danger, M. Jouffroy, A. Elger, and E. Chauvet. 2014. Litter Identity Mediates Predator Impacts on the Functioning of an Aquatic Detritus-Based Food Web. *Oecologia* 176 (1): 225–35. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2990-y>.
- Jonsson, T. 2017. Metabolic Theory Predicts Animal Self-Thinning. Edited by Audrey Dussutour. *Journal of Animal Ecology* 86 (3): 645–53. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12638>.
- Kishida, O., G. C. Trussell, and K. Nishimura. 2009. Top-down Effects on Antagonistic Inducible Defense and Offense. *Ecology* 90 (5): 1217–26. <https://doi.org/10.1890/08-0238.1>.
- Lagrange, C., A. A. Besson, and A. Lecerf. 2015. Interspecific Differences in Antipredator Strategies Determine the Strength of Non-Consumptive Predator Effects on Stream Detritivores. *Oikos* 124 (12): 1589–96. <https://doi.org/10.1111/oik.02272>.
- Peters, R. H. 1993. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge Univ. Press.
- Rudolf, V. H. W., and N. L. Rasmussen. 2013. Population Structure Determines Functional Differences among Species and Ecosystem Processes. *Nature Communications* 4 (August). <https://doi.org/10.1038/ncomms3318>.
- Stillwell, R. C., W. U. Blanckenhorn, T. Teder, G. Davidowitz, and C. W. Fox. 2010. Sex Differences in Phenotypic Plasticity Affect Variation in Sexual Size Dimorphism in Insects: From Physiology to Evolution. *Annual Review of Entomology* 55 (1): 227–45. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085500>.

- Webster, M., and H. D. Sheets. 2010. A Practical Introduction to Landmark-Based Geometric Morphometrics. The Paleontological Society Papers edition, sec. Vol.16.
- Yee, D. A., M. G. Kaufman, and N. F. Ezeakacha. 2015. How Diverse Detrital Environments Influence Nutrient Stoichiometry between Males and Females of the Co-Occurring Container Mosquitoes *Aedes Albopictus*, *Aedes Aegypti* and *Culex Quinquefasciatus*. Edited by Giancarlo López-Martínez. *PLOS ONE* 10 (8): e0133734. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133734>.

Supplementary Materials 2: Bayesian models structure and evaluation

1. Bayesian models

Bayesian inference based on Markov Chain Monte Carlo (MCMC) sampling can be more appropriate than the frequentist approach when the structure of the model is complex, the variance in the variable of interest is large, and when the number of observations is small. This is often the case when it comes to infer relationships from field experimental studies.

1.1. Prior specification

We used a weakly informative inverse-gamma prior ($V=1$, $\nu=0.002$) for individual random effect and for residual error terms in bayesian MCMC models, to estimate repeatability estimates at the ecosystem level. Intraclass correlation coefficients (ICC) were calculated as the posterior mode of the individual random effect variance divided by the sum of the individual random effect and the residual error variance posterior modes. We calculated their credible intervals (high posterior density interval at 95%) using the same formulae. The same prior was then used to estimate other relationships at the individual and at the ecosystem level.

1.2. Structure of the models to infer phenotype-to-log response ratio relationships

We modelled the effects of the traits studied (*Body Thickness*: Morphological differences; *Sex*: SSD + unmeasured sex-specific traits; *PCI*: slow-to-fast lifestyle) as fixed effects. We included a random effect structure accounting for the repeated measures done twice for each individual top-predator. Since *LnR Litter Standing stock* and *LnR Ergosterol Concentration* were heteroscedastic relative to the temporal trial (see **Figure V.1** in the paper), we added a covariance structure for error terms related to the trial. The prior used was an inverse-gamma ($V=1$, $\nu=0.002$) for both error terms and random effects. We inferred the presence of effects when lower credible intervals at 95% deviate from zero. We computed beta posterior estimates for each fixed effect by centered-reducing both response and predictors (fixed effects) in the models. Beta estimates give us an effect size metric in order to compare the relative effect of

fixed effect to the response, and correspond as the number of standard-deviations changes for a change of one standard deviation of the fixed effect. Each chain was iterated 200,000 times with a thinning interval of 25, and were conserved after a burnin period of 3,000 iterations.

1.3. Model selection to quantify the effect of predator types on ecosystem

Given the strong relationship between *Body mass* and *Sex* (females are heavier than males; **Table V.S1.3**), we refrained to include both *Sex* and *Body mass* as fixed effects in the full model. We firstly added *Body mass*, *Body thickness* and their linear interaction, as well as *PCI* in a first model to explain *LnR Litter Standing Stock*. Since the credible intervals at 95% of the interaction between *Body mass* and *Body thickness* did not departed from zero ($\beta = 0.09$ [– 0.11; 0.39] CI-95%), we excluded this interaction and refitted the model. The credible intervals at 95% of the posterior distribution of *Body mass* slightly crossed zero ($\beta = 0.16$ [– 0.003; 0.41] CI-95%), but the absolute effect of *Sex* was higher than the effect of *Body mass* when the former replaced *Body mass* in the model ($\beta = -0.25$ [– 0.44; –0.03] CI-95%). We then tested if *Sex* interacted with *Body thickness* to explain the outcome ($\beta = -0.04$ [– 0.23; 0.17] CI-95%), and excluded this term to obtain the retained model presented in the paper. We used the same procedure to select for phenotypic traits in order to explain *LnR Ergosterol Concentrations*, and obtained qualitatively the same results.

1.4. MCMC convergence checking

We evaluated convergence of MCMC model by checking visually autocorrelation plots. We assessed the homogeneity of mixing with the Gelman-Rubin test, by computing 3 independent chains starting at random values. All chains converged and mixed well. Moreover, they presented any visual sign of autocorrelation, and the Gelman-Rubin index always equalled 1.

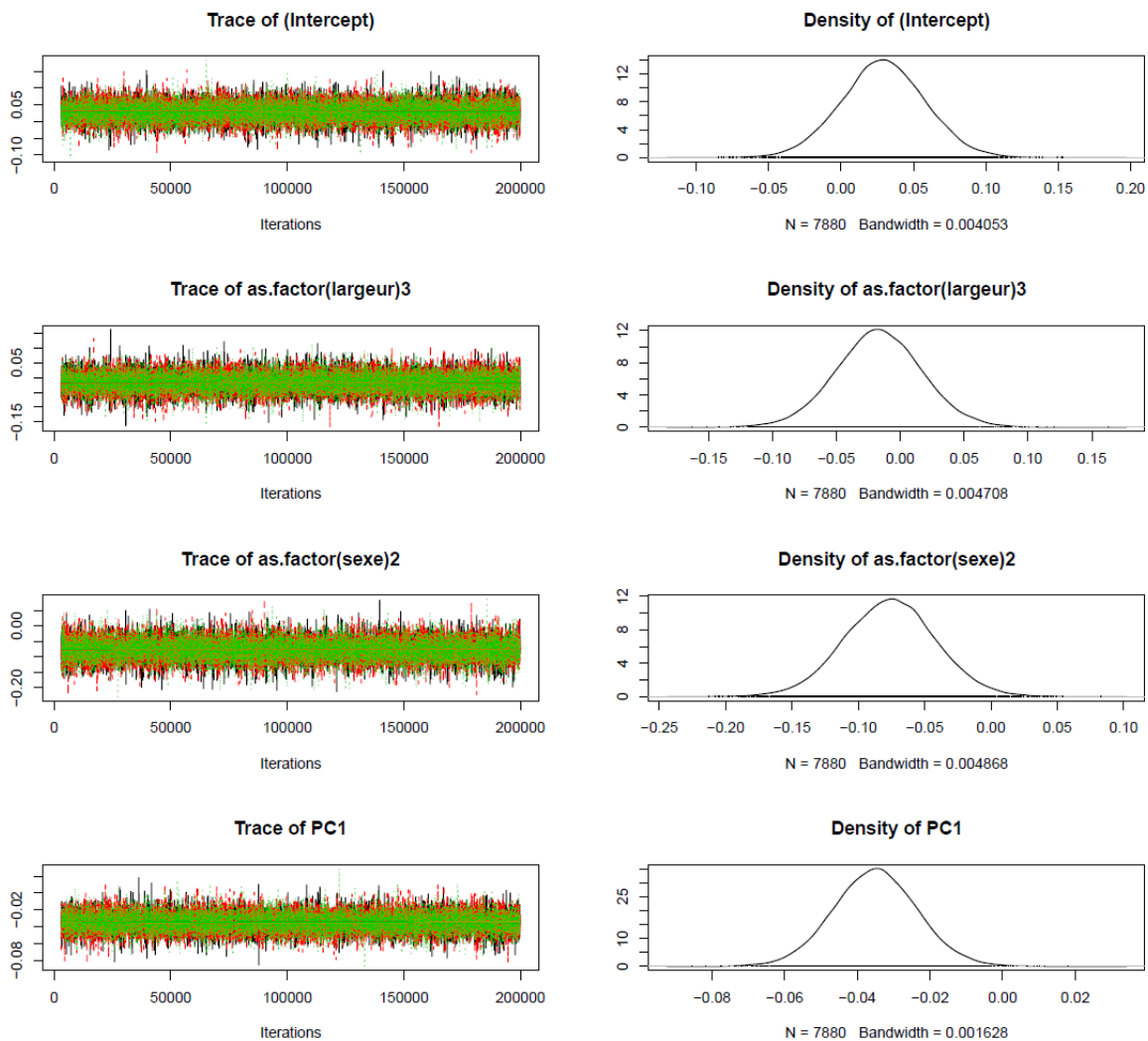


Figure V.S2.1. Convergence plots (left column) and posterior densities (right column) of MCMC hierarchical models for the fixed effect part of the model predicting the *LnR Litter Standing Stocks*. The three chains at left (black, red and green) are well mixed and converged to the same domain (they superimpose together).

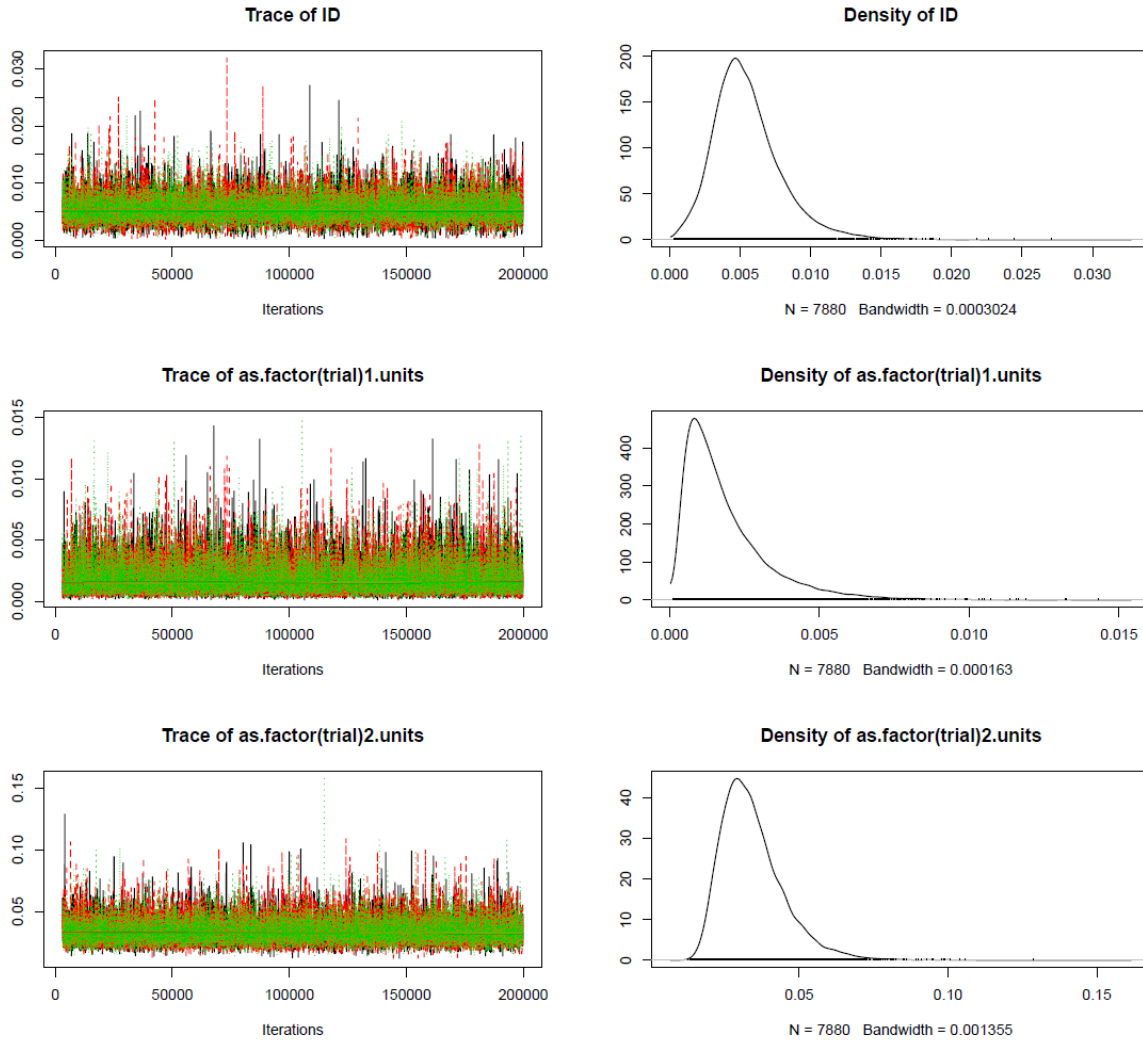


Figure V.S2.2. Convergence plots (left column) and posterior densities (right column) of MCMC hierarchical models for the random effect part of the model predicting the *LnR Litter Standing Stocks*. The three chains at left (black, red and green) are well mixed and converged to the same domain (they superimpose together). We can note that the model predicted the heterogeneity of errors between the first and the second trial.

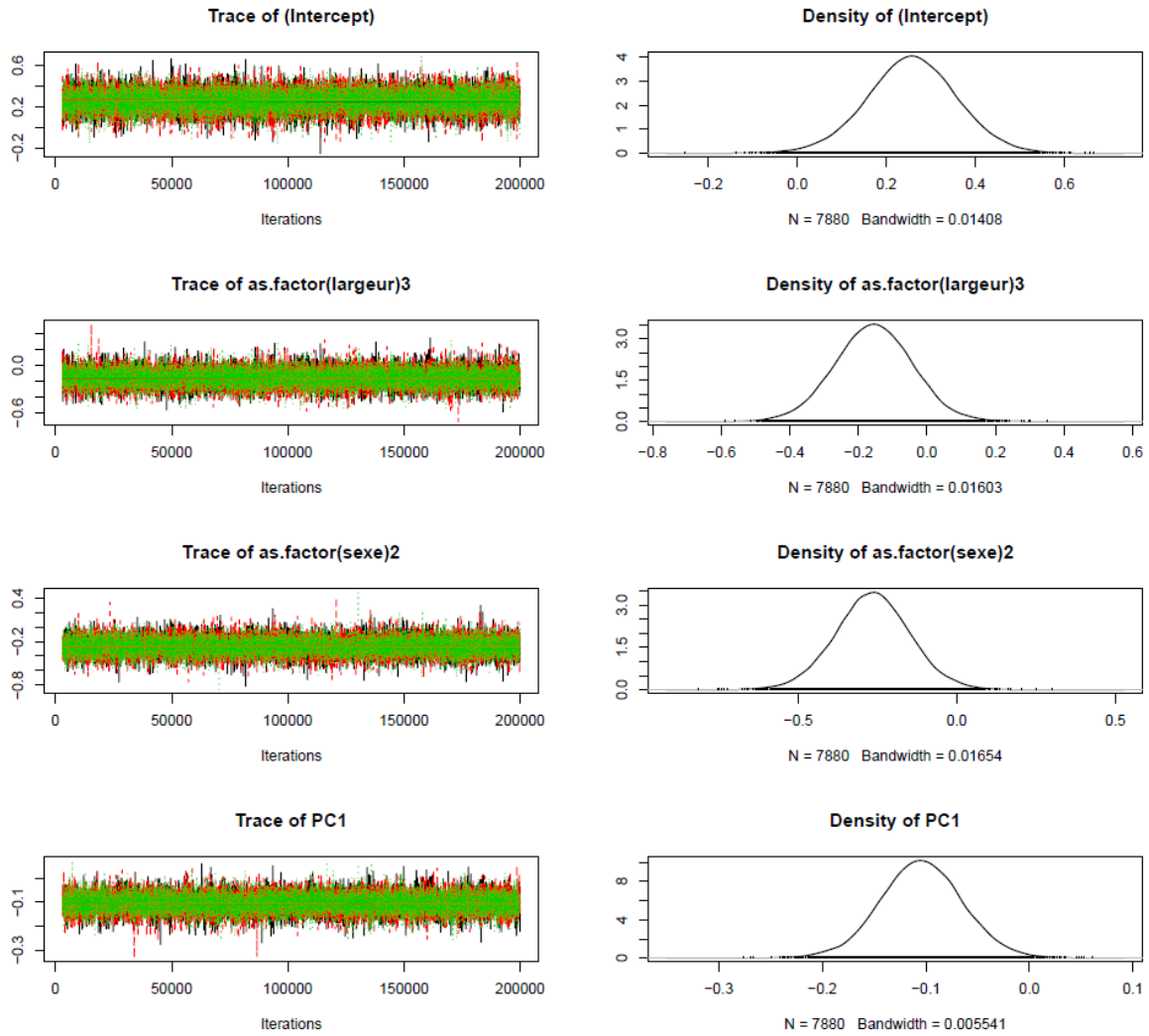


Figure V.S2.3. Convergence plots (left column) and posterior densities (right column) of MCMC hierarchical models for the fixed effect part of the model predicting the *LnR Ergosterol Concentrations*. The three chains at left (black, red and green) are well mixed and converged to the same domain (they superimpose together).

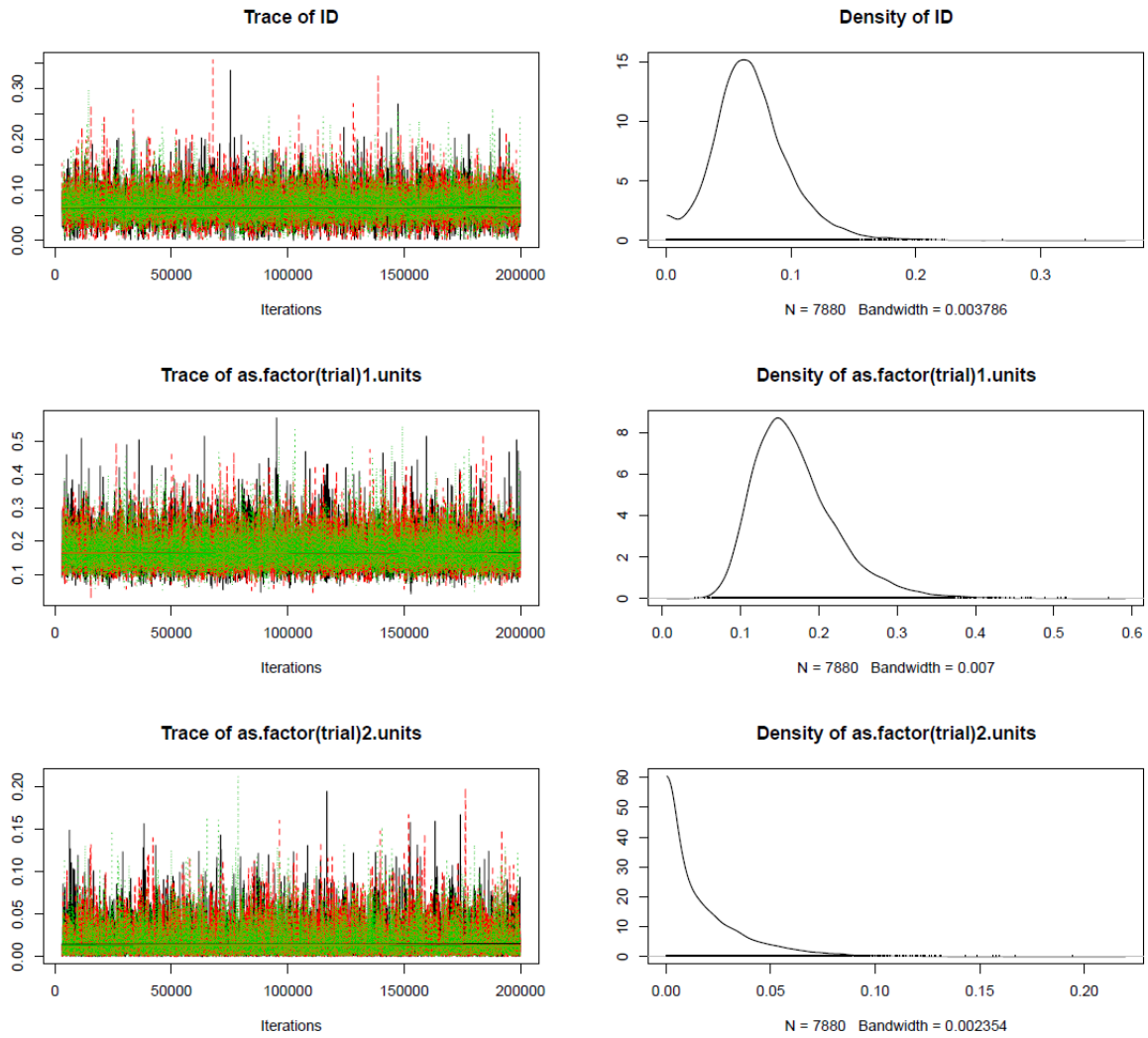


Figure V.S2.4. Convergence plots (left column) and posterior densities (right column) of MCMC hierarchical models for the random effect part of the model predicting the *LnR Ergosterol Concentrations*. The three chains at left (black, red and green) are well mixed and converged to the same domain (they superimpose together). We can note that the model predicted the heterogeneity of errors between the first and the second trial.

Supplementary Materials 3: Supports to the discussion

1. Prey community structure

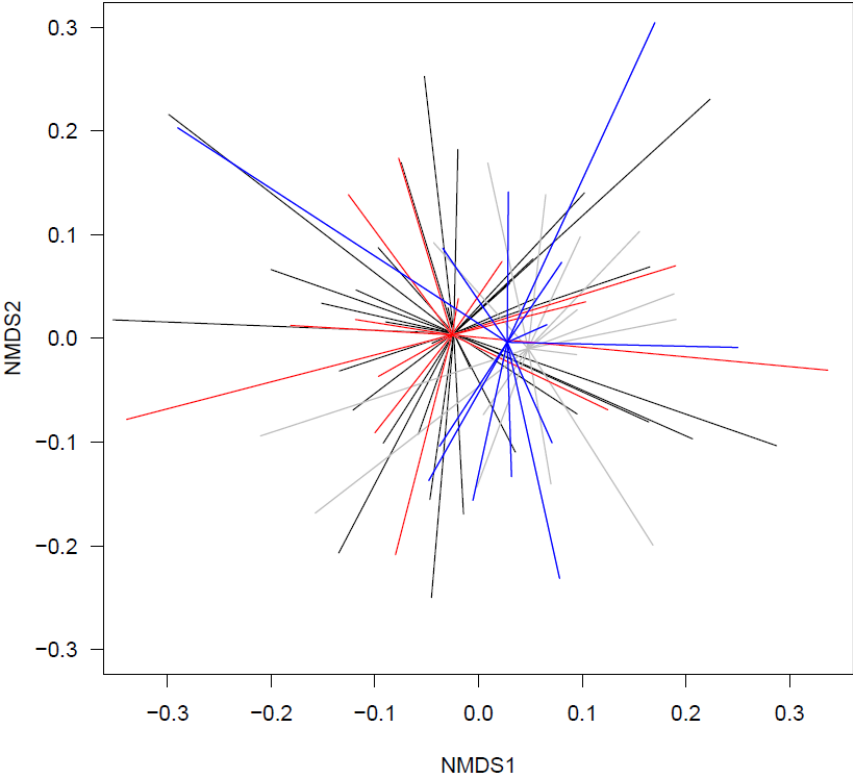


Figure V.S3.1. Plot of the Non-Metric Multidimensional Scaling analysis of prey communities (bray dissimilarity on log-transformed abundances). No prey community dissimilarity was observed among predator present (black) and predator absent (grey) treatments; neither it was the case between females (red) and male larvae (blue) treatments. The stress of the analysis was 0.25.

2. Individual 'trophic cascades': Consumptive (CE) or non-consumptive effects (NCE) ?

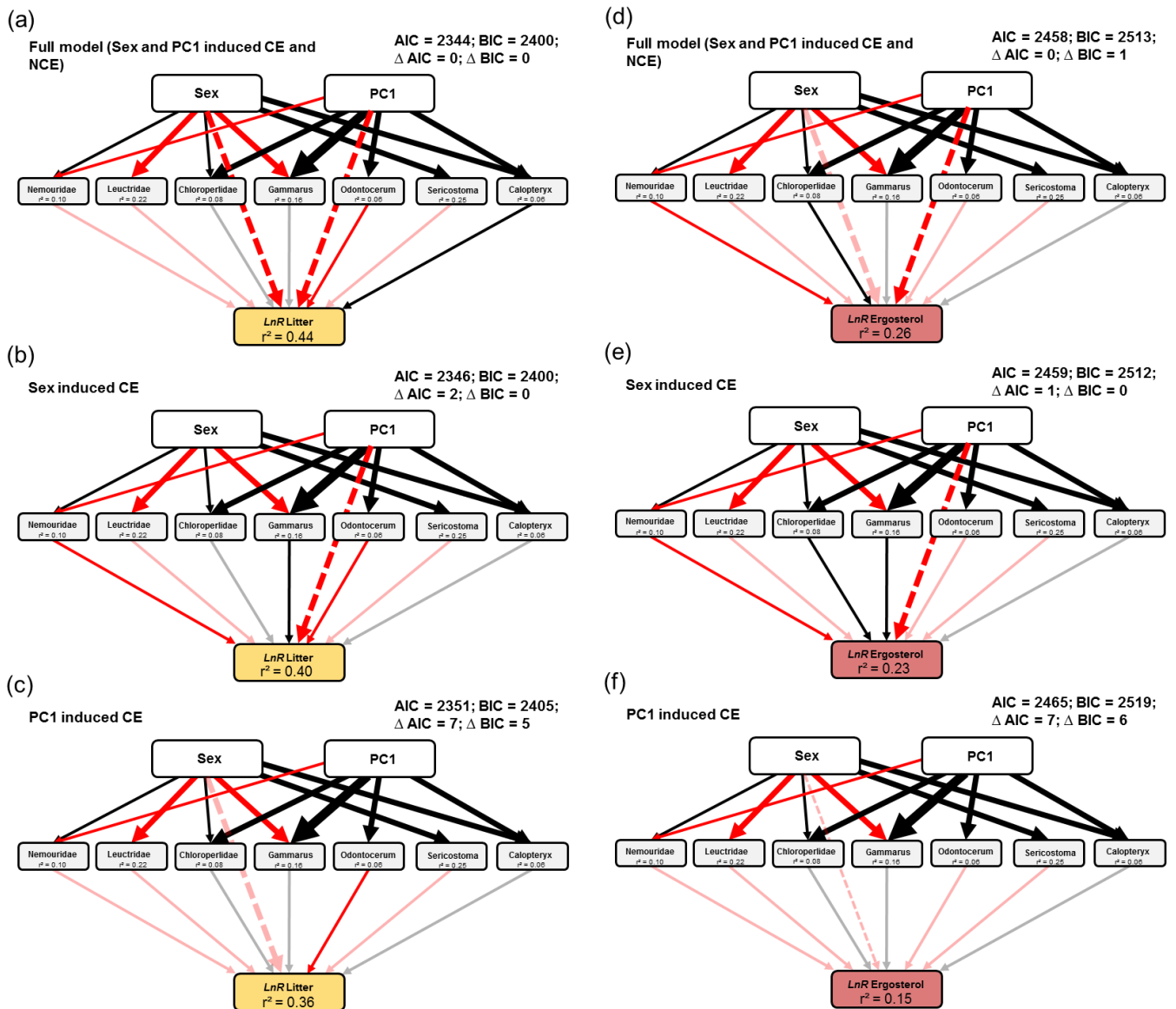


Figure V.S3.2. Structural Equation Models (SEM) testing if Sex and PC1 affected LnR Litter Standing Stocks (left column) and LnR Ergosterol concentrations (right column) through consumptive (CE) or non-consumptive effects (NCE). Grey boxes are prey abundances. For each ecosystem-level response, we compared the loss of parsimony (AIC and BIC) when we excluded the direct effect (NCE) of either Sex (models b and e) and PC1 (models c and f); i.e. by following the hypothesis that Sex and PC1 altered the ecosystem response purely through CE, against the alternative hypothesis assuming both direct (NCE) and indirect effects (CE) (full model). Taxa selection was performed through depletion of non-significant interactions with top-predators traits. Two models were considered different when ΔAIC and ΔBIC are > 2 . The models give evidence that the effects of Sex occurred through both CE and NCE ($\Delta AIC \leq 2$ and $\Delta BIC = 0$), while the effects of PC1 occurred principally through NCE ($\Delta AIC = 7$ and $\Delta BIC \geq 5$). Red and black arrows show negative and positive relationships, bold and transparent arrows show significant and non-significant relationships.

