



Stabilité des réseaux trophiques et impacts des changements globaux

Jérôme Eschenbrenner

► To cite this version:

Jérôme Eschenbrenner. Stabilité des réseaux trophiques et impacts des changements globaux. Milieux et Changements globaux. Sorbonne Université, 2022. Français. NNT : 2022SORUS065 . tel-03872525

HAL Id: tel-03872525

<https://theses.hal.science/tel-03872525>

Submitted on 25 Nov 2022

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.

Sorbonne Université

Ecole doctorale 227 : « Science de la nature et de l'homme : écologie et évolution »

iEES-Paris / Équipe EERI

Stabilité des réseaux trophiques et impacts des changements globaux

Par Jérôme Eschenbrenner

Thèse de doctorat d'Écologie

Dirigée par Élisabeth Thébault et Jacques Gignoux

Présentée et soutenue publiquement le 27 janvier 2022

Devant un jury composé de :

Dr. Florence Hulot (Université Paris-Saclay)

Rapporteuse

Pr. Louis-Félix Bersier (Université de Fribourg)

Rapporteur

Dr. Nathalie Niquil (Sorbonne Université)

Examinatrice

Dr. Arnaud Sentis (INRAE)

Examineur

Dr. Élisabeth Thébault (CNRS)

Directrice de thèse

Dr. Jacques Gignoux (CNRS)

Co-directeur de thèse

Remerciements

Je souhaite d'abord remercier les membres du jury, Florence Hulot et Louis-Felix Bersier pour avoir accepté de rapporter ma thèse, mais aussi à Nathalie Niquil pour avoir accepté d'être la présidente probable, et à Arnaud Sentis, examinateur.

Je voudrais remercier tout particulièrement Éliisa, qui m'aura remarquablement encadré durant toute ma thèse. Gentillesse incarnée, elle fut toujours là quand j'en avais besoin, partageant ses vastes connaissances. Mais surtout, pas une seule fois elle ne m'a mis la pression, ni ne m'a fait sentir nul, ni n'a été distante, ni ne m'a forcé à travailler tard dans des conditions indignes, alors que tant d'autres doctorants, profession très précaire, m'ont dit personnellement avoir eu des problèmes avec leurs encadrants. Au plaisir de retravailler peut-être un jour avec toi. Je voudrais remercier aussi Jacques Gignoux, malgré que nous n'ayons pas finalement pu travailler ensemble, il m'aura quand même beaucoup aidé à lancer ma thèse, et à ouvrir mes horizons sur plein d'autre bout de la science que je ne connaissais pas.

Je voudrais remercier aussi tous ceux qui partager leurs idées avec moi au cours de discussions très intéressantes. Je remercie notamment les membres de mes comités de thèses, Frank Jabot, Sonia Kéfi et Cédric Gaucherel. Gérard Lacroix, pour m'avoir aidé à commencer cette thèse, et à rester en contact avec autre chose que les modèles théoriques. Alain Danet, pour les discussions de nos différents points de vues sur des résultats qui étaient incroyablement proches, ainsi qu'à tous les autres membre de l'ANR. Mathilda Haraldsson, pour son aide de tous les jours et sur les poissons, et Rosalie Bruel qui entre autre m'aura bien aidé à avoir mon post-doc. Les membres du labo iDiv que j'ai rencontré plusieurs fois en conférences et qui m'ont permis de mieux comprendre le modèle. Matthew Leibold pour m'avoir rassuré que mes interprétations n'étaient pas des délires. Merci à mes stagiaires, Yoline et Souleyman, pour m'avoir aidé à avancer.

Merci à tous ceux avec qui j'ai travaillé sur d'autre choses que ma thèse. Merci aux gestionnaires et à toute l'équipe administrative pour leur superbe efficacité et gentillesse. Au laboratoire iEES Paris, et surtout à l'équipe EERI pour avoir été une superbe terre d'accueil,

pour les pictionary, workshop et pour la méta-analyse (si si, c'est sincère). Merci à l'ED, simplement pour être cool.

Merci à tous ceux qui ont participé à ma vie sociale malgré mon asociabilité et ma fainéantise, à tous les jeunes chercheurs du labo. J'avais commencé à faire une liste de vous tous, et puis mon cerveau a claqué parce que vous étiez trop nombreux et que c'est la fin du rouleau, alors vous devrez vous contenter de vagues anecdotes et d'une place dans mon cœur. Merci au gens du 413 pour tous ces bons moments pleins de bonne humeur, loin de toute cette agitation chaotique (mais très sympathique) du 5ème, que je remercie bien sûr aussi. Merci pour les pots du vendredi, les JRJC, la cantine, les jeux et les bières, merci de ne pas m'avoir laissé me baigner tout seul. Désolé les poissons pour la négligence. Merci à Timarcha pour les sorties et les chauves-souris. Merci à Maël pour m'avoir carry pendant les TP de master et pour les histoires à dormir debout.

Merci enfin à ma famille, pour leur amour et leur soutien. À mes parents Manuel et Isabelle qui m'ont permis d'être ce que je suis maintenant, d'être épanoui. À mes frères, pour être des petits cons adorables. À mes grands parents, pour l'enfance heureuse. Merci à mes amis. À Matthieu pour les rats. Pour finir, merci à Felicia, pour avoir toujours été là, pour son amour et pour avoir partagé avec moi ces années de changements.

Résumé

La stabilité des réseaux trophiques, et leur relation avec la diversité et la complexité des réseaux, est un sujet qui a reçu beaucoup d'attention de la part des études théoriques en écologie. Cependant, ces études ont été critiquées pour leur représentation de la stabilité, car elles utilisent des mesures de stabilité qui ne sont pas comparables avec celles des études expérimentales et d'observations. De plus, alors que la stabilité du fonctionnement des écosystèmes a été bien étudiée dans le contexte des communautés végétale, celle-ci reste encore trop peu abordée dans les réseaux trophiques. C'est dans ce contexte que s'inscrit cette thèse, où j'ai étudié la stabilité du fonctionnement des réseaux trophiques avec des mesures de stabilité applicables dans les études expérimentales et d'observations. Je me suis d'abord intéressé à la variabilité temporelle de la biomasse totale et à sa relation avec la diversité et la structure des réseaux trophiques. J'ai montré que dans mon modèle la diversité et la synchronie étaient moins importantes pour la stabilité de la communauté des animaux que ce qui avait été montré pour les plantes. J'ai ensuite étudié l'impact de perturbations de type réchauffement et eutrophisation sur le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes. Ma deuxième étude a ainsi porté sur des perturbations de long terme (press). J'ai montré que, en incluant la dynamique des nutriments et une mise à jour récente des relations entre température et taux de consommation des espèces, la compétition et les plantes non-comestibles avaient un impact fort sur la réponse des écosystèmes aux perturbations, au point de faire disparaître le paradoxe de l'enrichissement et les interactions antagonistes entre réchauffement et eutrophisation trouvés dans d'autres études. Enfin, j'ai étudié la multidimensionnalité de la stabilité face à des perturbations de court terme (pulse) dans mon troisième chapitre. Dans mon modèle, bien que les deux types de perturbation avaient des effets sur la stabilité de même amplitude à court terme, le réchauffement avait des effets à long terme bien plus fort, longtemps après s'être arrêté. Globalement, mes résultats ont souligné que la complexité des réseaux trophiques affecte notre compréhension de la stabilité du fonctionnement des écosystèmes, et que la stabilité est un concept multidimensionnel qui ne peut pas être simplifié en une seule dimension.

Abstract

The stability of food webs and its relation to diversity and network complexity have been subject to a lot of attention from theoretical studies in ecology. However, those studies have been criticised for the way they represented stability, because they were mainly using stability measures that were not comparable with stability measures in experimental and observational studies. In addition, while the stability of ecosystem functioning has received strong attention in the context of plant communities, it has yet been understudied in food webs. During my Ph.D., I studied the stability of ecosystem functioning in food webs with measures that can be compared with experimental and observational studies. I first studied the temporal variability of the total biomass and its relation with diversity and food web structure. I showed that in my model diversity and synchrony were less important for the temporal stability of animal community than found previously for plant communities. I then studied the impacts of warming and eutrophication as perturbations on the functioning and stability of ecosystems. My second article focused on press (long term) perturbations. I showed that, by including nutrient dynamics and updated relations between temperature and species consumption rates, competition and inedible plants had strong impacts on ecosystem response to perturbations, leading to an absence of the paradox of enrichment and no antagonistic interactions between warming and eutrophication, as opposed to what is commonly found. Finally, I studied in my third chapter the multidimensionality of stability of ecosystems under pulse (short term) perturbations. In this model, while both perturbations had short term effects of similar amplitude, warming had stronger long-term impacts, long after the perturbation was over. Overall, my results highlight that food web complexity affects our understanding of the stability of ecosystem functioning and stability is a multidimensional concept that cannot be simplified into a single dimension.

Sommaire

Remerciement.....	1
Résumé.....	3
Abstract.....	4
Introduction.....	9
1 Perturbations des écosystèmes.....	9
1.1 La perte de biodiversité des environnements perturbés.....	10
1.1.1 Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes.....	12
1.2 L'augmentation des températures.....	12
1.3 L'eutrophisation des écosystèmes.....	15
1.4 Interaction entre la température et l'eutrophisation.....	17
1.5 Fréquences et temporalité des perturbations.....	18
2 La stabilité : une notion complexe.....	19
2.1 Travaux théoriques sur la stabilité locale.....	20
2.2 La variabilité temporelle.....	22
2.2.1 Les mécanismes probables dans la relation <i>diversité–stabilité</i>	23
2.2.2 La synchronie.....	24
2.2.3 La décomposition de la variabilité temporelle de la biomasse totale d'un système....	25
2.3 Les différentes mesures des réponses face aux perturbations.....	27
2.3.1 Stabilité face à des perturbations « press ».....	28
2.3.2 Stabilité face à des perturbations « pulse ».....	29
2.3.3 Multidimensionnalité.....	31
3 Réseaux trophiques et stabilité du fonctionnement des écosystèmes.....	33
3.1 Une question sous-étudiée.....	33
3.2 Description des réseaux trophiques.....	34
3.3 Importance des réseaux dans l'étude du fonctionnement des écosystèmes.....	36
3.4 Importance des réseaux dans l'étude de la stabilité des écosystèmes.....	37
4 Structure de la thèse.....	38
4.1 Chapitre 1 : Diversity, food web structure and the temporal stability of total plant and animal biomasses.....	38

4.2 Chapitre 2 : Effects of warming and eutrophication on ecosystem functioning and stability in food webs.....	39
4.3 Chapitre 3 : Impacts of warming and eutrophication on stability, and its multidimensionality, in food webs.....	39

Chapter 1: Diversity, food web structure and the temporal stability of total plant and animal biomasses.....41

1 Abstract.....	41
2 Introduction.....	42
3 Material and methods.....	44
3.1 Model description.....	44
3.2 Descriptors of ecosystem stability and food web structure.....	46
3.3 Statistical analyses.....	48
4 Results.....	49
4.1 Relations between species richness, food web structure and total biomasses of animals and plants.....	49
4.2 Local stability of total plant and animal biomasses.....	50
4.3 Temporal variability of total plant and animal biomasses.....	51
5 Discussion.....	53
5.1 The diversity-stability relationship.....	54
5.2 The relative importance of synchrony vs. population stability for the stability of total biomasses.....	56
5.3 Food web structure, total biomass, and stability.....	57
5.4 Conclusion and perspectives.....	58
6 References.....	59
7 Supporting information.....	62
7.1 Appendix 1: equations of the model.....	62
7.2 Appendix 2: relationships between the two community stabilities and their components. 64	
7.3 Appendix 3: body size and temporal variability.....	64

Chapter 2: Effects of warming and eutrophication on ecosystem functioning and stability in a food web model are mainly mediated by species loss and inedible plants.....66

1 Abstract.....	66
2 Introduction.....	67
3 Material and methods.....	70
3.1 Model description.....	70
3.2 Including temperature dependence on model parameters.....	72
3.3 Simulation of the two perturbations.....	73
3.4 Food web descriptors and their response to perturbation.....	74
3.5 Statistical analyses.....	74
4 Results.....	75
4.1 Species persistence and the dominance of inedible primary producers.....	75
4.2 Effect of perturbations on plant and animal total biomass.....	76
4.3 Changes in temporal stability of total biomass.....	78
5 Discussion.....	79
5.1 Additive rather than antagonistic effects of warming and eutrophication.....	79
5.2 Contrasting effects of warming and eutrophication on plant and animal total biomass....	82
5.3 Effects of perturbations on total biomass stability are indirectly mediated by changes in species persistence and food web complexity.....	84
5.4 Conclusion and perspectives.....	85
6 References.....	86
7 Supplementary information.....	91
7.1 Annex 1: Number of replicates for each crossed perturbation levels.....	91
7.2 Annex 2: Plant persistence and the presence of inedible species.....	92
7.3 Annex 3: Changes in species body mass in response to perturbations.....	92
7.4 Annex 4: About the stability of the unstable food webs.....	93
7.5 Annex 5: is modelling perturbation on a system at equilibrium yield different results than one at the initial stage?.....	94

Chapter 3: The multiple dimensions of the stability of food web

functioning in response to pulse warming and eutrophication.....97

1 Abstract.....	97
2 Introduction.....	98
3 Material and methods.....	100

3.1 Model description and simulations of pulse perturbations.....	100
3.2 Stability descriptors.....	102
3.3 Statistical analyses.....	103
3.3.1 The multidimensionality of stability.....	104
3.3.2 Analyses of co-inertia.....	105
4 Results.....	105
4.1 Comparing the different stability measures for the three perturbation types.....	105
4.2 About the multidimensionality of the stability.....	107
4.3 The importance of the pre-perturbation state of the system: an analysis of co-inertia.....	108
5 Discussion.....	109
5.1 Short and long term effects of perturbations.....	111
5.2 The dimensionality of stability and the correlation among the variables.....	112
5.3 About the importance of the state of the system before perturbation.....	114
5.4 Conclusion and perspectives.....	116
6 References.....	118
7 Supplementary information.....	122
7.1 Annexe 1: species body masses under perturbations.....	122
7.2 Annexe 2: inedible plant species and variability.....	122
Discussion.....	123
1 Ce que prendre en compte les réseaux change.....	123
1.1 La complexité des dynamiques provient des interactions entre espèces.....	124
1.2 Ce que représente la diversité dans mes réseaux.....	125
1.3 Compétition et comestibilité.....	127
1.4 Variabilité temporelle : dynamiques internes versus forçage environnemental.....	129
2 Température : gradient ou perturbation ?.....	131
3 Perspective sur les impacts des perturbations.....	133
Conclusion.....	134
Bibliographie.....	135

Introduction

Les écosystèmes subissent de plus en plus de pressions anthropiques, au point que notre planète est en train de changer drastiquement (Steffen et al. 2011), et qu'il devient urgent de comprendre les tenants et aboutissants de nos actions. Ces perturbations que nous induisons affectent fortement les communautés et les populations naturelles, et nombre d'entre elles sont en déclin (rapport UICN listes rouges 2020 ; Rapport Planète Vivante 2020) ou éteintes du fait de nos actions (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Pour nous permettre de mieux comprendre les changements induits par les activités humaines sur les espèces et les communautés, ainsi que les mécanismes impliqués, j'ai étudié durant ma thèse la stabilité des réseaux trophiques face aux perturbations par une approche de modélisation. Dans ce manuscrit, nous allons d'abord dresser un état des lieux de nos connaissances actuelles dans ces trois domaines qui forment les points centraux de ma thèse, que sont les perturbations dans les écosystèmes, la stabilité de ces écosystèmes, et l'importance de la complexité des réseaux trophiques, puis je vous présenterais les travaux effectués durant cette thèse, ainsi que les trois articles (ou ébauche d'article) qui en découlent.

1 Perturbations des écosystèmes

L'être humain, par ses activités, induit de nombreux changements, maintenant irréversibles, dans son milieu, et cela autant sur son environnement abiotique (climat, sol, cycle de l'eau...) que biotique (espèces, communautés, biotopes...). Ces perturbations, qui pour le moment continuent de s'amplifier, sont telles que le terme *anthropocène* (Steffen et al. 2011) est maintenant couramment utilisé pour décrire l'époque à laquelle nous vivons. Parmi les activités humaines induisant des changements, on trouve notamment l'urbanisation (artificialisation des sols, fragmentation des territoires, chaleur dégagée), l'agriculture (utilisation des terres, pesticides, rejets de nutriments), l'exploitation directe des espèces (comme par exemple la pêche intensive), les espèces invasives, la pollution ou encore le changement climatique (figure 1). Ces perturbations mettent en pression les espèces et les communautés, changeant leurs dynamiques habituelles, au point que nombre d'entre elles voient leur territoire diminuer drastiquement, voire s'éteignent pour de bon (rapport UICN

listes rouges 2020 ; Rapport Planète Vivante 2020 ; Maxwell et al. 2016). Nous nous concentrerons en particulier sur trois problèmes étudiés pendant ma thèse : la perte de biodiversité, l'augmentation des températures, et l'eutrophisation des milieux.



Figure 1 : Principales pressions sur les espèces, classées par le nombre d'espèces qu'elles impactent dans les répertoires des listes rouges de l'UICN. Plus de catégories, ainsi que les détails de chaque catégorie, peuvent se retrouver dans la publication originale de Maxwell et al. (2016). Les valeurs et catégories peuvent varier en fonction de la définition des catégories selon les différents auteurs, mais le constat sur les phénomènes qui menacent les espèces reste les mêmes.

1.1 La perte de biodiversité des environnements perturbés

Avant de décrire les perturbations que nous étudierons dans les chapitres 2 et 3 de cette thèse, attardons nous sur leur conséquence la plus classique : la perte de biodiversité. Nombre d'espèces perturbées, n'étant plus adaptées à leur milieu ou subissant des pressions trop fortes, voient en effet leur effectif fondre et leur aire de répartition diminuer, au point de s'éteindre localement, voir globalement. Ces extinctions se sont grandement accélérées sous l'influence de l'homme, avec un taux d'extinction des espèces estimé être 10 à 1000 fois supérieur aujourd'hui qu'avant que l'homme ait eu une influence globale, nous amenant à des taux similaires à ceux d'événements d'extinction de masse, au point que notre temps est souvent qualifié d'anthropocène, alors que nous assistons à une 6ème extinction de masse (Barnosky et al. 2011 ; Ceballos et al. 2015).

Or, avoir une biodiversité forte n'est pas anodin pour les écosystèmes. Dès les années 80, quand le déclin des espèces a commencé à être globalement acté par la communauté scientifique, de nombreux chercheurs se sont mis à étudier l'importance de certaines espèces, puis l'importance de la biodiversité en soit, ce qui fut porté sur le devant de la scène politique par le Sommet de la Terre en 1992 à Rio. En peu de temps, les scientifiques ont montré que la biodiversité affectait fortement les processus en place dans les écosystèmes, appelés fonctions (Millenium Ecosystem Assessment 2005 ; Hooper et al. 2005 ; Cardinal et al. 2012 ; Van der Plas 2019). Un champ de recherche fut créé, appelé « Biodiversité et Fonctionnement des

Écosystèmes » (BEF), dont je développerai les idées principales plus loin. En parallèle se développa l'idée de « services écosystémiques », du constat que ces fonctions, maintenues par la biodiversité, permettaient à l'être humain de tirer des bénéfices substantiels et indispensables (Westman 1977 ; Millenium Ecosystem Assessment 2005), tels que la pollinisation, l'eau potable, la protection des cultures ou l'épanouissement culturel. Nous ne les développerons pas plus ici car durant cette thèse nous ne nous concentrerons que sur le fonctionnement des écosystèmes, mais il est clair que la biodiversité est indispensable pour le maintien de nos sociétés, bien que d'aucuns argumenteraient que la richesse de notre planète n'a pas besoin de nous servir pour mériter d'être préservée (Callicott et Frodeman 2009).

Box 1: la notion de diversité

Quand on parle de biodiversité, on pense le plus souvent au nombre d'espèces. Or, cette notion de diversité, appelée richesse spécifique, ne saurait à elle seule représenter la complexité de la notion de diversité. Premièrement, l'abondance relative de chaque espèce porte en soi une notion de diversité : un écosystème où une espèce domine largement peut être considéré comme moins diversifié qu'un autre où le même nombre d'espèces cohabitent à même abondance (Pielou 1966). De plus, la diversité d'un écosystème s'exprime autant par la multitude de différences entre les espèces que par le nombre d'espèces le constituant. Diversité génétique, diversité phylogénique, diversité de niche, diversité dans la réponse aux perturbations, diversité des liens entre espèces, tout cela façonne la notion de diversité. L'étude de la diversité dépend aussi fortement de l'échelle utilisée (pour plus de détail, vous pouvez vous référer à l'étude pionnière de Whittaker, 1972). Enfin, les différentes espèces peuvent avoir des contributions individuelles importantes (White et al. 2020). Il est donc nécessaire de faire attention de déterminer qu'elle est la notion de diversité ayant du sens en fonction de la question posée et du système étudié.