CHAPITRE VI

MODULATION DE L'EFFET DU RECHAUFFEMENT SUR LE FONCTIONNEMENT D'UN ECOSYSTEME DETRITIQUE PAR L'ORIGINE DES POPULATIONS DE PREDATEURS

Nous avons voulu tester dans cette étude si des populations de prédateurs, distribuées le long d'un gradient latitudinal, donc probablement adaptées aux conditions climatiques locales, pourraient, en ne répondant pas de la même manière à une hausse des températures, moduler l'effet du réchauffement sur le fonctionnement de l'écosystème. Cette évaluation a reposé sur la mesure du taux de décomposition des litières, la biomasse de périphyton et la concentration de CO₂ dissout dans l'eau. Cette hypothèse a été testée en conditions semi-contrôlée, avec des canaux artificiels simulant des écosystèmes détritiques contenant des litières conditionnées, des macro-détritivores et des prédateurs (*Cordulegaster boltonii*) issus de trois populations (Ribeiro de Múceres, près du massif de Serra da Estrella, Coimbra, Portugal ; Peyreblanque, Montagne Noire, Toulouse, France ; Ravines, Vosges, Metz, France).

Thermal adaptation of dragonfly populations mediates top-down effect on stream ecosystem processes when environment is warming

Manuscript in preparation

Thibaut Rota^{1*}, Éric Chauvet¹, Joey Allen², Jérémy Jabiol², Alice Gossiaux², Cristina Canhoto³, François Guerold² and Antoine Lecerf¹

¹EcoLab, Univ. de Toulouse, CNRS, INP, UPS, 118, route de Narbonne – Bâtiment 4R1, FR-31062 Toulouse Cedex 9, France

²Laboratoire Interdisciplinaire des Environnements Continentaux (LIEC) – Université de Lorraine, UMR 7360 CNRS, UFR SciFA, Campus Bridoux, Rue du Général Delestraint, 57070 Metz, France

³Centre for Functional Ecology, Department of Life Sciences, University of Coimbra, Coimbra, Portugal

* E-mail of the corresponding author: thibaut.rota@univ-tlse3.fr

Abstract

Predicting the consequences of environmental warming on ecosystem-level processes like primary production and organic matter decomposition is of major concern. To this regard, dragonfly larvae as apex predators are particularly important due to their role in top-down control of invertebrate decomposers within the detrital food web in streams. Preceding studies on predators' impact on ecosystem processes in a global warming context have neglected the variability of thermal physiology among populations within predators' distributional area. In this study, we hypothesised (1) that populations of a dragonfly (*Cordulegaster boltonii*) larva are thermally adapted along a European latitudinal gradient, which (2) mediates environmental warming effects on prey abundances, leaf litter decomposition, periphyton biomass and carbon dioxide concentrations in streams. We tested in the laboratory if the respiration rate of larvae from Portugal, southwestern and northeastern France differed as a response to the temperature gradient, i.e. with the three populations expressing different thermal performance curves for whole-organismal metabolic rate. Then, we tested in a tri-trophic food chain reconstituted in outdoor stream channels if these populations induced different top-down effects on preys and ecosystem processes in interaction with three levels of experimental warming. Our results supported both hypotheses. The thermal optimum and the thermal sensitivity of metabolic rates differed between populations from the lowest and highest latitudes, suggesting the occurrence

of 'cold-' and 'warm-adapted' populations. Prey densities and ecosystem processes were affected by warming, and the origin of populations mediated this effect in a majority of cases as shown by effect sizes. Finally, the absence of a real trophic cascade was due to the predominance of non-consumptive interactions. Considering population-specific rather than species-specific phenotypic traits appears therefore essential when the objective is to quantify the impacts of organisms on ecosystems in a global warming context. Integrating intraspecific variability in scenarios of trophic cascades under environmental warming however remains dampened by our inability to predict the outcome of non-consumptive effects.

Keywords: Dragonfly; global warming; latitudinal gradient; thermal adaptation; thermal performance curves; trophic cascades.

Introduction

The human-induced environmental warming is shaping traits of species and ecosystems on earth (Walther et al. 2002; Root et al. 2003). Global warming alters the metabolism of organisms, directly affecting their energetic demands and related traits like resource consumption and growth rates. The effects of temperature is particularly critical for ectotherms, for which body temperature relates to ambient temperatures (Gillooly 2001; Berg et al. 2010). Since ectothermal organisms on earth represents over 99% of species (Berg et al. 2010), including microorganisms which are directly involved in primary production and detritus decomposition (Allen et al. 2005; Conant et al. 2011; Follstad Shah et al. 2017), warming is suspected to alter the global carbon and nutrient cycles. The Metabolic Theory of Ecology (MTE; Brown et al. 2004) could predict ecosystem-level effects induced by global warming. Individual metabolic rates and ecologically relevant traits, such as ingestion of resources (Pawar et al. 2012; Rall et al. 2012) and excretion rates, which depend on metabolic rates (Vanni and McIntyre 2016; Moffett et al. 2018), respond exponentially to a temperature increase according to the following equation (Gillooly 2001; Brown et al. 2004):

$$I = i_0 M^b e^{\left(-\frac{Ea}{kT}\right)} \text{ (eq. 1),}$$

where I is the biological trait of interest, i_0 a normalisation constant depending on the studied organism, M the body mass (g), b a power-law scaling exponent, Ea the activation energy, i.e.

the temperature sensitivity of the biological trait of the organism expressed in eV, k is the Boltzmann's constant ($8 \cdot 10^{-5}$ eV K⁻¹), and T the temperature (Kelvin). The theory initially predicts that allometric scaling exponents are universal among the variety of life forms, with $b \sim \frac{3}{4}$ and $Ea \sim 0.65$ eV (Gillooly 2001; Brown et al. 2004). The exponential increase of temperature-dependent traits then declines to form a thermal optimum (T_{opt}) beyond which the relationship decreases sharply (Angilletta 2006). The whole pattern describes a Thermal Performance Curve (TPC).

Beyond the MTE assuming the temperature-dependence of ecosystem processes as a result of the metabolism' thermal sensitivity of ectotherms involved in the process (Allen et al. 2005; Enquist et al. 2007), an important body of work consider that the ecosystem processes temperature-dependence could deviate from the MTE predictions because of trophic interactions (Kishi et al. 2005; Kratina et al. 2012; Gilbert et al. 2014; Dell et al. 2014; Symons and Shurin 2016; Sentis et al. 2017; Kazanjian et al. 2018). Studying how trophic interactions could mediate the temperature-dependence of ecosystem processes is particularly appropriate within the theory of trophic cascades, since predators induce top-down controls on community composition, cascading until basal ecosystem processes (Shurin et al. 2002; Borer et al. 2005). A mediation of the temperature-dependence of ecosystem processes when the structure of the food web changes might arise because of TPC asymmetries in organisms located at different trophic levels (Dell et al. 2014). For instance, belowground soil predators and detritivores have different thermal sensitivities (Berg et al. 2010). These asymmetrical responses of the activity of different trophic levels along the temperature gradient could result in non-linearity of top-down effect strengths induced by predators along environmental temperature gradients (Kishi et al. 2005).

The ecological consequences of global warming has been mostly studied considering species-specific trait attributes (Berg et al. 2010), and as a result, we virtually ignore the extent to which intraspecific variability of biological traits within the species' area ranges could mediate the temperature-dependence of ecosystem processes. Contrarily to MTE expectations when considering the universality of temperature-dependences (Gillooly 2001), the variability of thermal responses among and within species is large and is probably owing to evolution and adaptation (Clarke 2004; Dell et al. 2011). Two strategies may occur for individual ectotherms facing global warming: to adapt to the warmed environmental temperatures, or to disperse to

find new gainful locations (Berg et al. 2010). We therefore can imagine that adapted populations to past local climate (Bradshaw 2006) could disperse to new locations when current environmental temperatures had increased, in order to track their thermal optimum (Berg et al. 2010). However, the consequences on ecosystem processes of such a displacement for populations with specific thermal metabolic responses are virtually unknown (but see Fryxell and Palkovacs 2017). If populations of predators locally adapted to a warm thermal regime disperse to cooler regions and displace the native population, the physiological adaptation to temperature of the immigrating population could mediate the effects of global warming on ecosystem processes, should discrepancies in population functional performance occur (Fryxell and Palkovacs 2017; Moffett et al. 2018). In this situation, it could be appropriate to substitute the 'space-for-time', by studying the responses to temperature of populations originating from different locations of contrasted climate (De Frenne et al. 2013).

The main objective of this paper was to investigate if the thermal adaptation of physiological traits of predators from populations enduring different temperature regimes within the species distributional area (Gaitan-Espitia et al. 2014; Moffett et al. 2018) could mediate ecosystem processes through top-down effects when the environment is warming. We firstly hypothesised that (1) the metabolic rate TPC of different populations of apex predators distributed along a latitudinal gradient vary, with patterns highlighting thermal adaptation like a decrease in T_{opt} and an increase in thermal sensitivity (Ea) with latitude (Gaitan-Espitia et al. 2014; Moffett et al. 2018). If this first hypothesis is validated, we expected that (2) these different metabolic responses to warming between populations can control the top-down impact of predators on preys, ultimately regulating the ecosystem processes responses to warming.

We tested both hypotheses using larvae of the golden-ringed dragonfly (*Cordulegaster boltonii*), an apex predator inhabiting small-forested streams, where allochthonous detritus such as leaf litter form the principal resource. These apex predators predate on a variety of macroinvertebrate prey, including detritivores, which induces trophic cascades on the rate of leaf litter decomposition (Woodward and Hildrew 2002; Jabiol et al. 2014; Lagrue et al. 2015). Moreover, this species is ubiquitous, where its distributional area span a large latitudinal gradient, from northern Africa to northern Europe (Ferrerias-Romero and Corbet 1999). We firstly measured the metabolic rates of three populations originating from Portugal, southwestern and northeastern France over a gradient of controlled temperatures using

respirometry chambers at the laboratory. In outdoor artificial stream channels mimicking a tri-trophic detritus-based food chain (leaf litter, detritivorous macroinvertebrates and dragonfly larvae), four treatments (i.e. three populations plus a treatment without predator) were submitted to ambient temperatures, +3 and +6 °C of warming, i.e. realistic changes according to the global warming current scenarios for 2100 (IPCC 2014). We monitored the litter decomposition rate, periphyton biomass and CO₂ concentration in water of each artificial channel.

Material and methods

Dragonfly and prey populations sampling

We sampled 30 dragonfly larvae (*C. boltonii*) of the second and late instar stages from populations located in forested streams near Viseu, Portugal (Múceres, 340 m alt., 40°33'06.5"N 8°09'18.9"W), Toulouse, southwestern France (Peyreblanque, Montagne noire, 760 m alt., 43°25'53.2"N 2°13'00.9"E), and Metz, northeastern France (Ravines, Vosges Mountain, 380 m alt., 48°24'53.1"N 6°55'44.8"E) (Supplementary Materials, **Figure VI.S1**). The larvae were housed in 500 mL containers filled with 300 mL of water from their respective sites, and were transported in electric cool-boxes to Metz. During transport, each larva was fed with 3 gammarids, and 1/3 of the water was renewed every 3 days with mineral water. Water temperature during the transport was between ~ 12 and 16 °C (point measurements). These conditions appeared non-stressful for the organisms, and no larvae died during the transport. Stream physico-chemistry at the three locations was quite similar (**Table VI.S1**), while the average temperatures in the summer (from the 06.01.2017 to the 09.01.2017) preceding sampling in October 2017 differed widely (Múceres: 18.03 °C ± 1.89 SD; Peyreblanque: 13.40 °C ± 1.21 SD; Ravines: 11.82 °C ± 0.88 SD). We sampled assemblages of prey known to consume leaf litter (Gammaridae, Limnephilidae, Tipulidae, Sericostomatidae and Odontoceridae) at a fourth stream in the Vosges (La Maix). Dragonfly larvae were maintained individually in a common garden at the laboratory during 4 weeks before the experiments, within 500 mL microcosms filled with 300 mL mineral water and at 12°C in the dark. Each larva was fed every three days with 3 gammarids.

TPC of predators' metabolic rates

Whole-organismal oxygen respiration rate of an individual at rest is a proximate measure of metabolic rates (Brown et al. 2004). Five dragonfly larvae of similar body mass among the three populations ($F_{2,12} = 0.49$, $P = 0.62$) were used to model TPC of oxygen respiration rates along a controlled thermal gradient. After being starved during 72h, larvae were rinsed in mineral water and placed in respirometry vials equipped with photochemical sensors (SDR SensorDish, Presens, Regensburg, Germany) filled with mineral water. Three controls without larvae were used to remove microbial respiration rates from respiration rates determined on individual larvae. Respiration rates were assessed for each of the fifteen individuals in parallel, at each of the following temperatures sequentially set from low to high: 4.8, 9.0, 13.7, 15.7, 17.3, 18.8, 20.4, 22.2, 25.8 and 30.1°C. Measurement durations were comprised between ~ 40 to ~ 60 minutes in a thermostatic chamber, after a 20-min acclimatization in the respiratory vials before each measurement. The five first measures of metabolic rate were the first day, while the latest measurements occurred the second day after the larvae stayed one night at 17°C. Respiration rates ($\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ min}^{-1}$) were calculated from the slopes of oxygen concentrations along the time. After the respiration rates decreased steeply over T_{opt} , it surprisingly increased, respectively at 22.2 and 25.8°C for the Ravines and for the Peyreblanque population, probably because of stressful conditions near the critical thermal limit. We therefore removed these observations.

Artificial channels and experimental design

The common-garden experimental part of the study was conducted at the "Ecoscope" platform in the LIEC laboratory (Metz, France). This platform consists of 12 outdoor aquatic channels mimicking small streams (length: 1.9 m; volume: 120 L) (**Figure VI.S2**). Channels were filled with 1/3 of mineral water and 2/3 of spring water sampled in the Vosges Mountain. Water circulation was individual for each channel and the flow rate set at 1500 L h⁻¹. The substrate consisted of 4 L of sand and gravels washed abundantly with tap water. Leaf litter is the principal resource of detrital food webs, and thus we added to each channel seven leaf packs of ~ 2 g (dry mass, weighed to the nearest 0.01g) of alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn) leaves attached individually with metallic paperclips, and regularly positioned from channel upstream to downstream. We also positioned three ceramic tiles at the downstream, middle and upstream reaches of the channels to quantify periphyton biomass. To each channel and during the 6 days

before invertebrate addition, we added a coarse mesh bag filled with leaf litter at an advanced decomposition stage sampled in La Maix to allow the stream microorganisms to colonize the leaf packs. At day zero, we started the warming treatment with a first block of four channels (3 with and 1 without predators) heated at $\sim +3^{\circ}\text{C}$ with $\sim 500\text{ W}$ of heat cables (25, 50 and 75 W Hydor Heating Cable; Hydor SRL, Bassano del Grappa, Italy) positioned in a bath heating the water flowing through channels by conductance. Another block of four channels was heated at $\sim +6^{\circ}\text{C}$ with a heater (Xclear VGE International, Profi Heater, 1 kW; Gorinchem, Netherlands), while the last block of four channels was not heated and was thus only submitted to the ambient thermal regime (**Figure VI.1**). At the start of the experiment, we added to each channel a prey invertebrate assemblage consisting of 150 Gammaridae, 2 Limnephilidae, 2 Tipulidae, 2 Sericostomatidae and 2 Odontoceridae. Six dragonfly larvae at the late instar stage owing to each of the three populations were added to the ambient, +3 and +6 $^{\circ}\text{C}$ channels, letting one channel without predators in each warming condition. We simulated prey immigration rates by adding 300 gammarids the tenth day and 150 gammarids the twentieth day.

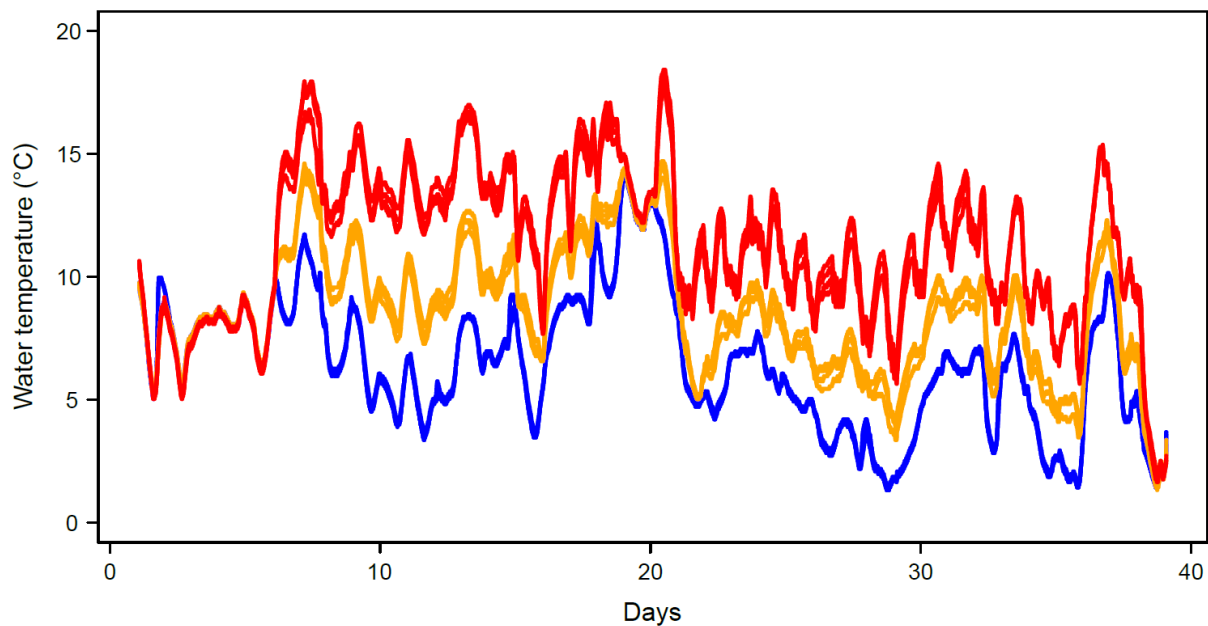


Figure VI.1. Water temperature records measured with data loggers at the downstream of each of the 12 experimental stream-channels. During the first 6-days of microorganism's colonisation stage (without invertebrates), the temperature was equal among channels. Blue, orange and red lines correspond to ambient, +3 and +6 $^{\circ}\text{C}$ of warming treatments, respectively. Note that records for the four channels from each temperature block are mostly superimposed.

Prey counting in open habitats and within litter packs

Trophic cascades induced by predators result conceivably from consumptive effects on preys, i.e. through the reduction of preys abundances by predators, altering the basal resource dynamics. However, it can also result from non-consumptive effects, when for instance the predator changes the preys' habitat or behaviour (Schmitz et al. 2004). In order to capture both mechanisms in our experiment, we monitored prey abundances and habitat shifts by counting them in open habitats every day, and within the litter packs every two days, since litter packs can be a resource and a refuge from predators (Jabiol et al. 2014). We counted the number of visible prey positioned along the walls, at the bottom or swimming in the channels (open habitats) at 9 a.m. We used the log response ratio of the number of visible preys in open habitats to the number of preys within litter packs as an indicator of non-consumptive effects induced by the predators.

Leaf litter decomposition rate

Litter decomposition of each of the seven leaf packs per channel was assessed over the entire duration of the experiment (38 d). At the end of the experiment, all leaf packs were retrieved individually, rinsed them with clear water, and stored at $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ before being dried for 56 h at $60\text{ }^{\circ}\text{C}$. They were then weighted to the nearest 0.0001 g. Litter decomposition rates (k , in d^{-1}) were determined using an exponential inverse relationship between the initial and final dry mass (Bärlocher 2005).

Periphyton biomass

A proximate measure of periphyton biomass was monitored every two days on ceramic tiles with a portable fluorescence apparatus (BenthosTorch, bbe Moldaenke GmbH, Schwentingen, Germany). One measure on each of the three tiles was taken to capture the spatial heterogeneity within each channel. These three measures at each day being thereafter averaged. Since the portable apparatus gave separate measures of green algae, diatoms and cyanobacteria concentrations in $\mu\text{g Chl}a\text{ cm}^{-2}$ and we were not specifically interested by this detailed information, we summed them to obtain a proxy of the periphyton biomass.

CO₂ concentration in water

The balance between the intensity of litter decomposition and periphyton growth could change the fate of carbon dioxide contained in the water, i.e. emitted to the atmosphere when the ecosystem metabolism is principally heterotrophic, and stored in the periphytic biomass when the ecosystem metabolism switches to autotrophy. Carbon dioxide concentration in water was monitored every two days with the headspace analysis (Hope et al. 1995). This consists in sampling 40 mL of water in a 60 mL syringe, and 20 mL of air with a known CO₂ concentration. After an equilibration consisting of shaking vigorously the syringe during 1 min, the air was extracted and its CO₂ concentration assessed with a portable CO₂ analyser (EGM-5, PP Systems International, Amesbury, MA, USA). Maintaining constant the atmospheric pressure, the air and water temperatures (measured with a precision thermometer) allowed to calculate CO₂ concentrations in water (Hope et al. 1995). Determinations were repeated three times per channel and were then averaged.

Statistical analyses

TPCs for each population were modelled with a random intercept for each individual (non-linear mixed effect model, function 'nlme' in the "nlme" R package) using the following model (Blanchard et al. 1997; Dang et al. 2009):

$$\mu(T) = \mu_{opt} \left(\frac{T_{max}-T}{T_{max}-T_{opt}} \right)^\beta e^{-\beta \left(\frac{T_{max}-T}{T_{max}-T_{opt}} - 1 \right)} \quad (\text{eq. 2}),$$

where $\mu(T)$ is the metabolic rate at temperature T ; μ_{opt} is the metabolic rate at the thermal optimum (T_{opt}); T_{max} is the temperature at which metabolic rates drop to zero and β is a normalisation factor. Boltzmann's regressions were used to estimate the activation energies (Ea) of the three populations with linear mixed effect models (function 'lme', "nlme" R package). We were interested in detecting shifts of T_{opt} and Ea among populations, and we calculated 95% confidence intervals based on model estimates. Differences between two populations estimates were then inferred when 95% confidence intervals did not overlap.

Because temporal dynamics of prey and ecosystem process variables were not essential to our analyses, we retrieved the temporal autocorrelation by fitting a model with any fixed effect but with a random intercept estimated for each time. We then used the residuals of these models to test our second hypothesis. Since the reactions of traits of organisms submitted to varying temperature, namely their TPCs, are roughly bell-shaped, non-linear reactions of the ecosystem processes monitored in this study were expected among the three conditions of experimental warming. Therefore, a multiple regression model was fitted including the predator, a second order polynomial term for warming, their second order polynomial interaction, the population origin and its second order polynomial interaction with warming. As the statistical tests were biased due to the use of temporal or spatial pseudo-replicates, the effect sizes of each manipulated factor and their interactions were compared by calculating their relative contribution to the R^2 of the model (RSS%). We focused on this last synthetic result for our discussion and conclusion, rather than interpreting P-values. All analyses were done with the R statistical software (R version 3.3.3).

Results

Thermal physiology of the dragonfly larval populations

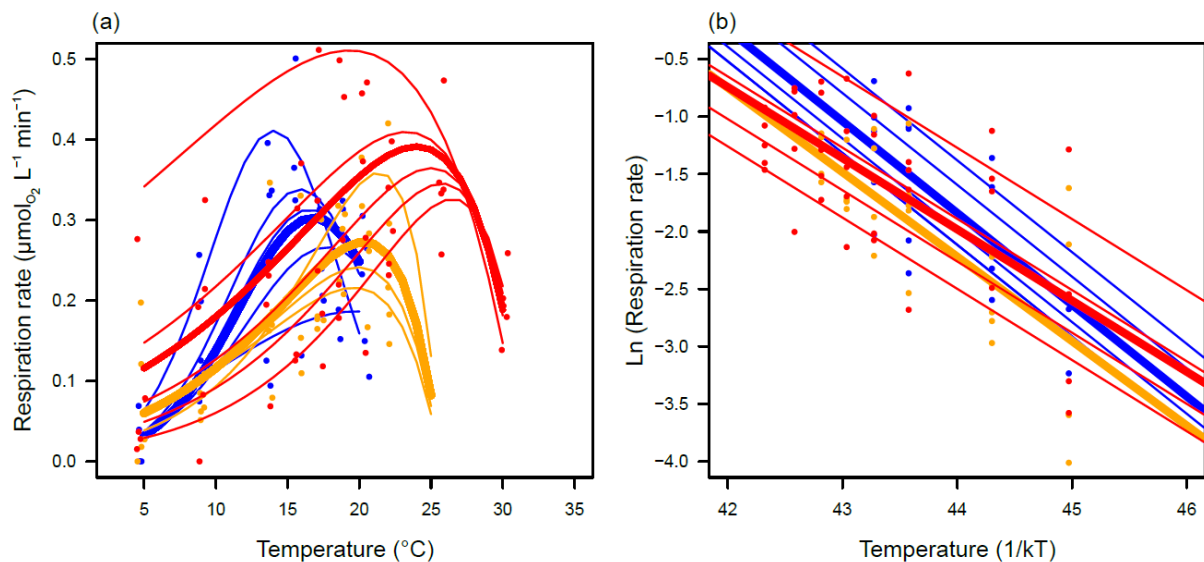


Figure VI.2. Thermal physiology of the three populations of dragonfly larvae sampled along a latitudinal gradient. (a) TPC of respiration rates; (b) Boltzmann's plot of respiration rates. Red, orange and blue curves depict Múceres, Peyreblanque, and Ravines populations, respectively. Thin lines are individual, and thick lines depict population estimates.

Populations of dragonfly larvae exhibited different thermal physiological responses to a gradient of rising temperatures (**Figure VI.2**). The nature of the TPC depended of the latitudinal origin of populations, with a 7.2°C decrease of T_{opt} from the lowest latitude population compared to the highest latitude one (**Figure VI.2a, Table VI.1**). Ea was comprised between -0.80 and -0.62, and increased with the population latitude (**Figure VI.2b**).

Table VI.1. Estimates of T_{opt} and Ea and their confidence intervals (95%, in brackets) for each population of dragonfly larva sampled along a latitudinal and thermal gradient. T_{hab} is the average of spring and summer temperatures at population's stream locations.

Population	Latitude	$T_{hab} \pm SD$ (°C)	T_{opt} (°C)	Ea (eV)
Múceres	40° 33' 6.05" N	18.03 ± 1.89	24.0 [21.4; 26.6]	- 0.62 [- 0.81; - 0.43]
Peyreblanque	43° 25' 53.2" N	13.40 ± 1.21	20.3 [18.6; 22.1]	- 0.74 [- 1.00; - 0.47]
Ravines	48° 24' 53.1" N	11.82 ± 0.88	16.8 [14.7; 18.9]	- 0.80 [- 1.18; - 0.42]

Prey-level responses

The abundance and habitat repartition (open habitats vs. litter packs) of detritivorous preys responded negatively to the +3 and +6 °C experimental warming, and this effect appeared globally mediated by the 'predator × warming' interaction (**Table VI.2; Figure VI.3a, VI.b and VI.c**), while no relationship was observed for the abundance of detritivorous preys within litter packs (**Figure VI.3d**). Independently of warming, the predator addition in experimental stream-channels affected the majority of prey variables, while the abundance of preys found within litter packs seemed to be only altered by the population origin (**Table VI.2**).

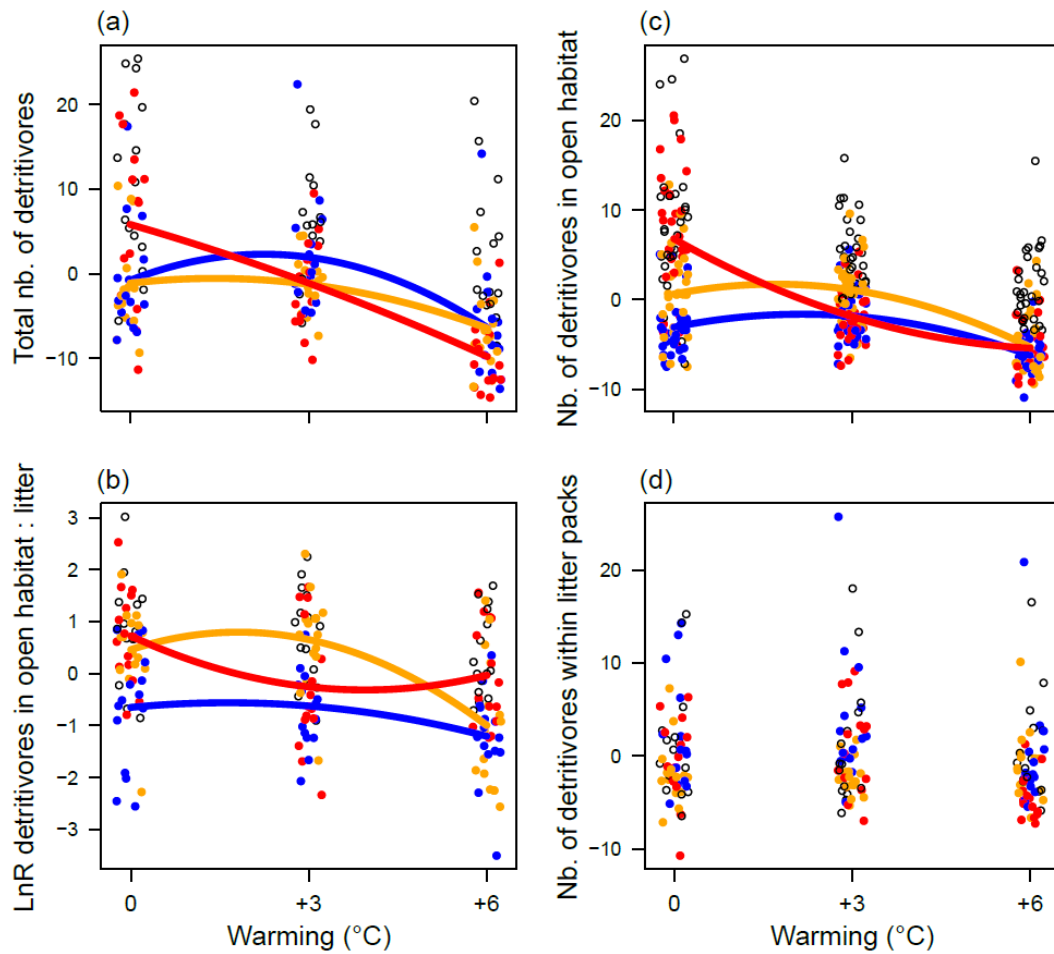


Figure VI.3. Relationships between detritivorous prey abundances and habitat use under experimental warming conditions (0, +3 and +6°C) for the three dragonfly larval populations. (a) Total number of detritivorous preys (b) log response ratio of the number of detritivores in open habitats to that in litter packs; (c) number of detritivores in open habitats and (d) number of detritivores in litter packs. Open circles depict control conditions without predators, while red, orange and blue circles depict Múceres, Peyreblanque and Ravines dragonfly larval populations; correspondingly coloured lines show significant 'population × warming' interactions. The plots express residual values (see statistical analyses in the method section).

Table VI.2. Analysis of variance of the multiple regression model of the effects of predator, warming, and their interaction, and population and its interaction with warming on the abundance and habitat repartition of detritivorous preys. The effects of warming on responses are modelled as second order polynomial terms.

Model	Df	%SS	%RSS	F	P
<i>Total number of detritivores</i>					
Predator	1	17.56	42.73	50.08	<0.0001 ***
Warming	2	17.90	43.55	25.53	<0.0001 ***
Population	2	0.33	0.80	0.46	0.63
Predator × warming	2	0.78	1.90	1.11	0.33
Population × warming	4	4.53	11.02	3.23	0.0138 *
Total variance explained	–	41.1	–	–	–
Residuals	168	58.9	–	–	–
Total	–	100	–	–	–
<i>Log response ratio of the number of detritivores in open habitats / litter packs</i>					
Predator	1	9.87	28.36	25.44	<0.0001 ***
Warming	2	8.43	24.22	10.86	<0.0001 ***
Population	2	10.11	29.05	13.03	<0.0001 ***
Predator × warming	2	0.45	1.29	0.57	0.56
Population × warming	4	5.95	17.10	3.83	0.0052 **
Total variance explained	–	34.8	–	–	–
Residuals	168	65.2	–	–	–
Total	–	100	–	–	–
<i>Number of detritivores in open water</i>					
Predator	1	21.16	39.11	160.27	<0.0001 ***
Warming	2	21.30	39.37	80.65	<0.0001 ***
Population	2	4.08	7.54	15.44	<0.0001 ***
Predator × warming	2	0.13	0.24	0.50	0.61
Population × warming	4	7.37	13.62	13.96	<0.0001 ***
Total variance explained	–	54.1	–	–	–
Residuals	348	45.9	–	–	–
Total	–	100	–	–	–
<i>Number of detritivores in litter packs</i>					
Predator	1	1.35	9.44	2.65	0.11
Warming	2	2.30	16.08	2.26	0.11
Population	2	6.73	47.06	6.59	0.0018 **
Predator × warming	2	0.49	3.43	0.48	0.62
Population × warming	4	3.38	23.64	1.66	0.16
Total variance explained	–	14.3	–	–	–
Residuals	168	85.7	–	–	–
Total	–	100	–	–	–

Ecosystem-level responses

Litter decomposition rates and periphyton biomasses in the experimental stream channels were positively affected by warming, while warming affected negatively CO₂ concentrations (**Figure VI.4**). Litter decomposition rates and periphyton biomasses shown distinct responses to warming in interaction with the origin of the predator's population (**Figure VI.4a** and **VI.b**), while no interaction of this type was detected for the response of CO₂ concentration with warming (**Figure VI.4c**).

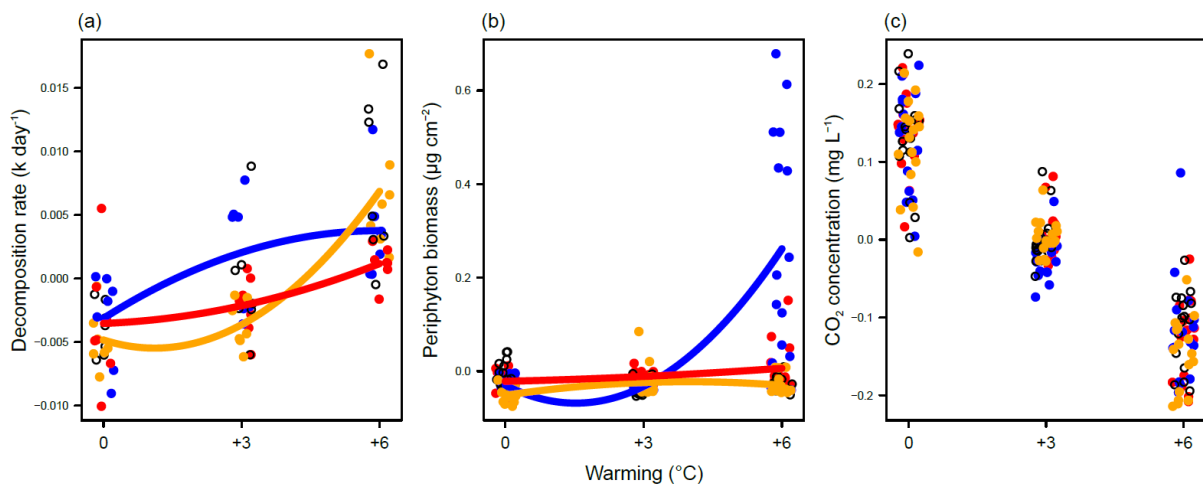


Figure VI.4. Relationships between ecosystem processes and the experimental warming conditions (0, +3 and +6°C) for the three dragonfly populations. (a) Litter decomposition rates, (b) periphyton biomass, and (c) carbon dioxide concentration. Open circles depict control conditions without predators, while red, orange and blue circles depict Múceres, Peyreblanque and Ravines dragonfly larval populations; correspondingly coloured lines show significant 'population \times warming' interactions. The plots express residual values (see statistical analyses in the method section).

Oppositely to the results for detritivorous preys, the effect of predator addition was non-significant for the majority of cases, i.e. except for periphyton biomasses (**Table VI.3**).

Table VI.3. Analysis of variance of multiple regression model of the effects of predator, warming, and their interaction, and population and its interaction with warming on the ecosystem processes. The effects of warming on responses are modelled as second order polynomial terms.

Model	<i>Df</i>	%SS	%RSS	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Decomposition rate (k, d⁻¹)</i>					
Predator	1	1.4	2.5	2.3	0.13
Warming	2	43.4	77.4	35.6	<0.0001 ***
Population	2	2.4	4.3	2.0	0.15
Predator × warming	2	1.6	2.9	1.3	0.28
Population × warming	4	7.3	13.0	3.0	0.0246 *
Total variance explained	–	56.1	–	–	–
Residuals	72	43.9	–	–	–
Total	–	100	–	–	–
<i>Periphyton biomass (µg cm⁻²)</i>					
Predator	1	1.5	2.6	5.5	0.0206 *
Warming	2	12.3	22.3	23.2	<0.0001 ***
Population	2	12.0	21.7	22.4	<0.0001 ***
Predator × warming	2	4.8	8.7	8.9	0.0002 ***
Population × warming	4	24.7	44.7	23.1	<0.0001 ***
Total variance explained	–	55.2	–	–	–
Residuals	168	44.8	–	–	–
Total	–	100	–	–	–
<i>CO₂ concentration in water (mg L⁻¹)</i>					
Predator	1	0.05	0.06	0.57	0.45
Warming	2	81.74	98.84	425.72	<0.0001 ***
Population	2	0.23	0.28	1.21	0.30
Predator × warming	2	0.10	0.12	0.51	0.61
Population × warming	4	0.60	0.73	1.55	0.19
Total variance explained	–	82.7	–	–	–
Residuals	180	17.3	–	–	–
Total	–	100	–	–	–

Effect sizes of manipulated factors at prey and ecosystem-levels

The analysis of the effect sizes of manipulated factors on dependent responses indicates divergent patterns between prey- and ecosystem-level responses (**Figure VI.5**). The effect of warming is the highest contributor to the total variance explained by models for prey variables (mean ± SE: 30.8 ± 6.4%), and is 2-fold higher for ecosystem-level variables (66.2 ± 22.8%).

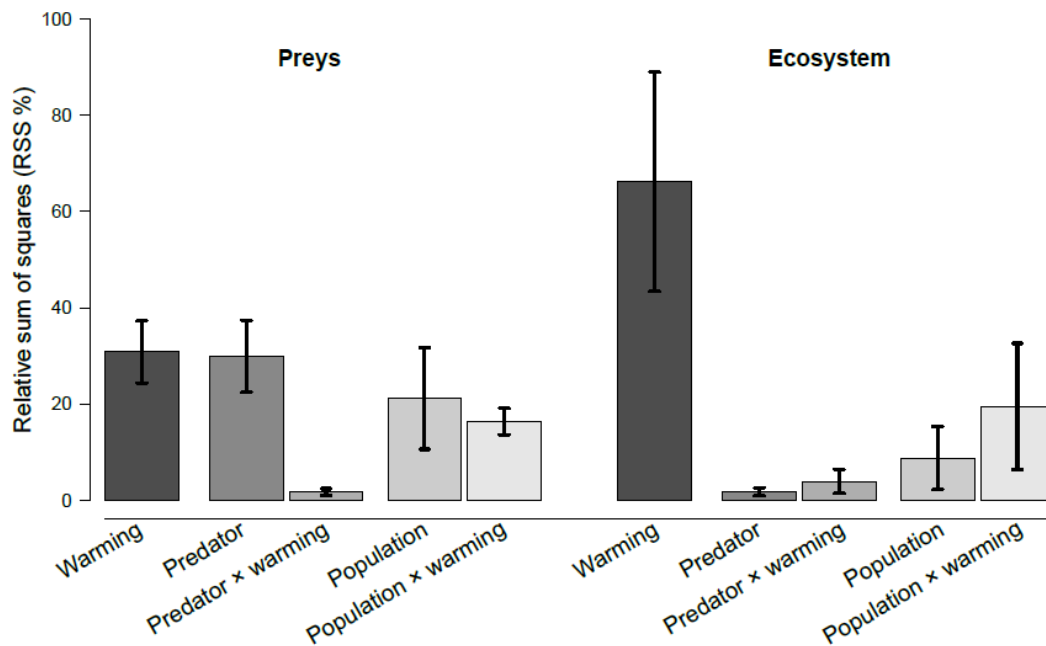


Figure VI.5. Average of effect sizes (relative sum of squares \pm SE, %) of manipulated factors for 4 prey- and 3 ecosystem-level response variables (cf. Tab. 2 & 3).

As summarized in **Figure VI.5**, the effect size of predators' presence in experimental channels on prey-level variables was large ($29.9 \pm 7.5\%$) and similar to the strength of warming, but the predator effect size became negligible at the ecosystem-level ($1.7 \pm 0.8\%$). The interaction between predators' presence and warming appeared negligible both for prey and ecosystem-level variables (1.7 ± 0.7 and $3.9 \pm 2.5\%$, respectively). The population identity and especially its interactive effect with warming substantially contributed to the prey (21.1 ± 10.5 and $16.4 \pm 2.7\%$, respectively), and to the ecosystem-level responses (8.8 ± 6.6 and $19.5 \pm 13.1\%$, respectively).

Discussion

With this study, we aimed to test the hypothesis that the metabolic response of dragonfly larvae to a temperature increase relates to the latitudinal origin of populations, suggesting thermal adaptation. In parallel, we made the hypothesis that the strength of top-down effects and the resulting control of ecosystem processes by thermally adapted predator populations is determined by their identity and their interaction with the warming level.

Indeed, we observed a shift of population-specific thermal metabolic traits describing the thermal optimum and sensitivity of respiration rates (T_{opt} and Ea , respectively) along the population's latitude. T_{opt} of metabolic rates varied among predator's populations, with that at the lowest latitude and experiencing the highest ambient temperature showing the highest T_{opt} , and that at the highest latitude and lowest ambient temperature the lowest T_{opt} (**Table VI.1**). Estimated activation energies were within the range predicted by the MTE (Gillooly 2001; Brown et al. 2004). However, a wide intraspecific variability of thermal sensitivity among populations was detected, as previously mentioned (Moffett et al. 2018). According to our expectations, the thermal sensitivity of metabolic rates was found to depend on the population origin, with Ea decreasing from -0.80 to -0.62 between the highest and the lowest latitude population (**Table VI.1**). Such a relationship between population-specific Ea and the ambient temperature endured by populations has recently been advanced as a consequence of local adaptation to environmental temperatures (Moffett et al. 2018). Combined together, the shifts of the two population-specific thermal metabolic traits we observed probably result from an adaptation to the local environmental temperatures experienced by these distant populations (Gaitan-Espitia et al. 2014; Moffett et al. 2018).

The majority of predator effects on preys and ecosystem processes appeared dependent on the population identity and their interaction with the warming condition (**Table VI.2** and **VI.3**). While taken overall, the effect of warming on preys and ecosystem processes was the largest, population identity and its interaction with warming contributed in a similar or even in a larger extent to the prey and ecosystem process responses than the presence of predator itself and its interaction with warming (**Figure VI.5**). This result validated our second hypothesis and suggests, like a recent study (Fryxell and Palkovacs 2017), that considering intraspecific variability of thermal metabolic traits at the population level could increase the accuracy of our prediction of ecosystem level effects of animals in a warming context.

At the interspecific level, we found no evidence of real trophic cascades (**Figure VI.5**). Predator effect was the largest at the prey-level, but negligible at the ecosystem-level, suggesting that the predator top-down effect on preys did not cascade to alter ecosystem process dynamics. The absence of a trophic cascade actually appears as the norm rather than the exception in detritus-based food webs (for a recent review, see Sitvarin et al. 2016). A hypothesised mechanism could be that non-consumptive effects, for instance a shift in the behaviour of preys,

compensated for the observed reduction of their total abundance in presence of predators (**Table VI.2**). We estimated the odds to found detritivores in open habitats rather than inside litter packs (independently of the total abundance) to be 16.3% greater when predators were absent compared to when they were present in the food chain. This suggests that predators induced preys to hide in litter packs (see **Figure VI.S2c**), perhaps obligating them to consume leaf litter rather than resources of better nutritive quality, such as diatoms and green algae (Danger et al. 2013), both occurring in the biofilm collected on ceramic tiles (**Figure VI.S3**). Taken overall, it reinforces the need to consider the potential of the habitat structure as a mediator of the strength of non-consumptive effects when studying the effect of predators on basal resource dynamics (Jabiol et al. 2014; Sitvarin et al. 2016).

The effect sizes estimated on the interaction between the predation treatment and warming were negligible for both prey- and ecosystem-level responses. This result is opposite to those from investigations on the temperature-dependence of the strength of top-down effects induced by predators (Kishi et al. 2005; Kratina et al. 2012; Kazanjian et al. 2018). In contrast, we found a non-negligible population \times warming effect both on prey- and ecosystem-levels (**Figure VI.5**). We propose two interrelated hypotheses by which this discrepancy might occur. Firstly, it is possible that the population \times warming interaction altered ecosystem-level because it relied on non-consumptive effects, like habitat shift of preys, while the predator \times warming interaction did not (**Table VI.2**). Secondly, the effect size of warming increased by 2-fold from the prey- to the ecosystem-level, which probably tended to reinforce the first evoked hypothesis. A third independent hypothesis could be that the intraspecific variability of top-down responses to temperatures obscured the general population \times warming interaction effects in our study.

The reaction of ecosystem processes such as litter decomposition and accrual of periphyton biomass in tri-trophic food chains including predators was dependent on the population origin of the predator. However, this interactive effect observed for both ecosystem processes did not translate into carbon dioxide concentrations, nor they were altered by the occurrence of predators, as already mentioned (Atwood et al. 2013). Carbon dioxide concentrations within the water column strongly decreased with warming, suggesting that the increased decomposition rate in warmed conditions reduced the litter standing stock, and probably the absolute microbial biomass, with microorganisms being the major contributors to stream respiration (Findlay 2010).

In parallel to a recent study (Fryxell and Palkovacs 2017), we revealed that considering thermal adaptation of predator's populations could be essential to predict the predator's control on organic carbon fluxes in a global warming context. Although our conclusions were based on effect sizes rather than on inference tests, our study lacks true replication and future studies at the mesocosm and ecosystem levels are needed to confirm or infirm these conclusions. Moreover, given the non-linearity of responses and the probable supremacy of non-consumptive effects involved, we refrained to interpret the logic behind the population \times warming interaction. Future studies that will investigate these mechanisms in detrital food webs in considering multiple non-consumptive interactions (i.e. involving phenotypic trait shifts of preys and predators; Schmitz et al. 2015) should advance our understanding of the trophic cascade responses to the global warming. Such studies could allow ecologists to link the traits of individuals, populations and species to their ecosystem-level effects in a dynamical framework. This framework could allow forecasting together the effects of individual trait shifts induced by global changes, and the displacement of species and of populations within species on ecosystem-level outcomes.

Acknowledgments

We are thankful to Sylvain Lamothe and Philippe Wagner, which helped for the fieldwork in Portugal and Vosges respectively, and all the members of the LIEC laboratory for their welcome and facilitations. This work was funded by the project "FunctionalStreams" funded by the French National Agency [grant ANR-14-CE01-0009-01].

Authorship

T.R. and A.L. developed the idea and the design of the experiment, A.L., F.G., E.C. and C.C. provided the materials and helped for the fieldwork. T.R. did the experiment, with noticeable help from J.A., J.J. and A.G.. T.R. did the statistical analysis and wrote the first draft of the manuscript.

References

- Allen, A. P., J. F. Gillooly, and J. H. Brown. 2005. Linking the Global Carbon Cycle to Individual Metabolism. *Functional Ecology* 19 (2): 202–13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00952.x>.
- Atwood, T. B., E. Hammill, H. S. Greig, P. Kratina, J. B. Shurin, D. S. Srivastava, and J. S. Richardson. 2013. Predator-Induced Reduction of Freshwater Carbon Dioxide Emissions. *Nature Geoscience* 6 (3): 191–94. <https://doi.org/10.1038/ngeo1734>.
- Berg, M. P., E. T. Kiers, G. Driessen, M. van der Heijden, B. W. Kooi, F. Kuenen, M. Liefjing, H. A. Verhoef, and J. Ellers. 2010. Adapt or Disperse: Understanding Species Persistence in a Changing World. *Global Change Biology* 16 (2): 587–98. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02014.x>.
- Blanchard, G. F., J. Guarini, P. Gros, and P. Richard. 1997. Seasonal Effect on the Relationship Between The Photosynthetic Capacity of Intertidal Microphytobenthos and Temperature. *Journal of Phycology* 33 (5): 723–28. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1997.00723.x>.
- Borer, E. T., E. W. Seabloom, J. B. Shurin, K. E. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. D. Cooper, and B. S. Halpern. 2005. What Determines the Strength of a Trophic Cascade? *Ecology* 86 (2): 528–37. <https://doi.org/10.1890/03-0816>.
- Bradshaw, W. E. 2006. Evolutionary Response to Rapid Climate Change. *Science* 312 (5779): 1477–78. <https://doi.org/10.1126/science.1127000>.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology* 85 (7): 1771–89. <https://doi.org/10.1890/03-9000>.
- Clarke, A. 2004. Is There a Universal Temperature Dependence of Metabolism? *Functional Ecology* 18 (2): 252–256.
- Conant, R. T., M. G. Ryan, G. I. Ågren, H. E. Birge, E. A. Davidson, P. E. Eliasson, S. E. Evans, et al. 2011. Temperature and Soil Organic Matter Decomposition Rates - Synthesis of Current Knowledge and a Way Forward. *Global Change Biology* 17 (11): 3392–3404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02496.x>.
- Dang, C. K., M. Schindler, E. Chauvet, and M. O. Gessner. 2009. Temperature Oscillation Coupled with Fungal Community Shifts Can Modulate Warming Effects on Litter Decomposition. *Ecology* 90 (1): 122–31.
- Danger, M., J. Cornut, E. Chauvet, P. Chavez, A. Elger, and A. Lecerf. 2013. Benthic Algae Stimulate Leaf Litter Decomposition in Detritus-Based Headwater Streams: A Case of Aquatic Priming Effect? *Ecology* 94 (7): 1604–13. <https://doi.org/10.1890/12-0606.1>.
- De Frenne, P., B. J. Graae, F. Rodríguez-Sánchez, A. Kolb, O. Chabrierie, G. Decocq, H. De Kort, et al. 2013. Latitudinal Gradients as Natural Laboratories to Infer Species' Responses to Temperature. Edited by Frank Gilliam. *Journal of Ecology* 101 (3): 784–95. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12074>.

- Dell, A. I., S. Pawar, and V. M. Savage. 2011. Systematic Variation in the Temperature Dependence of Physiological and Ecological Traits. *Proceedings of the National Academy of Science* 108 (26): 10591-10596.
- Dell, A. I., S. Pawar, and V. M. Savage. 2014. Temperature Dependence of Trophic Interactions Are Driven by Asymmetry of Species Responses and Foraging Strategy. Edited by Murray Humphries. *Journal of Animal Ecology* 83 (1): 70–84. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12081>.
- Enquist, B. J., A. J. Kerkhoff, S. C. Stark, N. G. Swenson, M. C. McCarthy, and C. A. Price. 2007. A General Integrative Model for Scaling Plant Growth, Carbon Flux and Functional Trait Spectra. *Nature* 449 (7159): 218–22. <https://doi.org/10.1038/nature06061>.
- Ferreras-Romero, M., and P. S. Corbet. 1999. The Life Cycle of *Cordulegaster Boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata: Cordulegastridae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia* 405: 39–48.
- Findlay, S. 2010. Stream Microbial Ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 29 (1): 170–81. <https://doi.org/10.1899/09-023.1>.
- Follstad Shah, J. J., J. S. Kominoski, M. Ardón, W. K. Dodds, M. O. Gessner, N. A. Griffiths, C. P. Hawkins, et al. 2017. Global Synthesis of the Temperature Sensitivity of Leaf Litter Breakdown in Streams and Rivers. *Global Change Biology* 23 (8): 3064–75. <https://doi.org/10.1111/gcb.13609>.
- Fryxell, D. C., and E. P. Palkovacs. 2017. Warming Strengthens the Ecological Role of Intraspecific Variation in a Predator. *Copeia* 105 (3): 523–32. <https://doi.org/10.1643/CE-16-527>.
- Gaitan-Espitia, J. D., L. D. Bacigalupe, T. Opitz, N. A. Lagos, T. Timmermann, and M. A. Lardies. 2014. Geographic Variation in Thermal Physiological Performance of the Intertidal Crab *Petrolisthes Violaceus* along a Latitudinal Gradient. *Journal of Experimental Biology* 217 (24): 4379–86. <https://doi.org/10.1242/jeb.108217>.
- Gilbert, B., T. D. Tunney, K. S. McCann, J. P. DeLong, D. A. Vasseur, V. Savage, J. B. Shurin, et al. 2014. A Bioenergetic Framework for the Temperature Dependence of Trophic Interactions. Edited by Tim Wootton. *Ecology Letters* 17 (8): 902–14. <https://doi.org/10.1111/ele.12307>.
- Gillooly, J. F. 2001. Effects of Size and Temperature on Metabolic Rate. *Science* 293 (5538): 2248–51. <https://doi.org/10.1126/science.1061967>.
- Hope, D., J. J.C. Dawson, M. S. Cresser, and M. F. Billett. 1995. A Method for Measuring Free CO₂ in Upland Streamwater Using Headspace Analysis. *Journal of Hydrology* 166 (1-2): 1–14. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(94\)02628-O](https://doi.org/10.1016/0022-1694(94)02628-O).
- IPCC. 2014. Climate Change 2014 - Fifth Synthesis Report. 5th. IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Jabiol, J., J. Cornut, M. Danger, M. Jouffroy, A. Elger, and E. Chauvet. 2014. Litter Identity Mediates Predator Impacts on the Functioning of an Aquatic Detritus-Based Food Web. *Oecologia* 176 (1): 225–35. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2990-y>.