Dans cette thèse, j'ai décidé de me concentrer sur le nombre d'espèces seulement, c'est à dire la richesse spécifique, non seulement pour des raisons de simplicité et de compréhension, mais aussi pour des raisons de signification de la diversité dans mes modèles, ce qui sera discuté dans le chapitre 1 et en discussion de cette thèse. Les utilisations dans mes travaux du mot « diversité » font donc référence à la richesse spécifique seulement.

1.1.1 Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

De nombreux travaux viennent maintenant appuyer l'importance de la biodiversité (dont la notion est discutée plus en détail dans la box 1) sur les fonctions des écosystèmes (Hooper et al. 2005 ; Cardinal et al. 2012 ; Van der Plas et al. 2019), que ce soit sur la production de biomasse ou son stockage, le cycle des nutriments, la décomposition, la pollinisation, l'impact des pathogènes et ravageurs ou encore la stabilité des écosystèmes (Van der Plas et al. 2019). Pour les fonctions étudiées durant ma thèse, il est clair que la biodiversité augmente le plus souvent la biomasse des écosystèmes (Tilman 1997 ; Thébault et Loreau 2006 ; Cardinal et al. 2012 ; Schneider et al. 2016 ; Van der Plas et al. 2019), probablement grâce à des effets de complémentarité – différentes espèces pouvant exploiter des niches différentes – et de sélection – par la dominance d'espèces fournissant plus de fonctionnalités que les autres – (Loreau et Hector 2001). La diversité augmente aussi globalement la stabilité du fonctionnement des écosystèmes (Cardinal et al. 2012 ; Isbell et al. 2015 ; Van der Plas et al. 2019), bien que la stabilité soit une notion complexe qui revêt de bien nombreuses facettes comme nous le verrons plus loin (Pennekamp et al. 2018 ; Van der Plas et al. 2019).

Ainsi, on peut s'attendre à ce que les écosystèmes dont la diversité s'est appauvrie à cause de perturbations fonctionnent différemment, avec des processus amoindris. Il est donc urgent de comprendre les différences de fonctionnement entre les écosystèmes peu perturbés, et d'autres plus perturbés, dont la diversité, en termes de nombre d'espèces ou de diversité trophique, est réduite. Le chapitre 1 s'inscrit dans cette démarche.

1.2 L'augmentation des températures

Le climat est en train de changer sous l'effet des actions de l'être humain, et les effets du changement climatique se font déjà ressentir, notamment au niveau des températures (Abram et al. 2016). La dernière décennie a été en moyenne 1.1°C plus chaude que l'aire pré-industrielle (rapport du GIEC 2021), et les maigres actions pour limiter le réchauffement sont pour le moment sans influence sur la trajectoire de ce réchauffement. De plus, le changement climatique augmente aussi la fréquence des épisodes de chaleur extrême, y compris des canicules (rapport du GIEC 2021 ; Woolway et al. 2021). Le changement climatique n'est cependant pas le seul à augmenter la température ambiante, elle peut par exemple être augmentée localement dans les villes avec des îlots de chaleur urbain (Oke 1973). Il devient

donc également urgent de comprendre les effets de l'augmentation de la température sur les écosystèmes.

Les chercheurs s'accordent à dire qu'une augmentation des températures impacterait globalement négativement la persistance (taux de survie après perturbation) des espèces, et donc la diversité des milieux (Petchey et al. 1999 ; Rall et al. 2008 ; Fussmann et al. 2014 ; Binzer et al. 2012, 2016 ; Zhang et al. 2017 ; Sentis et al. 2017, 2021). Les prédateurs de sommet sont plus impactés (Petchey et al. 1999 ; Zhang et al. 2017), ainsi que les consommateurs en général (Vasseur et McCann, 2005), car l'augmentation des températures amène à une réduction du transfert de l'énergie dans les chaînes trophiques (Barneche et al. 2021). En effet, le réchauffement empêche les consommateurs de se nourrir suffisamment, les affamant (Fussmann et al. 2014 ; Binzer et al. 2012, 2016 ; Sentis et al. 2017, 2021), en augmentant le coût métabolique (qui comprend les pertes d'énergie liées à la respiration et celles liées à la mortalité naturelle, Rall et al. 2008 ; Fussmann et al. 2014 ; O'Gorman 2017 ; Padfield et al. 2018) et en changeant leur capacité de prédation (discuté dans le box 2). Cette plus faible efficacité des consommateurs peut amener à une stabilisation du système en termes de variabilité (Fussmann et al. 2014 ; Binzer et al. 2012, 2016 ; Sentis et al. 2017, 2021), bien que cela peut aussi avoir un effet inverse (Vasseur et McCann, 2005). Dans certains cas cependant, en particulier si les prédateurs ne sont pas impactés trop fortement, un réchauffement peut amener à un renforcement du haut des chaînes trophiques (O'Connor et al. 2009 ; Shurin et al. 2012). De plus, un réchauffement d'un milieu impacte différemment les espèces selon leur taille corporelle, en favorisant les espèces de petite taille (Daufresne et al. 2009 ; O'Gorman et al. 2012 ; Binzer et al. 2016), bien que l'inverse est possible en prenant en compte des réseaux plus complexes et l'évolution des espèces (O'Gorman 2017 ; Padfield et al. 2018 ; Weinbach et al. 2017). Dans tous les cas, il est clair que le réchauffement impacte déjà fortement les communautés naturelles, provoquant extinctions et changements de communautés entières (Hoover et al. 2014 ; Cavole et al. 2016 ; Harris et al. 2018 ; Hughes et al. 2018), malgré encore quelques incertitudes. Notamment, la grande majorité des modèles utilisés pour comprendre les effets du réchauffement ont été basés sur des chaînes trophiques (mais voir Binzer et al. 2016, Gauzens et al. 2020) ou considèrent plutôt les effets de la température comme un gradient sans modéliser la perturbation en tant que telle.

Box 2: les différentes façons de modéliser la dépendance à la température dans les modèles : gradient et perturbation

La majorité des modèles récents prenant en compte la température ont modélisé les effets de la température par une courbe exponentielle, appelée relation d'Arrhenius (Fussmann et al. 2014 ; Binzer et al. 2012, 2016 ; Sentis et al. 2017, 2021 ; Gauzens et al. 2020 ; Weinbach et al. 2017). Mais surtout, ces études ont basé la paramétrisation de la dépendance à la température dans leurs équations sur des données issues du fonctionnement moyen de diverses espèces vivant dans des écosystèmes plus ou moins chaud (Rall et al. 2012). Suivant ce gradient de fonctionnement des espèces selon la température de leurs milieux, ils modélisent donc la température comme augmentant les pertes métaboliques, le taux de croissance des plantes et le taux d'attaque des consommateurs, et diminuant le temps de manipulation des proies.

Cependant, bien que cela reflète fidèlement les différences de fonctionnement d'espèces adaptées à leur milieu dans un gradient de température, cela ne nous dit rien à priori sur la réponse des espèces face à un changement de température, auquel elles ne seraient pas adaptées. Plusieurs études, en étudiant les changements de comportement d'espèces soumises à différentes températures, hors de leur température optimale, ont au contraire montré que les taux de croissance et de paramètres de la réponse fonctionnelle des espèces suivaient une courbe en cloche (Englund et al. 2011 ; Uszko et al. 2017 ; Uiterwall et Delong 2020), et qu'ainsi une hausse des températures faisait à l'inverse diminuer le taux d'absorption des nutriments et le taux d'attaque des consommateurs, et augmenter le temps de manipulation, tout en confirmant les résultats des études précédentes sur les pertes métaboliques exponentielles (figure B1).

La façon de modéliser la température des études théoriques ne permet donc malheureusement pas de répondre complètement à des questions sur l'impact d'une perturbation sur les espèces, mais répondent plutôt à des questions sur des différences entre des espèces adaptées à différentes plages de températures, et donc vivant dans différents biotopes. Par conséquent, pour modéliser plus fidèlement la réponse des écosystèmes face au réchauffement climatique, il est important que les modèles utilisent aussi des méthodes similaires à Englund et al. 2011, Uszko et al. 2017 et Uiterwall et Delong 2020. Nous nous y attelons dans les chapitres 2 et 3, et montrons des différences significatives avec les autres

modèles, tout en gardant plusieurs résultats similaires.

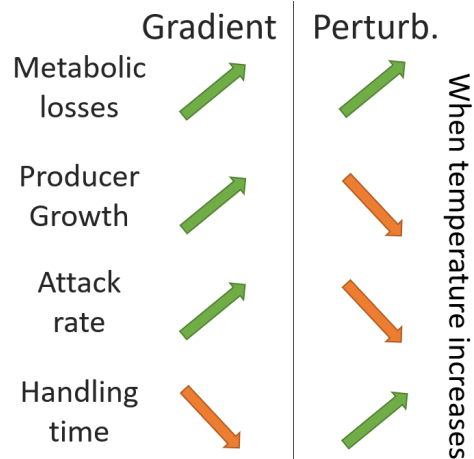


Figure B1 : la température impacte différemment les paramètres démographiques et de réponse fonctionnelle des espèces selon qu'on la considère comme un gradient sur des espèces restant adaptées à leur milieu, ou comme une perturbation qui rend les espèces mal adaptées au milieu.

1.3 L'eutrophisation des écosystèmes

On dit qu'un écosystème devient eutrophique quand sa charge en nutriment devient excessive, au point de causer des changements importants. Alors que la quantité de fertilisants azotés et phosphatés utilisés en agriculture a explosé ces dernières décennies (van Grinsven et al. 2015), l'homme par ses activités fixe maintenant plus d'azote atmosphérique que le vivant, chamboulant le cycle de l'azote (Canfield et al. 2010 ; Puñuelas et al. 2012), laissant des traces sur le long terme. L'eutrophisation d'un milieu lacustre a par exemple pour conséquence directe d'augmenter la production primaire, voire de lever la limitation de la croissance des producteurs primaires par les nutriments, et risque d'augmenter fortement la turbidité, favorisant le phytoplancton par rapport aux macrophytes (Scheffer 2004). De plus les nutriments laissent un impact sur le long terme, en changeant la turbidité et en se stockant dans le sédiment. Mes modèles (ainsi que la majorité des autres modèles) ne prenant pas en compte la turbidité et autres limitations, nous nous concentrerons ici sur l'augmentation des nutriments apportée par l'eutrophisation.

Une augmentation des nutriments amène souvent à une augmentation de la biomasse totale (Hulot et al. 2014 ; Sentis et al. 2019), soit plutôt pour les producteurs primaires ou pour les consommateurs en fonction de la pression exercée par les consommateurs (Rip et McCann 2011). La majorité des modèles montre que cette augmentation d'énergie dans le

système peut provoquer une déstabilisation du système et une forte augmentation des oscillations (Rosenzweig 1971 ; Rall et al. 2008 ; Binzer et al. 2012, 2016 ; Sentis et al. 2017, 2019 ; Quévreux et al. 2020), parfois jusqu'à mener à l'extinction de plusieurs espèces : c'est le paradoxe de l'enrichissement (Rosenzweig 1971). Cependant, les oscillations issues du paradoxe de l'enrichissement sont réduites par la complexité trophique des réseaux d'interactions (Rall et al. 2008 ; Binzer et al. 2016), par la paramétrisation allométrique des modèles (paramètres des espèces changeant en fonction de leurs tailles corporelles, Rip et McCann, 2011 ; Binzer et al. 2012, Binzer et al. 2016) et par la modélisation explicite des nutriments (Sentis et al. 2019). Il reste donc possible que le paradoxe de l'enrichissement, très peu observé en milieu naturel, soit un artefact de modélisation (Jensen et Ginzburg 2005). Dans tous les cas, les modélisateurs et expérimentalistes s'accordent à dire qu'une augmentation des nutriments provoque souvent une diminution de la diversité (Stevens et al. 2004 ; Suding et al. 2005 ; Hillebrand et al. 2007 ; Rall et al. 2008 ; Binzer et al. 2016 ; Leibold et al. 2017 ; Quévreux et al. 2020), en diminuant le nombre d'espèces et l'équitabilité dans la distribution de la biomasse, même si les mécanismes invoqués dans les différentes études ne sont pas toujours les mêmes. Il existe une autre raison pour laquelle une augmentation des nutriments pourrait diminuer la diversité : cela pourrait exacerber la compétition pour les nutriments et apparente (passant par la prédation) entre les producteurs primaires (Grime 1973 ; Chesson 2000 ; Chase et al. 2002), et donc amplifier l'exclusion compétitive (Steiner et Leibold 2004) ; faut-il encore que les nutriments soient explicitement modélisés (box 3) ainsi que d'une certaine façon la résistance à la prédation (Leibold 1996). Un exemple de cette compétition favorisant un producteur primaire, et par extension ses prédateurs, tout en défavorisant les autres prédateurs primaires et leurs prédateurs, est fourni par l'expérience de Hulot et al. en 2000, où l'augmentation des nutriments, favorisant une algue peu comestible au détriment des autres producteurs primaires, impacte négativement les consommateurs de ces derniers. Cette compétition exacerbée a donc des impacts qui se propagent dans le réseau, et donc sur la diversité et la stabilité globale des écosystèmes (une idée similaire de compétition entre chaînes trophiques via la prédation est développée dans Wollrab et al. 2013). Bien qu'il existe un certain nombre d'études qui ont analysé les conséquences de l'enrichissement sur les communautés et le fonctionnement des écosystèmes, notre compréhension de ces effets demeure en partie incomplète, en particulier dans les réseaux trophiques, car les nutriments, et l'eutrophisation en tant que perturbation (i.e. augmentation des nutriments dans un système) ne sont généralement pas étudiés explicitement (box 3).

Box 3 : modélisation implicite ou explicite des nutriments

Jusqu'à récemment, la majorité des travaux théoriques modélisaient l'enrichissement en nutriments implicitement, par le biais d'une augmentation de la capacité de charge des producteurs primaires (Rosenzweig 1971 ; Rall et al. 2008 ; Binzer et al. 2012, 2016 ; Sentis et al. 2017). Cela permet de ne pas avoir à expliquer les mécanismes sous-jacents et de pouvoir en prendre plusieurs en compte, sans connaître la limitation de la croissance de l'espèce. Cependant, pour les études modélisant l'impact de l'eutrophisation, utiliser la capacité de charge revient à faire l'hypothèse que les espèces ne sont limitées que par les nutriments, et surtout que toutes les espèces voient leur capacité à survivre sur ces nutriments augmenter de la même façon, par le biais d'une augmentation de leur capacité de charge propre. Or, bien que cela ne pose pas de problème dans la modélisation des chaînes trophiques, cela devient plus approximatif dans les modèles composés de plusieurs espèces de producteurs primaires : ces derniers sont en compétition pour la ressource en nutriment, mais cette compétition n'est pas prise en compte dans la capacité de charge. De plus, cette compétition est exacerbée par une augmentation de la quantité de nutriment (Grime 1973 ; Chesson 2000 ; Chase et al. 2002).

Il nous paraît donc important, dans un contexte de réseaux trophiques et d'eutrophisation, de modéliser explicitement les nutriments. Heureusement, plusieurs études récentes ont commencé à mieux intégrer les nutriments dans la modélisation des réseaux trophiques (Brose et al. 2008 ; Schneider et al. 2016 ; Uszko et al. 2017 ; Sentis 2019 ; Marx et al. 2019 ; Quévreux et al. 2020), ce qui me permet d'avoir une base solide sur laquelle s'appuyer dans mes études. Notons également que modéliser explicitement les nutriments aide aussi à une meilleure paramétrisation de l'effet de la température sur l'absorption des nutriments (Uszko et al. 2017 ; Marx et al. 2019).

1.4 Interaction entre la température et l'eutrophisation

Il n'y a aucune raison de penser que ces deux types de perturbations n'interagiraient pas. Plusieurs études théoriques mettent en lumière de telles interactions (Binzer et al. 2012, 2016 ; Sentis et al. 2017), avec la hausse des températures pouvant atténuer l'instabilité apportée par l'eutrophisation, et l'augmentation d'énergie apportée par l'eutrophisation pouvant réduire le fait que les consommateurs soient affamés du au réchauffement. Des

interactions se retrouvent aussi dans certaines expériences (O’Gorman et al. 2017 ; Thomas et al. 2017 ; Komatsu et al. 2019 ; Lewington-Pearce et al, 2019 ; Olesky et al. 2020). Ces interactions restent cependant sous-étudiées, et il est toujours peu clair de déterminer si les effets du réchauffement et de l'eutrophisation sont antagonistes, additifs ou synergiques (Cross et al. 2015 ; Tabi et al. 2019).

1.5 Fréquences et temporalité des perturbations

Ces différents types de perturbations ne sont pas définies uniquement par leurs propriétés, elles sont aussi définies par leur dynamique (figure 2, Donohue et al. 2016 ; Ryo et al. 2019). Selon les études, la dynamique des perturbations peut être définie par de nombreux facteurs. Elle change en termes d’intensité, de fréquence et d’intervalle, d’amplitude, de durée, de variations spatiales, ou de vitesse de changement (Donohue et al. 2016 ; Ryo et al. 2019).

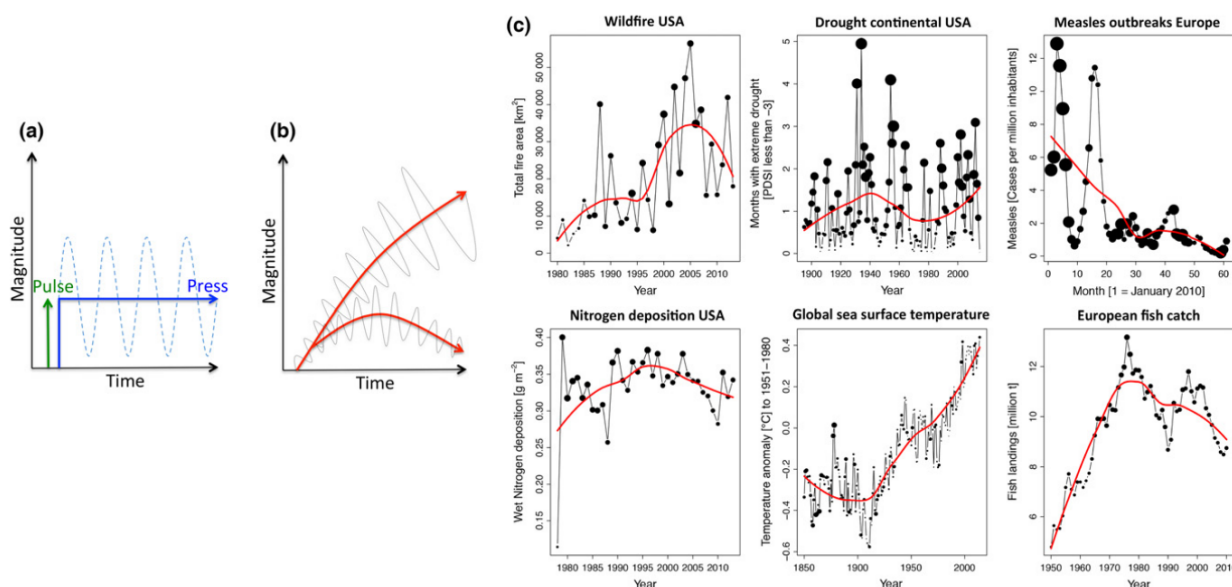


Figure 2 : les perturbations ont des dynamiques propres et évoluent de manière complexe. Elles peuvent être schématisées de façon simple (a), semi-complexe (b), ou directement avec des données (c). Nous nous concentrerons dans cette thèse seulement sur des perturbations simples. Issus de Donohue et al. 2016.

Nous nous concentrerons dans cette thèse sur des perturbations simples en terme de dynamiques : des perturbations de long terme constante, dites « **press** » dans le chapitre 2 (ce sont par exemple le réchauffement climatique ou l'eutrophisation constante d'un écosystème par des rejets d'usine) et sur des perturbations de court terme, qui finissent par s'arrêter, dites « **pulse** » dans le chapitre 3 (ce sont par exemple une canicule ou le lessivage des nutriments d'un champ vers un écosystème aquatique).

Dans tous les cas, l'étude des conséquences de ces perturbations est reliée par essence à l'étude de la stabilité des écosystèmes, notion qui a beaucoup intéressé les écologues et dont la complexité a fait couler beaucoup d'encre.

2 La stabilité : une notion complexe

La stabilité est une de ces notions dont tout le monde comprend le concept, mais dont la complexité, et la multitude de façon de la définir, empêchent la communauté scientifique de se mettre d'accord sur une définition simple, et surtout sur la façon de la mesurer. En effet, la stabilité est une notion complexe, dont la définition précise (et la façon de la mesurer) varie en fonction du système étudié (caractérisé par des paramètres variés : diversité d'espèce, types interactions biotiques, temporalité, spatialité...). Elle est souvent définie en fonction des perturbations qui affectent ce système (Donohue et al. 2016 ; Kéfi et al. 2019). La difficulté à saisir la notion de stabilité dans son ensemble multidimensionnel a créé le besoin de reposer des bases communes pour que les connaissances soient partageables entre les différents champs de l'écologie, de l'écologie théorique à la politique (Donohue et al. 2016), car de même que la complexité de la stabilité ne doit être oubliée, plusieurs communautés scientifiques se sont pour le moment fragmentées dans différentes directions, et méritent d'être réunies, pour une meilleure compréhension de ce problème urgent qu'est la stabilité des écosystèmes. Notons quand même qu'une simplification significative au service d'une « vision commune » porte le risque d'être trop réductrice et pourrait mettre à mal la compréhension de la complexité de la stabilité dans son ensemble. D'ailleurs, l'écologie est une science qui a depuis longtemps été basée sur une vision pragmatique de la science (où la recherche est basée sur les travaux récents des pairs du domaine d'études), plutôt que sur une vision axiomatique de la science (où la recherche est basée sur de grandes théories et lois et vise à en créer de nouvelles), et cette vision est efficace (Travassos-Britto et al. 2021).