- Kazanjian, G., M. Velthuis, R. Aben, S. Stephan, E. T. H. M. Peeters, T. Frenken, J. Touwen, et al. 2018. Impacts of Warming on Top-down and Bottom-up Controls of Periphyton Production. *Scientific Reports* 8 (1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26348-x>.
- Kishi, D., M. Murakami, S. Nakano, and K. Maekawa. 2005. Water Temperature Determines Strength of Top-down Control in a Stream Food Web. *Freshwater Biology* 50 (8): 1315–22. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01404.x>.
- Kratina, P., H. S. Greig, P. L. Thompson, T. S. A. Carvalho-Pereira, and J. B. Shurin. 2012. Warming Modifies Trophic Cascades and Eutrophication in Experimental Freshwater Communities. *Ecology* 93 (6): 1421–30. <https://doi.org/10.1890/11-1595.1>.
- Lagrange, C., A. A. Besson, and A. Lecerf. 2015. Interspecific Differences in Antipredator Strategies Determine the Strength of Non-Consumptive Predator Effects on Stream Detritivores. *Oikos* 124 (12): 1589–96. <https://doi.org/10.1111/oik.02272>.
- Moffett, E. R., D. C. Fryxell, E. P. Palkovacs, M. T. Kinnison, and K. S. Simon. 2018. Local Adaptation Reduces the Metabolic Cost of Environmental Warming. *Ecology*, July. <https://doi.org/10.1002/ecy.2463>.
- Pawar, S., A. I. Dell, and V. M. Savage. 2012. Dimensionality of Consumer Search Space Drives Trophic Interaction Strengths. *Nature*, May. <https://doi.org/10.1038/nature11131>.
- Rall, B. C., U. Brose, M. Hartvig, G. Kalinkat, F. Schwarzmuller, O. Vucic-Pestic, and O. L. Petchey. 2012. Universal Temperature and Body-Mass Scaling of Feeding Rates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1605): 2923–34. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0242>.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig, and J. A. Pounds. 2003. Fingerprints of Global Warming on Wild Animals and Plants. *Nature* 421 (6918): 57–60. <https://doi.org/10.1038/nature01333>.
- Schmitz, O. J., R. W. Buchkowski, K. T. Burghardt, and C. M. Donihue. 2015. Functional Traits and Trait-Mediated Interactions. In *Advances in Ecological Research*, 52:319–43. Elsevier. <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065250415000045>.
- Schmitz, O. J., V. Krivan, and O. Ovadia. 2004. Trophic Cascades: The Primacy of Trait-Mediated Indirect Interactions: Primacy of Trait-Mediated Indirect Interactions. *Ecology Letters* 7 (2): 153–63. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00560.x>.
- Sentis, A., C. G emard, B. Jaugeon, and D. S. Boukal. 2017. Predator Diversity and Environmental Change Modify the Strengths of Trophic and Nontrophic Interactions. *Global Change Biology* 23 (7): 2629–40. <https://doi.org/10.1111/gcb.13560>.
- Shurin, J. B., E. T. Borer, E. W. Seabloom, K. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. D. Cooper, and B. S. Halpern. 2002. A Cross-Ecosystem Comparison of the Strength of Trophic Cascades: Strength of Cascades. *Ecology Letters* 5 (6): 785–91. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00381.x>.
- Sitvarin, M. I., A. L. Rypstra, and J. D. Harwood. 2016. Linking the Green and Brown Worlds through Nonconsumptive Predator Effects. *Oikos* 125 (8): 1057–68. <https://doi.org/10.1111/oik.03190>.

- Symons, C. C., and J. B. Shurin. 2016. Climate Constrains Lake Community and Ecosystem Responses to Introduced Predators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283 (1832): 20160825. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0825>.
- Vanni, M. J., and P. B. McIntyre. 2016. Predicting Nutrient Excretion of Aquatic Animals with Metabolic Ecology and Ecological Stoichiometry: A Global Synthesis. *Ecology* 97 (12): 3460–71. <https://doi.org/10.1002/ecy.1582>.
- Walther, G., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein. 2002. Ecological Responses to Recent Climate Change. *Nature* 416 (6879): 389–95. <https://doi.org/10.1038/416389a>.
- Woodward, G., and A. G. Hildrew. 2002. The Impact of a Sit-and-Wait Predator: Separating Consumption and Prey Emigration. *Oikos* 99 (3): 409–18. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.11210.x>.

Supplementary Materials

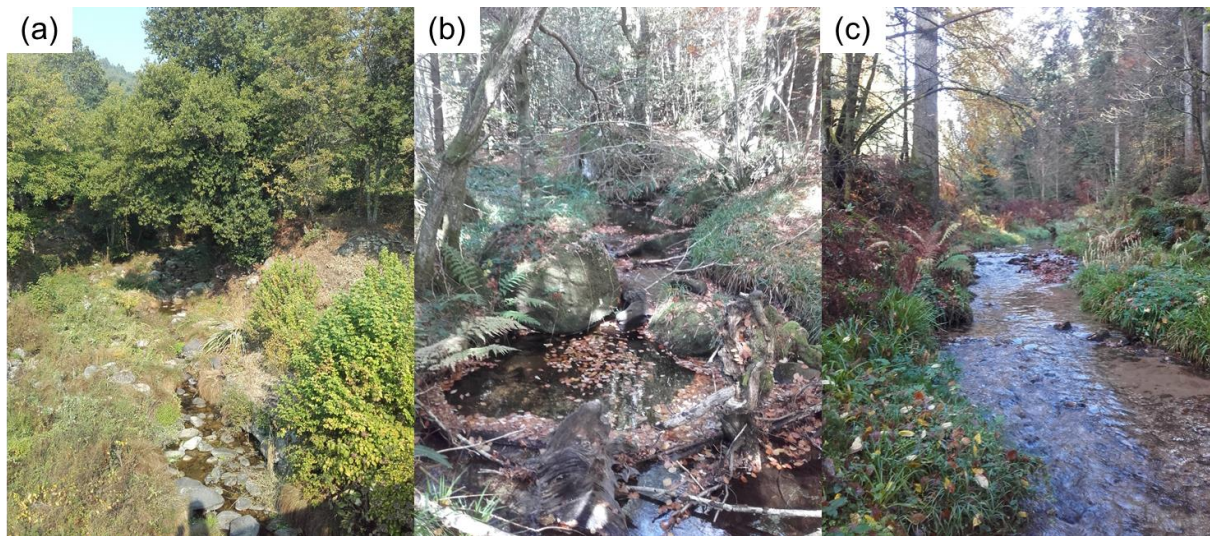


Figure VI.S1. Pictures of the three stream locations where Dragonfly larvae (*Cordulegaster boltonii*) were sampled. (a) Ribeiro de Múceres, Portugal. (c) Peyreblanque, Southwestern France. (d) Ravines, northeastern France.

Table VI.S1. Mean (\pm SD) pH, conductivity and dissolved oxygen concentrations at the three locations where Dragonflies larvae predators were sampled (n=3).

Site	pH	Conductivity ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	Dissolved oxygen (mg L^{-1})
Múceres	6.5 ± 0.2	66.3 ± 7.1	8.1 ± 0.9
Peyreblanque	6.8 ± 0.0	35.0 ± 0.0	11.3 ± 0.4
Ravines	6.7 ± 0.2	35.1 ± 0.1	11.6 ± 0.0

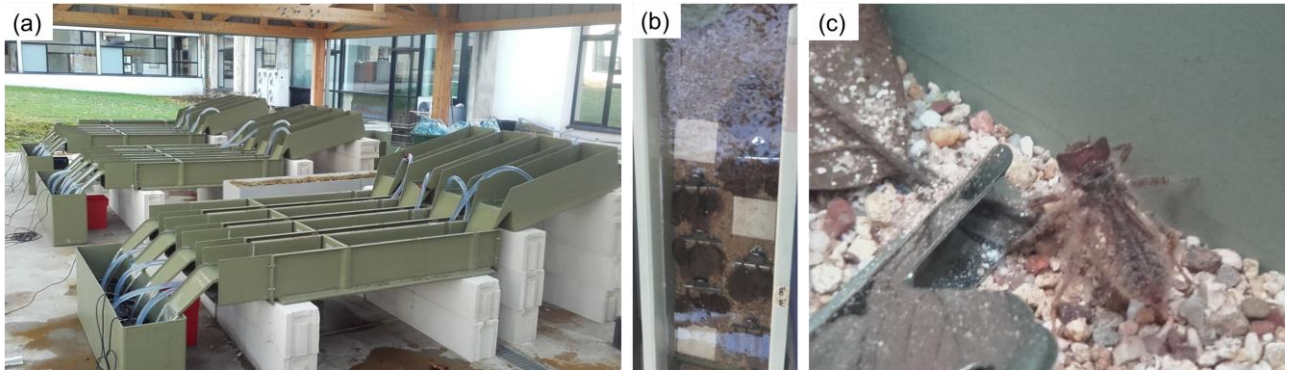


Figure VI.S2. (a) The 12 experimental stream-channels (Ecoscope platform, LIEC, Metz, France). (b) Channel organisation, with white ceramic tiles on which periphyton biomass was determined, and leaf litter packs attached with metallic paperclips. (c) An ambushed *C. boltonii* larvae near a leaf litter pack.

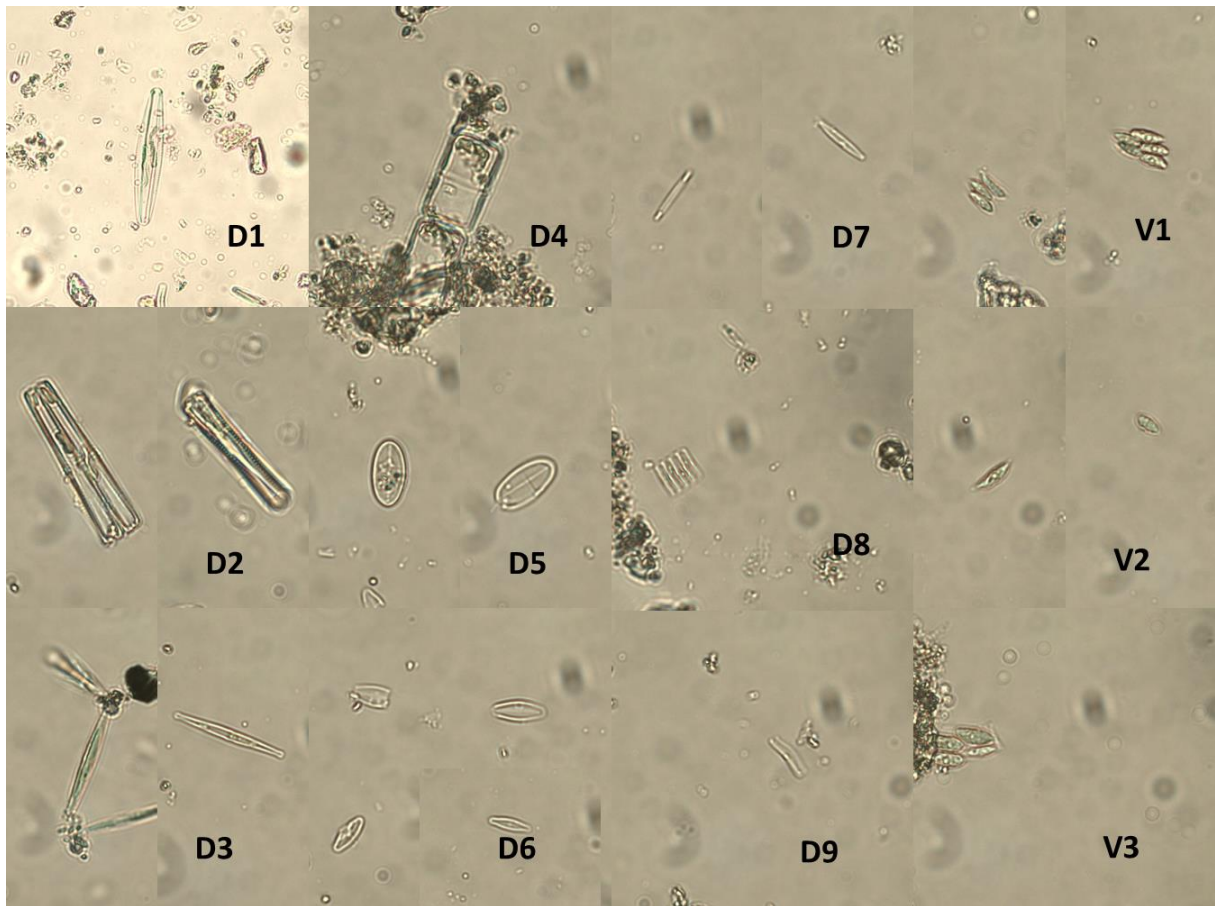


Figure VI.S3. Pictures of diatoms (D1: D9) and green algae (V1: V3) sampled at the end of the experiment at the surface of ceramic tiles.

DISCUSSION

VII.1 Rappel et discussion des résultats

VII.1.1 Variabilité du taux de consommation des litières chez les détritivores

Le premier objectif de cette thèse était de quantifier la part relative de la variabilité du trait fonctionnel "taux de consommation des litières" attribuable aux niveaux intra- et interspécifiques à partir d'un échantillon d'espèces représentatives de systèmes détritiques terrestres et aquatiques (Chapitre III). Nous avons démontré dans ce chapitre que la variabilité intraspécifique du taux de consommation de litières, ici la variabilité entre individus détritivores d'une même population, n'était en rien négligeable, et que les résultats étaient de nature similaire chez les détritivores terrestres et aquatiques. Environ 1/3 de la variabilité était contenue au sein des espèces, alors que les différences entre espèces représentaient environ 2/3 de la variabilité totale. Ce résultat est comparable aux études récentes dont l'objectif était également de comparer la variance de traits phénotypiques ou fonctionnels aux niveaux d'organisation intra- et interspécifiques (Lecerf et Chauvet 2008 ; Messier et al. 2010 ; Albert et al. 2010a, 2010b). De plus, notre étude est à notre connaissance la seule étude expérimentale quantifiant la part de variabilité intra- et interspécifique pour un trait donné chez des animaux terrestres et aquatiques, et vient ainsi renforcer les conclusions d'une méta-analyse incluant à la fois des champignons, des végétaux et des animaux (Des Roches et al. 2018).

En prenant en compte l'effet de la taille dans notre analyse statistique, nous avons voulu savoir si le partitionnement de la variance entre les échelles intra- et interspécifiques pouvait différer. Tenir compte statistiquement de l'effet de la taille consiste à "enlever" l'effet de la taille, ce qui revient *in fine* à comparer des organismes ayant une même masse. Ce scénario est considéré d'intérêt sur un plan fondamental mais son analyse peut aussi apporter des informations concrètes sur les conséquences d'une réduction et donc d'une homogénéisation de la masse des

espèces et des individus au sein des communautés lors du réchauffement climatique (Daufresne et al. 2009). Notre étude a montré qu'une fois l'effet de la masse corporelle pris en compte, les différences d'ampleur de la variabilité intra- et interspécifique du taux de consommation de litières n'étaient plus apparentes. Ce résultat laisse supposer que les différences de masse entre espèces étaient responsables de la plus grande variabilité du taux de consommation des litières observée au niveau interspécifique. Réciproquement, on peut supposer que la plus grande partie de la variabilité observée entre individus pour ce même trait est due à la variabilité de traits phénotypiques autres que la masse corporelle (Maino et Kearney 2015). Une autre hypothèse pour expliquer le faible pouvoir prédictif de la masse au niveau intraspécifique est que les coefficients puissance liant la masse corporelle au taux de consommation sont généralement plus faibles au niveau intraspécifique qu'au niveau interspécifique (Maino et Kearney 2015). L'origine des variations de masse corporelle est différente aux deux niveaux d'organisation du vivant : la divergence évolutive à l'échelle interspécifique et l'ontogénie à l'échelle intraspécifique (Glazier 2005 ; Apol et al. 2008 ; Maino et Kearney 2015). Néanmoins, il est tout à fait possible que l'effet de la taille soit tout simplement moins important au niveau intraspécifique puisque les variations de tailles au sein d'une espèce sont plus faibles qu'entre espèces au sein d'une communauté diversifiée. Quelles que soient les causes à l'origine des différences d'effet de la masse du corps, nos résultats recourent les conclusions d'études récentes, dont celle présentée dans le Chapitre IV, montrant que la masse corporelle contribuait moins qu'attendu aux variations de taux de consommation de ressources (Raffard et al. 2017 ; Start et Gilbert 2017 ; Rota et al. 2018). Tous ces résultats empiriques suggèrent d'intégrer plusieurs types de traits autres que la masse du corps (morphologiques, physiologiques et comportementaux) si l'on veut pouvoir expliquer les causes de la variabilité intraspécifique des interactions trophiques.

VII.1.2 Déterminants phénotypiques de la variabilité intraspécifique du taux de consommation des litières

La deuxième étude présentée dans ce manuscrit (Chapitre IV) a eu pour but de démêler le rôle de différents types de traits phénotypiques dans la modulation du taux de consommation de litières par *Gammarus fossarum*. Les traits phénotypiques autres que la masse corporelle ont été choisis sur la base de considérations biomécaniques (p. ex. des traits caractérisant la morphologie d'un organe essentiel à l'action de déchiquetage des litières ; la mandibule), énergétiques (p. ex. des traits reliés aux dépenses énergétiques ; battements des pléopodes,

durée et vitesse de nage) et comportementales (p. ex. des traits pouvant relever de compromis vis-à-vis des routines d'alimentation ; temps passé à se nourrir, à se réfugier dans un abri ou à être mobile). Ces traits étaient donc tous susceptibles de pouvoir expliquer les différences du taux de consommation entre individus d'un même sexe, mais également les différences pouvant exister entre les individus mâles et femelles (Rota et al. 2018).

Comme rapporté dans le Chapitre III, la variabilité du taux de consommation de litière observée entre individus était importante et répétable au cours du temps, tout comme les traits phénotypiques de nature physiologique ou comportementale (Rota et al. 2018). Il ressort de notre étude que la variation individuelle de masse corporelle n'influençait pas significativement la variabilité du taux de consommation des litières entre individus. Une étude menée en parallèle de ce travail de thèse apporte un nouvel éclairage sur l'importance de la masse corporelle pour expliquer le taux de consommation de ressources au niveau intraspécifique (Annexe 3). Le résultat principal de cette étude (Annexe 3) est que le coefficient puissance b liant la masse corporelle des gammares (*Gammarus fossarum*) à leur taux métabolique (le taux métabolique expliquait positivement leur taux de consommation de litières ; *données non présentées*) était dépendant de la température ambiante. Autrement dit, la masse corporelle des individus pourrait expliquer en grande partie la variabilité du taux de consommation de ressources entre individus à des températures élevées (p. ex. températures ambiantes proches du T_{opt} de la population ou de l'espèce considérée), alors qu'à faible température (p. ex. températures ambiantes largement inférieures au T_{opt} de la population ou de l'espèce considérée), l'effet de la masse pour expliquer le taux de consommation de ressources serait moins important. On pourrait étendre ce raisonnement à la formulation d'hypothèses visant à expliquer les causes de la très forte variabilité interspécifique des coefficients puissance dans le Chapitre III (**Figure III.S2**), également décrite par d'autres auteurs (Killen et al. 2010 ; Maino et Kearney 2015). Cela pourrait résulter, en plus des différences biologiques et écologiques, de préférences thermiques différents entre espèces. Il apparaît donc nécessaire de caractériser la nature contexte-dépendente de la relation entre la masse corporelle et le taux de consommation de ressource des organismes.

Le sexe des individus expliquait en partie la variabilité des traits phénotypiques et celle du taux de consommation des litières. Or, l'analyse SEM de nos résultats indique que l'effet du sexe sur le taux de consommation des litières était de nature directe ; autrement dit, les traits

phénotypiques que nous avons mesurés n'agissaient pas comme des médiateurs de l'effet du sexe sur le taux de consommation des litières. Il est donc nécessaire de connaître quels traits phénotypiques sont contrôlés par le sexe des organismes étudiés (Baker et al. 1992 ; Blanckenhorn 2005 ; Plaistow et al. 2003 ; Becker et al. 2013). Néanmoins, les traits phénotypiques mesurés covariaient entre eux, suggérant des stratégies d'histoire de vie "rapides" et "lents", mais également un dimorphisme sexuel et des changements comportementaux liés au sexe et à l'ontogénie des individus (Rota et al. 2018).

Il ressort de cette étude que tous les traits phénotypiques n'ont pas eu la même importance pour expliquer la variabilité inter-individuelle du taux de consommation de ressource. Les traits reflétant des différences de gestion énergétique ou de comportement, caractérisant des différences d'histoire de vie entre individus de type "rapide" et "lent" (POLs *hypothesis* ; Réale et al. 2010) ont eu plus d'effet que les traits morphologiques pour expliquer la variabilité d'intensité du taux de consommation de litières. Cependant, le pouvoir explicatif du modèle retenu était assez faible, puisque ce dernier expliquait seulement 25% de la variabilité inter-individuelle du taux de consommation de ressources. Il apparaît donc nécessaire d'inclure davantage de traits *a priori* reliés à la fonction de consommation pour pouvoir prédire les différences de performance des individus à ingérer leur ressource.

VII.1.3 Variabilité phénotypique et fonctionnement de l'écosystème : généralisation à l'effet des prédateurs sur la décomposition des litières en cours d'eau forestier

Les résultats issus des Chapitres III et IV démontrent que la variabilité intraspécifique du taux de consommation de ressources, un trait fonctionnel liant *a priori* l'organisme et l'écosystème (cf. Introduction), n'est pas négligeable. Une partie de cette variabilité peut être expliquée par les traits phénotypiques des individus, notamment par des traits capturant les différences sexuelles, énergétiques et comportementales. Néanmoins, ces résultats émanent d'expériences contrôlées en laboratoire (microcosmes) et ne peuvent en l'état être extrapolables au fonctionnement de l'écosystème dans un contexte naturel.

Dans le Chapitre V, nous avons voulu tester si les différences sexuelles et de traits phénotypiques observables entre individus d'une même population de prédateurs (larves de *Cordulegaster boltonii*) se traduisaient par des variations d'intensité de la cascade trophique inhérente à l'interaction prédateur-proie.

Les résultats mettent en évidence l'existence d'un effet individuel, répétable au cours du temps, de *C. boltonii* sur la décomposition des litières. Ce résultat suggère que le potentiel d'un prédateur à déclencher des cascades trophiques fait partie intégrante du phénotype étendu du prédateur (Dawkins 1982). Un résultat marquant était que l'intensité et la nature de la cascade trophique étaient corrélées à certains aspects du phénotype des prédateurs. Ce résultat suggère que la variabilité inter-individuelle des traits phénotypiques (Chapitre IV) peut se propager jusqu'à l'écosystème sous la forme de variabilité de processus écologiques clés.

La nature positive et négative des cascades trophiques observées (c'est-à-dire certains prédateurs ont induit une accélération de la décomposition des litières, alors que d'autres l'ont ralentie, par rapport aux taux de décomposition observés dans les unités expérimentales sans prédateurs) conduit à l'absence de l'observation d'un effet « moyen » de l'ajout du prédateur. Ce constat met en évidence que dans certains contextes, la variabilité intraspécifique peut être largement supérieure à la variabilité interspécifique (c'est-à-dire l'absence ou la présence du prédateur ; *sensus* Des Roches et al. 2018). Plus spécifiquement, notre résultat corrobore le fait que la majorité des cascades trophiques observées dans les réseaux trophiques détritiques sont de nature mixte, voire positive (accélération du taux de décomposition ; Sitvarin et al. 2016), contrairement au cas le plus classique, c'est-à-dire une cascade trophique favorisant l'accumulation de biomasse végétale, morte ou vivante (Shurin et al. 2002). Pour finir, les traits phénotypiques n'ont pas eu la même importance pour expliquer les variations de cascade trophique puisque, à l'image des résultats du Chapitre IV, les variations d'effet du prédateur étaient davantage expliquées par un trait synthétisant les différences comportementales et d'histoire de vie que par des traits morphologiques (taille et épaisseur du corps). L'effet du sexe des prédateurs était également un bon prédicteur des variations de cascades trophiques.

Les variations de nature (positive ou négative) et d'intensité des cascades trophiques ne semblent pas être dues à une modification directe de l'abondances des proies détritivores par les prédateurs, ni à un changement dans la structure de l'ensemble de la communauté de macro-

invertébrés benthiques. En fait, s'il est possible que les variations inter-individuelles de cascades trophiques observées aient été induites par des changements dans l'abondance des détritivores ou dans la structure des communautés de proies, comme cela a déjà été observé dans un système lacustre (Post et al. 2008), il est aussi possible que l'échantillonnage des communautés à la fin de l'expérience n'ait pas capturé l'information nécessaire à la mise en évidence de ces changements. Hormis ce biais potentiel, un changement du débit, des températures, ou des conditions météorologiques a pu entraîner un renouvellement des communautés d'invertébrés peu avant l'échantillonnage, par exemple en stimulant le déplacement (immigration et émigration) des invertébrés entre les unités expérimentales.

Le taux d'échange des proies entre les unités expérimentales (immigration/émigration ; Cooper et al. 1990), ou encore la surface des unités expérimentales (Englund 1997) sont des facteurs connus comme pouvant influencer la force des cascades trophiques. Néanmoins, ces facteurs expérimentaux étaient maintenus constants dans notre étude, et ne peuvent donc pas expliquer la variabilité inter-individuelle de cascades trophiques. Il est cependant probable que la variabilité inter-individuelle des cascades trophiques observées ait été causée par des effets non-trophiques sur les proies (Schmitz et al. 2004). Il a déjà été observé que des différences de stratégies de chasse à l'affût entre différentes espèces d'araignées entraînaient des cascades trophiques positives et négatives sur la biomasse végétale, dans un écosystème prairial (Schmitz 2008). Les raisons évoquées étaient des différences dans la nature des effets non-trophiques : (1) avec un effet positif sur l'activité des proies induit par un prédateur chassant activement, considéré par l'auteur comme prévisible ou poussant les proies à se réfugier et donc à consommer un certain type de ressource, et (2) un effet négatif du prédateur chassant à l'affût, car ce dernier serait imprévisible et difficilement détectable par les proies, créant des conditions où règne la peur d'être mangé et poussant les proies à réduire leur activité (Schmitz et al. 2004). Il est concevable que, dans notre étude, des individus prédateurs de type "lent" (peu agressifs, timides, à faible activité de prédation et faible croissance) possédaient un style de chasse à l'affût, alors que les individus "rapides" (agressifs, audacieux, à forte activité de prédation et forte croissance) possédaient un style de chasse actif, poussant les proies à se réfugier et à consommer la litière pour échapper au prédateur. Cette dernière hypothèse s'appuie sur le fait que la litière joue à la fois le rôle de ressource et de refuge pour les détritivores, et par conséquent, la tendance qu'ont les proies à se cacher face à un risque de prédation pourrait induire une accélération de la décomposition. Ce scénario est plausible au regard de certains résultats montrant que l'effet du prédateur sur la décomposition est dépendant de la

dégradabilité de la litière (Jabiol et al. 2014). En parallèle d'effets non-trophiques contrôlés par un changement de comportement ou d'utilisation de l'habitat des proies, d'autres hypothèses peuvent être avancées, telles que des différences individuelles entre prédateurs : (1) du taux d'excrétion ou de rapports stoïchiométriques des excréta (El-Sabaawi, Marshall et al. 2015 ; Vanni et McIntyre 2016), (2) d'intensité de bioturbation sous l'action de l'enfouissement des larves de *C. boltonii* durant l'activité de chasse (un processus connu comme susceptible d'accélérer la décomposition ; de Nadaï-Monoury et al. 2014), ou même (3) de modification physique des litières par le prédateur (Majdi et al. 2014).

L'émergence d'une hétérogénéité spatiale à l'échelle d'un cours d'eau est une conséquence étendue de la variabilité intraspécifique des effets de *C. boltonii*, d'autant que le mode de chasse typique chez cette espèce pourrait favoriser sa sédentarité à l'échelle du microhabitat. Plusieurs études ont révélé que la décomposition de la litière est extrêmement variable au sein des cours d'eau à l'échelle du décamètre ou du mètre (Tiegs et al. 2009 ; Colas et al. 2017). Ce type de résultat est généralement interprété comme étant la résultante de l'hétérogénéité physique et chimique entre microhabitats et du *turnover* des assemblages d'invertébrés qui en résulterait (Jabiol et al. 2013). Cette variabilité de processus à fine échelle est suspectée d'être prédictible (Bradford et al. 2016 ; Colas et al. 2017) mais a fait l'objet de trop rares investigations pour conclure sur la question. Au contraire, on connaît mieux les patrons et l'origine de la variabilité spatiale du processus de décomposition des litières à une large échelle géographique (Boyero et al. 2011 ; Handa et al. 2014 ; Bradford et al. 2016 ; Follstad Shah et al. 2017). Nous suggérons que l'hétérogénéité de l'identité phénotypique d'espèces fondatrices telles que *C. boltonii* pourrait produire de l'hétérogénéité spatiale du taux de décomposition à l'échelle de l'habitat. Les changements environnementaux pourraient aussi modifier cette hétérogénéité « écologique » indirectement, via l'induction de changements phénotypiques (Palkovacs et al. 2012 ; Alberti et al. 2017).

Dans l'Annexe 2 du Chapitre V, nous avons vu qu'un trait morphologique (largeur du corps) et le sex-ratio variaient entre les populations de *C. boltonii* du massif de la Montagne Noire. Ces variations phénotypiques inter-populationnelles ont le potentiel de se traduire par des cascades trophiques de nature et d'intensité différentes (Fryxell et al. 2015). En se replaçant dans le cadre de travail des dynamiques éco-évolutives (Hendry 2016), mesurer les changements de distribution phénotypique d'espèces fondatrices (p. ex. des prédateurs supérieurs) au cours du

temps et en fonction des paramètres environnementaux, mais également l'effet de ces changements phénotypiques sur la structure des communautés de proies et la décomposition des litières, pourrait être utile à la compréhension des causes de la variabilité spatio-temporelle d'assemblage des communautés et du fonctionnement des écosystèmes.

VII.1.4 Variabilité phénotypique et réchauffement global : vers la nécessité de prendre en compte la variabilité phénotypique inter-populationnelle

Les résultats du Chapitre V nous permettent : 1) de renforcer les observations faites dans les Chapitres III et IV, et 2) de généraliser nos résultats à l'échelle d'un écosystème naturel. La mesure des variations phénotypiques au niveau individuel et de leurs effets sur les communautés et les écosystèmes ouvre des perspectives pour expliquer la variabilité du processus de décomposition des litières au sein d'un site au cours du temps et entre sites ou populations.

Dans le Chapitre VI, nous avons voulu savoir si des différences phénotypiques inter-populationnelles le long d'un gradient latitudinal, chez des larves d'odonates de *C. boltonii* pouvaient contrôler les cascades trophiques dans un contexte de réchauffement global. Plus précisément, nous avons formulé l'hypothèse que des populations de prédateurs localement adaptées à différents régimes thermiques répondraient de manière différente à une augmentation de la température, et modèleraient de ce fait l'effet du réchauffement sur la décomposition des litières à travers les interactions trophiques avec les proies.

Premièrement, les résultats de cette expérience en milieu semi-contrôlé (rivières artificielles) suggèrent que des individus issus de populations différentes possèdent des réponses métaboliques différentes face à une augmentation de la température. En effet, plus la population provenait d'une latitude élevée, plus l'optimum de température (T_{opt}) du taux métabolique de la population était faible et son énergie d'activation (Ea) élevée, c'est-à-dire que la sensibilité du taux métabolique des individus était forte. Ces variations de réponse du taux métabolique face à la température ont déjà été décrites dans la littérature (Gaitan-Espitia et al. 2014 ; Moffett et al. 2018) et pourraient être le signe d'une adaptation locale des populations au contexte thermique. Ces différences d'adaptation locale des populations de prédateurs à la température se sont probablement répercutées sur le fonctionnement de l'écosystème à travers leur effet sur

les proies, puisque nous avons observé que la population de prédateur en interaction avec la température expliquait significativement les variations de biomasse du périphyton et du taux de décomposition des litières. Notre étude tend donc à démontrer l'intérêt de mesurer les caractères des populations, et non ceux des espèces, si l'on veut prédire l'influence d'un changement environnemental sur le fonctionnement d'un écosystème à travers l'étude d'une espèce fondatrice (Fryxell and Palkovacs 2017).

Une analyse de variance nous a indiqué que, si l'effet de la température et de l'ajout du prédateur est fort sur les proies, l'effet de la population et de son interaction avec la température restait non négligeable. Concernant les variables "écosystémiques", l'effet de l'ajout du prédateur était nul, et en comparaison, l'effet de la population et de son interaction avec une augmentation de la température a été le plus marqué. Tout comme dans le Chapitre V, ces résultats suggèrent que les effets non-trophiques ont été importants pour expliquer 1) l'absence de cascade trophique moyenne, et 2) la variabilité des cascades trophiques entre populations et en fonction de la température. Premièrement, l'effet de l'ajout du prédateur était fort sur les variables caractérisant la réponse des proies, mais cet effet ne s'est pas transmis à l'échelle de l'écosystème, ce qui sous-entend que les effets trophiques induits par le prédateur sur les proies (réduction de l'abondance des proies) ont été compensés. En l'occurrence, nous avons observé une abondance de proies environ 16% supérieure dans les habitats non couverts (proies visibles) lorsque les prédateurs étaient absents des canaux artificiels, en comparaison avec l'abondance de proies observée dans les mêmes habitats en présence de prédateurs. En parallèle, l'abondance des proies dans les paquets de litière n'a pas changé entre les canaux possédant ou non des prédateurs. Ceci signifie que l'effet négatif de la réduction du nombre total de proies induit par la consommation des proies par les prédateurs a été compensé par un changement dans l'habitat utilisé par les proies, c'est-à-dire un nombre relatif de proies plus élevé dans les paquets de litières que dans des habitats non couverts, où le risque de prédation est le plus élevé (Jabiol et al. 2014 ; Sitvarin et al. 2016). Il est donc probable que la variabilité des cascades trophiques issue de l'identité de la population en interaction avec la température ait été régulée par des effets non-trophiques à travers des changements de comportement ou d'utilisation de l'habitat chez les proies.

Nous avons choisi de porter notre interprétation des résultats sur le partitionnement de la variance plutôt que sur des tests d'hypothèses car notre étude est basée sur une pseudo-

réplication temporelle. Notre plan d'expérience était en effet contraint par des limitations d'ordre logistique. De ce fait, de nouvelles études devront tester à nouveau l'hypothèse de médiation des effets du réchauffement thermique sur le fonctionnement des écosystèmes par l'adaptation locale des populations. Idéalement, ces études devront tenir compte des effets non-trophiques, afin de pouvoir approfondir la compréhension des mécanismes sous-jacents à la divergence des réponses aux échelles de la communauté et de l'écosystème.

VII.2 Synthèse des résultats et perspectives de recherche

A travers l'étude des liens entre les traits phénotypiques et la variabilité du taux de consommation de ressources entre individus détritivores, et de l'influence de la variabilité phénotypique au sein et entre populations d'un prédateur invertébré sur la décomposition des litières, ce travail de thèse permet d'affirmer que : 1) la variabilité intraspécifique du taux de consommation est répétable dans le temps et n'est pas négligeable au regard des différences entre espèces, que l'on se trouve en milieu terrestre ou aquatique ; 2) l'on peut identifier les déterminants phénotypiques de cette variabilité ; 3) ces deux découvertes sont applicables à des organismes occupant deux niveaux trophiques différents : détritivores *versus* prédateurs, et sont réalistes dans un contexte naturel ; et 4) la variabilité intraspécifique de traits entre populations peut interagir avec l'environnement pour déterminer la relation phénotype – écosystème.

Nous avons synthétisé les principaux résultats obtenus durant ce travail de thèse dans un schéma illustrant les connexions entre les différents compartiments d'un écosystème, en s'inscrivant dans le cadre des dynamiques éco-évolutives (**Figure VII.1**). Même si plusieurs liens mécanistes ont été envisagés ou démontrés lors des expériences menées dans ce travail de thèse, la plupart des hypothèses mentionnées méritent encore des efforts de recherche et/ou doivent être validées par d'autres expériences similaires (**Figure VII.1**).

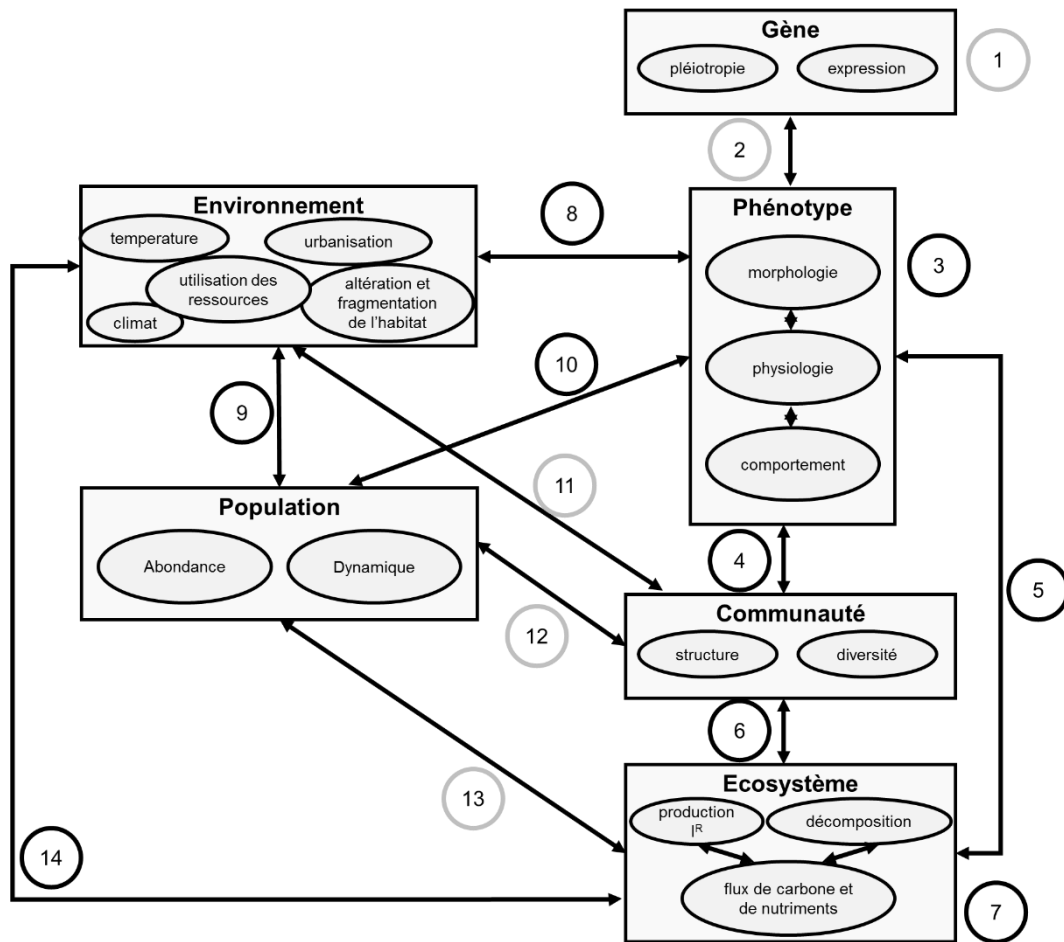


Figure VII.1. Schéma des liens abordés de manière conceptuelle et empirique (numérotés par des cercles noirs) entre le phénotype des individus et les compartiments adjacents de l'écosystème. Les liens qui n'ont pas été développés sont numérotés par des cercles gris. Le lien numéro (1) désigne l'étude de l'intégration des gènes ou sein du génome et leur expression. Les gènes peuvent contrôler l'expression de plusieurs traits phénotypiques (pléiotropie), et comprendre leur intégration peu permettre de mieux cibler des gènes d'intérêt, qui contrôlent l'expression de phénotypes importants d'un point de vue de l'écosystème ; (2) Liens de corrélations entre l'expression d'un gène ou l'occurrence de loci et les traits phénotypiques ; (3) Etude de l'intégration des traits phénotypiques (Chapitre IV) ; (4) Liens entre les traits phénotypiques et la communauté (Chapitre V) ; (5) Liens entre traits phénotypiques et l'écosystème (Chapitre V et VI) ; (6) Liens entre les communautés et l'écosystème (Chapitre V et VI) ; (7) Intégration des processus écosystémiques (Chapitre V et VI) ; (8) Liens entre le phénotype et l'environnement (Chapitre VI et Annexe 2 et 3) ; (9) Liens entre l'environnement et la population (Annexe 2) ; (10) Liens entre la population et le phénotype (Annexe 2) ; (11) étude de l'effet direct de l'environnement sur la communauté ; (12) Liens entre la structure ou la taille des populations et la communauté et (13) l'écosystème. Par exemple, l'effet d'un prédateur sur les communautés et le fonctionnement d'un écosystème est dépendant de la structure en taille et de l'abondance de la population de prédateurs (Rudolf et Rasmussen 2013a ; 2013b) ; (14) Liens entre l'environnement et le fonctionnement de l'écosystème (Chapitre VI).

VII.2.1 Intégration du phénotype, entre le gène et l'écosystème

Les dynamiques éco-évolutives (Hendry 2016) et la génétique des communautés (Whitham et al. 2003, 2006) sont des cadres conceptuels apparentés qui proposent d'intégrer plusieurs niveaux d'organisation pour comprendre les liens entre les processus évolutifs et la dynamique des systèmes bio-écologiques de niveau supérieur (p. ex. écosystèmes ; Bailey et al. 2009). Dans ce contexte, le phénotype des individus est à l'interface entre les gènes et la dynamique des populations étudiées, et leurs interactions avec les communautés et l'écosystème (**Figure VII.1**). Ce cadre hiérarchique supposant des liens entre les niveaux inférieurs (p. ex. gènes) et supérieurs (p. ex. écosystème) de l'organisation du vivant est une partie intégrante de l'écologie (Bailey et al. 2009). Pourtant, une telle conceptualisation reste peu appliquée au sein des niveaux d'organisation eux-mêmes, par exemple au sein du niveau phénotypique. Ce travail est néanmoins essentiel puisque, les traits phénotypiques sont très fortement corrélés entre eux dans le monde animal et notamment chez les invertébrés, où les traits morphologiques sont en moyenne corrélés avec un coefficient de corrélation de 0,7 (Conner et al. 2014). L'étude de l'intégration des traits phénotypiques vise le plus souvent à expliquer la *fitness* des organismes (Arnold 1983) ou l'influence de l'évolution sur l'intégration des traits (Murren 2012 ; Armbruster et al. 2014 ; Conner et al. 2014). Cependant, mieux comprendre comment les traits phénotypiques, qui caractérisent les fonctions d'un individu, sont intégrés entre eux (c'est-à-dire la nature et l'intensité des corrélations entre traits), au sein et entre modules de traits (c'est-à-dire un ensemble de traits corrélés et impliqués dans une même fonction), est un prérequis important afin de comprendre l'existence et le mode d'action des espèces fondatrices dans les écosystèmes (Murren 2012 ; Armbruster et al. 2014 ; Rota et al. 2018).

Si les modules de traits sont reliés entre eux par des liens de covariation et des liens de cause à effet, c'est-à-dire qu'il existe une hiérarchie dans la chaîne de liens fonctionnels entre modules de traits, il est nécessaire de comprendre et d'intégrer cette hiérarchie dans des modèles appropriés (Shiple 2004). Les modèles d'équations structurelles (SEM) sont à ce titre des outils extrêmement puissants pour ce genre d'analyse, puisque cette méthode statistique peut prendre en compte à la fois les covariations et les corrélations entre traits au sein de, et entre modules (Murren 2012). Proposer puis tester une(des) hiérarchie(s) supposée(s) entre modules de traits phénotypiques par sélection de modèles SEM (Rota et al. 2018), permettrait par exemple de mesurer et de comprendre la réponse du phénotype aux changements de l'environnement, et de

l'effet de changements phénotypiques sur le fonctionnement d'un écosystème (Petchey et Gaston 2006 ; Pey et al. 2014 ; Moretti et al. 2017).

Dans le Chapitre IV, nous proposons une intégration fonctionnelle des traits phénotypiques, avec des traits distaux (p. ex. le sexe ou la masse) influençant des traits proximaux (p. ex. les traits énergétiques et comportementaux) par rapport au trait fonctionnel d'intérêt (la consommation de ressources ; Rota et al. 2018). Un article de méta-analyse permet de formuler des prédictions reposant sur l'héritabilité des traits (Mousseau et Roff 1987) quant à l'importance des traits phénotypiques pour expliquer l'effet d'un animal consommant sa ressource. En effet, ces auteurs démontrent que tous les types de traits (morphologique, physiologique, comportemental et d'histoire de vie) n'ont pas la même héritabilité. Les types de traits peuvent être classés des plus héritableux aux moins héritableux (morphologique > physiologique > comportemental > histoire de vie). Si l'on replace ce résultat dans la hiérarchie du gène à l'écosystème (Bailey et al. 2009), on peut proposer que les traits morphologiques, les plus héritableux, soit les plus proches des gènes, sont par opposition les plus éloignés de la *fitness* des organismes et du compartiment de l'écosystème. Au contraire, les traits comportementaux et d'histoire de vie, les moins héritableux, soit les plus éloignés de l'influence des gènes, pourraient être les plus proches de la *fitness* des organismes et du compartiment de l'écosystème (Mousseau et Roff 1987). Les traits comportementaux et d'histoire de vie, en étant plus proches des performances écologiques et donc de la *fitness*, sont supposés influencer d'avantage les dynamiques des populations, mais aussi le fonctionnement de l'écosystème (Arnold 1983 ; Mousseau et Roff 1987 ; Careau et Garland 2012). Cependant, cette relation implicite entre héritabilité et pertinence écologique des traits reste difficile à tester. D'autres investigations menées dans le cadre de travail des dynamiques éco-évolutives seraient nécessaires de sorte à valider ou réfuter celle-ci (**Figure VII. 2**).

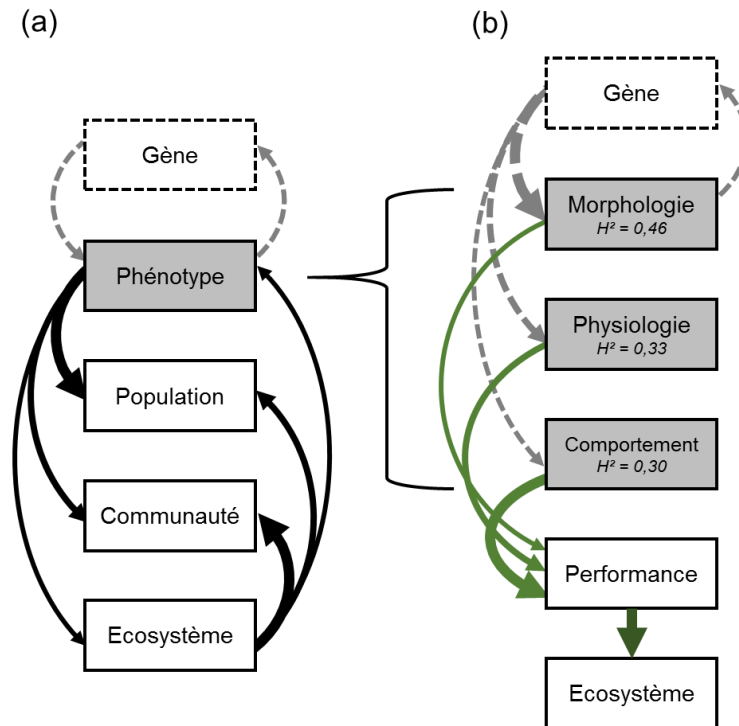


Figure VII.2. (a) Schéma conceptuel définissant le cadre de travail des dynamiques éco-évolutives (adapté d'après Hendry 2016), comme présenté en Introduction (Figure I.3). (b) Perspectives quant à l'intégration des traits phénotypiques selon les trois grands types de traits (morphologie, physiologie et comportement), qui diffèrent d'un point de vue de leur héritabilité, notée H^2 (Mousseau et Roff 1987). La taille des flèches est proportionnelle à l'intensité d'un effet connu [(a), flèches noires : voir Bailey 2009 ; (b), flèches grises segmentées : voir Mousseau et Roff 1987) ou hypothétique [(c) flèches vertes].

Une démarche intéressante pour intégrer plusieurs niveaux d'organisation serait d'établir les liens entre les gènes et une matrice de traits phénotypiques de nature morphologique, physiologique et comportementale avec des méthodes comme les QTL (*Quantitative Trait Loci* ; Cooper et al. 2011 ; Murren 2012). Cette première étape permettrait de classer les traits phénotypiques en fonction de leurs liens de proximité avec les gènes, c'est-à-dire en fonction de la force des corrélations entre les gènes ou leur expression et les traits phénotypiques (Cooper et al. 2011). Une seconde étape consisterait à apparier les traits à des modules de traits fonctionnels sur la base de la littérature ou des connaissances d'experts, ou bien encore grâce à des méthodes de classification multivariée (Murren 2012). Les modules identifiés *a priori* ou *a posteriori* aux échelles génétique, phénotypique et écosystémique peuvent ensuite faire l'objet de tests d'hypothèses concernant leurs liens de covariation et/ou de cause à effets. On peut imaginer tester plusieurs modèles SEM visant à prédire les associations entre des modules génétiques, des modules de traits morphologiques participant à la fonction d'un appareil trophique (Cooper et al. 2011) et à la fonction de locomotion (Garland et Losos 1994 ; Zhao et

al. 2014), des modules de traits physiologiques impliqués dans et/ou décrivant l'excrétion des nutriments (Vanni 2002 ; Vanni et McIntyre 2016), les rapports stoïchiométriques des individus (Elser et al. 2000), leur métabolisme oxydatif (Biro et Stamps 2008), des modules de traits décrivant des syndromes comportementaux (Sih et al. 2004), et des modules à l'échelle de la communauté et de l'écosystème (El-Sabaawi, Marshall et al. 2015 ; El-Sabaawi et al. 2015). Modéliser ces liens avec des modèles SEM permettrait de prédire les conséquences non seulement d'un changement environnemental sur la génétique des individus induisant des traits phénotypiques inter-corrélés (p. ex. à cause de la pléiotropie), mais également les conséquences de ces changements génétiques et phénotypiques sur le fonctionnement de l'écosystème (Hendry 2016).

VII.2.2 Mieux comprendre l'amplitude et la variabilité des cascades trophiques des systèmes détritiques

Les interactions non trophiques issues de la présence du prédateur, en altérant le phénotype des proies, l'habitat ou le recyclage des nutriments, contribuent en grande partie à l'amplitude d'une cascade trophique (Schmitz 2008 ; Hawlena et Schmitz 2010 ; Hawlena et al. 2012 ; Jabiol et al. 2014 ; Lagrue et al. 2015 ; Sitvarin et al. 2016). Cependant, il reste difficile de savoir si l'absence ou l'irrégularité (effet négatif puis positif) récurrente des cascades trophiques dans les systèmes détritiques aquatiques et terrestres (Chapitre V ; Sitvarin et al. 2016) sont la conséquence des mécanismes trophiques et non-trophiques dont les effets s'opposeraient (Sitvarin et al. 2016). Cette complexité de réponse peut être due à la structure en 3-dimensions de l'habitat « litière » qui sert aussi de ressource pour les proies (Richardson 1992 ; Jabiol et al. 2014) mais aussi à la structure éminemment réticulée (cf. en forme de toile) des réseaux trophiques détritiques (Sackett et al. 2010).

Dans les habitats peu structurés en 2-dimensions comme à la surface des biofilms autotrophes de cours d'eau, où la ressource (cf. biofilm) des proies (cf. invertébrés herbivores) n'est pas un habitat, l'action négative de la consommation des prédateurs sur la production primaire est renforcée par l'action négative du changement de comportement des proies en présence du prédateur (ralentissement du taux de consommation de ressource, ou fuite dans des habitats où la ressource n'est plus disponible ; Peckarsky et Lamberti 2017). Les effets trophiques et non-trophiques pourraient ne pas avoir la même direction dans les milieux détritiques (Sitvarin et al. 2016). L'hypothèse sous-jacente tient en ce que l'effet négatif du prédateur sur la

décomposition des litières, inhérent aux interactions purement trophiques, pourrait être compensée par l'effet positif de certaines interactions non-trophiques (Jabiol et al. 2014 ; Majdi et al. 2014). En outre, la forte connectance et le généralisme au sein des réseaux trophiques détritiques créent des conditions favorables à l'absence ou à l'imprédictibilité des cascades trophiques (Sackett et al. 2010).

Améliorer notre capacité à comprendre la dynamique trophique au sein des systèmes détritiques passe par un travail d'exploration des mécanismes, en parallèle d'une étude approfondie des déterminants phénotypiques de la force des interactions. Nous pensons aussi qu'un changement de perspective dans l'étude des facteurs biotiques altérant le fonctionnement des écosystèmes est essentiel, en passant d'une vision basée sur la tendance centrale des observations, vers une vue d'ensemble qui inclut la (co)variance. Il pourrait être intéressant de réaliser des expériences en milieu naturel, afin de quantifier la force et la direction des effets de facteurs rendus indépendants, tels que la qualité nutritive de la ressource, sa propriété structurante, les traits phénotypiques du prédateur, et le type d'interaction (trophique et non-trophique) sur les cascades trophiques. Ce travail devrait également être mené en modulant la structure du réseau trophique (p. ex. connectance et niveau de généralisme). Les déterminants phénotypiques de la cascade trophique devraient être aussi examinés sous l'angle des proies, via l'étude des traits morphologiques, métaboliques, et comportementaux, en tant que marqueurs des stratégies anti-prédateurs.

VII.2.3 Vers des études intégrant la variabilité phénotypique dans le temps et l'espace

Le schéma conceptuel proposé dans cette discussion (**Figure VII.1**) vise à stimuler l'intégration des différents niveaux d'organisation du vivant dans les recherches en Ecologie. Cette intégration est nécessaire si l'on veut prédire de manière conjointe l'évolution des traits phénotypiques des organismes sous l'effet des changements environnementaux, imposés ou non par les activités humaines, et la dynamique des populations, l'assemblage des communautés et le fonctionnement de l'écosystème et de la biosphère. Par exemple, même si nous avons observé des liens entre les facteurs environnementaux et les traits phénotypiques (Annexe 2, Chapitre VI, et Annexe 3), nous n'avons pas considéré les liens potentiels entre les traits phénotypiques et la démographie des populations (Hendry 2016). Pourtant, la distribution des traits phénotypiques peut induire des changements dans la dynamique de la population, ce qui affecterait l'écosystème (Rudolf et Rasmussen 2013a ; 2013b). Dans un monde dynamique dans le temps et dans l'espace, il apparaît nécessaire d'intégrer les niveaux d'organisation du gène à l'écosystème. Cette approche holistique permettrait de prédire les conséquences d'un changement de variabilité phénotypique et/ou génétique due aux facteurs environnementaux sur la dynamique du fonctionnement d'un écosystème.