En écologie, on peut séparer les études sur la stabilité en trois grandes catégories, qui ne se sont que peu mélangées, et dont les mesures de la stabilité sont donc très différentes, car concentrées sur différents aspects de la stabilité. Premièrement, nombre d'études théoriques se sont concentrées sur une vision très mathématique de la stabilité, en étudiant les valeurs propres des Jacobiennes à l'équilibre et l'état des attracteurs de modèles mathématiques (tableau 1d). D'autres scientifiques ont plutôt étudié la variabilité temporelle des espèces et communautés (tableau 1a). Enfin, un dernier groupe s'est plus concentré sur la réponse des

écosystèmes face à des perturbations explicites (surtout « press » et « pulse », comme décrit plus haut), en étudiant notamment la résilience ou la résistance (tableau 1b, c). Ces différentes communautés scientifiques, bien que liées entre elles et travaillant souvent ensemble, ont développé des visions de la stabilité assez différentes, dont nous allons voir les principales définitions ici.

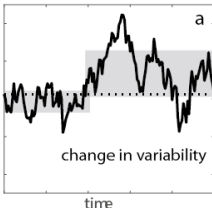
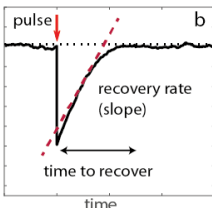
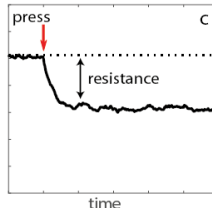
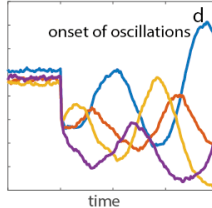
	Constancy	Recovery	Resistance	Attractors
definition	variability (or lack thereof) of the dynamics of composition or structure of the system over time or space	whether and how fast the system recovers after a perturbation	how much the system changes after a perturbation	existence or changes between attractors/dynamical states (alternative stable states or stable to unstable/oscillation)
metric (example)	variability (cv, std) persistence permanence	engineering resilience recovery back to predisturbed state	resistance (eg deviation from reference) robustness	attractor type trends in variance/autocorrelation
				

Tableau 1 : Les quatre facettes de la stabilité les plus couramment étudiées. (a) la variabilité temporelle (b) les variables liées à la réponse du système étudié face à une perturbation courte, que sont le temps de retour et la résilience (la vitesse de retour, une de ses définitions) (c) la résistance du système étudié face à une perturbation longue et (d) la vision théorique de la stabilité, qui calcule mathématiquement l'état du système, et notamment les équilibres et autres attracteurs. Tiré de Kéfi et al. 2019, figure tirée d'une version préliminaire de l'article mais non incluse dans la version finale.

2.1 Travaux théoriques sur la stabilité locale

L'étude de la stabilité dans les milieux théoriques a bondit dans les années 70, notamment avec la publication de May en 1972. En se focalisant sur la Jacobienne d'un modèle de réseau où les interactions interspécifiques sont distribuées aléatoirement, il a montré qu'une communauté d'espèces était d'autant moins stable que la diversité et la connectance étaient forte. Or, ce résultat était à l'inverse de l'opinion commune des écologues, qui assumaient que la diversité et la complexité augmentait la stabilité (MacArthur 1955 ; Odum et Barrett 1971), sans l'avoir formellement prouvé. Ces résultats ont provoqué un sursaut dans la communauté scientifique, et, pour faire la part des choses de ces résultats évidemment trop simplistes, de nombreux chercheurs se sont mis à travailler sur la stabilité. Il a ainsi été montré que la diversité et la complexité pouvaient être synonyme de stabilité en prenant en compte par exemple des réseaux plus réalistes (de Ruiter et al. 1995), ou encore l'adaptation des prédateurs à l'abondance des proies (Kondoh 2003).

Cette communauté de théoriciens a développé plusieurs façons de mesurer la stabilité. Ces mesures sont souvent basées sur la matrice d'interaction des espèces, et sur les valeurs propres de la Jacobienne à l'équilibre (May 1972). Elles permettent d'étudier les états stables possibles et autres attracteurs qui façonnent les dynamiques des modèles, mais aussi d'autres mesures de la stabilité, tel qu'un proxy de la variabilité temporelle, qui se calcule avec les valeurs propres, ou la résilience à une perturbation théorique, qui se calcule à partir d'une variation infinitésimale théorique (Pimm 1982). Ces études théoriques ont aussi l'avantage de pouvoir étudier les réseaux trophiques dans leur ensemble, contrairement aux expériences et études d'observations qui sont contraintes à de plus petits systèmes par la complexité temporelle et le nombre d'observations, et donc de paramètres (souvent très différents) à mesurer.

Cependant, les études expérimentales n'utilisent que très rarement les mesures de stabilité développées par ces études théoriques (Donohue et al. 2016). En effet, plusieurs problèmes apparaissent lors de l'application de ces mesures sur des données. Tout d'abord, ces études théoriques n'adressent pas des problèmes que les travaux expérimentaux étudient (Donohue et al. 2016 ; Downing et al. En 2020). De plus, pour permettre plus d'exactitude mathématique et de généralisation, les études théoriques utilisent des approximations gênantes pour ceux qui travaillent avec des données réelles : durées de mesures très longues, systèmes proches de l'équilibre et sans dynamiques transitoires (alors qu'elles sont communes dans la nature, Hoover et al. 2014), ou encore perturbations infinitésimales. Les études expérimentales et empiriques travaillent généralement sur de courtes durées et loin de l'équilibre, et ne peuvent donc pas faire ces simplifications mathématiques. Ainsi, les écosystèmes étudiés par les études théoriques ne représentent que rarement les sujets d'études des autres scientifiques (Donohue et al. 2016). Enfin, rappelons que la définition de la stabilité est changeante en fonction du système étudié et des perturbations qui l'affectent : tant qu'ils ne sont pas testés sur des données réelles, rien ne nous permet d'attester l'exactitude des résultats de ces études théoriques. Par exemple, Downing et al. En 2020 ont montré que les mesures de stabilité utilisées couramment par ces études théoriques n'étaient pas du tout corrélées au coefficient de variation, la mesure de stabilité temporelle classique des autres scientifiques, que nous décrirons par la suite.

Ainsi, de nombreuses études théoriques se sont détournés de ces mesures de stabilité pour développer, en lien avec les études expérimentales et empiriques, des mesures de

stabilité utilisables par tous et facilement interprétables, tel que le coefficient de variation (Yatchi et Loreau 1999), dont une des composantes est la synchronie (Loreau et de Mazancourt 2008 ; Thibaut et Connolly 2013) ou encore des mesures de changement de biomasses face à des perturbations (Donohue et al. 2013 ; Baert et al. 2016). Je m'inscris, avec cette thèse, dans cette démarche.

2.2 La variabilité temporelle

De leur côté, la principale mesure de stabilité sur laquelle se sont concentrés les études expérimentales et empiriques est la variabilité temporelle de la biomasse des espèces étudiées, c'est à dire l'étude de la variation des biomasses des espèces sur une période de temps donnée (Donohue et al. 2016). Une variabilité plus grande d'un système comparé à un autre signifie que le système est moins stable, et que les biomasses des espèces passent plus souvent par des valeurs faibles, leur faisant courir plus de risque d'extinction en cas de problème. La majorité des études expérimentales et des observations s'intéressent à cette variabilité, alors que seulement 20 % des études théoriques s'y sont intéressées (Donohue et al. 2016). Cette mesure est le plus souvent faite sur des systèmes à un état stationnaire, sans changement systémique et autres dynamiques qui pourraient impacter la variabilité, ou est tout du moins faite sur des dynamiques épurées de ces composantes gênantes pour l'étude de la variabilité (comme par exemple dans Danet et al. 2021).

Aujourd'hui, la mesure de variabilité temporelle la plus utilisée, pour ses vertus normalisatrices, est le *coefficient de variation*, CV, définit grâce à la moyenne μ et à l'écart type σ de la dynamique étudiée comme :

$$CV = \frac{\sigma}{\mu} \quad (1).$$

Ainsi, un CV de 0 signifie que la dynamique n'a aucune variabilité, un CV de 0.5 signifie que la variabilité de la dynamique est en moyenne d'environ la moitié de la moyenne de cette dynamique, un CV de 1 signifie que la variabilité de la dynamique est en moyenne égale à la moyenne de cette dynamique, et ainsi de suite. Notons que certaines études utilisent l'inverse du CV ($1/CV$) pour la transformer en une mesure de stabilité qui augmente en même temps que la stabilité du système.

Les études expérimentales et observationnelles sur la variabilité temporelle montrent que la diversité a souvent un effet stabilisateur (Tilman et al. 2006 ; Hector et al. 2010 ; Xu et

al. 2021)), bien que les relations diversité–stabilité non significatives ou négatives existent également (Hooper et al. 2005 ; Van der Plas 2019 ; Danet et al. 2021). Cependant, comme décrit précédemment, la définition de la stabilité dépend de nombreux facteurs, y compris de l'échelle choisie. L'étude de la variabilité temporelle d'espèces produit donc des résultats différents de l'étude de la variabilité temporelle de la biomasse totale d'une communauté composée de plusieurs espèces. Notamment, si la diversité semble avoir le plus souvent un effet clairement stabilisant sur la variabilité temporelle des communautés, son effet sur la variabilité des espèces est plus mitigé (Tilman 1999 ; Xu et al. 2021). Attardons-nous ici à revoir la littérature sur les raisons de la relation positive diversité–stabilité dans à l'échelle des communautés.

2.2.1 *Les mécanismes probables dans la relation diversité–stabilité*

Plusieurs études théoriques ont tenté de comprendre pourquoi la diversité pouvait augmenter la stabilité des écosystèmes, et plusieurs explications plausibles ont émergé. Je les classerai en deux catégories : les causes internes à la dynamique du système, et les causes externes dues à des perturbations extérieures. Les deux principales causes internes documentées sont 1) l'effet portfolio, issu des différences démographiques (y compris stochastiques) entre les espèces augmentant l'asynchronie entre les espèces (défini par la variabilité commune, nous la définirons en détail plus tard) et donc causant des effets moyens plus faibles (Tilman, Lehman et Bristow 1998) et 2) les interactions entre espèces causant des effets compensatoires (Tilman, Lehman et Bristow 1998), comme par exemple quand une espèce plus compétitive fait diminuer les autres espèces en même temps qu'elle même augmente. De l'autre côté, les deux explications externes les plus classiques sont 1) une différence dans la réponse aux perturbations (appelé *hypothèse d'assurance*, de Mazancourt et al. 2013), une perturbation pouvant augmenter la biomasse d'une espèce et faire diminuer celle d'une autre, créant de l'asynchronie, et 2) une différence dans la vitesse de réponse à une perturbation (Loreau et de Mazancourt 2013).

Comprendre et décrire les mécanismes en place est malheureusement plus compliqué dans les expériences et études d'observations. Dans tous les cas, cette relation positive diversité–stabilité est trouvée dans la majorité des études (Tilman et al. 2006 ; Jiang et Pu 2009 ; Hector et al. 2010 ; Cardinale et al., 2013 ; Isbell et al. 2015 ; Xu et al. 2021), sans que les mécanismes derrière cette relation fassent consensus. Certaines idées ont cependant été

avancées, et on retrouve encore cette dichotomie des causes possibles entre l'importance des relations interspécifiques (Gross et al. 2014) et la diversité de réponse face à des perturbations (Craven et al. 2018). Le plus probable est que ces deux mécanismes jouent un rôle important, et que leurs contributions respectives varient en fonction du système étudié et de l'échelle d'étude. Par exemple, on peut s'attendre à ce que les interactions entre espèces soient moins importantes dans les études avec peu de diversité et un seul niveau trophique (comme nous en discuterons bientôt), alors que l'impact des fluctuations environnementales est sans doute moins important dans les études où ces perturbations sont contrôlées, réduites ou trop complexes pour être analysées correctement, ainsi que dans les études théoriques sans variabilité, comme c'est le cas dans le chapitre 1 de cette thèse.

Notons que cette mesure de stabilité ne nécessite pas de perturbation en soi pour être étudiée, car la plupart des systèmes expérimentaux ou théoriques ont de la variabilité, que ça soit de la variabilité due à la démographie et aux interactions ou à une variabilité environnementale. Dans ce contexte, certains types de perturbations sont prises en compte sous forme de bruit, bruit qui n'est en fait que rarement aléatoire (voir par exemple Yang et al. 2019). Mais nous n'entrerons pas dans ce sujet durant cette thèse, car nous n'avons pas étudié ce type de système.

2.2.2 *La synchronie*

Comme le lecteur l'a certainement noté, de nombreuses explications détaillées plus haut impliquent massivement le concept de synchronie, qu'il est temps de bien définir. La synchronie est définie par le degré de variation commune entre plusieurs dynamiques. Ainsi, si la dynamique d'une espèce augmente en même temps que la dynamique d'une autre, la synchronie augmentera, mais si ces deux dynamiques changent dans des directions opposées, alors la synchronie diminuera, comme illustré dans la figure 3. Deux dynamiques synchrones donneront une dynamique globale du système avec plus de variabilité, et donc plus instable (figure 3 à droite). Au contraire, deux dynamiques asynchrones donneront une dynamique globale plus stable car leurs deux variabilités se compenseront à l'échelle du système (figure 3 à gauche). Dans tous les cas, sauf si les espèces varient exactement en synchronie, la variabilité totale du système sera plus faible que la somme des variabilités des espèces. Ce mécanisme permet de stabiliser le fonctionnement des écosystèmes, et en particulier de la biomasse totale des communautés.

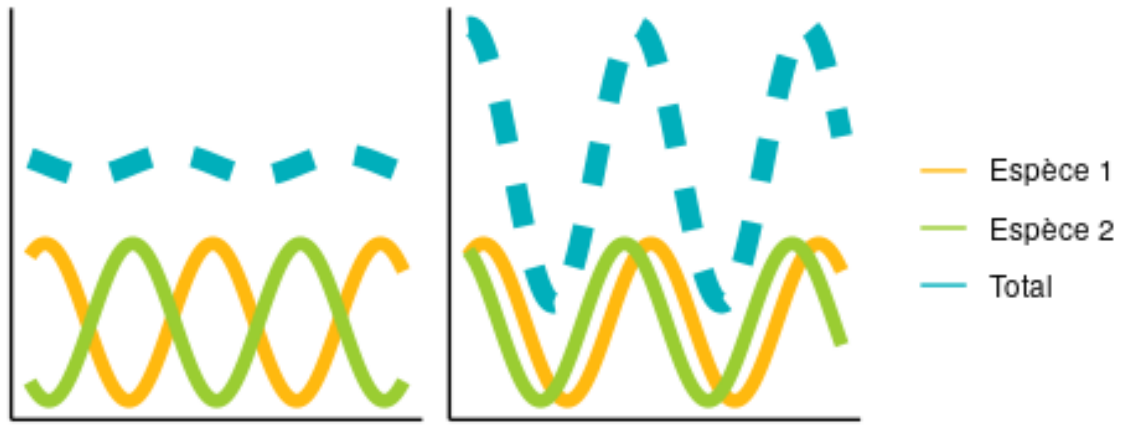


Figure 3 : Deux espèces (en jaune et vert) asynchrone (à gauche) donneront une biomasse totale (bleu) plus stable en terme de variabilité que deux espèces plus synchrones (à droite).

Au fil du temps, la mesure de synchronie, ϕ , qui s'est imposée est celle de Loreau et de Mazancourt 2008, qui l'ont définie comme la variabilité totale du système divisée par la somme des variabilités des composantes de ce système, en utilisant les écarts-types (σ) :

$$\phi = \frac{\sigma^2}{(\sum_i \sigma_i)^2}, (2).$$

Cette définition contraint la synchronie entre 0, où les espèces sont totalement asynchrones, et 1, où les espèces sont complètement synchrones. Notons que les espèces ne peuvent être totalement asynchrones que si elles sont au nombre de deux, car avec une plus grande diversité, le minimum possible de la synchronie augmente.

Ainsi, la majorité des mécanismes proposés pour expliquer la relation positive entre la diversité et la stabilité passe par une réduction de la synchronie entre les espèces. Cependant, la variabilité temporelle de la biomasse totale d'une communauté est composée de la synchronie entre ses espèces, mais pas que.

2.2.3 La décomposition de la variabilité temporelle de la biomasse totale d'un système

Thibaut et Connolly ont montré en 2013 que le CV de la biomasse totale d'une communauté, dit agrégé (CV_A), pouvait être décomposé mathématiquement en produit de la racine de la synchronie (ϕ) et du CV moyen des espèces composant cette communauté pondérée par leur biomasses ($\overline{CV_w}$), comme :

$$CV_A = \overline{CV_w} \times \sqrt{\phi}, (3),$$

Avec

$$\overline{CV_w} = \sum_i \frac{\mu_i}{\mu} CV_i, \quad (4),$$

et la synchronie comme décrite dans l'équation (2). Avec μ et σ la moyenne et l'écart type de la biomasse de la communauté, μ_i la moyenne de la biomasse de l'espèce i appartenant à cette communauté et CV_i la variabilité temporelle de la biomasse de l'espèce i .

Ainsi, la compréhension complète de la stabilité temporelle des écosystèmes ne pourra se faire qu'en réunissant 1) les mécanismes expliquant les changements de la synchronie entre les espèces avec 2) les mécanismes expliquant l'origine de la variabilité interne à chaque espèce. Or, il semble que ces derniers aient été beaucoup moins étudiés, probablement à cause de leur complexité, les rendant plus difficiles à appréhender et plus variables en fonction des systèmes étudiés ; ils peuvent être issus par exemple de la stochasticité, de forçages environnementaux ou encore des interactions entre espèces. De plus, il est possible que l'importance de la synchronie dans les mécanismes expliquant la relation diversité-stabilité ait été surestimée à cause de la surreprésentation dans les systèmes étudiés de systèmes simples. En effet, une plus grande diversité, et en particulierité l'étude de réseaux complexes où les relations trophiques dominant, peut réduire l'importance de la synchronie dans l'explication de la stabilité du système (Danet et al. 2021, mais elle peut aussi l'augmenter, McCann et Rooney 2009). D'un autre côté, on peut s'attendre à ce que la synchronie soit très importante dans un système composé uniquement d'une communauté de plantes, car leurs seules interactions sont compétitives, créant des dynamiques compensatoires (mas pas toujours stabilisantes pour les communautés, Loreau et de Mazancourt 2013).

Dans tous les cas, plusieurs études ont commencé à s'intéresser à l'apport relatif de chacune de ces deux composantes de la stabilité des communautés. Notamment, Olivier et al. 2020 montrent que l'importance relative à expliquer la stabilité des écosystèmes de la synchronie et du CV moyen des espèces change fortement en fonction du type de perturbation considérée (mais aussi des taxons considérés), alors que Danet et al. 2021 montrent que l'importance relative de la synchronie est relativement basse dans les systèmes trophiques lotiques.

Au contraire, certaines études se sont focalisées sur le fait de démêler l'importance des différents mécanismes promouvant la relation positive diversité-stabilité décrite plus haut,

sans prendre en compte la décomposition de la variabilité temporelle de la communauté, et donc sans prendre en compte l'importance de la synchronie dans cette définition. Ces études tentent notamment de comprendre l'impact relatif sur la stabilité des communautés, de l'hypothèse d'assurance, simplifiée en synchronie, et de l'effet portfolio, simplifié en diversité d'espèces (Blüthgen et al. 2016 ; Valencia et al. 2020). Bien qu'informatives, ces études mettent presque sur un pied d'égalité la synchronie et la diversité, or, la diversité est une propriété basale définissant les systèmes, alors que la synchronie elle, est une propriété émergente du système et est rétro-impactée par la diversité. De plus, l'effet portfolio ne peut être simplifié en diversité seulement, car ses effets moyens jouent sur l'asynchronie (Loreau et de Mazancourt 2013), ces deux simplifications ne peuvent donc pas être considérées indépendantes et comparées de cette façon. Ainsi, il est probable que leurs résultats, donnant plus d'importance à la synchronie, soient biaisés par la non prise en compte des interrelations et des différences de niveau de définition entre ces deux simplifications de mécanismes.