Annexe 1

Tableau A1.1. Synthèse des 41 études portant sur les liens entre traits phénotypiques et interactions trophiques. "Niveau*" : Niveau d'organisation. "Nature *" : Nature de l'interaction.

Système	Niveau*	Interaction trophique	Nature *	Niveau trophique de variation des traits	Type de traits	Conclusion(s)	Type d'étude	Réf.
ns	ns	prédateur-proie	quantitatif	consommateur et ressource	morphologique physiologique comportemental	Incorporer la variabilité des traits des prédateurs, et non seulement des proies, dans l'étude des interactions prédateurs-proies	conceptuel	Abrams, 2007
ns	individu	prédateur-proie	qualitatif quantitatif	consommateur et ressource	comportemental	Nécessité de connaître quels traits phénotypiques expliquent le choix des proies consommées par un prédateur	théorique	Abrams, 1999
ns	individu	prédateur-proie	qualitatif quantitatif	consommateur et ressource	comportemental	Le choix comportemental des ressources par les consommateurs est une des conditions pour qu'un système prédateur-proie-ressource persiste	théorique	Schmitz et Booth, 1997
ns	individu	ns	quantitatif	consommateur	morphologique physiologique comportemental	1) La consommation de ressources permettrait de prédire l'effet d'un organisme sur l'écosystème. 2) Les traits des consommateurs permettraient d'expliquer la nature et la force des interactions trophiques	conceptuel et théorique	Raubenheimer et al., 2009

terrestre et aquatique	individu	prédateur-proie-ressource	qualitatif et quantitatif	ressource	physiologique et comportemental	les changements physiologiques et comportementaux des proies dus à la présence des prédateurs permettent d'expliquer les propriétés et le fonctionnement des écosystèmes	conceptuel	Schmitz et al., 2008a
terrestre et aquatique	individu	herbivore-plante	qualitatif et quantitatif	consommateur	physiologique et comportemental	Prendre en compte les variations physiologique et comportementale des herbivores pour prédire le fonctionnement de l'écosystème	conceptuel	Schmitz, 2008
ns	individu, population ou espèce	consommateur-ressource	quantitatif	consommateur et ressource	morphologique, physiologique, comportemental	Les auteurs mettent en évidence les associations entre traits phénotypiques et la force des interactions trophiques	conceptuel et théorique	Rossberg et al., 2010
aquatique	espèce	détritivore-litière	quantitatif	ressource	morphologique et comportemental	La présence d'une armure ou son absence chez deux espèces de détritivores explique leur comportement et leur taux de consommation de litière	expérimental	Lagrué et al., 2015
aquatique	individu	prédateur-proie	qualitatif et quantitatif	consommateur et ressource	morphologique	La taille du corps et la limitation des proies disponibles par la taille de la bouche du prédateur prédit la structure du réseau trophique	observationnel et théorique	Arim et al., 2010
aquatique	individu	herbivore-plante	qualitatif	consommateur et ressource	morphologique	La taille du corps prédit la taille maximale de la proie ingérée	expérimental	Burns, 1968

aquatique	espèce	détritivore-détritus	qualitatif	ressource	physiologique	La qualité nutritive de la litière prédit la proportion de litière consommée par une espèce de détritivore	expérimental	Irons et al., 1988
aquatique	espèce	détritivore-détritus	quantitatif	ressource	physiologique	La qualité nutritive de la litière prédit le taux de consommation et la croissance d'une espèce de détritivore	expérimental	Friberg et Jacobsen, 1999
aquatique	espèce	détritivore-détritus	quantitatif	ressource	physiologique	L'espèce de litière, mais non la qualité nutritive de la litière, prédit le taux de consommation et la croissance d'une espèce de détritivore	expérimental	Danger et al., 2013
aquatique	population	détritivore-détritus	quantitatif	ressource	morphologique et physiologique	Le climat influence la physico-chimie des litières au niveau intraspécifique, ce qui modifie le taux de consommation des litières (seulement pour l'aulne, et pas pour le chêne) par une espèce de détritivore	expérimental	Graça et poquet, 2014
aquatique	espèce	détritivore-détritus	quantitatif	ressource	morphologique	Différentes espèces de litières variant d'un point de vue morphologique (dureté) différent dans leur dynamique de colonisation par les hyphomycètes aquatiques, affectant le taux de consommation par une espèce de détritivore	expérimental	Foucreau et al., 2013

terrestre	individu	prédateur-proie	quantitatif	consommateur	morphologique	Deux morphotypes de coccinelles diffèrent dans leur taux de consommation de pucerons, leur croissance, longévité et leur taux de reproduction	expérimental	Soares et al., 2001
aquatique	individu	prédateur-proie	quantitatif	consommateur	morphologique et comportemental	Les réponses plastiques de traits morphologiques et comportementaux liées à l'exposition à de différents types de proies induisent un effet sur l'efficacité du prédateur à acquérir les proies	expérimental	Day et McPhail., 1996
terrestre	individu	herbivore-plante	quantitatif	consommateur	morphologique et comportemental	Les traits morphologiques (taille des organes) covarient avec le taux métabolique de souris, le taux de consommation de ressources, et la masse de la portée	expérimental	Speakman et al., 2004
aquatique	individu, population et espèce	prédateur-proie	qualitatif	consommateur et ressource	morphologique	Les traits morphologiques des poissons prédisent les types de proies consommées dans la communauté	observationnel et théorique	Nagelkerke et Rossberg., 2014
aquatique	individu	prédateur-proie	quantitatif	consommateur	morphologique	Les réponses plastiques de traits morphologiques liées à l'exposition à de différents types de proies induisent un effet sur l'efficacité du prédateur à acquérir les proies	expérimental	Parsons et Robinson, 2007

aquatique	espèce	herbivore- plante	qualitatif et quantitatif	ressource	morphologique et physiologique	La physico- chimie de différentes espèces de macroalgues ne prédit pas le choix de la ressource par l'herbivore, mais prédit en partie de manière négative son taux de consommation, suggérant une consommation compensée lorsque la qualité nutritive de la ressource est faible	expérimental	Cruz-Rivera et Hay, 2001
terrestre	espèce	herbivore- plante	quantitatif	consommateur	morphologique	La masse corporelle des herbivores corrèle avec les traits morphologiques et biomécaniques en liens avec l'acquisition de nourriture	méta- analytique	Shiple et al., 1994
aquatique	population , espèce	prédateur- proie	quantitatif	consommateur	morphologique	La masse corporelle des populations de poissons et un indice morphologique corrèle avec leur taux de consommation de proies	méta- analytique	Palomares and Pauly, 1989
aquatique	espèce	herbivore- plante	qualitatif	ressource	morphologique et physiologique	La morphologie des plantes (leur dureté), et non leur composition, prédit la préférence alimentaire d'un herbivore opportuniste	expérimental	Pennings et al., 1998

terrestre	espèce	herbivore- plante	qualitatif	ressource	morphologique, physiologique	Les traits d'histoire de vie, et dans une moindre mesure les traits morphologiques des plantes, non leur composition, prédisent leur susceptibilité à l'herbivorie	méta- analytique	Carmona et al., 2011
terrestre	individu et espèce	herbivore- plante	quantitatif	ressource	physiologique	L'âge des plantes (forme herbacée ou arborée) prédit le taux de consommation de plusieurs espèces de chenilles et leur croissance, bien que les traits phenotypiques causant cet effet ne soient pas connus	expérimental	Scriber et Feeny, 1979
terrestre	individu	herbivore- plante	quantitatif	consommateur	morphologique	Le taux de consommation d'herbes fourragères par un mammifère est héritable et covarie avec des traits morphologiques	méta- analytique	Arthur et al., 2001
aquatique	individu et espèce	herbivore- plante	quantitatif	consommateur	morphologique	La taille des individus (larves d'amphibiens) prédit le taux de consommation, qui prédit l'efficacité d'assimilation. Ces deux traits de performances prédisent le taux de croissance des individus. Ces liens de cause à effets sont dépendants des populations et des espèces d'amphibiens	expérimental	Richardson, 2002

terrestre	individu	herbivore- plante	quantitatif	ressource	physiologique	La résistance à l'herbivorie (composés métabolique secondaire) d'une espèce d'eucalyptus est contrôlée par la génétique et altère le taux de consommation par une espèce de mammifère	expérimental	O'reilly- Wasptra et al., 2004
terrestre	individu	prédateur- proie	quantitatif	consommateur	comportemental	La voracité de jeunes araignées aquatiques prédit positivement leur taux de consommation, leur taille adulte et leur fécondité. La voracité des individus covarie avec l'audace face à un prédateur et avec le cannibalisme précopulatoire	expérimental	Johnson et Sih, 2005
aquatique	individu	prédateur- proie	quantitatif	consommateur	comportemental	Les poissons les plus audacieux occupent le premier rang dans le banc et capturent la plus grande proportion de nourriture	expérimental	Ward et al., 2004
aquatique	individu	prédateur- proie	qualitatif	consommateur	physiologique et comportemental	Les individus possédant un taux métabolique élevé sont dominants et s'accaparent la nourriture face aux individus dominés	expérimental	McCarthy, 2001
aquatique	individu	prédateur- proie	qualitatif	consommateur	physiologique et comportemental	Les individus possédant un taux métabolique élevé sont dominants et s'accaparent la nourriture face aux individus dominés	expérimental	Metcalfe et al., 1995

aquatique	individu et espèce	prédateur-proie	quantitatif	consommateur et ressource	comportemental	Les variations inter-individuelles du comportement d'évitement chez les proies expliquent avec le mode de prédation du prédateur (à l'affut ou actif) la résultante de l'interaction proie-prédateur	expérimental	Belgrad et Griffen, 2016
terrestre	espèce	prédateur-proie	quantitatif	consommateur	comportemental	Le mode de chasse de différentes espèces de prédateurs affecte leur taux de consommation de proies et la réponse comportementale des proies	expérimental	Miller et al., 2014
terrestre	individu	prédateur-proie	qualitatif	consommateur et ressource	comportemental	La vitesse d'exploration des prédateurs en interaction avec le taux d'activité des proies prédit le nombre de proies capturées	expérimental	Sweeney et al., 2013
aquatique	individu	prédateur-proie	quantitatif	consommateur et ressource	morphologique et comportemental	Le comportement des proies et des prédateurs explique en interaction le temps de capture des proies, selon des liens de cause à effets. La taille des proies ne corrèle pas avec le temps de capture.	expérimental	McGhee et al., 2013
terrestre	individu	prédateur-proie	qualitatif	consommateur et ressource	morphologique et comportemental	L'audace des prédateurs en interaction avec l'audace des proies explique la survie de la proie	expérimental	DiRienzo et al., 2013

aquatique	individu	prédateur-proie	quantitatif	consommateur	morphologique et comportemental	Le type comportemental des prédateurs (niveaux d'activité) modifie la réponse fonctionnelle (intercept et pente) de l'interaction proie-prédateur en interaction avec la taille du prédateur	expérimental	Toscano et Griffen, 2014
aquatique et terrestre	espèce	prédateur-proie	quantitatif	consommateur et ressource	morphologique et comportemental	La taille des prédateurs et des proies prédit les réponses fonctionnelles et le taux de consommation des proies par les prédateurs	méta-analytique	Rall et al., 2012
terrestre	individu et espèce	herbivore-plante	quantitatif	consommateur	morphologique	La taille des herbivores prédit le taux de consommation de plantes aux niveaux interspécifiques et intraspécifiques, mais avec différents coefficients	méta-analytique	Maino et Kearney, 2015

Annexe 2

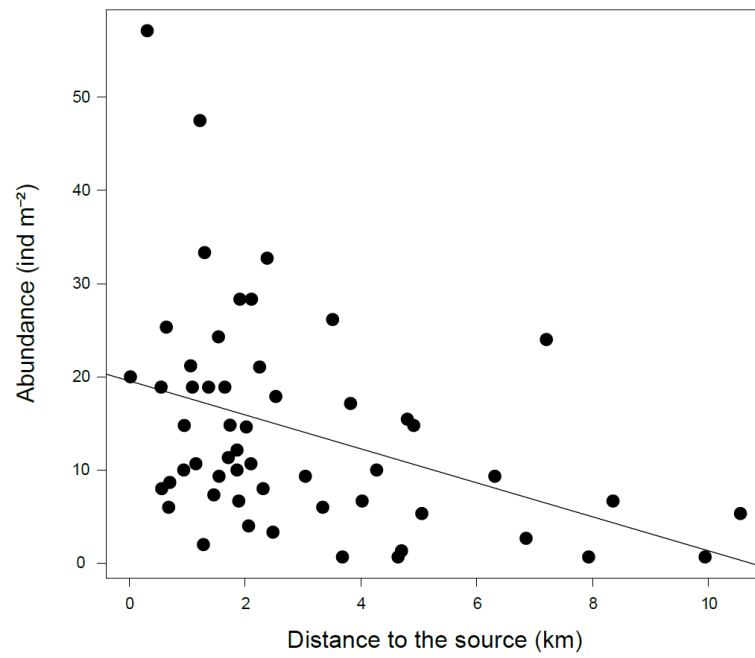


Figure A2.1. Significant relationship between the abundance (individuals m⁻² of eligible habitats: depositional areas composed of fine gravels, sand and/or leaf litter) of *Cordulegaster boltonii* and the distance from the source (km) where populations were sampled (n=51) in the Montagne Noire streams.

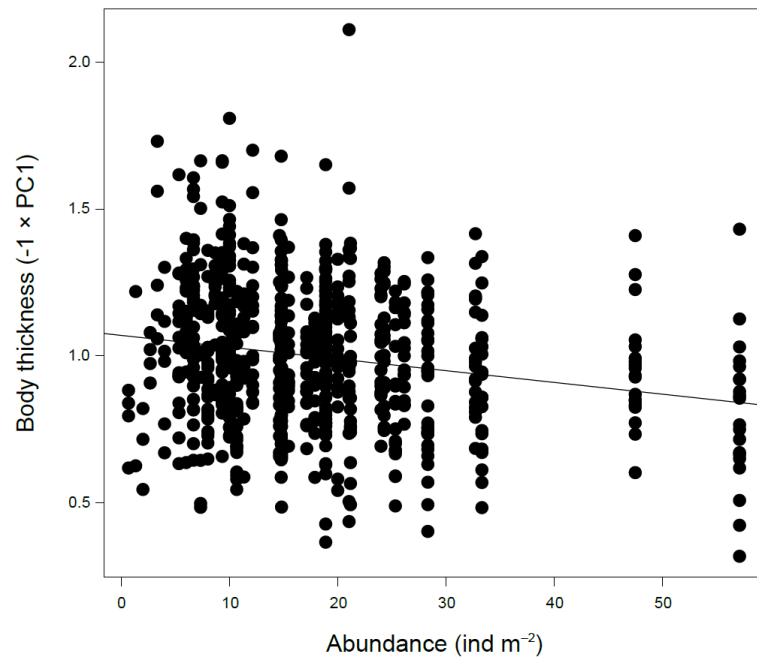


Figure A2.2. Significant relationship between body thickness of individual larvae of *Cordulegaster boltonii* and their population abundance (individuals m⁻² of eligible habitats: depositional areas composed of fine gravels, sand and/or leaf litter) in the Montagne Noire streams. Individuals are thinner in abundant populations, suggesting a self-thinning phenomenon (Jonsson 2017).

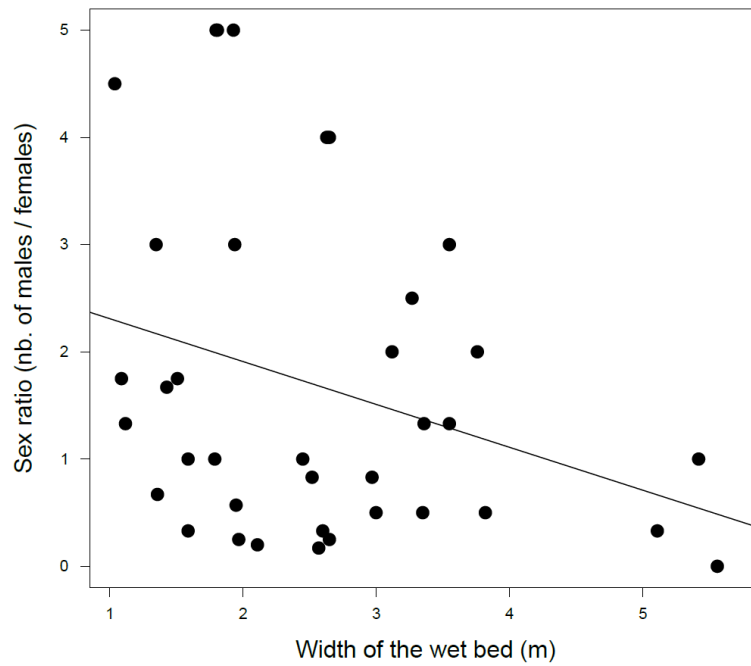


Figure A2.3. Significant relationship between the sex ratio of *Cordulegaster boltonii* populations and the width of the wet bed (m) in the Montagne Noire streams. Upstream populations consist of a majority of male individuals, and this bias toward males is reduced downstream.

Reference

Jonsson, T. 2017. Metabolic Theory Predicts Animal Self-Thinning. Edited by Audrey Dussutour. *Journal of Animal Ecology* 86 (3): 645–53. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12638>.

Annexe 3

Graphical examination of our data indicated that the temperature range covered only the exponential rising part of the temperature response curve for *Gammarus* metabolic rate. This provided the rationale for using a monotonic temperature dependence model such as defined by the Metabolic Theory of Ecology (MTE) to fit our data. The MTE (Brown et al. 2004) predicts that metabolic rate (I) scales with body mass (M) and temperature (T) as follows:

$$I = i_0 M^b e^{\frac{-E_a}{kT}} \quad (\text{eq. 1}),$$

where i_0 is a normalization constant, b is a scaling exponent for body mass, E_a is the activation energy (eV) of process rates (i.e. the slope of the thermal dependence), T is the temperature (K) and k is the Boltzmann's constant (8.10^{-5} eV.K⁻¹).

However, some authors have found that the mass scaling exponent (b) can vary linearly with temperature (Ohlberger et al. 2012) and following the same line of arguments, we also assumed that the temperature sensitivity of metabolic rate (E_a) depends on body mass. Therefore, we proposed an extension of the MTE equation to take into account the possibility that mass and temperature affect metabolic rate in a non-additive fashion:

$$I = i_0 M^{b+cT} e^{\frac{-E_a+dM}{kT}} \quad (\text{eq. 2}),$$

where c is the temperature dependence parameter of the mass scaling exponent (b) and d is the mass dependence parameter of activation energy for chemical reactions (E_a).

If parameter d is null (i.e. $d=0$), our equation only formulates that body mass effect change with temperature, as developed in Lindmark *et al.* (2018) (Equation 3a). If parameter c is null (i.e. $c=0$), our equation only formulates that temperature effect change with body mass (Equation 3b):

$$I = i_0 M^{b+cT} e^{\frac{-E_a}{kT}} \quad (\text{eq. 3a}),$$

$$I = i_0 M^b e^{\frac{-E_a+dM}{kT}} \quad (\text{eq. 3b}).$$

Moreover, if both parameters are null (i.e. $c=0$ and $d=0$), our equation corresponds the MTE formulation (Equation 1). If parameters c and d are significantly different from zero, our new extension of the MTE equation (i.e. Equation 2) would better describe the effects of mass and temperature on metabolic rate than the MTE model (i.e. Equation 1).

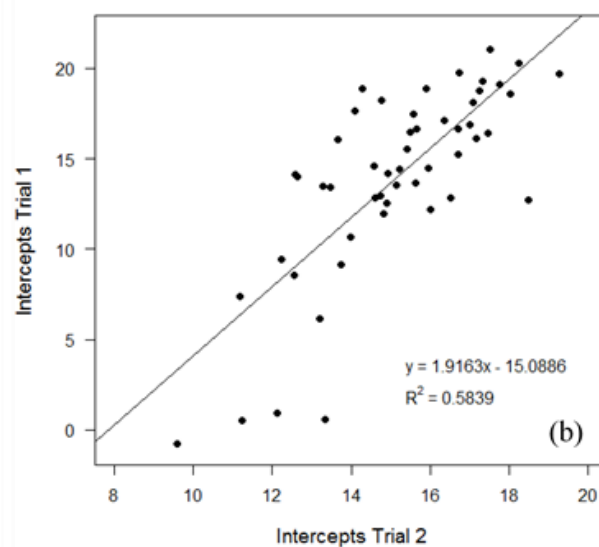
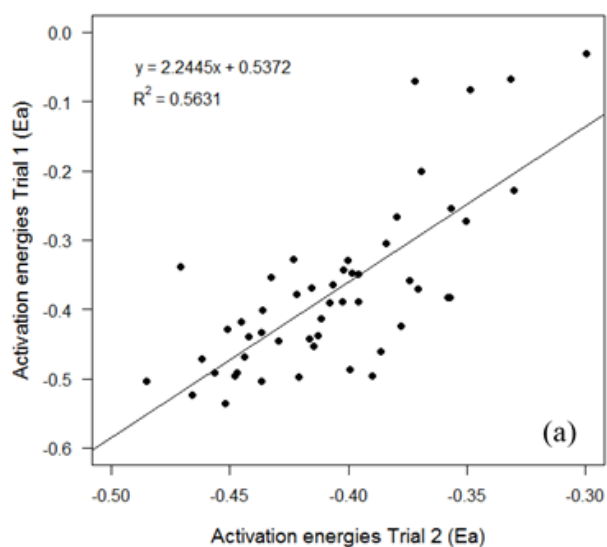


Figure A3.1. Regression plots of repeatability showing relationship between (a) activation energies from trial 1 and trial 2 (E_a), and between (b) intercepts from trial 1 and trial 2. Significance: (a) F-test (p -value < 0.001) and (b) F-test (p -value < 0.001).

Table A3.1. Equation parameters with related standard errors (SE) and significance (p-value) extracted from non-linear least-squared regression on the null model (Equation 1) and designed models (Equations 2, 3a and 3b). Parameters: normalization constant ($\ln(i_0)$), scaling exponent (b), activation energy (E_a) and interaction parameter (c). Akaike information criterions (AIC) were estimated for each models. The Δ AIC between our model (Equation 2) and the model of the MTE (Equation 1) is >5 , which contradicts the invariance between body mass and the temperature assumed by the MTE.

Parameters	Equation 1					Equation 2				
	Value	SE	t-value	p-value	AIC	Value	SE	t-value	p-value	AIC
$\ln(i_0)$	16.230	0.751	21.624	<0.001 ***		9.330	2.792	3.341	<0.01 **	
b	0.813	0.054	14.970	<0.001 ***		1.021	0.246	4.154	<0.001 ***	
E_a	-0.454	0.019	-24.466	<0.001 ***	-865.04	-0.282	0.070	-4.053	<0.001 ***	-870.81
c	-	-	-	-		0.016	0.007	2.370	<0.05 *	
d	-	-	-	-		-0.004	0.002	-2.257	<0.05 *	

Parameters	Equation 3a					Equation 3b				
	Value	SE	t-value	p-value	AIC	Value	SE	t-value	p-value	AIC
$\ln(i_0)$	9.819	2.736	3.589	<0.001 ***		15.629	0.812	19.242	<0.001 ***	
b	0.538	0.123	4.373	<0.001 ***		1.294	0.226	5.730	<0.001 ***	
E_a	-0.293	0.068	-4.292	<0.001 ***	-867.98	-0.440	0.020	-22.218	<0.001 ***	-868.11
c	0.016	0.007	2.405	<0.05 *		-	-	-	-	
d	-	-	-	-		-0.004	0.002	-2.219	<0.05 *	

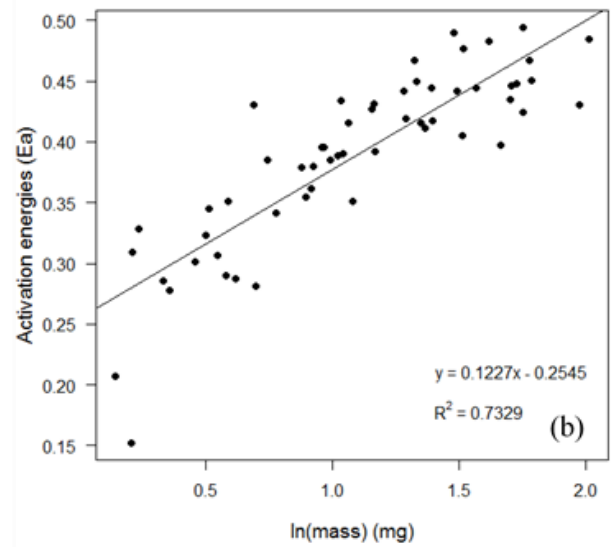
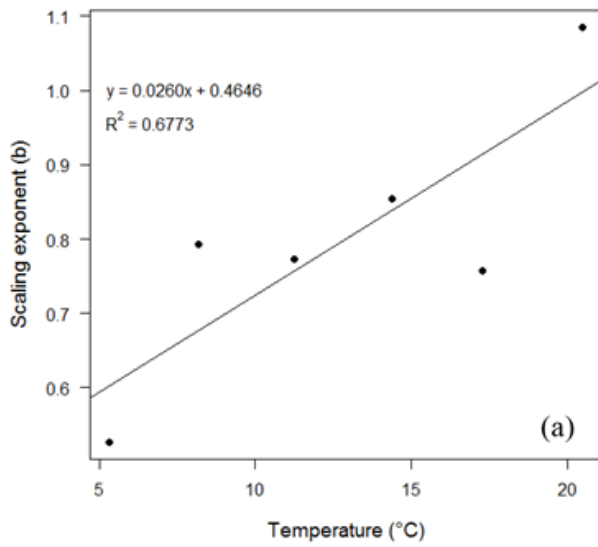


Figure A3.2. Regression plots showing the relationships between (a) the mass-scaling exponent (b) and temperature ($^{\circ}\text{C}$), and between (b) activation energies (eV) and body mass (mg). Significance: (a) F-test (p -value < 0.05) and (b) F-test (p -value < 0.001).

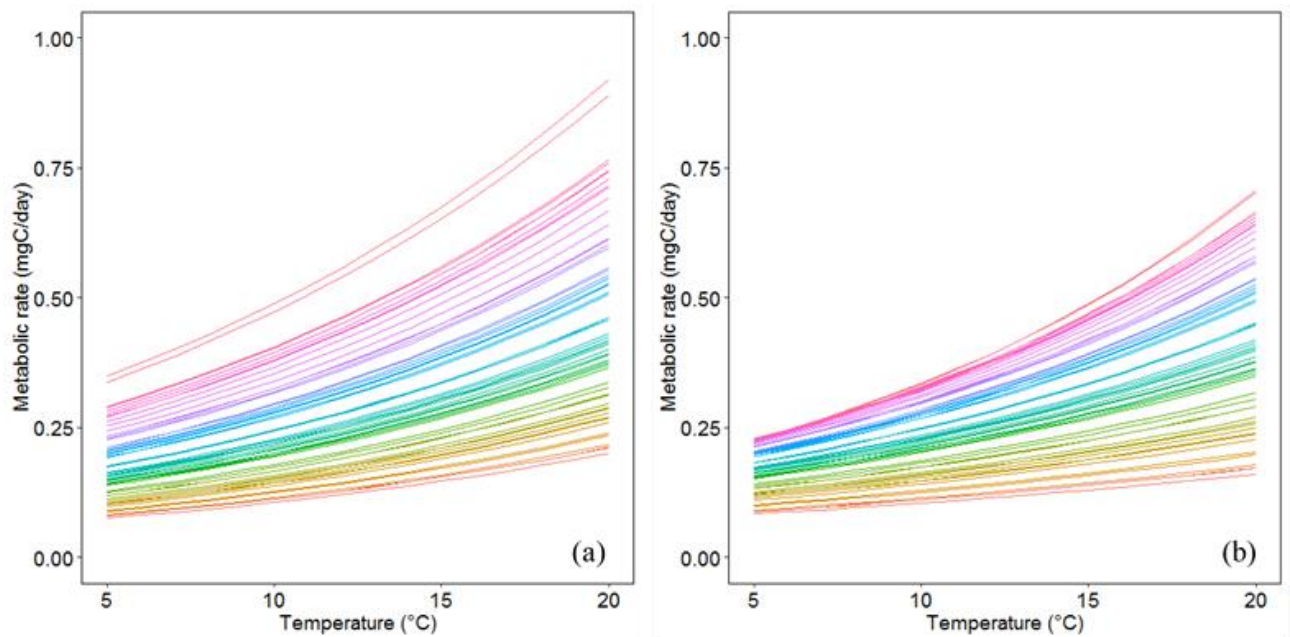


Figure A3.3. Predictions of individual metabolic rates (mgC/day) along the temperature gradient (5°C to 20°C) for the experimental population (n=51), without the interaction terms as in Equation 1 (a) or with the interaction terms as in Equation 2 (b). Color gradient indicates the mass range from small individuals (orange) to large individuals (purple).

References

- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology* 85 (7): 1771-1789.
- Lindmark, M., M. Huss, J. Ohlberger, A. Gårdmark. 2018. Temperature-dependent body size effects determine population responses to climate warming. *Ecology letters* 21 (2): 181–189.
- Ohlberger, J., T. Mehner, G. Staaks, and F. Holker. 2012. Intraspecific Temperature Dependence of the Scaling of Metabolic Rate with Body Mass in Fishes and its Ecological Implications. *Oikos* 121 (2): 245-251.

Annexe 4

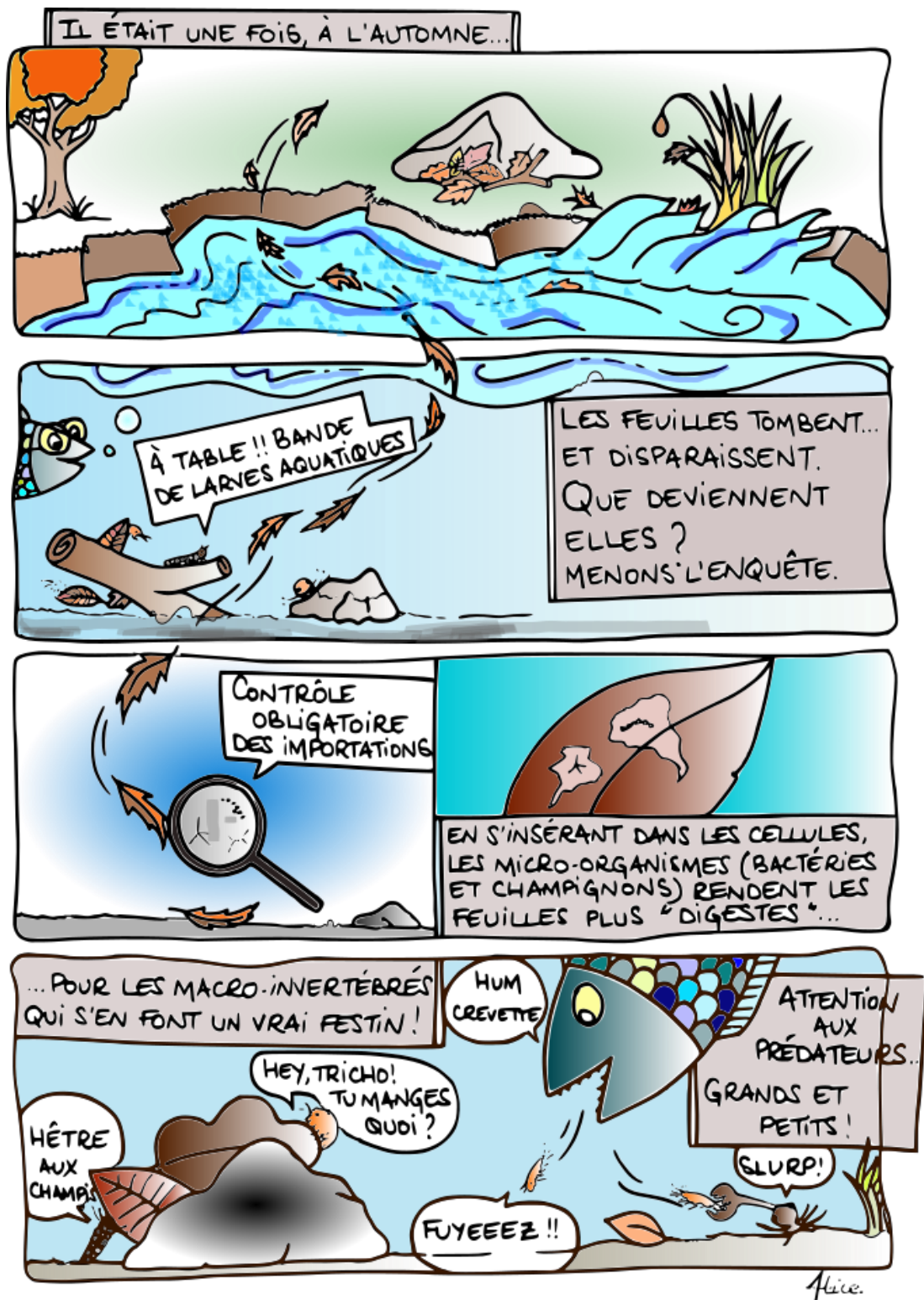


Figure A4.1. Comic strip telling a litter decomposition story in a river. Drawing: Alice Gossiaux; colorization: Thibaut Rota.

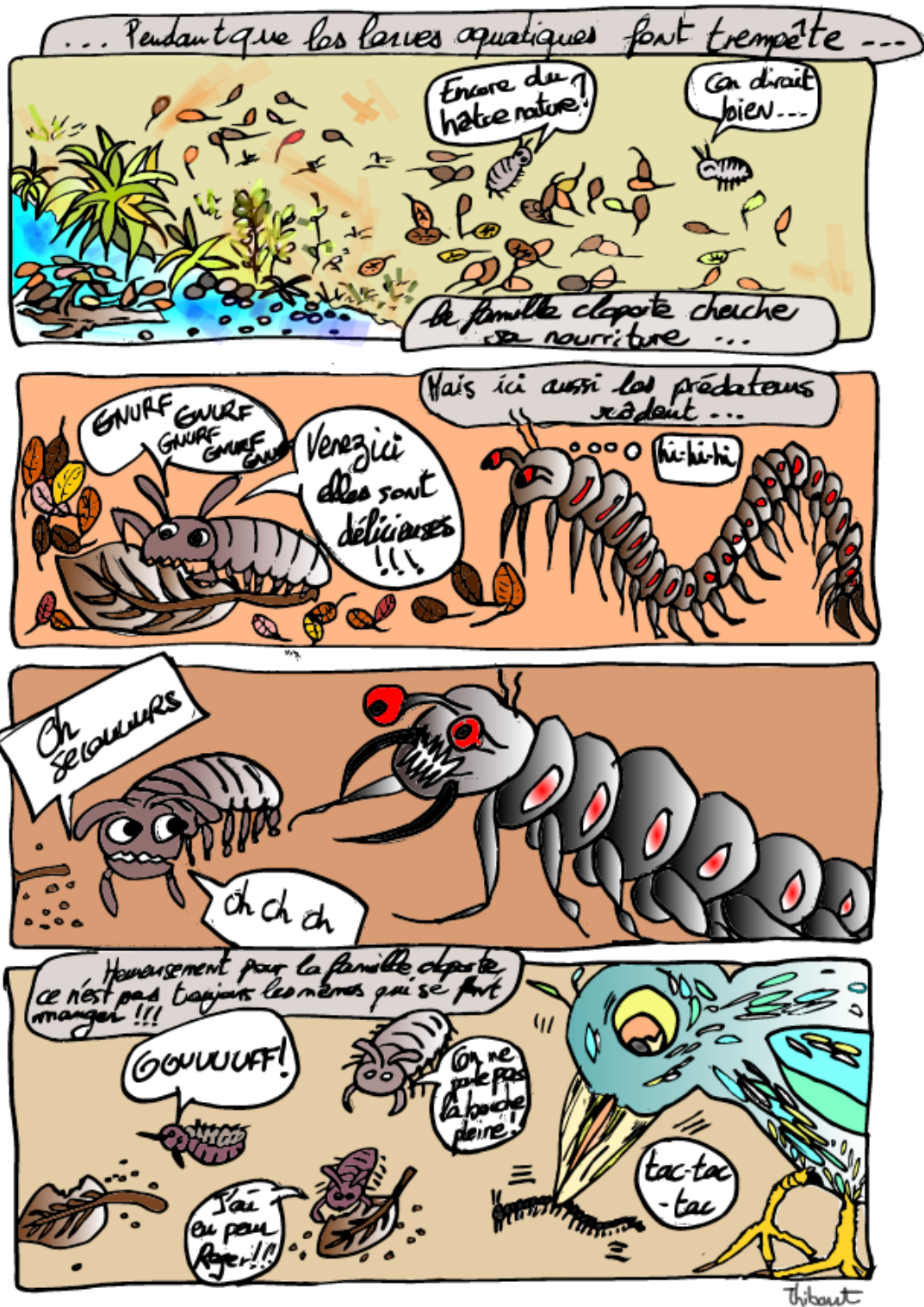


Figure A4.2. Comic strip telling a litter decomposition story on a riverbank. Drawing and colorization: Thibaut Rota.

Références

– A –

- Adler, F. R., and C. Drew Harvell. 1990. Inducible Defenses, Phenotypic Variability and Biotic Environments. *Trends in Ecology & Evolution* 5 (12): 407–10.
- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, R. Douzet, S. Aubert, and S. Lavorel. 2010. A Multi-Trait Approach Reveals the Structure and the Relative Importance of Intra- vs. Interspecific Variability in Plant Traits. *Functional Ecology* 24 (6): 1192–1201.
- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, A. Soudant, F. Boucher, P. Saccone, and S. Lavorel. 2010. Intraspecific Functional Variability: Extent, Structure and Sources of Variation. *Journal of Ecology* 98 (3): 604–13.
- Alberti, M. C. C., J. M. Marzluff, A. P. Hendry, E. P. Palkovacs, K. M. Gotanda, V. M. Hunt, T. M. Apgar, and Y. Zhou. 2017. Global Urban Signatures of Phenotypic Change in Animal and Plant Populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114 (34): 8951–56.
- Alp, M., J. Cucherousset, M. Buoro, and A. Lecerf. 2016. Phenological Response of a Key Ecosystem Function to Biological Invasion. Edited by Robert Sterner. *Ecology Letters* 19 (5): 519–27.
- Amarasekare, P., and C. Johnson. 2017. Evolution of Thermal Reaction Norms in Seasonally Varying Environments. *The American Naturalist* 189 (3): E31–45.
- Apol, M. E. F., R. S. Etienne, and H. Olf. 2008. Revisiting the Evolutionary Origin of Allometric Metabolic Scaling in Biology. *Functional Ecology* 22 (6): 1070–80.
- Araújo, M. S., P. R. Guimarães, R. Svanbäck, A. Pinheiro, P. Guimarães, S. F. dos Reis, and D. I. Bolnick. 2008. Network Analysis Reveals Contrasting Effects of Intraspecific Competition on Individual vs. Population Diets. *Ecology* 89 (7): 1981–93.
- Armbruster, W. S., C. Pelabon, G. H. Bolstad, and T. F. Hansen. 2014. Integrated Phenotypes: Understanding Trait Covariation in Plants and Animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369 (1649): 20130245–20130245.
- Arnold, S. J. 1983. Morphology, Performance and Fitness. *American Zoologist* 23 (2): 347–61.
- Arnqvist, G., and F. Johansson. 1998. Ontogenetic Reaction Norms of Predator-Induced Defensive Morphology in Dragonfly Larvae. *Ecology* 79 (6): 1847–58.

– B –

- Bailey, J. K., J. A. Schweitzer, F. U., J. Koricheva, C. J. LeRoy, M. D. Madritch, B. J. Rehill, et al. 2009. From Genes to Ecosystems: A Synthesis of the Effects of Plant Genetic Factors across Levels of Organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364 (1523): 1607–16.

- Baker, R. L., M. R. L. Forbes, and H. C. Proctor. 1992. Sexual Differences in Development and Behaviour of Larval *Ischnura Verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). *Canadian Journal of Zoology* 70 (6): 1161–65.
- Baldy, V., M. O. Gessner, and E. Chauvet. 1995. Bacteria, Fungi and the Breakdown of Leaf Litter in a Large River. *Oikos* 74 (1): 93.
- Bärlocher, F. 1992. *The Ecology of Aquatic Hyphomycetes*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. 225 p.
- Bassar, R. D., B. L. Bryan, M. C. Marshall, C. M. Pringle, D. N. Reznick, and J. Travis. 2017. Local Adaptation of Fish Consumers Alters Primary Production through Changes in Algal Community Composition and Diversity. *Oikos* 126 (4): 594–603.
- Becker, J., C. Ortmann, M. A. Wetzel, C. Winkelmann, and J. H. E. Koop. 2013. Mate Guarding in Relation to Seasonal Changes in the Energy Reserves of Two Freshwater Amphipods (*Gammarus Fossarum* and *G. Pulex*). *Freshwater Biology* 58 (2): 372–81.
- Belgrad, B. A., and B. D. Griffen. 2016. Predator–prey Interactions Mediated by Prey Personality and Predator Hunting Mode. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283 (1828): 20160408.
- Bell, A. M., S. J. Hankison, and K. L. Laskowski. 2009. The Repeatability of Behaviour: A Meta-Analysis. 2009.
- Berg, M. P., E. T. Kiers, G. Driessen, M. van der Heijden, B. W. Kooi, F. Kuenen, M. Liefting, H. A. Verhoef, and J. Ellers. 2010. Adapt or Disperse: Understanding Species Persistence in a Changing World. *Global Change Biology* 16 (2): 587–98.
- Biro, P. A., C. Beckmann, and J. A. Stamps. 2010. Small within-Day Increases in Temperature Affects Boldness and Alters Personality in Coral Reef Fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277 (1678): 71–77.
- Biro, P. A., and J. A. Stamps. 2008. Are Animal Personality Traits Linked to Life-History Productivity? *Trends in Ecology & Evolution* 23 (7): 361–68.
- Blanckenhorn, W. U. 2005. Behavioral Causes and Consequences of Sexual Size Dimorphism. *Ethology* 111 (11): 977–1016.
- Bo, T., S. Fenoglio, M. J. López-Rodríguez, and J. M. Tierno de Figueroa. 2011. Trophic Behaviour of the Dragonfly *Cordulegaster Boltonii* (Insecta: Odonata) in Small Creeks in NW Italy. *Entomologica Fennica*, 2011, 22 edition, sec. 22.
- Boag, P. T., and P. R. Grant. 1981. Intense Natural Selection in a Population of Darwin's Finches (Geospizinae) in the Galapagos. *Science* 214 (4516): 82–85.
- Bolnick, D. I. 2004. Can Intraspecific Competition Drive Disruptive Selection? an Experimental Test In Natural Populations of Sticklebacks. *Evolution* 58 (3): 608–18.

- Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araújo, R. Bürger, J. M. Levine, M. Novak, V. H.W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban, and D. A. Vasseur. 2011. Why Intraspecific Trait Variation Matters in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 26 (4): 183–92.
- Bolnick, D. I., and O. L. Lau. 2008. Predictable Patterns of Disruptive Selection in Stickleback in Postglacial Lakes. *The American Naturalist* 172 (1): 1–11.
- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Hulsey, and M. L. Forister. 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist* 161 (1): 1–28.
- Bondar, C. A., K. Bottriell, K. Zeron, and J. S Richardson. 2005. Does Trophic Position of the Omnivorous Signal Crayfish (*Pacifastacus Leniusculus*) in a Stream Food Web Vary with Life History Stage or Density? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62 (11): 2632–39.
- Bondar, C. A., and J. S. Richardson. 2009. Effects of Ontogenetic Stage and Density on the Ecological Role of the Signal Crayfish (*Pacifastacus Leniusculus*) in a Coastal Pacific Stream. *Journal of the North American Benthological Society* 28 (2): 294–304.
- Borer, E. T., E. W. Seabloom, J. B. Shurin, K. E. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. D. Cooper, and B. S. Halpern. 2005. What Determines The Strength of a Trophic Cascade? *Ecology* 86 (2): 528–37.
- Boyer, L., R. G. Pearson, M. O. Gessner, L. A. Barmuta, V. Ferreira, M. A. S. Graça, D. Dudgeon, et al. 2011. A Global Experiment Suggests Climate Warming Will Not Accelerate Litter Decomposition in Streams but Might Reduce Carbon Sequestration: Global Patterns of Decomposition in Streams. *Ecology Letters* 14 (3): 289–94.
- Bradford, M. A., B. Berg, D. S. Maynard, W. R. Wieder, and S. A. Wood. 2016. Understanding the Dominant Controls on Litter Decomposition. Edited by Will Cornwell. *Journal of Ecology* 104 (1): 229–38.
- Brose, U., T. Jonsson, E. L. Berlow, P. Warren, C. Banasek-Richter, L. Bersier, J. L. Blanchard, et al. 2006. Consumer–Resource Body-Size Relationships in Natural Food Webs.” *Ecology* 87 (10): 2411–17.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology* 85 (7): 1771–89.
- Bundschuh, M., J. P. Zubrod, and R. Schulz. 2011. The Functional and Physiological Status of *Gammarus fossarum* (Crustacea ; Amphipoda) Exposed to Secondary Treated Wastewater. *Environmental Pollution* 159 (1): 244–49.

– C –

- Campbell, I. C., and L. Fuchshuber. 1995. Polyphenols, Condensed Tannins, and Processing Rates of Tropical and Temperate Leaves in an Australian Stream. *Journal of the North American Benthological Society* 14 (1): 174–82.

- Careau, V., and T. Garland. 2012. Performance, Personality, and Energetics: Correlation, Causation, and Mechanism. *Physiological and Biochemical Zoology* 85 (6): 543–71.
- Careau, V., M. E. Gifford, and P. A. Biro. 2014. Individual (co)variation in Thermal Reaction Norms of Standard and Maximal Metabolic Rates in Wild-Caught Slimy Salamanders. Edited by Marek Konarzewski. *Functional Ecology* 28 (5): 1175–86.
- Careau, V., S. S. Killen, and N. B. Metcalfe. 2014. Adding Fuel to the ‘Fire of Life’: Energy Budgets across Levels of Variation in Ectotherms and Endotherms. B. Martin, C. K. Ghalambor and H. A. Woods. (Eds.), In *Integrative Organismal Biology*, John Wiley & Sons, 219–234. Hoboken, NJ, USA.
- Careau, V., M. M. Humphries, and D. Réale. 2008. Energy Metabolism and Animal Personality. *Oikos* 117 (5): 641–53.
- Carlson, S. M., T. P. Quinn, and A. P. Hendry. 2011. Eco-Evolutionary Dynamics in Pacific Salmon. *Heredity* 106 (3): 438–47.
- Carlson, S. M., and T. P. Quinn. 2007. Ten Years of Varying Lake level and selection on Size-at-maturity in Sockeye Salmon. *Ecology* 88 (10): 2620–29.
- Carlson, S. M., H. B. Rich, Jr., and T. P. Quinn. 2009. Does Variation in Selection Imposed by Bears Drive Divergence Among Populations in the Size and Shape of Sockeye Salmon? *Evolution* 63 (5): 1244–61.
- Cebrian, J. 1999. Patterns in the Fate of Production in Plant Communities. *The American Naturalist* 154 (4): 449–68.
- Colas, F., J. Baudoin, F. Gob, V. Tamisier, L. Valette, K. Kreutzenberger, D. Lambrigot, and E. Chauvet. 2017. Scale Dependency in the Hydromorphological Control of a Stream Ecosystem Functioning. *Water Research* 115 (May): 60–73.
- Conner, J. K., I. A. Cooper, R. J. La Rosa, S. G. Perez, and A. M. Royer. 2014. Patterns of Phenotypic Correlations among Morphological Traits across Plants and Animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 369 (1649): 20130246–20130246.
- Cooper, S. D., S. J. Walde, and B. L. Peckarsky. 1990. Prey Exchange Rates and the Impact of Predators on Prey Populations in Streams. *Ecology* 71 (4): 1503–14.
- Cooper, W. J., J. Wernle, K. Mann, and R. C. Albertson. 2011. Functional and Genetic Integration in the Skulls of Lake Malawi Cichlids. *Evolutionary Biology* 38 (3): 316–34.
- Cornwell, W. K., J. H. C. Cornelissen, K. Amatangelo, E. Dorrepaal, V. T. Eviner, O. Godoy, S. E. Hobbie, et al. 2008. Plant Species Traits Are the Predominant Control on Litter Decomposition Rates within Biomes Worldwide. *Ecology Letters* 11 (10): 1065–71.
- Cucherousset, J., A. Acou, S. Blanchet, J. R. Britton, W. R. C. Beaumont, and R. E. Gozlan. 2011. Fitness Consequences of Individual Specialisation in Resource Use and Trophic Morphology in European Eels. *Oecologia* 167 (1): 75–84.

Cuffney, T. F., J. B. Wallace, and G. J. Lughart. 1990. Experimental Evidence Quantifying the Role of Benthic Invertebrates in Organic Matter Dynamics of Headwater Streams. *Freshwater Biology* 23 (2): 281–99.

Cummins, K. W. 1974. Structure and Function of Stream Ecosystems. *BioScience* 24 (11): 631–41.

–D–

Dang, C. K., M. Schindler, E. Chauvet, and M. O. Gessner. 2009. Temperature Oscillation Coupled with Fungal Community Shifts Can Modulate Warming Effects on Litter Decomposition. *Ecology* 90 (1): 122–31.

Dangles, O. 2002. Functional Plasticity of Benthic Macroinvertebrates: Implications for Trophic Dynamics in Acid Streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59 (9): 1563–73.

Dangles, O., M. O. Gessner, F. Guerold, and E. Chauvet. 2004. Impacts of Stream Acidification on Litter Breakdown: Implications for Assessing Ecosystem Functioning. *Journal of Applied Ecology* 41 (2): 365–78.

Darwin, C., and A. Wallace. 1858. On the Tendency of Species to Form Varieties ; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology* 3 (9): 45–62.

Darwin, C. R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London. 502 p.

Daufresne, M., K. Lengfellner, and U. Sommer. 2009. Global Warming Benefits the Small in Aquatic Ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (31): 12788–93.

Daufresne, M., M. C. Roger, H. Capra, and N. Lamouroux. 2004. Long-Term Changes within the Invertebrate and Fish Communities of the Upper Rhone River: Effects of Climatic Factors. *Global Change Biology* 10 (1): 124–40.

Dawkins, Richard. 1982. *The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene*. 320 p.

Day, T., and J. D. McPhail. 1996. The Effect of Behavioural and Morphological Plasticity on Foraging Efficiency in the Threespine Stickleback (*Gasterosteus sp.*). *Oecologia* 108 (2): 380–88.

Dell, A. I., S. Pawar, and V. M. Savage. 2014. Temperature Dependence of Trophic Interactions Are Driven by Asymmetry of Species Responses and Foraging Strategy. Edited by Murray Humphries. *Journal of Animal Ecology* 83 (1): 70–84.

Des Roches, S., D. M. Post, N. E. Turley, J. K. Bailey, A. P. Hendry, M. T. Kinnison, J. A. Schweitzer, and E. P. Palkovacs. 2018. The Ecological Importance of Intraspecific Variation. *Nature Ecology & Evolution* 2 (1): 57–64.

- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak, and P. R. Martin. 2008. Impacts of Climate Warming on Terrestrial Ectotherms across Latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (18): 6668–72.
- DiRienzo, N., J. N. Pruitt, and A. V. Hedrick. 2013. The Combined Behavioural Tendencies of Predator and Prey Mediate the Outcome of Their Interaction. *Animal Behaviour* 86 (2): 317–22.
- Díaz, S., and M. Cabido. 2001. Vive La Différence: Plant Functional Diversity Matters to Ecosystem Processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (11): 646–55.
- Dowd, W. W., F. A. King, and M. W. Denny. 2015. Thermal Variation, Thermal Extremes and the Physiological Performance of Individuals. *Journal of Experimental Biology* 218 (12): 1956–67.
- Dudgeon, D., and J. S. Richardson. 1988. Dietary Variations of Predaceous Caddisfly Larvae (Trichoptera: Rhyacophilidae, Polycentropodidae and Arctopsychidae) from British Columbian Streams. *Hydrobiologia* 160 (1): 33–43.
- Duffy, J. E. 2002. Biodiversity and Ecosystem Function: The Consumer Connection. *Oikos* 99 (2): 201–19.
- . 2003. Biodiversity Loss, Trophic Skew and Ecosystem Functioning. *Ecology Letters* 6 (8): 680–87.
- Durance, I., and S. J. Ormerod. 2007. Climate Change Effects on Upland Stream Macroinvertebrates over a 25-Year Period. *Global Change Biology* 13 (5): 942–57.
- E –
- El-Sabaawi, R. W., R. D. Bassar, C. Rakowski, M. C. Marshall, B. L. Bryan, S. N. Thomas, C. Pringle, D. N. Reznick, and A. S. Flecker. 2015. Intraspecific Phenotypic Differences in Fish Affect Ecosystem Processes as Much as Bottom-up Factors. *Oikos* 124 (9): 1181–91.
- El-Sabaawi, R. W., M. C. Marshall, R. D. Bassar, A. López-Sepulcre, E. P. Palkovacs, and C. Dalton. 2015. Assessing the Effects of Guppy Life History Evolution on Nutrient Recycling: From Experiments to the Field. *Freshwater Biology* 60 (3): 590–601.
- Elser, J. J., R. W. Sterner, E. Gorokhova, W. F. Fagan, T. A. Markow, J. B. Cotner, J. F. Harrison, S. E. Hobbie, G. M. Odell, and L. W. Weider. 2000. Biological Stoichiometry from Genes to Ecosystems. *Ecology Letters* 3 (6): 540–50.
- Englund, G. 1997. Importance of Spatial Scale and Prey Movements in Predator Caging Experiments. *Ecology* 78 (8): 2316–25.
- Englund, G., G. Öhlund, C. L. Hein, and S. Diehl. 2011. Temperature Dependence of the Functional Response: Temperature Dependence of Consumption. *Ecology Letters* 14 (9): 914–21.

Evangelista, C., A. Boiché, A. Lecerf, and J. Cucherousset. 2014. Ecological opportunities and intraspecific competition alter trophic niche specialization in an opportunistic stream predator. *Journal of Animal Ecology* 85 (5): 1025–1034.

Evangelista, C., A. Lecerf, J. R. Britton, and J. Cucherousset. 2017. Resource Composition Mediates the Effects of Intraspecific Variability in Nutrient Recycling on Ecosystem Processes. *Oikos* 126 (10): 1439–50.

– F –

Felten, V., G. Tixier, F. Guérold, V. De Crespín De Billy, and O. Dangles. 2008. Quantification of Diet Variability in a Stream Amphipod: Implications for Ecosystem Functioning. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv Für Hydrobiologie* 170 (4): 303–13.

Ferreras-Romero, M., and P. S. Corbet. 1999. The Life Cycle of *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata: Cordulegastridae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia* 405: 39–48.