2.3 Les différentes mesures des réponses face aux perturbations

Une autre communauté de scientifiques s'est, de son côté, plutôt intéressée aux réponses des écosystèmes face à des perturbations précises. Ils se sont notamment intéressés comme nous l'avons vu au réchauffement et à l'eutrophisation, mais aussi à de très nombreux autres types de perturbations, tels que la perte de biodiversité ou d'espèces spécifiques, la fragmentation des paysages ou encore l'impact des pesticides (Donohue et al. 2013 ; Olivier et al. 2020 ; Polazzo et Rico 2021). C'est dans cette communauté scientifique que se sont ainsi développées les études sur les perturbations pulse et press.

La diversité des perturbations, ajoutée à la diversité des systèmes étudiés, a favorisé un foisonnement des définitions de la stabilité et des mesures associées (Donohue et al. 2016 ; Kéfi et al. 2019), comme expliqué dans l'introduction de cette section. Ces différentes définitions, bien que toutes représentatives d'une certaine facette de la stabilité, ne donnent pas toujours les mêmes résultats (Donohue et al. 2013 ; Pennekamp et al. 2018 ; Downing et al. 2020), illustrant l'importance d'en considérer plusieurs à la fois, ce que les études ne font que trop rarement (Donohue et al. 2016). Contrairement à la variabilité temporelle, les résultats de ces mesures de réponse aux perturbations sont donc fortement déterminés par le type de perturbation rencontré : les impacts des perturbations sont fortement dépendantes de leur identité, comme nous l'avons vu avec les impacts différents du réchauffement et de

l'eutrophisation, et il est donc impossible de généraliser leurs impacts sur la stabilité des écosystèmes.

Nous ne décrivons ici pas plus les impacts sur la stabilité des perturbations sur lesquelles nous nous sommes concentrés durant cette thèse, c'est à dire le réchauffement et l'eutrophisation, puisqu'ils ont déjà été décrit dans la section sur les perturbations. Nous verrons ici simplement les principales mesures utilisées dans l'étude de la stabilité des écosystèmes face aux perturbations.

2.3.1 *Stabilité face à des perturbations « press »*

Les perturbations dites « press » étant des perturbations qui durent sur le long terme (comme expliqué précédemment), leurs impacts sur la stabilité sont le plus souvent mesurés aussi sur le long terme (en laissant donc de côté les dynamiques transitoires dues aux changements). Parmi les mesures de stabilité étudiées pour comprendre l'impact des perturbations press, on retrouve surtout des mesures sur les changements dans le fonctionnement des écosystèmes. De nombreuses études vont ainsi mesurer la capacité des systèmes à résister aux changements, appelée le plus souvent résistance, avec l'idée sous-jacente qu'un système changeant moins qu'un autre pourra être considéré plus stable. Cette résistance est calculée sur de nombreuses propriétés et fonctions des écosystèmes, et notamment sur : la persistance (le taux de survie des espèces du système, Petchey et al. 1999 ; Rall et al. 2008 ; Fussmann et al. 2014 ; Binzer et al. 2012, 2016 ; Leibold et al. 2017 ; Zhang et al. 2017 ; Sentis et al. 2017, 2021 ; Gauzens et al. 2020 ; Quévieux et al. 2020), les extinctions en cascade provoquées par une première extinction (Thébault et al. 2007 ; Kaneryd et al. 2012 ; Donohue et al. 2017), la biomasse totale du système (mesure la plus classique quand on parle de résistance, Rall et al. 2008 ; Hulot et al. 2014 ; Pennekamp et al. 2018 ; Sentis et al. 2019 ; Barneche et al. 2021), la productivité des écosystèmes (Isbell et al. 2015), la prédation dans le système ou la capacité de transfert d'énergie (Barneche et al. 2021), ou encore la taille corporelle des espèces (Daufresne et al. 2009 ; O'Gorman et al. 2012 ; Binzer et al. 2016 ; O'Gorman 2017 ; Padfield et al. 2018 ; Weinbach et al. 2017).

Notons par ailleurs que de nombreuses études théoriques et expérimentales ont effectué leurs perturbations press, pour plus de simplicité, de façon implicite seulement (Kéfi et al. 2019), c'est-à-dire en étudiant non pas l'effet de perturbations en tant que changement d'état d'un système à un temps donné, mais en étudiant un même système sous différentes

conditions initiales. Par exemple, certaines études se focalisent sur les différences entre des systèmes avec différents niveaux de biodiversité, ou étant à des températures différentes, ce qui ne sont pas des perturbations à proprement parler, mais qui représentent biologiquement plutôt les différences de fonctionnement d'un système à travers un gradient. Cela est intéressant et biologiquement exploitable, et les études utilisant ce mécanisme ont permis de faire considérablement avancer la science, mais cela risque de ne pas représenter très fidèlement les effets de perturbations comparables à celles que les écosystèmes subissent actuellement (par exemple expliqué en box 2). Notamment, les dynamiques transitoires des espèces au début des études (issues du fait que les systèmes commencent le plus souvent leur dynamique loin de leur état d'équilibre) peuvent changer les résultats sous les effets d'un gradient ; de plus, appliquer une perturbation à un système va lui faire changer sa trajectoire, créant d'autres dynamiques transitoires qui peuvent elles aussi changer les résultats, par exemple en faisant survenir des extinctions en cascade. Ainsi, pour être sûr de totalement comprendre les effets des perturbations sur les écosystèmes, plus d'études modélisant explicitement les perturbations sont nécessaires (Díaz et al. 2003), au moins pour s'assurer des résultats des études ne les modélisant pas. Je m'y attellerai durant ma thèse.

2.3.2 *Stabilité face à des perturbations « pulse »*

C'est l'étude des réponses des écosystèmes face à des perturbation de court terme « pulse » qui a le plus permis la multiplication des mesures et des définitions de la stabilité.

Puisque les perturbations « pulse » vont, par définition, s'arrêter à un moment, la première question que l'on peut se poser est de savoir si les écosystèmes, maintenant libérés de la pression des perturbations, sont revenus à leur état pré-perturbation (Hillebrand et Kunze, 2020). Si ce n'est pas le cas, alors, pour quantifier les changements sur le long terme apportés par ces perturbations de court terme, des mesures similaires à celles utilisées pour l'étude des perturbations « press » sont utilisées (Donohue et al. 2013 ; Baert et al. 2016 ; Hillebrand et al. 2017, 2020 ; Radchuck et al. 2019 ; White et al. 2020 ; Polazzo et Rico 2021, notons que le terme « résistance » est utilisé ici autrement, et que pour parler de capacité à ne pas changer le terme « retour » (« recovery ») est utilisé, ajoutant de la confusion entre les différentes mesures).

Figure 4 : Les quatre mesures les plus communes de la stabilité à court terme après une perturbation « pulse », que sont la « résistance », la « réactivité », la « résilience » et le « temps de retour ». Mesures expliquées dans le tableau 2. Issues du rapport de stage de mon stagiaire de M2, S. Bakker.

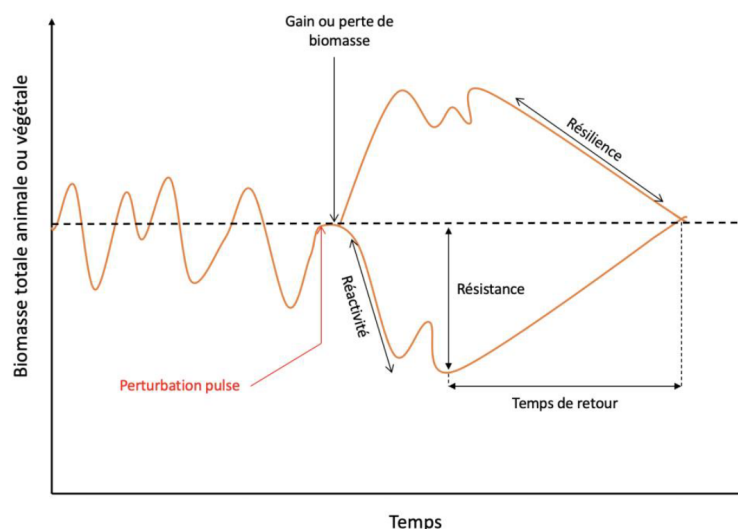


Tableau 2 : Nom, définition et informations sur les quatre mesures les plus communes de la stabilité à court terme après une perturbation pulse. Bien que ces définitions puissent changer en fonction du système étudié et de la communauté scientifique qui les utilise (et en particulier la notion de résilience), et qu'historiquement ces noms ont caché beaucoup de définitions, un consensus commence à apparaître, proche des définitions que je vais vous donner ici. Ce seront dans tous les cas les définitions utilisées dans le chapitre 3 de ma thèse.

Mesures et définitions	Informations complémentaires
<u>Résistance</u> : capacité d'un système à ne pas changer face à une perturbation, mesuré par l'amplitude du changement.	Souvent calculée au moment où les changements apportés par les perturbations sont les plus forts. Comparé à l'état pré-perturbation ou à un contrôle. Un système changeant moins sera considéré plus stable.
<u>Réactivité</u> : vitesse de changement face à une perturbation.	Souvent calculé entre le début de la perturbation, et le moment où les changements sont les plus forts ou à la fin de la perturbation. Un système changeant moins vite sera considéré plus stable.
<u>Résilience</u> : vitesse de retour après une perturbation.	Souvent calculé entre le moment où les changements sont les plus forts ou à la fin de la perturbation, et quand le système est revenu à l'équilibre. Parfois calculé même si le système ne retourne pas à son état initial. Un système revenant plus rapidement sera considéré plus stable.
<u>Temps de retour</u> : temps que met un système à revenir à un état stable, le plus souvent à l'état pré-perturbation.	Un système revenant à son état initial plus rapidement sera considéré plus stable.

Dans tous les cas, les impacts de ces perturbations « pulse » sont aussi quantifiées sur le court terme : la majorité des études mesurent la « résistance » (capacité à résister aux changements lors de la perturbation), les vitesses de changement (« réactivité » ou « résilience »), ou encore le « temps de retour » (Donohue et al. 2013 ; Baert et al. 2016 ; Hillebrand et al. 2017, 2020 ; Radchuck et al. 2019 ; Zhao et al. 2019 ; White et al. 2020 ; Polazzo et Rico 2021), qui sont illustrés dans la figure 4 et expliqués plus en détail dans le tableau 2. Notons que les études expérimentales et théoriques utilisent de manière similaire dans les études de perturbations « pulse » les méthodes et mesures de la stabilité citées précédemment, alors que les études d'observations, n'ayant pas accès à des dynamiques aussi fines et ne connaissant le plus souvent l'apparition d'une perturbation « pulse » qu'à posteriori, se concentrent principalement sur les extinctions à long terme des espèces et sur les changements de composition des communautés (Cavole et al. 2016 ; Hughes et al. 2018).

2.3.3 *Multidimensionnalité*

Ainsi, la stabilité est un concept composé de multiples facettes. Toutes ces différentes définitions de la stabilité, et les mesures associées, représentent différentes dimensions de la stabilité, et sont toutes porteuses d'un sens biologique précis pouvant être similaires ou très éloignés. Ainsi, puisqu'elles représentent des aspects différents de la stabilité, ces mesures ne répondent pas forcément de la même façon aux changements : une perturbation peut faire diminuer la stabilité sous un de ses aspects, tout en l'augmentant sur d'autres ; les différentes mesures de la stabilité ne covarient le plus souvent que faiblement (Donohue et al. 2013). Malgré cela, la majorité des études ne se concentre que sur une seule mesure de la stabilité à la fois (Donohue et al. 2016, mais voir la méthode ci-dessous, et Baert et al. 2016 ; Hillebrand et al. 2017 ; Hillebrand et Kunze, 2020 ; White et al. 2020), compliquant l'émergence d'une vision globale sur notion stabilité.

Pour mieux comprendre la stabilité dans son ensemble, Donohue et al. (2013) ont développé une méthode (proche de l'Analyse en Composantes Principales) permettant de simplifier le nombre de dimensions de la stabilité : corrélérer les différentes mesures de stabilité entre elles permet de regrouper les différentes parties de chacune de ces mesures qui varient similairement, ce qui amène à une réduction de l'espace dimensionnel de la stabilité. Cette approche permet de calculer l'espace dimensionnel de la stabilité, ce qui traduit à quel point les différentes mesures de la stabilité utilisées réagissent de la même façon. Comme

expliqué dans la figure 5, si la dimensionnalité de la stabilité (DS) est faible, alors on peut considérer que la stabilité est (dans le cas étudié) un concept simple dont toutes les composantes réagissent de la même façon – ce qui permet de conclure globalement sur l’effet de telle ou telle perturbation sur la stabilité ; au contraire, si la DS est forte, alors la stabilité est un concept complexe, et une perturbation aura des effets différents sur ses multiples dimensions.

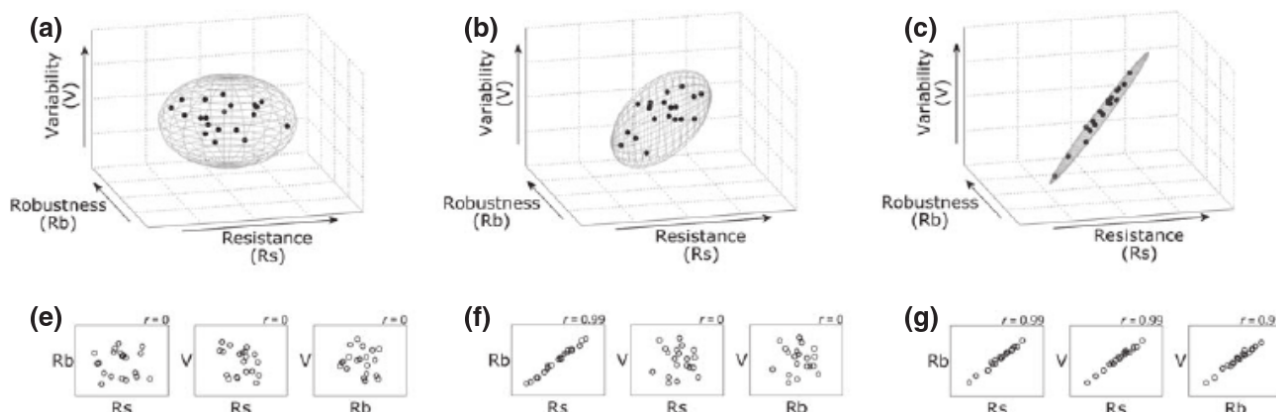


Figure 5 : Exemples de la dimensionnalité de la stabilité (DS) sur trois différentes mesures de la stabilité. Si les mesures ne sont pas du tout corrélées entre elles (a, e), alors la stabilité est une notion complexe et ne peut pas être simplifiée ; un peu de corrélation entre les mesures (b, f) réduit la DS et ouvre la voie à des simplifications dans l’interprétation de la stabilité ; des mesures complètement corrélées permet de réduire la DS en une seule dimension, ce qui signifie que la stabilité est un concept simple et facilement interprétable. Issue de Donohue et al. 2013.

Alors que comprendre la stabilité des écosystèmes est un problème urgent, encore peu d’études ont utilisé cette méthode de simplification de la DS, qui pourtant est très utile pour non seulement comprendre la stabilité dans son ensemble, mais aussi car elle est utilisable autant dans les études expérimentales et empiriques que dans les études théoriques, permettant de mieux se rapprocher. Les quelques études qui ont pour le moment utilisé cette méthode montrent que les différentes mesures de la stabilité couramment utilisées sont corrélées entre elles, mais pas au point de pouvoir les regrouper en une seule dimension (Donohue et al. 2013 ; Hillebrand et al. 2017 ; Radchuck et al. 2019 ; White et al. 2020 ; Polazzo et Rico 2021), et qu’ainsi la stabilité est bel et bien un concept complexe dont les différentes parties ne réagissent pas de façon similaire aux perturbations. Ceci a aussi été montré dans une étude utilisant une autre méthode et comprenant beaucoup plus de mesures de stabilité différentes (Domínguez-García et al. 2019). De plus, la DS change en fonction du système et de la perturbation étudiée (Donohue et al. 2013 ; Radchuck et al. 2019 ; Polazzo et Rico 2021), c’est-à-dire que les relations entre les mesures de stabilité peuvent changer,

rendant la compréhension de la stabilité encore plus complexe. Plusieurs études suggèrent que les perturbations vont le plus souvent augmenter la DS, c'est à dire qu'elles réduisent les corrélations entre les mesures de la stabilité (Donohue et al. 2013 ; Radchuck et al. 2019 ; Polazzo et Rico 2021).

3 Réseaux trophiques et stabilité du fonctionnement des écosystèmes

3.1 Une question sous-étudiée

Les écosystèmes sont le plus souvent composés d'un grand nombre d'espèces très diverses, interagissant entre elles. Ces espèces sont différentes par leur mode de fonctionnement (producteur primaire d'énergie à partir du soleil, herbivores, prédateurs, détritivores, pollinisateurs, parasites...), leur préférence de milieu (température, humidité, ombrage...), leur phénologie (période d'activité temporelle ou spatiale), leur taille ou encore leur histoire phylogénique. Or cette diversité des espèces, allant de pair avec une diversité d'interaction entre elles, apporte une complexité difficilement appréhendable, et dont l'étude n'est pas aisée. Les études d'observation ont du mal à étudier un grand nombre d'espèces en même temps, car elles n'ont pas la même temporalité et nécessite des méthodes opérationnelles lourdes très différentes pour quantifier chaque groupe fonctionnel ; les études expérimentales ont du mal à maintenir un fort niveau de biodiversité dans leurs expériences ; les études théoriques, bien que s'étant attelés à comprendre les réseaux complexes et leur stabilité très tôt, sont toujours confrontés au problème du réalisme de leurs modèles.

Ainsi, globalement peu d'études ont abordé la complexité des réseaux dans l'étude des liens entre diversité et stabilité du fonctionnement des écosystèmes ou dans l'étude des conséquences de perturbations, préférant assurer la qualité et la fiabilité des données plutôt que de s'atteler à une tâche dont la complexité pourrait induire un risque accru d'erreur d'échantillonnage associés aux difficultés à mobiliser les ressources adéquates. Ainsi, de nombreuses études se sont plutôt concentrées soit sur des communautés d'espèces précises (Lehman et Tilman 2000 ; Tilman et al. 2006 ; Loreau et de Mazancourt 2008 ; Jiang et Pu 2009 ; Hector et al. 2010), laissant de côté leur autres interactions biotiques (consommateurs, proies...), soit sur des chaînes trophiques dont chaque niveau trophique n'est représenté que par une seule espèce (ou très peu, Binzer et al. 2012 ; Sentis et al. 2017, 2019 ; Shanafelt et

Loreau 2018 ; Yang et al. 2018 ; Barbier et Loreau 2019), laissant de côté la compétition intra-trophique et la complexité de la notion de niveau trophique. Bien que l'étude de ces systèmes simplifiés ait permis de faire grandement avancer la science, les scientifiques s'accordent à dire que prendre en compte la complexité des réseaux est important et peut changer les relations précédemment établies sur des systèmes plus simples du fonctionnement des écosystèmes (Thébault et Loreau 2006 ; Duffy et al. 2007 ; Cardinal et al. 2012). Nous verrons dans cette partie plus en détail ce que sont les réseaux trophiques, et leur importance dans l'étude du fonctionnement des écosystèmes et de la stabilité.

3.2 Description des réseaux trophiques

Les réseaux trophiques sont des réseaux d'interactions (Ings et al. 2009 ; Barnes et al. 2018) se concentrant sur les interactions « alimentaires », c'est-à-dire sur les transferts d'énergies entre les espèces, en laissant de côté les autres interactions non énergétiques (ainsi que les parasites). Les réseaux trophiques tentent d'incorporer toutes les espèces des systèmes étudiés, et se démarquent donc par leur forte diversité (comme montré en exemple dans la figure 6), aussi bien en terme de communauté / niveau trophique (diversité verticale) que au sein de ces communautés (diversité horizontale, Duffy et al. 2007 ; Wang et Brose 2018 ; Zhao et al. 2019). Enfin, ces consommateurs en haut du réseau trophique ne se font pas manger par des espèces plus basses qu'eux, l'énergie monte donc dans le réseau. Pour mieux comprendre ces réseaux complexes et divers, de nombreux descripteurs ont été créés (Bersier et al. 2002 ; Banašek-Richter et al. 2004), dont nous allons voir une partie ici.

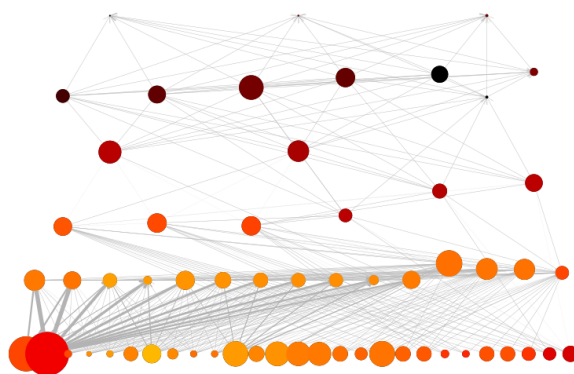


Figure 6 : un exemple de réseau, issu du modèle que j'ai utilisé durant ma thèse. Les producteurs primaires sont en bas du réseau, la verticalité est le niveau trophique des espèces. L'épaisseur des liens correspond à leur force, la taille des cercles au log de la biomasse des espèces, et leur couleur à leur variabilité temporelle, une couleur plus claire signifiant une espèce moins stable.

Les réseaux trophiques sont d'abord caractérisés par leur nombre d'espèces (diversité) et par le nombre de lien entre ces espèces, ainsi que par la force de ces liens. On appelle « connectance » la proportion du nombre de liens réalisés comparé au nombre de liens totaux possibles. Ces liens peuvent se faire plus souvent au sein de même groupe d'espèces (Expert et al. 2011), appelé « module », on dit dans ce cas que le réseau a une forte modularité. À partir de ces liens entre espèces et de la « hauteur trophique » des espèces, on peut calculer plusieurs descripteurs du niveau trophique du réseau. Ces descripteurs du réseau dépendent fortement des caractéristiques des espèces. La « hauteur trophique » d'une espèce est définie par la longueur de la chaîne entre elle et les producteurs primaires, une espèce peut être « basale » (productrice d'énergie qui ne consomme personne), « intermédiaire » ou « prédateur de sommet » (sans espèce qui la consomme). Une espèce peut être « spécialiste » (avoir peu de proies) ou « généraliste » (consomme beaucoup d'espèces), et peut être plus ou moins « omnivore » (consomme-t-elle sur plusieurs niveaux trophiques ou seulement sur un ? Polis et al. 1989).

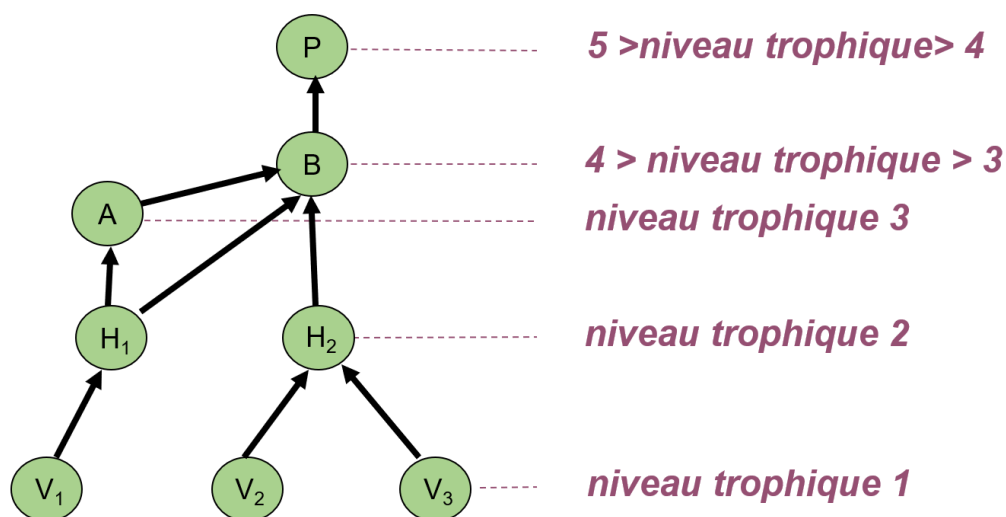


Figure 7 : Exemples de façon de décrire le réseau. Le réseau a une diversité de 8 espèces, la hauteur trophique maximale est presque de 5. Il est composé de deux module clair, un avec les espèces V₁, H₁ et A, et un autre avec V₂, V₃, et H₂. Les espèces V sont basale, alors que l'espèce P est prédateur de sommet. L'espèce H₁ est spécialiste, alors que l'espèce H₂ est plus généraliste. Enfin, l'espèce B est omnivore. Figure adaptée des cours données par Élisabeth Thébault.

Le fonctionnement d'une espèce et ses liens sont aussi fortement gouvernés par sa « taille corporelle » (Brose et al. 2006), les espèces mangeant généralement des espèces plus petites qu'elles, les plus grosses espèces se trouvent donc généralement en haut du réseau. Cela est connu pour avoir une importance forte dans la construction des écosystèmes, ainsi que dans leur fonctionnement (Binzer et al. 2012, 2016 ; Schneider et al. 2016 ; Brose et al. 2017), au

point qu'une bonne partie des modèles de réseaux trophiques prennent maintenant systématiquement la taille corporelle des espèces en compte.

3.3 Importance des réseaux dans l'étude du fonctionnement des écosystèmes

De nombreux travaux viennent maintenant appuyer l'idée que prendre en compte la complexité des réseaux d'interactions peut changer radicalement la dynamique des systèmes, et donc leurs fonctionnements (Duffy et al. 2007 ; Cardinal et al. 2012). Par exemple, on sait que la relation entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes peut changer entre les réseaux trophiques et les systèmes mono-trophique (Thébault et Loreau 2003 ; Duffy et al. 2007 ; Jiang et Pu, 2009), ou encore que l'effet de la diversité des plantes diminue dans le contexte de larges réseaux trophiques (Scherber et al. 2010). Similairement, les réseaux trophiques peuvent donner des résultats différents des chaînes trophiques, notamment à cause de la diversité de liens entre les espèces, dont la configuration peut fortement affecter le fonctionnement des écosystèmes (Pujoni et al. 2015). Étudier la complexité des réseaux fait aussi apparaître des différences entre les composantes de ces réseaux : la communauté animale peut répondre de façon différente à des changements de diversité que la communauté des producteurs primaires (Jiang et Pu 2009 ; Scherber et al. 2010 ; Schneider et al. 2016), et les espèces ont différentes réponses et peuvent être affecté différemment par les perturbations en fonction de leur niveau trophique (Brose et al. 2006 ; Fussmann et al. 2014 ; O'Gorman et al. 2017 ; Zhang et al. 2017 ; Barneche et al. 2021).

Plusieurs mécanismes peuvent expliquer les différences apportées par les réseaux complexe, nous allons en voir ici quelques exemples. Tout d'abord, la compétition et ses effets paradoxaux gagne en sens à la lumière des réseaux : le « paradoxe du plancton » (Hutchinson 1961) prédit l'exclusion compétitive par le meilleur producteur primaire du reste de sa communauté (contrairement à la diversité trouvée dans la majorité des écosystèmes), mais ce paradoxe disparaît en prenant en compte une grande diversité de consommateurs. Ces consommateurs peuvent en effet réguler les producteurs primaires en consommant préférentiellement le plus abondant, favorisant la diversité chez les producteurs primaires ; ces effets se retrouvent dans les expériences comprenant beaucoup d'espèces et dans les modèles de réseaux classiques (Leibold et al. 2017 ; Albert et al. 2021). De plus, les pressions verticales et dominances sont complexifiées dans les réseaux ; les effets partant du bas du

réseau, dit « bottom-up », peuvent dans certains cas être diminués dans les réseaux et conscrits au bas du réseau seulement (Scherber et al. 2010), pareillement les effets d'un enrichissement du milieu peuvent ne pas se propager dans le reste du réseau si les différents chemins qu'emprunte l'énergie pour monter dans le système réagissent différemment et entrent en compétition entre eux (Hulot et al. 2000 ; Wollrab et al. 2013) ; les effets partant du haut du réseau (« top-down ») peuvent quant à eux coupler entre eux ces différents chemins énergétiques (Rooney et al. 2006) et sont d'autant plus importants que le réseau comporte de niveaux trophiques (Scherber et al. 2010 ; Wang et Brose 2018). Enfin, prendre en compte les réseaux dans leur ensemble permet d'étudier des mécanismes importants dans les écosystèmes qui ne peuvent pas être modélisés dans les modèles plus simples, comme par exemple la faible comestibilité de certains producteurs primaires, qui peut modifier le fonctionnement des écosystèmes (Hulot et al. 2000 ; Thébault et al. 2003, 2006 ; Duffy et al. 2007).

3.4 Importance des réseaux dans l'étude de la stabilité des écosystèmes

La stabilité des écosystèmes est aussi fortement influencée par les réseaux, qui ont été un point central du débat sur la relation diversité-stabilité, en partie grâce à May. En effet, on sait aujourd'hui que la variabilité dans les systèmes provient principalement de deux sources (plus la stochasticité démographique) : des forçages environnementaux (Loreau et de Mazancourt 2008 ; Van der Plas 2019), elle peut aussi provenir d'une instabilité apportée par la diversité des liens dans les réseaux et la prédation (Halpern et al. 2005 ; Benincà et al. 2009 ; McCann et Rooney 2009 ; Gross et al. 2014 ; Hautier et al. 2014, 2015 ; Shanafelt et Loreau 2018). Ainsi, la variabilité émerge au moins en partie des dynamiques et liens des espèces, qui sont le mieux représentées en utilisant des réseaux.

La forme et les caractéristiques des réseaux sont importants pour déterminer la stabilité des écosystèmes. Par exemple, la hauteur trophique moyenne ou la dominance d'un niveau trophique spécifique concentrant l'énergie changent la stabilité des systèmes (McCauley et al. 2018), qui est aussi fortement affectée par les différences de taille entre les prédateurs et leurs proies, appelé « allométrie » (Brose et al. 2006 ; Binzer et al. 2016). De plus, alors que les études sur des communautés mono-trophiques mettent en avant l'importance de la synchronie pour la stabilité, il est possible que prendre en compte des

réseaux plus verticaux réduise cette importance de la synchronie, comme dans l'étude de Danet et al. (2021). Enfin, la réponse des écosystèmes aux perturbations n'est pas forcément la même dans les réseaux que dans les systèmes plus simples. Par exemple, les effets de l'eutrophisation peuvent être dirigés par le réseau et sa diversité (Hulot et al. 2000 ; Rall et al. 2008 ; Quévieux et al. 2020), avec une réduction du paradoxe de l'enrichissement (Rall et al. 2008 ; Binzer et al. 2016). Dans tous les cas, il est possible que les réseaux plus divers résistent mieux aux perturbations (Petchey et al. 1999). Il reste cependant beaucoup à comprendre dans le fonctionnement des réseaux trophiques de façon théorique, en particulier dans la prise en compte de notion de la stabilité d'une façon proche des études expérimentales et empiriques, et notamment dans l'étude de la réponse des écosystèmes aux perturbations.

4 Structure de la thèse

Cette thèse s'inscrit dans le projet ANR ECOSTAB, qui réunit, sous la direction d'Élisa Thébault, des expérimentalistes (avec une expérience de 16 lacs), des empiristes (dont l'aboutissement est l'étude de Danet et al. 2021) et des modélisateurs (par le biais de cette thèse), pour améliorer nos connaissances de la stabilité des écosystèmes face aux changements globaux. Ce manuscrit contient trois chapitres, qui sont trois brouillons d'articles scientifiques, dont le premier est en révision à la revue *Oikos*. Ces trois travaux présentent des résultats de modélisations, issus d'un modèle de réseau trophique allométrique venant de l'étude de Schneider et al. (2016) que j'ai adapté en fonction des besoins des articles. La méta-analyse en cours d'avancement fait par notre équipe à laquelle j'ai participé, portant sur les effets en cascade exercés par des poissons planctonivores avec différents modes de prédation (chasseur à vue, filtreur...), ne sera pas présenté dans ce manuscrit.

4.1 Chapitre 1 : Diversity, food web structure and the temporal stability of total plant and animal biomasses

J'ai étudié dans cette première partie la variabilité temporelle de la biomasse totale des communautés animales et végétales dans les réseaux trophiques, en décomposant cette variabilité comme Thibaut et Connolly (2013), pour séparer les différents mécanismes. J'ai étudié l'impact sur ces trois mesures de stabilité de la structure du réseau et de la richesse spécifique, pour explorer plus en détail la relation diversité-stabilité du fonctionnement de l'écosystème, ce qui à notre connaissance n'a jamais été fait dans des systèmes complexes avec

des mesures de stabilité réalistes et utilisables par les non-modélisateurs. J'ai étudié les questions suivantes :

- Quels facteurs influencent la stabilité de la biomasse totale animale et végétale ? Qu'apportent les réseaux au débat diversité-stabilité ?
- Y-a-t-il une différence entre la stabilité des communautés de plantes et d'animaux ?
- Y-a-il une différence d'importance pour expliquer la stabilité des communautés entre la synchronie et la variabilité des populations ?

4.2 Chapitre 2 : Effects of warming and eutrophication on ecosystem functioning and stability in food webs

Dans une deuxième partie, j'ai étudié l'impact de perturbations long terme « press » de type réchauffement et eutrophisation sur des réseaux trophiques. Les quelques études de réseaux sur cette question n'ont malheureusement utilisé que des mesures de stabilité centrées sur la persistance et la stabilité des populations et non celle du fonctionnement des écosystèmes, ou n'ont pas modélisé les nutriments et la compétition qu'ils apportent. J'ai aussi utilisé des paramétrages de températures issus de données de perturbation comme expliqué précédemment. J'ai essayé de répondre à plusieurs questions :

- Quels sont les impacts de ces deux perturbations sur les communautés de plantes et d'animaux ?
- Les deux perturbations interagissent-elles, ont-elles des effets antagonistes comme trouvé dans d'autres modèles ?
- Y-a-t-il une différence de réponse entre les communautés de plantes et d'animaux ?

4.3 Chapitre 3 : Impacts of warming and eutrophication on stability, and its multidimensionality, in food webs

Enfin, dans un dernier temps j'ai étudié l'impact de perturbation court terme « pulse » de même type sur la stabilité à court et long terme des écosystèmes. Pour essayer de comprendre la stabilité dans son ensemble, j'ai utilisé la méthode de multidimensionnalité de

Donohue et al. (2013), qui malgré son utilité n'a été encore que peu utilisée. J'ai enfin étudié l'impact de la structure du réseau et de la richesse spécifique sur ces mesures de stabilité grâce à une méthode de co-inertie. Je me suis posé différentes questions :

- Quels sont les impacts de ces deux perturbations sur les communautés, à court et long terme ? Les deux perturbations forment-elles des interactions ou ont des effets antagonistes ?
- Les différentes mesures de stabilité sont-elles corrélées entre elles ? Leurs corrélations varient-elles en fonction du type de perturbation ?
- Quel est l'importance de la structure du réseau pré-perturbation dans la réponse des écosystèmes ?
- Y-a-t-il une différence entre la réponse des communautés de plantes et d'animaux ?

Chapter 1: Diversity, food web structure and the temporal stability of total plant and animal biomasses

Jérôme Eschenbrenner, Élisabeth Thébault

1 Abstract

Food-web complexity and species richness are predicted to have tremendous effects on ecosystem functioning stability. Yet, our understanding of the relation between diversity and the stability of ecosystem functioning is still mainly limited to single trophic level communities and highly simplified food webs. To start filling this gap of knowledge, we model allometric food webs and use structural equation modelling (SEM) to investigate the relations between diversity, food web structure and the temporal variability of total plant and animal biomasses and their components, i.e synchrony and mean population variability. We find that plant and animal species richness have small destabilising impacts except for animal richness that clearly decreases the variability of total animal biomass. Higher total biomasses and biomass stored at higher trophic level have the strongest stabilising effects on total biomass. We also confirm that synchrony among species is important for the stability of the total plant biomass. However, synchrony only weakly explains variations in the stability of total animal biomass among food webs. Species richness and food web variables often have opposite impacts on synchrony and mean population variability, leading to more ambiguous results for the plant community. Our approach thus provide new insight on the complexity of the stability of ecosystem functioning in complex food webs.

Keywords: stability, food webs, theory, ecosystem functioning, diversity, temporal stability

2 Introduction

The study of the relationship between Biodiversity and Ecosystem Functioning (BEF) has been – for the last three decades – a key field in ecology, aiming to understand the consequences of global changes on biodiversity, and thus ecosystem processes, in a concern for improving ecosystem conservation and management. BEF has been studied especially on functions like biomass production, decomposition, pollination or carbon sequestration (Cardinale et al. 2012; Schneider et al. 2016; Van der Plas 2019), and on the stability of these functions, often measured as the inverse of the coefficient of variation of ecosystem properties over time (Tilman et al. 2006; Hector et al. 2010). Overall, studies have found positive relationships between diversity and stability of ecosystem functions, especially for the total biomass (e.g. Tilman et al. 2006 or Hector et al. 2010; Xu et al. 2021), even if non-significant relationships are also common (Hooper et al. 2005; Van der Plas 2019). This positive effect of diversity is most likely due to asynchrony among populations, partly in relation to species differences in response to disturbances (Lehman and Tilman 2000; Hooper et al. 2005; Tilman et al. 2006; Loreau & de Mazancourt 2008; Hector et al. 2010; Van der Plas 2019).

While we have gained extensive knowledge in the field of Biodiversity and Ecosystem Functioning (BEF) for plant communities (Lehman and Tilman 2000; Tilman et al. 2006; Loreau & de Mazancourt 2008; Jiang and Pu 2009; Hector et al. 2010), studies looking at the importance of the whole food web structure on ecosystem functioning have been more sparse (Thébault and Loreau 2005; Schneider et al. 2016; Wang and Brose 2018; Zhao et al. 2019; Quévieux et al. 2020; Maureaud et al. 2020) although the distribution and the strength of trophic interactions have tremendous effect on the flux of matter and energy in ecosystem. As a growing number of experimental and empirical studies investigates BEF relationships in either simplified food webs or animal communities (Jiang and Pu 2009; Bluthgen et al. 2016; Olivier et al. 2020; Danet et al. 2021), understanding the mechanisms behind these relations becomes particularly important. Indeed, some studies suggest that BEF relations might differ between single-trophic and multi-trophic communities (Duffy et al. 2007; Jiang and Pu 2009; Danet et al. 2021).

Theoretical studies on the links between diversity and ecosystem functioning show that the effects of diversity are complex in food webs, and depend on the ecosystem processes considered (Thébault and Loreau 2006; Schneider et al. 2016; Maureaud et al. 2020), on

average species generalism in the food web (Thébault and Loreau 2006; Maureaud et al. 2020), on species body mass distribution (Schneider et al. 2016) and on the number of food web trophic levels (Wang and Brose 2018). However, while recent models have brought new insights on the relationships between diversity and ecosystem properties in food webs, the stability of these properties has been largely ignored in this context. This is surprising because the stability of food webs have traditionally received a lot of attention in theoretical ecology since the study of May (1972). This gap of knowledge is due to the fact that food web stability has been mostly considered using descriptors that strongly differ from those investigated in BEF experiments and observational studies (e.g. local stability vs. temporal variability, Donohue et al. 2016), and using often 'species-poor' models (Kéfi et al. 2019). To our knowledge, there are no studies explicitly looking at the relationship between diversity, food web structure and the stability of ecosystem functioning in “complex” (i.e. species-rich) food web models. There is thus a need to extend recent studies on BEF relations in food webs to the study of the temporal variability of ecosystem properties. For instance, species diversity, food web connectance and the number of trophic levels are expected to greatly affect the stability of ecosystem functioning in food webs, because existing theoretical studies have highlighted the importance of diversity, connectance and the presence of top predators for several measures of food web stability (May 1972; Kondoh 2003; Allesina & Tang 2012; Shanafelt and Loreau 2018). Similarly, predation links can strongly affect synchrony (McCann and Rooney 2009) that is a main component of the stability of ecosystem properties (Thibaut & Connolly 2013), and we might expect this effect to be amplified in food webs.

To explore the relationship between diversity, food web structure and the stability of ecosystem functioning, we considered the temporal variability of both the plant and animal total biomasses using a food web model with body-mass constraints (Schneider et al. 2016). Allometric constraints are important to take into account in this context as these are known to affect many species traits such as metabolic and feeding rates, with wide consequences on both ecosystem processes and food web stability (Binzer et al. 2016; Schneider et al. 2016). We did not include stochasticity in our model, thus the temporal variability of biomass only results from intrinsic predation and competition processes and not from perturbations. Even though it is well known that stochasticity and species responses to environmental perturbations are important for ecosystem stability, and especially synchrony (Loreau & de Mazancourt 2008; Van der Plas 2019), food web complexity and predation are still key and

overlooked processes to determine ecosystem stability (Halpern et al. 2005; Benincà et al. 2009; McCann and Rooney 2009; Gross et al. 2014; Shanafelt and Loreau 2018), and we did not want to mix them to not over-complexify the model. To favour comparison between our theoretical results and empirical ones, we followed the same statistical approach as recent studies on the stability of animal communities (Bluthgen et al. 2016; Olivier et al. 2020; Danet et al. 2021). Specifically, we studied the relations emerging from our model between species richness, food web structure (as measured by connectance and average trophic level weighted by biomass) and the two components of the temporal stability of total biomass that are population stability and synchrony (Thibaut & Connolly 2013; Olivier et al. 2020; Xu et al. 2021; Danet et al. 2021). In addition, we also considered total plant and animal biomasses in this analysis as it is still debated whether the effects of species richness on total biomass and its stability are independent or not (Cardinale et al. 2013; Wang et al. 2021). Please note that hereafter we refer to primary producers and consumers as plants and animals for the sake of simplicity.

3 Material and methods

3.1 Model description

The model used here is based on the allometric food web model developed by Schneider et al. 2016. This model has been previously used to investigate the relationship between animal richness and ecosystem functioning in food webs. It is thus well suited to study the links between species richness, food web structure, biomass and the stability of ecosystem functioning. The model comprises 2 nutrients, a several species of primary producers that compete for nutrients, and several animal species that can be herbivores, predators of other animals, or both. The original equations and parametrisation of the model were left untouched. The complete description of the model can be found in Schneider et al. (2016) and the supplementary information, and only the main components and hypotheses of the model are summarized below.