Follstad Shah, J. J., J. S. Kominoski, M. Ardón, W. K. Dodds, M. O. Gessner, N. A. Griffiths, C. P. Hawkins, et al. 2017. Global Synthesis of the Temperature Sensitivity of Leaf Litter Breakdown in Streams and Rivers. *Global Change Biology* 23 (8): 3064–75.

Friberg, N., and D. Jacobsen. 1999. Variation in Growth of the Detritivore-Shredder *Sericostoma personatum* (Trichoptera). *Freshwater Biology* 42 (4): 625–35.

Froufe, E., S. Ferreira, J.-P. Boudot, P. C. Alves, and D. J. Harris. 2014. Molecular phylogeny of the Western Palaearctic *Cordulegaster* taxa (Odonata: Anisoptera: Cordulegastridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 111: 49–57.

Fryxell, D. C., H. A. Arnett, T. M. Apgar, M. T. Kinnison, and E. P. Palkovacs. 2015. Sex Ratio Variation Shapes the Ecological Effects of a Globally Introduced Freshwater Fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282 (1817): 20151970. 2015.1970.

Fryxell, D. C., and E. P. Palkovacs. 2017. Warming Strengthens the Ecological Role of Intraspecific Variation in a Predator. *Copeia* 105 (3): 523–32.

Gaitan-Espitia, J. D., L. D. Bacigalupe, T. Opitz, N. A. Lagos, T. Timmermann, and M. A. Lardies. 2014. Geographic Variation in Thermal Physiological Performance of the Intertidal Crab *Petrolisthes violaceus* along a Latitudinal Gradient. *Journal of Experimental Biology* 217 (24): 4379–86.

– G –

Garland, T., and J. Losos. 1994. Ecological Morphology of Locomotor Performance in Squamate Reptiles. In *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*, University of Chicago Press.

Gessner, M. O., C. M. Swan, C. K. Dang, B. G. McKie, R. D. Bardgett, D. H. Wall, and S. Hättenschwiler. 2010. Diversity Meets Decomposition. *Trends in Ecology & Evolution* 25 (6): 372–80.

- Gessner, M. O., E. Chauvet, and M. Dobson. 1999. A Perspective on Leaf Litter Breakdown in Streams. *Oikos* 85 (2): 377.
- Gessner, M. O., V. Gulis, E. Chauvet, and K. Suberkropp. 2007. Fungal Decomposers of Plant Litter in Aquatic Ecosystems. In *Environmental and Microbial Relationships*, edited by C. Kubicek and I. Druzhinina, 4:301–24. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Gillooly, J. F. 2001. Effects of Size and Temperature on Metabolic Rate. *Science* 293 (5538): 2248–51.
- Glazier, D. S. 2005. Beyond the ‘3/4-Power Law’ : Variation in the Intra- and Interspecific Scaling of Metabolic Rate in Animals. *Biological Reviews* 80 (04): 611.
- Graça, M. A.S. 2001. The Role of Invertebrates on Leaf Litter Decomposition in Streams - a Review. *International Review of Hydrobiology* 86 (4-5): 383–93.
- Graça, M. A. S., and J. M. Poquet. 2014. Do Climate and Soil Influence Phenotypic Variability in Leaf Litter, Microbial Decomposition and Shredder Consumption? *Oecologia* 174 (3): 1021–32.

–H–

- Hairston, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin. 1960. Community Structure, Population Control, and Competition. *The American Naturalist* 94 (879): 421–25.
- Haller, B. C., and A. P. Hendry. 2014. Solving the Paradox of Stasis: Squashed Stabilizing Selection and the Limits of Detection. *Evolution* 68 (2): 483–500.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary Sex Ratios. *Science* 156 (3774): 477–88.
- Handa, I. T., R. Aerts, F. Berendse, M. P. Berg, A. Bruder, O. Butenschoen, E. Chauvet, et al. 2014. Consequences of Biodiversity Loss for Litter Decomposition across Biomes. *Nature* 509 (7499): 218–21.
- Harmon, L. J., B. Matthews, S. Des Roches, J. M. Chase, J. B. Shurin, and D. Schluter. 2009. Evolutionary Diversification in Stickleback Affects Ecosystem Functioning. *Nature* 458 (7242): 1167–70.
- Hawlena, D., and O. J. Schmitz. 2010. Physiological Stress as a Fundamental Mechanism Linking Predation to Ecosystem Functioning. *The American Naturalist* 176 (5): 537–56.
- Hawlena, D., M. S. Strickland, M. A. Bradford and O. J. Schmitz. 2012. Fear of Predation Slows Plant-Litter Decomposition. *Science* 336 (6087) 1434–1438.
- Hendry, A. P. 2016. *Eco-Evolutionary Dynamics*. Princeton University Press. 397 p.
- Hieber, M., and M. O. Gessner. 2002. Contribution of Stream Detritivores, Fungi, and Bacteria to Leaf Breakdown Based on Biomass Estimates. *Ecology* 83 (4): 1026–38.

Huber, S. K., L. F. D. Leon, A. P. Hendry, E. Bermingham, and J. Podos. 2007. Reproductive Isolation of Sympatric Morphs in a Population of Darwin's Finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274 (1619): 1709–14.

– I –

IPCC. 2014. Climate Change 2014 - Fifth Synthesis Report. 5th. IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change.

Irons, J. G., M. W. Oswood, and J. P. Bryant. 1988. Consumption of Leaf Detritus by a Stream Shredder: Influence of Tree Species and Nutrient Status. *Hydrobiologia* 160 (1): 53–61.

– J –

Jabiol, J., J. Cornut, M. Danger, M. Jouffroy, A. Elger, and E. Chauvet. 2014. Litter Identity Mediates Predator Impacts on the Functioning of an Aquatic Detritus-Based Food Web. *Oecologia* 176 (1): 225–35.

Jabiol, J., B. G. McKie, A. Bruder, C. Bernadet, M. O. Gessner, and E. Chauvet. 2013. Trophic Complexity Enhances Ecosystem Functioning in an Aquatic Detritus-Based Model System. Edited by Guy Woodward. *Journal of Animal Ecology* 82 (5): 1042–51.

Jackrel, S. L., and T. C. Morton. 2018. Inducible Phenotypic Plasticity in Plants Regulates Aquatic Ecosystem Functioning. *Oecologia* 186 (4): 895–906.

Jackson, B. G., D. A. Peltzer, and D. A. Wardle. 2013. The within-Species Leaf Economic Spectrum Does Not Predict Leaf Litter Decomposability at Either the within-Species or Whole Community Levels. Edited by Amy Austin. *Journal of Ecology* 101 (6): 1409–19.

– K –

Killen, S. S., D. Atkinson, and D. S. Glazier. 2010. The Intraspecific Scaling of Metabolic Rate with Body Mass in Fishes Depends on Lifestyle and Temperature. *Ecology Letters* 13 (2): 184–93.

Killen, S. S., B. Adriaenssens, S. Marras, G. Claireaux, and S. J. Cooke. 2016. Context Dependency of Trait Repeatability and Its Relevance for Management and Conservation of Fish Populations. *Conservation Physiology* 4 (1): cow007.

Kremen, C. 2005. Managing Ecosystem Services: What Do We Need to Know about Their Ecology? *Ecology Letters* 8 (5): 468–79.

– L –

Laguerre, C., A. A. Besson, and A. Lecerf. 2015. Interspecific Differences in Antipredator Strategies Determine the Strength of Non-Consumptive Predator Effects on Stream Detritivores. *Oikos* 124 (12): 1589–96.

Lecerf, A., and E. Chauvet. 2008. Intraspecific Variability in Leaf Traits Strongly Affects Alder Leaf Decomposition in a Stream. *Basic and Applied Ecology* 9 (5): 598–605.

- Lecerf, A., M. Dobson, C. K. Dang, and E. Chauvet. 2005. Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia* 146 (3): 432–42.
- LeRoy, C. J., T. G. Whitham, S. C. Wooley, and J. C. Marks. 2007. Within-Species Variation in Foliar Chemistry Influences Leaf-Litter Decomposition in a Utah River. *Journal of the North American Benthological Society* 26 (3): 426–38.
- Lindeman, R. L. 1942. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology* 23 (4): 399–417.
- M –
- Maino, J. L., and M. R. Kearney. 2015. Ontogenetic and Interspecific Scaling of Consumption in Insects. *Oikos* 124 (12): 1564–70.
- Majdi, N., A. Boiché, W. Traunspurger, and A. Lecerf. 2014. Predator Effects on a Detritus-Based Food Web Are Primarily Mediated by Non-Trophic Interactions. Edited by Volker Rudolf. *Journal of Animal Ecology* 83 (4): 953–62.
- Marczac, L. B., J. S. Richardson, and M.-C. Classen. 2006. Life History Phenology and Sediment Size Association of the Dragonfly *Cordulegaster dorsalis* (Odonata: Cordulegastridae) in an Ephemeral Habitat in Southwestern British Columbia. *Canadian Field Naturalist* 120 (3): 347–350.
- McGhee, K. E., L. M. Pintor, and A. M. Bell. 2013. Reciprocal Behavioral Plasticity and Behavioral Types during Predator-Prey Interactions. *The American Naturalist* 182 (6): 704–17.
- McGill, B., B. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21 (4): 178–85.
- Messier, J., B. J. McGill, and M. J. Lechowicz. 2010. How Do Traits Vary across Ecological Scales? A Case for Trait-Based Ecology. *Ecology Letters* 13 (7): 838–48.
- Metcalf, N. B., A. C. Taylor, and J. E. Thorpe. 1995. Metabolic Rate, Social Status and Life-History Strategies in Atlantic Salmon. *Animal Behaviour* 49 (2): 431–36.
- Miner, B. G., S. E. Sultan, S. G. Morgan, D. K. Padilla, and R. A. Relyea. 2005. Ecological Consequences of Phenotypic Plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 20 (12): 685–92.
- Moffett, E. R., D. C. Fryxell, E. P. Palkovacs, M. T. Kinnison, and K. S. Simon. 2018. Local Adaptation Reduces the Metabolic Cost of Environmental Warming. *Ecology*, July.
- Moody, E. K., E. W. Carson, J. R. Corman, H. Espinosa-Pérez, J. Ramos, J. L. Sabo, and J. J. Elser. 2018. Consumption Explains Intraspecific Variation in Nutrient Recycling Stoichiometry in a Desert Fish. *Ecology* 99 (7): 1552–61.
- Moretti, M., A. T. C. Dias, F. de Bello, F. Altermatt, S. L. Chown, F. M. Azcárate, J. R. Bell, et al. 2017. Handbook of Protocols for Standardized Measurement of Terrestrial Invertebrate Functional Traits. Edited by Charles Fox. *Functional Ecology* 31 (3): 558–67.

Mousseau, T. A., and D. A. Roff. 1987. Natural Selection and the Heritability of Fitness Components. *Heredity* 59 (2): 181–97.

Müller, J. 2000. Mitochondrial DNA Variation and the Evolutionary History of Cryptic *Gammarus fossarum* Types. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15 (2): 260–268.

Murren, C. J. 2012. The Integrated Phenotype. *Integrative and Comparative Biology* 52 (1): 64–76.

–N–

de Nadaï-Monoury, E., F. Gilbert, and A. Lecerf. 2014. Forest Canopy Cover Determines Invertebrate Diversity and Ecosystem Process Rates in Depositional Zones of Headwater Streams. *Freshwater Biology* 59 (7): 1532–45.

Nelson, D., J. P. Benstead, A. D. Huryn, W. F. Cross, J. M. Hood, P. W. Johnson, J. R. Junker, G. M. Gíslason, and J. S. Ólafsson. 2017. Experimental Whole-Stream Warming Alters Community Size Structure. *Global Change Biology* 23 (7): 2618–28.

–O–

Orgogozo, V., B. Morizot, and A. Martin. 2015. The Differential View of Genotype – Phenotype Relationships. *Frontiers in Genetics* 6 (May).

–P–

Palkovacs, E. P., M. T. Kinnison, C. Correa, C. M. Dalton, and A. P. Hendry. 2012. Fates beyond Traits: Ecological Consequences of Human-Induced Trait Change. *Evolutionary Applications* 5 (2): 183–91.

Parsons, K. J., and B. W. Robinson. 2007. Foraging Performance of Diet-Induced Morphotypes in Pumpkinseed Sunfish (*Lepomis Gibbosus*) Favours Resource Polymorphism. *Journal of Evolutionary Biology* 20 (2): 673–84.

Pawar, S., A. I. Dell, and V. M. Savage. 2012. Dimensionality of Consumer Search Space Drives Trophic Interaction Strengths. *Nature*, May.

Peckarsky, B. L., and G. A. Lamberti. 2017. Invertebrate Consumer–Resource Interactions. In *Methods in Stream Ecology, Volume 1*, 379–98. Elsevier.

Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2006. Functional Diversity: Back to Basics and Looking Forward. *Ecology Letters* 9 (6): 741–58.

Peters, R. H. 1993. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge Univ. Press. 329p.

Pey, B., J. Nahmani, A. Auclerc, Y. Capowiez, D. Cluzeau, J. Cortet, T. Decaëns, et al. 2014. Current Use of and Future Needs for Soil Invertebrate Functional Traits in Community Ecology. *Basic and Applied Ecology* 15 (3): 194–206.

Plaistow, S. J., L. Bollache, and F. Cézilly. 2003. Energetically Costly Precopulatory Mate Guarding in the Amphipod *Gammarus pulex*: Causes and Consequences. *Animal Behaviour* 65 (4): 683–91.

- Pöckl, M., B. W. Webb, and D. W. Sutcliffe. 2003. Life history and reproductive capacity of *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* (Crustacea: Amphipoda) under naturally fluctuating water temperatures: a simulation study. *Freshwater Biology* 48: 53–66.
- Post, D. M., E. P. Palkovacs, E. G. Schielke, and S. I. Dodson. 2008. Intraspecific Variation in a Predator Affects Community Structure and Cascading Trophic Interactions. *Ecology* 89 (7): 2019–32.
- Post, D. M., and E. P. Palkovacs. 2009. Eco-Evolutionary Feedbacks in Community and Ecosystem Ecology: Interactions between the Ecological Theatre and the Evolutionary Play. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364 (1523): 1629–40.
- Post, W. M., T. H. Peng, W. R. Emanuel, A. W. King, V. H. Dale, and D. L. Deangelis. 1990. The Global Carbon Cycle. *American Scientist*, 1990, sec. Vol. 78.
- R –
- Raffard, A., A. Lecerf, J. Cote, M. Buoro, R. Lassus, and J. Cucherousset. 2017. The Functional Syndrome: Linking Individual Trait Variability to Ecosystem Functioning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284 (1868): 20171893.
- Rall, B. C., U. Brose, M. Hartvig, G. Kalinkat, F. Schwarzmuller, O. Vucic-Pestic, and O. L. Petchey. 2012. Universal Temperature and Body-Mass Scaling of Feeding Rates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (1605): 2923–34.
- Réale, D., D. Garant, M. M. Humphries, P. Bergeron, V. Careau, and P.-O. Montiglio. 2010. Personality and the Emergence of the Pace-of-Life Syndrome Concept at the Population Level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1560): 4051–63.
- Richardson, J. S. 1991. Seasonal Food Limitation of Detritivores in a Montane Stream: An Experimental Test. *Ecology* 72 (3): 873–887.
- Richardson, J. S. 1992. Food, Microhabitat, or Both? Macroinvertebrate Use of Leaf Accumulations in a Montane Stream. *Freshwater biology* 27 (2): 169–176.
- Richardson, J. M. L. 2002. A Comparative Study of Phenotypic Traits Related to Resource Utilization in Anuran Communities. *Evolutionary Ecology* 16 (2): 101–22.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig, and J. A. Pounds. 2003. Fingerprints of Global Warming on Wild Animals and Plants. *Nature* 421 (6918): 57–60.
- Rota, T., J. Jabiol, E. Chauvet, and A. Lecerf. 2018. Phenotypic Determinants of Inter-Individual Variability of Litter Consumption Rate in a Detritivore Population. *Oikos* 127 (11): 1670–1678.
- Rudolf, V. H. W., and N. L. Rasmussen. 2013a. Ontogenetic Functional Diversity: Size Structure of a Keystone Predator Drives Functioning of a Complex Ecosystem. *Ecology* 94 (5): 1046–56.

———. 2013b. Population Structure Determines Functional Differences among Species and Ecosystem Processes. *Nature Communications* 4 (August).

– S –

Sackett, T. E., A. T. Classen, and N. J. Sanders. 2010. Linking Soil Food Web Structure to above- and Belowground Ecosystem Processes: A Meta-Analysis. *Oikos* 119 (12): 1984–92.

Schmitz, O. J. 2008. Effects of Predator Hunting Mode on Grassland Ecosystem Function. *Science* 319 (5865): 952–54.

Schmitz, O. J., V. Krivan, and O. Ovadia. 2004. Trophic Cascades: The Primacy of Trait-Mediated Indirect Interactions: Primacy of Trait-Mediated Indirect Interactions. *Ecology Letters* 7 (2): 153–63.

Sentis, A., C. Gémard, B. Jaugeon, and D. S. Boukal. 2017. Predator Diversity and Environmental Change Modify the Strengths of Trophic and Nontrophic Interactions. *Global Change Biology* 23 (7): 2629–40.

Shine, R. 1989. Ecological Causes for the Evolution of Sexual Dimorphism: A Review of the Evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64 (4): 419–61.

Shipley, B. 1999. Testing Causal Explanations in Organismal Biology: Causation, Correlation and Structural Equation Modelling. *Oikos* 86 (2): 374.

———. 2004. *Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 332 p.

Shipley, B., D. Vile, E. Garnier, I. J. Wright, and H. Poorter. 2005. Functional Linkages between Leaf Traits and Net Photosynthetic Rate: Reconciling Empirical and Mechanistic Models. *Functional Ecology* 19 (4): 602–15.

Shurin, J. B., E. T. Borer, E. W. Seabloom, K. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. D. Cooper, and B. S. Halpern. 2002. A Cross-Ecosystem Comparison of the Strength of Trophic Cascades: Strength of Cascades. *Ecology Letters* 5 (6): 785–91.

Sih, A., A. Bell, and J. C. Johnson. 2004. Behavioral Syndromes: An Ecological and Evolutionary Overview. *Trends in Ecology & Evolution* 19 (7): 372–78.

Sitvarin, M. I., A. L. Rypstra, and J. D. Harwood. 2016. Linking the Green and Brown Worlds through Nonconsumptive Predator Effects. *Oikos* 125 (8): 1057–68.

Speakman, J. R., E. Król, and M. S. Johnson. 2004. The Functional Significance of Individual Variation in Basal Metabolic Rate. *Physiological and Biochemical Zoology* 77 (6): 900–915.

Start, D., and B. Gilbert. 2017. Predator Personality Structures Prey Communities and Trophic Cascades. Edited by Andrew Sih. *Ecology Letters* 20 (3): 366–74.

Suberkropp, K., and T. L. Arsuffi. 1984. Degradation, Growth, and Changes in Palatability of Leaves Colonized by Six Aquatic Hyphomycete Species. *Mycologia* 76 (3): 398.

- Suberkropp, K., G. L. Godshalk, and M. J. Klug. 1976. Changes in the Chemical Composition of Leaves During Processing in a Woodland Stream. *Ecology* 57 (4): 720–27.
- Summers, R. B., M. D. DeLong, and J. H. Thorp. 1997. Ontogenetic and Temporal Shifts in the Diet of the Amphipod *Gammarus fasciatus* in the Ohio River. *American Midland Naturalist* 137 (2): 329.
- Svanbäck, R., P. Eklöv, R. Fransson, and K. Holmgren. 2008. Intraspecific Competition Drives Multiple Species Resource Polymorphism in Fish Communities. *Oikos* 117 (1): 114–24.
- Sweeney, K., B. Cusack, F. Armagost, T. O'Brien, C. N. Keiser, and J. N. Pruitt. 2013. Predator and Prey Activity Levels Jointly Influence the Outcome of Long-Term Foraging Bouts. *Behavioral Ecology* 24 (5): 1205–10.

– T –

- Terblanche, J. S., C. J. Klok, and S. L. Chown. 2004. Metabolic Rate Variation in *Glossina pallidipes* (Diptera: Glossinidae): Gender, Ageing and Repeatability. *Journal of Insect Physiology* 50 (5): 419–28.
- Toscano, B. J., and B. D. Griffen. 2014. Trait-Mediated Functional Responses: Predator Behavioural Type Mediates Prey Consumption. Edited by Volker Rudolf. *Journal of Animal Ecology* 83 (6): 1469–77.
- Tiegs, S. D., P. O. Akinwale, and M. O. Gessner. 2009. Litter Decomposition Across Multiple Spatial Scales in Stream Networks. *Oecologia* 161 (2): 343–351.

– V –

- Vanni, M. J. 2002. Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33 (1): 341–70.
- Vanni, M. J., and P. B. McIntyre. 2016. Predicting Nutrient Excretion of Aquatic Animals with Metabolic Ecology and Ecological Stoichiometry: A Global Synthesis. *Ecology* 97 (12): 3460–71.
- Vannote, Cummins, Sedell, and Cushing. 1980. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, 37 edition.
- Vázquez, D. P., E. Gianoli, W. F. Morris, and F. Bozinovic. 2017. Ecological and Evolutionary Impacts of Changing Climatic Variability: Impacts of Changing Climatic Variability. *Biological Reviews* 92 (1): 22–42.
- Velde, G. V., R. S. E. W. Leuven, D. Platvoet, K. Bacela, M. A. J. Huijbregts, H. W. M. Hendriks, and D. Kruijt. 2009. Environmental and Morphological Factors Influencing Predatory Behaviour by Invasive Non-Indigenous Gammaridean Species. *Biological Invasions* 11 (9): 2043–54.
- Vile, D., B. Shipley, and E. Garnier. 2006. A Structural Equation Model to Integrate Changes in Functional Strategies During Old-field Succession. *Ecology* 87 (2): 504–17.

Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, and J. Messier. 2012. The Return of the Variance: Intraspecific Variability in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27 (4): 244–52.

Violle, C., M. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the Concept of Trait Be Functional! *Oikos* 116 (5): 882–92.

– W –

Wagener, S. M., M. W. Oswood, and J. P. Schimel. 1998. Rivers and Soils: Parallels in Carbon and Nutrient Processing. *BioScience* 48 (2): 104–8.

Wallace, J. B., S. L. Eggert, J. L. Meyer, and J. R. Webster. 1997. Multiple Trophic Levels of a Forest Stream Linked to Terrestrial Litter Inputs. *Science* 277 (5322): 102–4.

Wallace, J. B., S. L. Eggert, J. L. Meyer, and J. R. Webster. 1999. Effects of Resource limitation on a Detrital-based Ecosystem. *Ecological Monographs* 69 (4): 409–42.

Wallace, J. B., and J. R. Webster. 1996. The Role of Macroinvertebrates in Stream Ecosystem Function. *Annual Review of Entomology* 41 (1): 115–39.

Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. 3rd ed. San Diego: Academic Press.

Weyers, H. S., and K. Suberkropp. 1996. Fungal and Bacterial Production during the Breakdown of Yellow Poplar Leaves in 2 Streams. *Journal of the North American Benthological Society* 15 (4): 408–20.

Whitham, T. G., J. K. Bailey, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, R. K. Bangert, C. J. LeRoy, E. V. Lonsdorf, et al. 2006. A Framework for Community and Ecosystem Genetics: From Genes to Ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 7 (7): 510–23.

Whitham, T. G., W. P. Young, G. D. Martinsen, C. A. Gehring, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, G. M. Wimp, et al. 2003. Community and Ecosystem Genetics: A Consequence of the Extended Phenotype. *Ecology* 84 (3): 559–73.

Woodward, G., B. Ebenman, M. Emmerson, J. Montoya, J. Olesen, A. Valido, and P. Warren. 2005. Body Size in Ecological Networks. *Trends in Ecology & Evolution* 20 (7): 402–9.

Woodward, G., and A. G. Hildrew. 2002. The Impact of a Sit-and-Wait Predator: Separating Consumption and Prey Emigration. *Oikos* 99 (3): 409–18.

– Z –

Zhao, T., S. Villéger, S. Lek, and J. Cucherousset. 2014. High Intraspecific Variability in the Functional Niche of a Predator Is Associated with Ontogenetic Shift and Individual Specialization. *Ecology and Evolution* 4 (24): 4649–57.

Abstract

Effects of intraspecific variability of invertebrates' phenotype on litter decomposition

Intraspecific variability of individuals' phenotype is at the root of natural selection, but remains poorly evaluated from the ecosystem functioning perspective. My research has focused on measuring individual and population differences in phenotypic traits of invertebrates involved in detrital food webs, as well as evaluating their impact on litter decomposition. First, I showed that intraspecific differences of litter consumption rate is high compared to the interspecific differences measured experimentally on a sample of 10 terrestrial and aquatic detritivore species. Another laboratory study revealed that litter consumption rate differences between individuals of a same population can be explained by behavioral and energetic traits. Oppositely, body size of individuals proved to be less effective in explaining inter-individual variability of litter consumption rates. Traits of predator invertebrates can also act on litter decomposition indirectly through interactions with detritivores. An *in situ* experiment has shown that predator individuals with different phenotypes can have opposite effects on decomposition. Trophic cascade variability was explained by sex and a lifestyle index, defined by a combination of behavioral and life history traits. Finally, I validated the hypothesis that the origin of predator populations sampled along a latitudinal gradient in Europe modulates the response of litter decomposition to global warming. All my work highlights the underestimated role of intraspecific variability of phenotype in Ecology. Individual, rather than species, should be the basic unit to better understand the biotic control of ecosystem functioning and to predict the ecological consequences of environmental changes.

Keywords: Intraspecific variability; litter decomposition; global changes; detritivores; predators; trophic interactions.

Effets de la variabilité intraspécifique du phénotype des invertébrés sur la décomposition des litières

La variabilité intraspécifique du phénotype des individus est à la base de la sélection naturelle, mais est peu évaluée d'un point de vue des conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème. Mes recherches se sont attachées à mesurer les différences individuelles et populationnelles de traits phénotypiques chez des invertébrés au sein du réseau trophique détritique et d'en évaluer les conséquences sur le processus de décomposition des litières. Je montre d'abord que la variabilité intraspécifique du taux de consommation de litières est forte par rapport à la variabilité interspécifique mesurée expérimentalement sur un échantillon de 10 espèces de détritivores terrestres et aquatiques. Une autre étude en laboratoire a permis d'établir que les différences de taux de consommation de litières entre individus d'une même population de détritivores aquatiques sont explicables à partir de traits comportementaux et énergétiques. La taille corporelle des individus s'est révélée être moins importante que des traits comportementaux et énergétiques pour expliquer la variabilité inter-individuelle du taux de consommation des litières. Les traits des invertébrés prédateurs peuvent aussi agir sur la décomposition des litières de manière indirecte via des interactions avec les détritivores. Une expérience *in situ* en ruisseau a permis de montrer que des individus prédateurs arborant différents phénotypes peuvent avoir des effets sur la décomposition qui s'opposent. La variabilité de la cascade trophique était expliquée par les différences de sexe et de rythme de vie, défini par une combinaison de traits de comportement et d'histoire de vie. Finalement, j'ai validé l'hypothèse selon laquelle l'origine de la population de prédateur, le long d'un gradient latitudinal en Europe, pourrait moduler la réponse de la décomposition des litières au réchauffement climatique. L'ensemble de mes travaux mettent en lumière le rôle sous-estimé de la variabilité intraspécifique du phénotype en Ecologie. L'individu, plutôt que l'espèce, devrait constituer l'unité de base pour mieux appréhender le contrôle biotique du fonctionnement des écosystèmes et prédire les conséquences écologiques des changements environnementaux.

Mots clefs : Variabilité intraspécifique ; décomposition des litières ; changements globaux ; détritivores ; prédateurs ; interactions trophiques.