The known relations between species body mass and species functional and demographic traits are central to the model. Species body mass determines its growth rate, metabolism and feeding rates on the other species in the community, resulting in complex food webs. Species predate on the smaller species (both plants and animals) that are falling in

their optimal range of prey body masses, which is defined around 100 times smaller than them.

The dynamics of nutrients (N_l) and plant (P_i) and animal (A_i) species are defined by the following equations (Schneider et al. 2016):

$$\frac{dN_l}{dt} = D(S_l - N_l) - v_l \sum_i r_i G_i P_i \quad (1a)$$

$$\frac{dP_i}{dt} = r_i G_i P_i - \sum_k A_k F_{ki} - x_i P_i \quad (1b)$$

$$\frac{dA_i}{dt} = e_p A_i \sum_j F_{ij} + e_A A_i \sum_j F_{ij} - \sum_k A_k F_{ki} - x_i A_i \quad (1c)$$

where D , S_l , v_l , r_i , x_i , e_p , e_A and F_{ij} are respectively the nutrients turnover rate, the nutrients supply concentration, the nutrient relative content in plants, the plant growth rate, the plant and animal metabolic losses, the conversion efficiency (on plant or animals) and the feeding rate of species i on species j . The growth rates, metabolic losses, and feeding rates depend on the body mass of the species. The feeding rate is defined by a functional response which varies in-between a Holling-type II and III functional response and includes intraspecific predator interference (Schneider et al. 2016). Other equations and parameters, including the definition of the functional response, are further described in the table A1 in supplementary information.

To assess the correlations between species richness, food web structure, total biomasses and the temporal variability of ecosystem functioning, we performed numerous simulations of the food web dynamics, of which we discarded the ones where, at any point in time, a plant was left with no predator, for a final total of 15 453 simulations. Non-edible plants indeed had a huge impact on ecosystem functioning, and were not the subject of this study, we thus removed them similarly to Schneider et al, 2016. In order to study of stability of food webs with varying species richness and structure, simulations started with varying numbers of animal species (10 to 60) and plant species (15 to 44), randomly drawn in a uniform distribution. In each simulation, each species was attributed a random body mass, which ranged from 10^0 to 10^6 for plants and from 10^2 to 10^{12} for animals. The simulations

were run for 100 000 steps, using the Euler method for integration, with a step size of 0.001. Please note that at the end of the run, once the transient dynamics were over and an equilibrium was reached, several species were often extinct. A species was considered extinct and its biomass set to 0 if its biomass was below an extinction threshold, set to 10^{-6} .

3.2 Descriptors of ecosystem stability and food web structure

To assess the relations between species richness, food web structure, total biomasses and temporal stability of ecosystem functioning, we focused on the last 5000 time steps of the simulation, the descriptors being averaged over these time steps. Analysis showed that the descriptors measured were not different from the same descriptors averaged 5000 steps before those, showing that the dynamics reached an equilibrium (while not necessary being stable), and that the transient dynamics were over. All descriptors (when applicable) were calculated for plants and animals separately. Indeed, we do not expect plant and animal stability to react similarly to plant and animal richness, as found previously for total plant and animal biomasses (e.g. Schneider et al. 2016).

Diversity was described by both plant and animal species richness. We considered two food web descriptors. First, connectance was calculated as the proportion of realised links divided by the maximum number of possible links. Second, we quantified the trophic level where most of the biomass is at in average by calculating the mean weighted trophic level in the food web. To do so, for each food web, we calculated species trophic levels using the feeding efficiency (the ability for a predator to feed on a prey relatively to both their body mass, equation A7 in supplementary information) in order to take into account the optimal feeding range of predators into the calculation of each species trophic level. Species trophic levels were then averaged and weighted by the biomass of each species.

As often done by BEF experimental and empirical studies, we measured ecosystem functioning as the total biomasses of plants and animals and ecosystem stability as the temporal variability of these two types of total biomasses (e.g. Tilman et al. 2006; Hector et al. 2010; Olivier et al. 2020; Danet et al. 2021). Temporal variability of total biomass was here defined by the coefficient of variation, calculated as $CV = \frac{\sigma}{\mu}$, μ being the mean biomass over the time period considered and σ the standard deviation.

A number of simulations of food web dynamics lead to a stable equilibrium, as indicated by CV values equal to 0, whereas in other simulations the equilibrium was unstable with oscillations in species biomasses and non-null CV values. Diversity and food web structure can show different effects depending on the stability measure considered (Donohue et al. 2016). We thus conducted two different analyses on the CV of total biomasses by first considering the effects of species richness and food web structure on the probability of food web local stability (i.e. CV = 0), and second by studying the effects of these same variables on the values of the total biomass CVs of the unstable food webs.

To study the probability of food web local stability, we created a binary variable equal to 1 if the total biomass CV of the system was 0 (stable) and to 0 otherwise. For the unstable webs where CVs are non-null, the CV of the total biomass (later referred as total biomass stability) can be decomposed into, as proven in Thibaut & Connolly (2013), (1) the mean CV of the species biomass weighted by their abundance $\overline{CV}_w$ (later referred as mean weighted population CV) and (2) the squared root of synchrony among species, φ , defined by Loreau & de Mazancourt (2008), as:

$$CV_A = \overline{CV}_w \times \sqrt{\varphi} \quad (2a)$$

With:

$$\overline{CV}_w = \sum_i \frac{\mu_i}{\mu} CV_i \quad (2b)$$

And:

$$\varphi = \frac{\sigma^2}{(\sum_i \sigma_i)^2} \quad (2c)$$

With μ and σ being respectively the mean biomass and the standard deviation of the community, and μ_i and σ_i being respectively the mean biomass and the standard deviation of the species i . These three measures describe different aspects of stability and are important to describe the state of the system, namely describing the temporal variability of the communities (the temporal stability of the system), the temporal variability of the populations

(the temporal stability of the components of the system), and the synchrony of their dynamics (the stability arising from asynchrony among the components).

3.3 Statistical analyses

Using the equilibrium dynamics of the 15 453 food webs studied, we investigated the relations between: (i) plant and animal richness; (ii) food web structure measured by connectance and mean weighted trophic level; (iii) total plant and animal biomasses; and (iv) our two measures of the stability of total plant and animal biomasses that are the probability to be locally stable and the total biomass CV of plants and animals for unstable webs. As total biomass CV can be decomposed into the mean weighted population CV and the synchrony, the relative importance of these two stability components were further considered in the case of unstable food webs. To study the relations among all these variables, we used Structural Equation Modelling (SEM), with path analyses. SEMs allow to investigate the potential causal direct and indirect relations among multiple variables, and they have been increasingly used in the last decade to assess the links between diversity, community structure and community stability (Bluthgen et al. 2016; Olivier et al. 2020; Danet et al. 2021). By using this approach, we thus ease the comparison between our results and those from empirical studies on ecosystem stability.

To define the SEMs, we hypothesized that species richness directly affects stability (Tilman et al. 2006; Hector et al. 2010) as well as food web structure (Kondoh 2003; Allesina et al. 2012; Shanafelt and Loreau 2018) and total biomass (Cardinale et al. 2013; Schneider et al. 2016; Wang et al. 2021). We further assumed that food web structure directly affects stability and total biomass (McCauley et al. 2018; Wang and Brose 2018; Maureaud et al. 2020). Meanwhile, total biomass and its distribution among trophic levels is also assumed to be linked to stability (McCauley et al. 2018). For the SEMs on the total biomass CVs of unstable webs, the variables were linked only to the weighted mean species CV and the synchrony, because those two fully mathematically determine the total biomass CVs (equation 2a). Those path analyses also happened to be the ones with the lower AIC compared to the other models we tested (results not shown). While we acknowledge that other variables play a role in shaping the stability of food webs, and that the variables used here can influence each other retroactively, this SEM reflects main hypotheses on the links between species richness, food web structure, total biomass and its stability.

The SEMs were performed using R and the package piecewiseSEM. All variables, except the connectance, were logged in order to fulfil model requirements. We used a generalised linear model with a binomial family to study the probability of food web local stability, and classical linear models to study the relations among other variables, after assuring all assumption were met (normality, collinearity).

According to the mathematical relation between the CV of total biomass, the mean weighted CV of species biomass and synchrony (equation 2a), and because we performed a log transformation of these variables, the unstandardised coefficients of the SEMs are equal to 1 for the predicted effects of the mean species CV et 0.5 for the effects of synchrony. However, we consider standardised coefficients in the following to compare the magnitude of the effects of the different variables. While we expect the relative importance of the mean species CV and the synchrony to explain the community CVs following a 1 to 0.5 ratio, deviations from this would indicate that one of the two component of community stability (either mean weighted species CV or synchrony) is more variable than the other among food webs, and thus contribute more than expected to variations in community temporal stability among simulated food webs.

4 Results

4.1 Relations between species richness, food web structure and total biomasses of animals and plants

The SEMs first highlight the emerging relationships between species richness, food web structure and total biomass among our simulated food webs (figure 1a). Animal richness is positively related with both food web connectance and the mean weighted trophic level, which indicates that food webs with higher animal richness are characterized by higher connectance and species biomass at higher trophic levels. To the contrary, plant richness is mainly associated with decreased connectance. Our results also suggest that the relations between species richness and total biomass are mostly indirect. Animal richness has a net positive effect on total animal biomass (summed standardized effects = 0.48, figure 1a), which is mostly associated to a positive relation between the mean weighted trophic level and total animal biomass. Animal richness has a weak net negative effect on total plant biomass (summed standardized effects = -0.17), which is mediated through the negative relations between connectance and total plant biomass as well as between the mean weighted trophic

level and total plant biomass. Plant richness has only weak positive net effects on total animal and plant biomasses (summed standardized effects = 0.17 and 0.20 respectively), which are mainly mediated through its negative relation with connectance for total plant biomass, and its positive relation with mean weighted trophic level for total animal biomass.

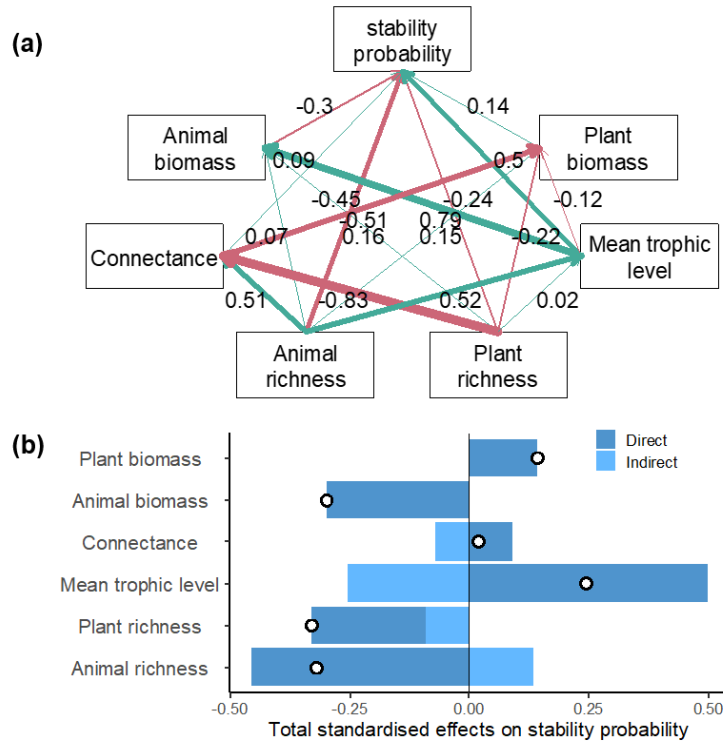


Figure 1: Effects of species richness, food web structure and total biomass on the probability of web to be local stability. (a) SEM. Arrows thickness is proportional the absolute standardised coefficients, red arrows represent a negative relationships and green ones a positive one. Non-significant relationship are not shown. (b) Standardised direct and indirect effects of the variables on the probability of food web local stability. The dots represent net effects. Indirect effects from a given variable on stability probability are computed by multiplying the standardised coefficients along each path, and then they are summed over all the paths joining the given variable and stability probability.

4.2 Local stability of total plant and animal biomasses

Out of the 15 453 simulations, 7 606 (48%) lead to an equilibrium that was locally stable for both total plant biomass and total animal biomass. As could be expected, the local stability of total plant and animal biomasses (i.e. $CV_{pA}=0$ and $CV_{aA}=0$) were strongly correlated: there were only 0.49% of the simulations where plant total biomass only was unstable and 0.5% where animal total biomass only was unstable. Thus, the results in this section are presented grouped for both animals and plants.

Overall, the probability of local stability is related to relatively weak and mostly independent (i.e. direct) effects of species richness, food web structure and total biomasses. While higher total animal biomass and plant and animal richness tend to promote the occurrence of unstable dynamics (figure 1), a high total plant biomass and weighted trophic level slightly favour local stability. Meanwhile, connectance has almost no effect on the probability of local stability.

4.3 Temporal variability of total plant and animal biomasses

The analyses of the values of total biomass CVs were done on the subset of unstable food webs ($n=7\,847$). The results reveal that the CV of total animal biomass is related to different variables than the CV of total plant biomass in our simulated food webs.

Regarding the total animal biomass CV, the SEM indicates that the variations in the CV of total animal biomass are mostly explained by the variations of the mean weighted animal population CV among food webs, rather than by the variations in synchrony (respectively 0.98 and 0.17, figure 2b, figure 1A available in Supplementary information). The synchrony has less importance than expected from the mathematical relation, where we expect the synchrony to be half as important as the mean weighted population CV in determining the total biomass CV (according to the equation 2a and the log transformations). Thus, the variables that are mostly related to the stability of total animal biomass are those that affect directly or indirectly animal population CV. Total animal biomass has a strong direct negative relation with mean weighted population CV, which indicates that food webs with high total animal biomass are characterized by low mean animal population CV and thus higher stability of total animal biomass (figure 2b, d, figure 3d, e). As both animal richness and mean weighted trophic level have respectively indirect and direct effects on total animal biomass, food webs with greater animal richness and biomass at higher trophic levels show higher stability of total animal biomass (figure 2d, figure 3d, e). Meanwhile connectance and plant total biomass have almost no effect on the CV of total animal biomass, and plant richness has a small destabilising impact (figure 2d).

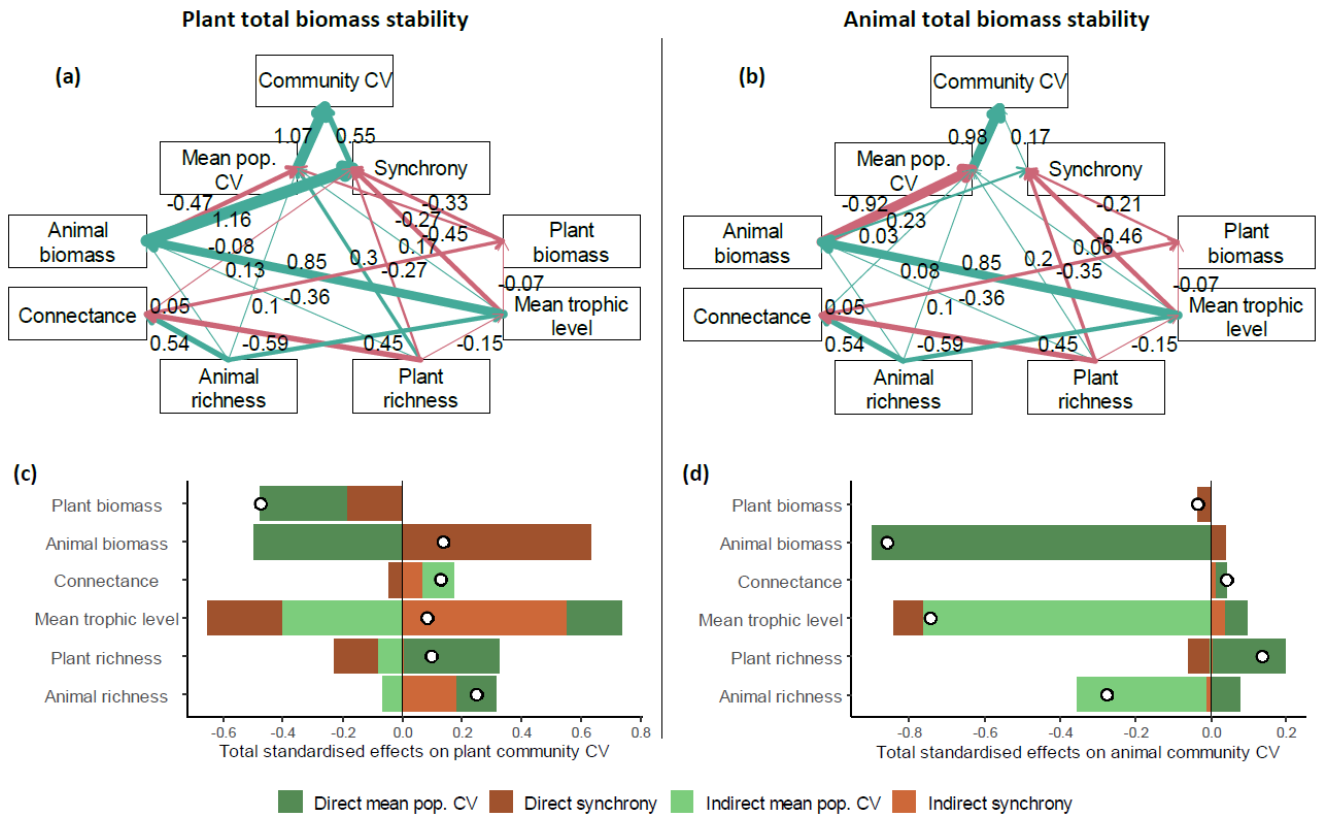


Figure 2: Effects of species richness, food web structure and total biomass on the stability of total plant ((a) and (c)) and animal ((b) and (d)) biomasses. (a) and (b): SEM. Arrow thickness is proportional to the absolute standardised coefficients, red arrows represent a negative relationship and green ones a positive one. Non-significant relationships are not shown. (c) and (d): Standardised direct and indirect effects of the variables on the stability of total plant and animal biomasses, as mediated through mean weighted population CV and synchrony. The dots represent net effects. Indirect effects from a given variable on another are computed by multiplying the standardised coefficients along each path, and then they are summed over all the paths joining the two variables.

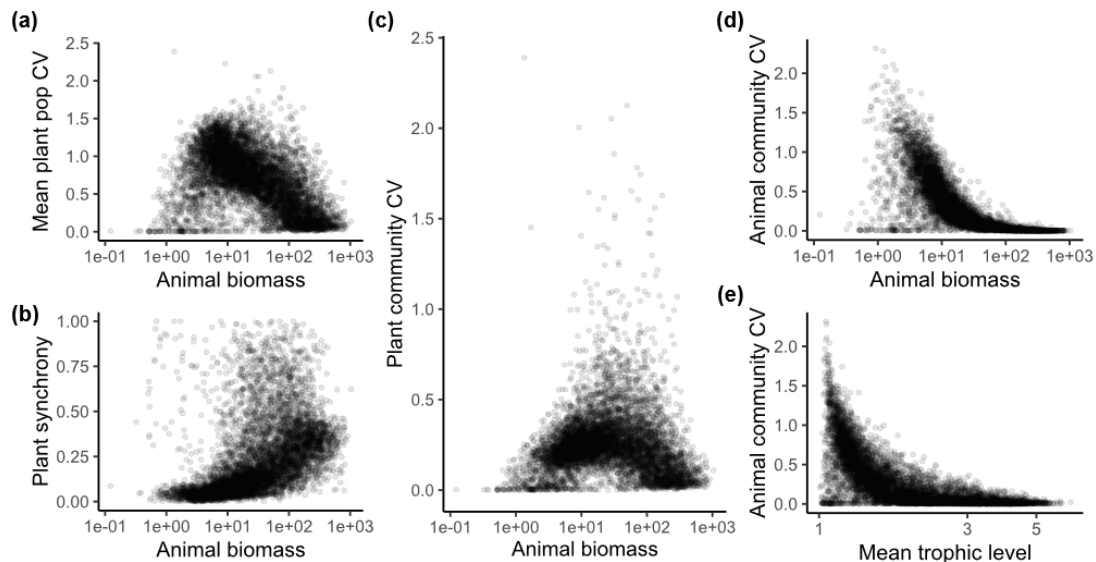


Figure 3: Effects of different variables on the stability of total plant ((a), (b) and (c)) and animal ((d) and (e)) biomasses, for the unstable food webs (n=7 847). (a), (b) and (c): Relation between the total animal biomass and the three descriptors of stability, respectively the mean plant population CV, the plant synchrony and the plant community CV. (d) and (e): Total animal biomass CV as a function of the total animal biomass and the mean weighted trophic level.

For the CV of total plant biomass the relative importance of the mean weighted population CV and the synchrony is as expected from the mathematical relation (respectively 1.07 and 0.55, figure 2a, figure 1A available in Supplementary information), as explained in the methods. This means that contrary to animals, variation in synchrony matters for the variation of plant community stability among simulated food webs. Plant total biomass and animal richness have respectively clear stabilising and destabilising impacts on the total plant biomass (figure 2c). Food webs with higher total plant biomass are indeed characterized by both lower weighted plant population CV and lower synchrony among plant dynamics. Connectance has a weak net destabilizing effect on total plant biomass, mediated through its negative relation with plant biomass. The SEM indicates that total animal biomass, mean weighted trophic level and plant richness have relatively weak net destabilizing effects on the total plant biomass despite their strong relations with weighted plant population CV and synchrony (figure 2c). This is due to the fact that those variables have opposite impacts on the synchrony and the mean weighted plant population CV (figure 2c, figure 3a, b, c). Indeed total animal biomass is negatively related with the mean plant population CV but it is also positively associated with synchrony. Plant richness and mean weighted trophic level have both direct positive effects on the average CV of plant populations and negative direct effects on synchrony.

Our results show strong differences in the total effects of the food web variables on the total plant biomass CV and the total animal biomass CV. However, despite these strong differences, it is interesting to note that most variables have the same sign of direct and indirect effects on mean weighted population CV and synchrony for both plants and animals. The differences between the stability of total plant biomass and total animal biomass thus arise mostly from the fact that variations in synchrony are important only for plants. For instance, total animal biomass has a direct negative effect on both mean plant and animal population CV and it has a direct positive effect on both plant and animal synchrony, but the small relative effect of animal synchrony on total animal biomass CV means that animal biomass have little destabilising impact through animal synchrony, contrary to its impact through plant synchrony.

5 Discussion

We simulated the dynamics of an allometric food web model and investigated the relations between species richness, food web structure and ecosystem functioning stability, by studying the temporal stability of total plant and animal biomasses. First, our results on the biodiversity-biomass relationship corroborate previous findings. Animal richness both strongly increased animal biomass and slightly decreased plant biomass, as we could expect from cascading effect (Schneider et al. 2016). Plant richness increased total plant biomass, which is a common result (Jiang & Pu, 2009; Cardinale et al. 2012; Van der Plas, 2019) and it had weak positive effect on total animal biomass, as we could expect from bottom up effect. Second, we found that the effects of species richness and food web structure differed among stability metrics (probability of local stability vs. CV of total biomass) and ecosystem functions (plant vs. animal total biomasses). While animal richness was clearly related with lower total animal biomass CV, plant and animal richness had weak but consistent destabilizing effects in other cases. Meanwhile, the mean weighted trophic level was strongly related to total biomass stability, whilst connectance had almost no effect.

5.1 The diversity-stability relationship

Our findings first highlight an overall positive effect of animal richness on the stability of total animal biomass, as defined by the inverse of the CV of total biomass, which results from a decrease in mean animal population variability at high animal richness. This finding complements the positive effect of animal richness on total animal biomass previously predicted with the same allometric food web model (Schneider et al. 2016). It is also in agreement with the results of a meta-analysis on the stability of populations and communities (Jiang and Pu 2009), suggesting that species richness decreases temporal variability at both population and community level in multi-trophic systems. Our results might be partly explained by changes in species body mass distribution with species richness, due to larger average individual plants and animals at high animal richness (Schneider et al. 2016). Indeed, species body mass distribution is known to affect food web stability (Brose et al. 2006), and food webs with higher mean individual body mass tend to show lower CV of total biomass at both plant and animal levels in our simulations (figure 2A, Supplementary information).

While animal richness is positively related with the stability of total animal biomass, we found that plant and animal richness have a weak negative effect on the stability of total

plant biomass and that plant richness slightly destabilizes total animal biomass as well. These results differ from general findings on the effects of plant richness on the temporal stability of total plant biomass. It is indeed widely admitted that, for plants, diversity often stabilises the community (Lehman and Tilman, 2000; Hooper et al. 2005; Tilman et al. 2006; Ives and Carpenter, 2007; Loreau & de Mazancourt, 2008; Griffin et al, 2009; Hector et al. 2010; Gross et al. 2014; Van der Plas, 2019; Xu et al. 2021). Our contrasting results might first be explained by the fact that the relation between diversity and ecosystem functioning and its stability differ between food webs and single-trophic level communities (Duffy et al. 2007; Jiang and Pu, 2009; Zhao et al. 2019). Our results are indeed consistent with the results of a two-trophic food web model showing that consumer diversity can destabilize the stability of total plant biomass whilst it stabilizes total consumer biomass (Thébault and Loreau 2006). The importance of trophic interactions for the relation between diversity and the stability of ecosystem functions is further exemplified by the results of our path analyses because effects of species richness are partly mediated by effects of food web structure on stability. Studies on the relation between diversity and the stability of ecosystem functioning in food web models have unfortunately been scarce, which prevents more in depth comparison with previous findings.

Second, the weak effects of species richness on the variability of total biomasses we observed, apart from the effect of animal richness on total animal biomass CV, might also be explained by the fact species diversity only result from differences in species body mass in our model. Allometric parametrisation brings more realism to food web models and this approach has brought important insights on food web functioning and stability (e.g. Brose et al. 2006, Schneider et al. 2016). However, differences in species body mass only partly reflect species diversity (Brose et al. 2006), and species differences for other traits can affect the relationship between diversity and ecosystem functioning and its stability (Maureaud et al. 2020). One of the most important determinant of diversity that is lacking in our model is probably the diversity in species responses to perturbations, and most importantly environmental fluctuations. In our model, the temporal variability of biomasses only results from intrinsic processes and not from perturbations. Species differences in their response to perturbations have been shown central to our understanding of the diversity-stability relation at community and ecosystem levels, especially as such differences can decrease the synchrony among species (Loreau & de Mazancourt, 2008; Griffin et al, 2009; Kéfi et al. 2019; Van der Plas, 2019,

but see Gross et al. 2014; Arnoldi et al. 2019). Thus, we acknowledge that our model might be lacking important mechanisms that might lead to stronger and more positive effects of diversity on the stability of ecosystem functions. Whether our results are robust to the inclusion of stochastic perturbations remain to be tested.

A number of studies have also shown that our understanding of the diversity-stability relationship strongly depends on the stability metric considered, opposite relations arising from different stability metrics (Ives and Cardinale 2007, Pennekamp et al. 2018). Our results add further evidence to this issue in an allometric food web model as we show that the diversity-stability relationship is different when measuring stability as the food web being locally stable (in a stable equilibrium) than when considering the coefficient of variation of total biomasses of unstable webs. Indeed, we found that higher plant and animal richness decrease the probability of observing static total biomass over time, which is fully coherent with classical findings of theoretical ecology in food webs regarding local stability (May 1972, Allesina and Tang 2012).

5.2 The relative importance of synchrony vs. population stability for the stability of total biomasses

Our results suggest that the variations of the total animal biomass CV among food webs are mostly related to the variations of the mean weighted population CV, while the relative contributions of synchrony and population variability are as expected from the mathematical expression for the total plant biomass CV, synchrony being half as important as population variability for plants. These results contrast with the importance of synchrony for community stability reported by previous studies on plants (Loreau & de Mazancourt, 2008; Gross et al. 2014; Van der Plas, 2019) and several animal trophic groups (Bluthgen et al. 2016; Olivier et al. 2020). Such lower relative importance of synchrony for the stability of total animal biomass in our model might be explained by the complex inter-dependencies within the animal community due not only to competition for resources (as for plants) but also to predatory interactions among animals. Indeed, trophic interactions are known to potentially strongly affect consumer-resource dynamics (McCann and Rooney 2009), and such effects are likely more complex in food webs compared to more simple systems, due to an increase in the number of predatory links. A recent study on the stability of fish food webs also suggested that variations in synchrony might matter less for the temporal stability of animal total biomass

than previously observed in plant communities due to the multi-trophic structure of these communities (Danet et al. 2021).

These results highlight that understanding the stability of ecosystem functions requires to assess not only the determinants of species synchrony, which has received much attention in this context (Bluthgen et al. 2016; Valencia et al. 2020), but also the determinants of mean weighted population stability. This is even more important given that species richness and food web structure often have opposite impacts on these two stability components. For instance, we found that animal biomass both strongly stabilised and destabilised total plant biomass CV, by increasing synchrony and reducing population stability at the same time. Such type of opposite impacts have been found in plant community experiments (for example, Tilman et al. 2006; Hector et al. 2010) and in a recent food web study (Danet et al. 2021), and it might explain the fair differences in results across the range of studies published on community and ecosystem stability: while many describe a positive diversity-stability relationship, a significant number of them found no relationship, or a negative one (Ives and Carpenter 2007; Griffin et al 2009; Jiang and Pu 2009; Gross et al. 2014; Van der Plas 2019). However, studies comparing the relative importance of synchrony and mean weighted population CV for determining variations in community stability are still scarce, making it difficult to conclude about the importance of the populations CV for stability.

5.3 Food web structure, total biomass, and stability

Our results highlight that the distribution of biomass within food webs is strongly related to the stability of total plant and animal biomasses. Biomass distribution has been emphasized as an important determinant of food web stability in several recent studies (McCauley et al. 2018, Barbier and Loreau 2019). Top-heaviness (i.e. higher consumer to resource biomass ratio) has indeed been related to increased CV of overall total biomass in an allometric food web model (McCauley et al. 2018), which is coherent with the destabilising and stabilising effects of respectively animal and plant biomass on the probability of local stability in our model, but not with the stabilising effects we found on the CV of total animal biomass of unstable food webs.

Our results also suggest that the mean weighted trophic level is strongly related to the stability of total biomasses in food webs, as also found in a recent empirical study on fish

communities in streams (Danet et al. 2021). Having more biomass stored proportionally at higher trophic levels is associated with greater probability of local stability and with lower temporal variability of total animal biomass. This effect of mean food web trophic level might be explained by the allometric relations included in our model, where species with larger body mass are positioned at higher trophic levels and are characterized by lower per unit biomass metabolic and attack rates. In such allometric dynamical food web model, species with larger body mass, which have also slower metabolism, are indeed expected to promote food web stability (Brose et al. 2006, Barbier and Loreau 2019). The stabilizing effects of species with larger body mass might also explain the stabilizing effect of plant biomass on the CV of total plant biomass, as plant communities with larger biomass tend to have also larger plant species (figure 1A).

Contrary to our expectation from literature (May 1972, Allesina & Tang, 2012), connectance had very little impact on any of the stability measures at ecosystem level. However, the absence of relation between connectance and stability has been also observed in food web community matrices parametrised with empirical data (Jacquet et al. 2016) and in stream food webs (Danet et al. 2021). Such absence of connectance effect might result from the non-random distribution of interaction strengths in food webs, which has been shown to result from biomass distribution and allometric constraints. Overall, our results thus suggest that the distribution of biomass in food webs strongly matter for the stability of ecosystem functions such as total biomass, meaning that the effects of species richness and food web structure on total biomass are not independent from their effects on the stability of total biomasses (Cardinale et al. 2013, Wang et al. 2021).

5.4 Conclusion and perspectives

In summary, our study shows that diversity and food web mean weighted trophic level not only affect ecosystem functions, as found by recent food web models, but also their temporal stability. We suggest that previously reported BEF relations differ in a food web context, and highlight the need to study the mean weighted population CV at the same time than synchrony to better understand the stability of ecosystems (Xu et al. 2021). One important limit of our analysis is that the temporal variability of biomasses only results from intrinsic processes and not from perturbations. Stability is a multidimensional concept, and most of its metrics can be only understood in the light of a perturbation (Donohue et al. 2016,

Kéfi et al. 2019), such as resilience or resistance. Thus, future studies will need to investigate how different types of perturbations affect our conclusions on the effects of diversity and food web structure on temporal variability and other measures of the stability of ecosystem functions.

6 References

- Allesina, S., Tang, S., 2012. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483, 205–208.
- Arnoldi, J. et al. 2019. The inherent multidimensionality of temporal variability: how common and rare species shape stability patterns. *Ecol. Lett.* 22, 1557–1567.
- Barbier, M., Loreau, M., 2019. Pyramids and cascades: a synthesis of food chain functioning and stability. *Ecol. Lett.* 22, 405–419.
- Benincà, E. et al. 2009. Coupled predator–prey oscillations in a chaotic food web. *Ecol. Lett.*, 12(12), 1367–1378.
- Binzer, A. et al. 2016. Interactive effects of warming, eutrophication and size structure: impacts on biodiversity and food-web structure. *Global Change Biol.* 22, 220–227.
- Blüthgen, N. et al. 2016. Land use imperils plant and animal community stability through changes in asynchrony rather than diversity. *Nat. Commun.* 7, 1–7.
- Brose, U. et al. 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecol. Lett.* 9, 1228–1236.
- Cardinale, B.J. et al. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67.
- Cardinale, B.J. et al. 2013. Biodiversity simultaneously enhances the production and stability of community biomass, but the effects are independent. *Ecology* 94, 1697–1707.
- Danet, A. et al. 2021. Species richness and food-web structure jointly drive community biomass and its temporal stability in fish assemblages. *Ecol. Lett.* 24, 2364–2377.
- Donohue, I. et al. 2016. Navigating the complexity of ecological stability. *Ecol. Lett.* 19, 1172–1185.
- Duffy, J.E. et al. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecol. Lett.* 10, 522–538.

- Griffin, J. et al. 2009. Biodiversity and the stability of ecosystem functioning, in: Naeem, S.B. et al. (Eds.), *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing*. 2009, p. 78-93.
- Gross, K. et al. 2014. Species richness and the temporal stability of biomass production: a new analysis of recent biodiversity experiments. *Am. Nat.* 183, 1–12.
- Hector, A. et al. 2010. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology* 91, 2213–2220. <https://doi.org/10.1890/09-1162.1>
- Halpern, B. S. et al. 2005. Predator effects on herbivore and plant stability. *Ecol. Lett.*, 8(2), 189-194.
- Hooper, D.U. et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35.
- Ives, A.R., Carpenter, S.R., 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317, 58–62.
- Jacquet, C. et al. 2016. No complexity–stability relationship in empirical ecosystems. *Nat. Commun.* 7, 1-8.
- Jiang, L., Pu, Z., 2009. Different effects of species diversity on temporal stability in single-trophic and multitrophic communities. *Am. Nat.* 174, 651–659.
- Kéfi, S. et al. 2019. Advancing our understanding of ecological stability. *Ecol. Lett.* 22, 1349–1356.
- Kondoh, M., 2003. Foraging Adaptation and the Relationship Between Food-Web Complexity and Stability. *Science* 299, 1388–1391.
- Lehman, C.L., Tilman, D., 2000. Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities. *Am. Nat.* 156, 534–552.
- Loreau, M., de Mazancourt, C., 2008. Species Synchrony and Its Drivers: Neutral and Nonneutral Community Dynamics in Fluctuating Environments. *Am. Nat.* 172, E48–E66.
- Maureaud, A. et al. 2020. Trait-based food web model reveals the underlying mechanisms of biodiversity–ecosystem functioning relationships. *J. Anim. Ecol.* 89, 1497–1510.
- May, R.M., 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238, 413–414.

- McCann, K. S., & Rooney, N., 2009. The more food webs change, the more they stay the same. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.*, 364(1524), 1789-1801.
- McCauley, D.J. et al. 2018. On the prevalence and dynamics of inverted trophic pyramids and otherwise top-heavy communities. *Ecol. Lett.* 21, 439–454.
- Olivier, T. et al. 2020. Urbanization and agricultural intensification destabilize animal communities differently than diversity loss. *Nat. Commun.* 11, 1-9.
- Pennekamp, F. et al. 2018. Biodiversity increases and decreases ecosystem stability. *Nature* 563, 109–112.
- Quévreux, P. et al. 2020. Interplay between the paradox of enrichment and nutrient cycling in food webs. *Oikos* 130, 95-109.
- Schneider, F.D. et al. 2016. Animal diversity and ecosystem functioning in dynamic food webs. *Nat. Commun.* 7, 12718.
- Shanafelt, D.W., Loreau, M., 2018. Stability trophic cascades in food chains. *Royal Soc. Open Sci.* 5, 180995.
- Thébault, E., Loreau, M., 2006. The relationship between biodiversity and ecosystem functioning in food webs. *Ecol. Res.* 21, 17–25.
- Thébault, E., Loreau, M., 2005. Trophic Interactions and the Relationship between Species Diversity and Ecosystem Stability. *Am. Nat.* 166, E95–E114.
- Thibaut, L.M., Connolly, S.R., 2013. Understanding diversity–stability relationships: towards a unified model of portfolio effects. *Ecol. Lett.* 16, 140–150.
- Tilman, D. et al. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629–632.
- Valencia, E. et al. 2020. Synchrony matters more than species richness in plant community stability at a global scale. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117, 24345-24351.
- van der Plas, F., 2019. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biol. Rev.* 94, 1220-1245.
- Wang, S., Brose, U., 2018. Biodiversity and ecosystem functioning in food webs: the vertical diversity hypothesis. *Ecol. Lett.* 21, 9–20.

Wang, S. et al. 2021. How complementarity and selection affect the relationship between ecosystem functioning and stability. *Ecology* 102, e03347.

Xu, Q. et al. 2021. Consistently positive effect of species diversity on ecosystem, but not population, temporal stability. *Ecol. Lett.*

Zhao, Q. et al. 2019. Horizontal and vertical diversity jointly shape food web stability against small and large perturbations. *Ecol. Lett.* 22, 1152-1162.

7 Supporting information

7.1 Appendix 1: equations of the model

Table A1: the differential equations of the model. The full description can be found in Schneider et al. (2016). This model have been used as such or slightly modified in several other articles, such as Ryser et al. (2019). Justifications for parameter values can be found in Schneider et al. (2016), parameter values being taken from available literature.

Equations	Description
$\frac{dN_l}{dt} = D(S_l - N_l) - \nu_l \sum_i r_i G_i P_i$ equation A1: dynamic of the nutrient l	Where $D=0,25$ is the global nutrient turnover rate, $S_l \sim Norm(\mu_s=10, \sigma_s=2)$; $S_l > 0$ determine the maximum nutrient level, $\nu_l: \nu_1=1, \nu_2=0,5$ is the relative content of each nutrient in plants, $r_i = m_i^{-0,25}$ is the intrinsic growth rate, and $G_i = \min\left(\frac{N_1}{K_{i1} + N_1}, \frac{N_2}{K_{i2} + N_2}\right)$ is the plant species specific growth factor with $K_{il} \sim Uniform \in [0; 1]$ the half saturation density of nutrient uptake.
$\frac{dP_i}{dt} = r_i G_i P_i - \sum_k A_k F_{ki} - x_i P_i$ equation A2: dynamic of the plant i	Where F_{ij} is the feeding rate described in equation A4, and $x_i = x_p m_i^{-0,25}$ is the plant specific metabolic demand with $x_p = 0,138$.
$\frac{dA_i}{dt} = e_p A_i \sum_j F_{ij} + e_A A_i \sum_j F_{ij} - \sum_k A_k F_{ki} - x_i A_i$	Where $e_p = 0,45$ and $e_A = 0,85$ are the conversion efficiency for predation on plants and animals

equation A3: dynamic of the animal i	respectively, and $x_i = x_A m_i^{-0,25}$ is the animal specific metabolic demand with $x_A = 0,314$.
$F_{ij} = \frac{\omega_i b_{ij} R_j^{1+q}}{1 + c A_i + \omega_i \sum_k h_{ik} b_{ik} R_k^{1+q}}$ equation A4: feeding rates of the animal i on the prey j	b_{ij} and h_{ij} are described below. $\omega_i = 1/(\text{nombre of prey of } i)$ is the relative consumption rate, $q \sim \text{Norm}(\mu_q = 0,5, \sigma_q = 0,2); q \in [0,1]$ is the hill-exponent which varied between type II and type III, and $c \sim \text{Norm}(\mu_c = 0,8, \sigma_c = 0,2); c > 0$ is the consumer interference.
$b_{ij} = b_0 m_i^{\beta_i} m_j^{\beta_j} L_{ij}$ equation A5: capture coefficient of the animal i on the prey j	Where $b_0 = 50$, and with the two coefficient of the power law $\beta_i \sim \text{Norm}(\mu_{\beta_i} = 0,47, \sigma_{\beta_i} = 0,04)$ and $\beta_j \sim \text{Norm}(\mu_{\beta_j} = 0,15, \sigma_{\beta_j} = 0,03)$ in the limit of $\pm 3\sigma$. For plants, since they do not move we assumed $m_j^{\beta_j} = 20$. b_{ij} scale with the feeding efficiency L_{ij}.
$h_{ij} = h_0 m_i^{\eta_i} m_j^{\eta_j}$ equation A6: handling time of the animal i on the prey j	Where $h_0 = 0,4$, and with the two coefficient of the power law $\eta_i \sim \text{Norm}(\mu_{\eta_i} = -0,48, \sigma_{\eta_i} = 0,03)$ and $\eta_j \sim \text{Norm}(\mu_{\eta_j} = -0,66, \sigma_{\eta_j} = 0,02)$ in the limit of $\pm 3\sigma$.
$L_{ij} = \left(\frac{m_i}{m_j R_{opt}} e^{1 - \frac{m_i}{m_j * R_{opt}}} \right)^\gamma$ equation A7: feeding efficiency of the animal i on the prey j	Where $R_{opt} = 100$ is the optimal consumer-prey ratio, and $\gamma = 2$ is the width of the Ricker function.

7.2 Appendix 2: relationships between the two community stabilities and their components

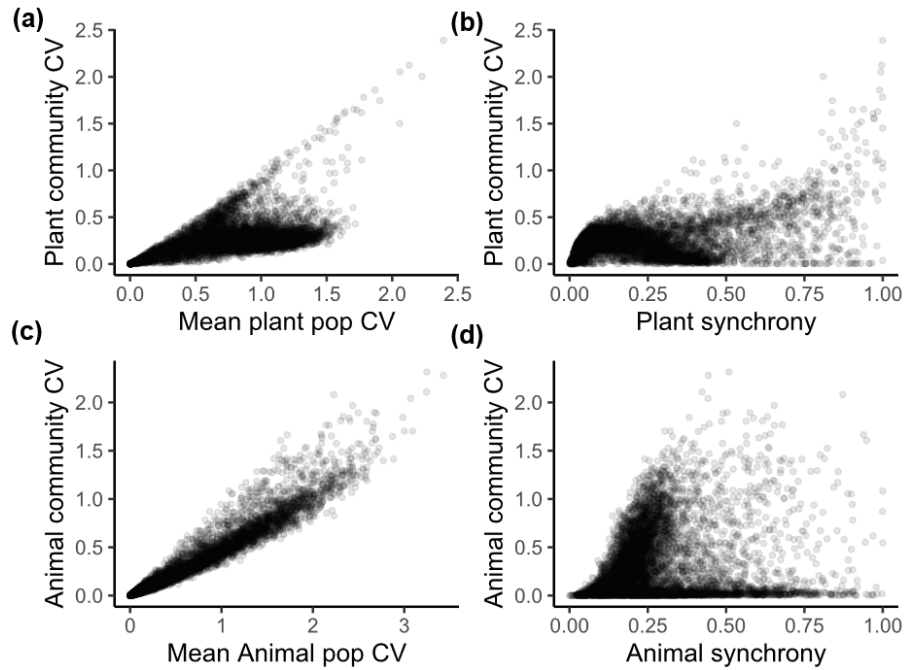


Figure A1: relationship between the plant ((a), (b)) and animal ((c), (d)) community CVs and their components, mean weighted population CV ((a), (c)) and synchrony ((b), (d)).

7.3 Appendix 3: body size and temporal variability

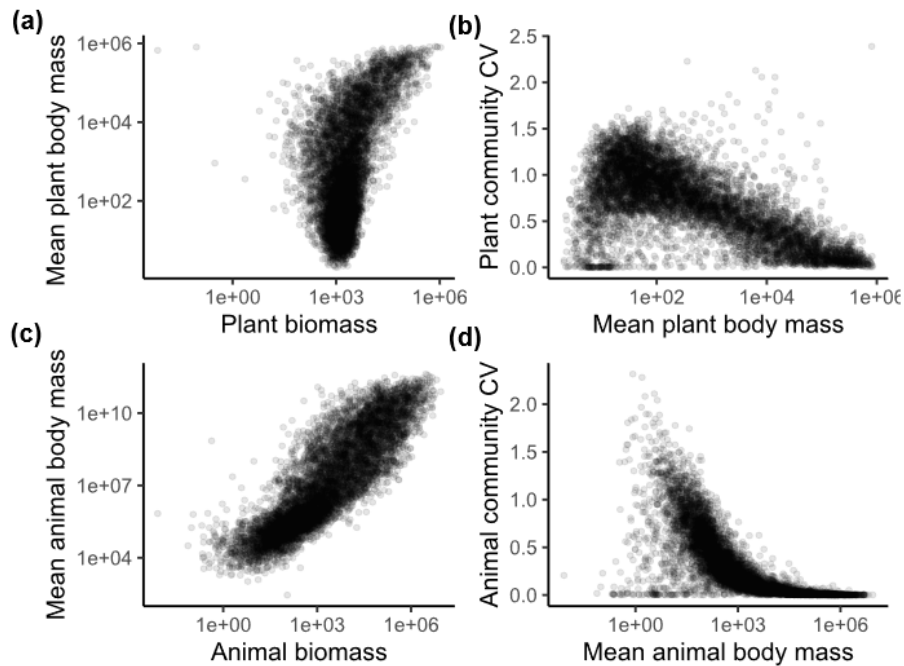


Figure A2: Communities (plants, (a), (b) or animals (c), (d)) with more biomass also have a higher mean species body mass (weighted by the species' biomass, (a), (c)). Bigger species tend to be slower, especially in term of growth and metabolic rate (table A1), resulting in communities with lower CV for communities where the biomass is stored more in bigger species ((b), (d)).

Chapter 2: Effects of warming and eutrophication on ecosystem functioning and stability in a food web model are mainly mediated by species loss and inedible plants

Jérôme Eschenbrenner, Élisabeth Thébault

1 Abstract

Among the effects of global changes, warming and eutrophication are known to have drastic impacts on ecosystems but the interactive effects of these two perturbations on ecosystem functioning and stability remain understudied, especially in complex food webs. We extended an allometric food web model including nutrient dynamics with updated relations between temperature and species demographic parameters to investigate the effects of press perturbations due to warming and eutrophication. In contrast with previous predictions, we found little interaction between the two perturbations, and the paradox of enrichment did not occur in our system. Indeed, one perturbation never offsetted the effect of the other as both warming and enrichment consistently reduced species persistence, leading to increased probability of food web stability. Our study also emphasized strong differences in the response of plant and animal total biomass to the two perturbations. Overall, our model highlights that competition among primary producers for nutrients, occurrence of inedible species and food web complexity are major determinants of the effects of both perturbations.

Keywords: perturbations, warming, eutrophication, food webs, ecosystem functioning, stability, models

2 Introduction

We are facing rising uncertainties on the fate of ecosystems, both globally and locally, caused by human activity. Warming and eutrophication are among the main threats causing massive and global changes, with ongoing rising trends (Abram et al. 2016, Puñuelas et al. 2012). A better understanding of their effects is critical as both temperature and nutrient levels are known to affect ecological processes across population, food web and ecosystem levels (Cross et al. 2015).

Indeed, warming increases species metabolic and mortality rates (Englund et al. 2011; Fussmann et al. 2014; Uszko et al. 2017; Uiterwall & Delong 2020), and it changes nutrient absorption of primary producers (Uszko et al. 2017; Marx et al. 2019) and feeding rates of predators (Englund et al. 2011; Uszko et al. 2017; Uiterwall & Delong 2020). Consequently, warming can lead to a decrease in species biomasses (Fussmann et al. 2014; Sentis et al. 2017, 2019), diversity (Binzer et al. 2016; Ma et al. 2017; Sentis et al. 2021) and energy transfer in food webs (Barneche et al. 2021), with a stronger impact on top predators resulting from predator starvation (Fussmann et al. 2014; O’Gorman et al. 2017; Ma et al. 2017; Barneche et al. 2021). In addition, the lower interaction strength and efficiency of predators is often predicted to increase stability in the form of lowering variability of population dynamics (Rall et al. 2008, Fussmann et al. 2014, but see Synodinos et al. 2021). As for warming, nutrient enrichment is also known to strongly affect ecological communities and ecosystem functioning. Experiments often show that eutrophication might durably reduce the species richness and biomass evenness of primary producers (e.g. Stevens et al. 2004; Suding et al. 2005). Theoretical studies also predict the paradox of enrichment (Rosenzweig 1971), which stipulates that while more nutrients lead to more energy and thus more biomass in the system (Hulot et al. 2014; Sentis et al. 2019), the supplementary energy could also lead to a strong decrease in stability, with the increase in oscillatory dynamics, up to extinctions, both in small systems (Rosenzweig 1971; Binzer et al. 2012; Sentis et al. 2017, 2019) and food webs (Rall et al. 2008; Binzer et al. 2016; Quévreux et al. 2020).

Despite increasing understanding of the effects of warming and eutrophication on ecosystems, some challenges remain on this issue. First, although the study of interactive effects of warming and eutrophication has gained interest over the last decade (e.g. Binzer et al. 2012, 2016; Sentis et al. 2017, Tabi et al. 2019), much still needs to be done to understand

whether the effects of temperature and nutrient levels on ecosystems are additive, antagonistic or synergistic (Cross et al. 2015, Tabi et al. 2019), especially in the context of complex food webs. Several studies suggest that warming and eutrophication have potentially mitigating impacts on each other, as warming might dampen the destabilising oscillatory effects of eutrophication (Binzer et al. 2012, 2016; Sentis et al. 2017) and the additional energy brought by eutrophication might reduce consumer starvation and species loss caused by warming (O’Gorman et al. 2017; Thomas et al. 2017; Lewington-Pearce et al. 2019). However, most theoretical studies on this issue focus on food chain models (Binzer et al. 2012, Sentis et al. 2017, 2019, but see Binzer et al. 2016) while food web structure is expected to strongly affect community response to either warming or eutrophication (Rall et al. 2008; Binzer et al. 2016; Ma et al. 2017; Gauzens et al. 2020; Quévieux et al. 2020; Sentis et al. 2021).

Second, recent studies have highlighted the importance to better account for the complex relations between temperature and species biological rates and for modelling nutrients explicitly. Indeed, the effects of temperature on species persistence and stability depend on the effect of temperature on the food web parameters (Englund et al. 2011; Uszko et al. 2017; Uiterwall & Delong 2020), which can change greatly if using parametrisation from temperature gradient data or perturbed species data. In addition, eutrophication is characterised by an abnormally high input in nutrient in the system, but the majority of the models only implicitly represent the nutrients, through the carrying capacity of primary producers (Rosenzweig 1971; Rall et al. 2008; Rip & McCann, 2011; Binzer et al. 2012, 2016). However, the presence of several primary producers in competition can make the hypothesis of a fixed carrying capacity inaccurate and an important aspect of the dynamics of primary producers might be missed when nutrients are not explicitly modelled (Brose 2008; Sentis et al. 2019). For instance, perturbations such as warming have the potential to drive to extinction all the consumers of a primary producer, which then become inedible, potentially leading this inedible species to out-compete other primary producers and dampen trophic cascades as it monopolises most of the available nutrients (Hulot et al. 2000, Thébault et al. 2003, 2006). In addition, the dependence of nutrient absorption to temperature is more straightforward to measure than the dependence of the carrying capacity, which is less understood and still subject to debate and opposing opinion (Uszko et al. 2017; Marx et al. 2019). Nutrient dynamics and recent findings on the relations between temperature and species biological

rates are thus critical to take into account to extend our knowledge on the combined impacts of warming and eutrophication in food webs.

Third, the consequences of warming and eutrophication on ecological communities have been mostly studied without considering explicit perturbations but rather by studying the community properties under different conditions (e.g. Binzer et al. 2012, 2016; Uszko et al. 2017). This corresponds to a common approach of ecological stability, as indicated by a recent review on the topic (Kéfi et al. 2019). However the study of a system under different conditions might not always reflect its response to an actual perturbation (Kéfi et al. 2019), and models that include explicit increase in temperature and nutrient levels are needed. In addition, most theoretical studies on the effects of warming and eutrophication have focused on population and community level properties such as the stability of species dynamics and species persistence in food chains and food webs (e.g. Rall et al. 2008; Binzer et al. 2016; Gauzens et al. 2020; Uszko et al. 2017; Sentis et al. 2017), ignoring ecosystem properties such as total biomass and its temporal stability despite their importance for ecosystem functioning (but see Marx et al. 2019; Tabi et al. 2019; Quévieux et al. 2020).

In this article, we investigated the effects of warming and eutrophication, modelled as explicit press (long lasting) perturbations, on diversity and ecosystem functioning and stability in a food web context. As found for food chain stability and food web persistence, we hypothesised that warming increased the stability of the food web in counterpart of reducing diversity and total biomass, while we hypothesised eutrophication would reduce diversity and ecosystem stability, but increase total biomass. Although inedible species are often removed from typical food web analyses (Schneider et al. 2016; Eschenbrenner and Thébault in review – Chapter 1), we studied the emergence of inedible plant species as a result of our two perturbations because these species might strongly affect the response of ecosystem functioning and stability to perturbations. We studied separately plant persistence and total biomass from animal persistence and total biomass because we expected plant and animal communities would respond differently to perturbations as their response to changes in diversity also differ (Schneider et al. 2016; Eschenbrenner and Thébault in review – Chapter 1). Please note that throughout this article, we refer to primary producers and consumers as plants and animals for the sake of readability.

3 Material and methods

The model is based on the allometric food web model developed by Schneider et al. (2016). This model is particularly appropriate to study the effects of warming and eutrophication for several reasons: (1) nutrient dynamics are modelled explicitly, which is important for understanding effects of eutrophication; (2) the parameters of the model, which depend on species body mass, can also be parametrised as a function of temperature as it has been done in several allometric food web models (Binzer et al. 2016, Marx et al. 2019); and (3) allometry is an important component of most food webs, and it is a key determinant of the dynamics of trophic networks (Brose et al. 2006).

3.1 Model description

The model contains a varying diversity of primary producers competing for two nutrients, and of predators, which can range from full herbivory to full predation. Body masses of species are first drawn at random between 10^0 to 10^6 for plants and 10^2 to 10^{12} for animals, the exponent being drawn in a uniform distribution. Species body mass influences the species demographic traits, including their growth rate, metabolism, and functional response. It is also a key factor for the determination of their feeding links (their ability to predate on a given species). The feeding efficiency of the predator species i on the species j is determined by the equation:

$$L_{ij} = \left(\frac{m_i}{m_j R_{opt}} e^{1 - \frac{m_i}{m_j R_{opt}}} \right)^\gamma, \quad (1)$$

with m_i and m_j being the body masses of both species involved, $R_{opt}=100$ being the optimal consumer-prey ratio (meaning that predators feed the most efficiently on prey being 100 times smaller than them), and γ determining the width of the feeding efficiency. This feeding efficiency determines the trophic relationships, yielding complex food webs ordered by body masses.

The dynamics of the concentration of the nutrient l ($l = 1$ or 2) is defined by:

$$\frac{dN_l}{dt} = D(S_l - N_l) - \nu_l \sum_i r_i G_i P_i, \quad (2)$$

with $D=0.25$ the nutrient turnover rate, S_l the maximum nutrient level, v_l the relative concentration of the nutrient in plant species ($v_1=1, v_2=0.5$), r_i and P_i the intrinsic growth rate and biomass of plant species i , and $G_i = \min\left(\frac{N_1}{K_{i1} + N_1}, \frac{N_2}{K_{i2} + N_2}\right)$ the species specific growth factor with $K_{il} \sim \text{Uniform} \in [0; 1]$ the half saturation density of nutrient uptake. Plant species dynamics are defined by:

$$\frac{dP_i}{dt} = r_i G_i P_i - \sum_k A_k F_{ki} - x_i P_i, \quad (3)$$

with the first term being the growth, as defined above, and the second and third terms are respectively the losses due to predation, with A_k the biomass of animal species k , and x_i the losses due to the metabolic demands, which will both be further detailed below. Animal species dynamics are defined by:

$$\frac{dA_i}{dt} = e_p A_i \sum_j F_{ij} + e_A A_i \sum_j F_{ij} - \sum_k A_k F_{ki} - x_i A_i, \quad (4)$$

with $e_p=0.45$ and $e_A=0.85$ the conversion efficiencies for predation on plants and animals respectively, with the last term being the losses due to the metabolic demands, and with F_{ij} the feeding rate of the species i on the species j , defined as:

$$F_{ij} = \frac{\omega_i b_{ij} R_j^{1+q}}{1 + c A_i + \omega_i \sum_k h_{ik} b_{ik} R_k^{1+q}}, \quad (5)$$

with b_{ij} and h_{ij} the species specific capture coefficient and the species specific handling time respectively, and R_j the biomass of prey species j (either a plant or an animal).

$\omega_i = 1/(\text{nombre of prey of } i)$ is the relative consumption rate, and q and c are the hill-exponent and the consumer interference respectively. For simplicity, both parameters were considered constant over all simulations ($q=0.5$ and $c=0.8$).

3.2 Including temperature dependence on model parameters

Effects of temperature were included on several parameters: the metabolic losses x_i for both plant and animals, the intrinsic growth rate r_i , the capture coefficient b_{ij} , and the handling time h_{ij} . Temperature dependence on parameters has often been modelled with Arrhenius equations (Binzer et al. 2012, 2016; Sentis et al. 2017, 2021; Gauzens et al. 2020). However, new studies now show that although metabolism indeed does follow an exponential growth with temperature, other parameters related with feeding and nutrient uptake rates follow a hump shaped response to temperature changes (Englund et al. 2011; Uszko et al. 2017; Uiterwall & DeLong 2020). The differences with previous models is that parametrisation was before done with temperature gradient data (on species always adapted to their environment), while those recent studies used data from temperature perturbation experiments (on species adapted to a specific temperature). We used the equations described in Uszko et al. (2017), which are to our knowledge the most accurate temperature dependence equations for theoretical models developed recently. We adapted the parameters of those equations so that the values of the parameters with no warming stayed the same as the base values in Schneider et al. (2016). The relation between temperature and metabolic losses x_i was defined by an Arrhenius equation:

$$f_{ij}(T) = m_i^{-0.25} p_{alp} e^{\frac{E_a}{k_b T}}, \quad (6)$$

with $p_p = 3.94 \times 10^8$ for plant species and $p_a = 8.96 \times 10^8$ for animal species, $E_a = -0.55$ the activation energy, k_b the Boltzmann's constant, and T the temperature of the system in Kelvin. The temperature dependence of the other three parameters was defined by Gaussian equations:

$$r_i = m_i^{-0.25} e^{\frac{-(T - T_{opt})^2}{(2s_r)^2}} \quad (7.1)$$

$$b_{ij} = b_0 m_i^{\beta_i} m_j^{\beta_j} L_{ij} e^{\frac{-(T - T_{opt})^2}{(2s_b)^2}} \quad (7.2)$$

$$h_i = h_0 m_i^{\eta_i} m_j^{\eta_j} e^{\frac{(T - T_{opt})^2}{(2s_h)^2}}, \quad (7.3)$$

with T the temperature of the system in Kelvin, $T_{opt}=293.15$ the optimal temperature (i.e. $T=T_{opt}$ in controls with no warming), $s_r=12$, $s_b=9.4$ and $s_h=6.4$ represent the breadth of each function respectively, $b_0=50$, $\beta_i=0.47$, $\beta_j=0.15$, $h_0=0.4$, $\eta_i=-0.48$, and $\eta_j=-0.66$.

3.3 Simulation of the two perturbations

The two perturbations, warming and eutrophication, were applied only after a first equilibrium was reached, hereafter referred to as “control state”. To do so, the simulations were first run without perturbation (i.e. $T=T_{opt}$ and $S_1=S_2=10$) for 100 000 time steps to ensure transient dynamics were over, using the Euler method for integration with a step of 0.001. All simulations started with a set number of species, defined at 30 for both plants and animals, but at the end of this first part of the simulations, several species were driven to extinction, so that diversity also varied among food web control states. A species was considered extinct if its biomass went under $10e-6$, and was removed from the system.

Then, the obtained control states were used as the starting point of the second part of the simulations, i.e. with perturbations, and as a reference of the pre-perturbation state in the analyses described in the next section. For each control state, a simulation of the food web dynamics was run for 100 000 steps for 24 different press perturbation levels: 5 levels of warming ($T=T_{opt}$, $T=T_{opt}+2$, $T=T_{opt}+4$, $T=T_{opt}+6$ and $T=T_{opt}+8$) crossed with 5 levels of eutrophication ($S_l=S_{control}=10$, $S_l=2S_{control}$, $S_l=4S_{control}$, $S_l=8S_{control}$ and $S_l=16S_{control}$) without considering the reference case with no perturbation (with both $T=T_{opt}$ and $S_l=S_{control}$).

As done in Schneider et al. (2016) and Eschenbrenner and Thébault (in review, Chapter 1), we discarded simulations in which the control state (i.e. at the end of the first part of the simulations) included a plant species that had no consumer (hereafter inedible plant species). However, we did not remove simulations with inedible plant species when it occurred during simulations with perturbations, because these were directly resulting from effects of perturbations and thus deserved to be studied.

We obtained a total of 1230 different food web control states. Because simulation time was constrained by the computing platform we used, for several cases all the 24 combinations

of perturbation levels were not able to run in time, leading to only 613 cases in which all combinations were simulated. We still kept the cases in which some perturbation levels were missing, leading to a grand total of 22 301 simulated food web dynamics with either control or perturbed levels of warming and/or eutrophication.

3.4 Food web descriptors and their response to perturbation

We assessed the effects of the perturbations on different descriptors of food web structure and ecosystem functioning and stability. All descriptors were averaged on the last 5 000 steps. First, we studied effects of warming and eutrophication on species persistence, for both the plant and the animal communities. Persistence was calculated as the ratio of remaining species richness at the end of the perturbed simulations over the species richness in control (pre-perturbation). We also studied whether perturbations lead some plant species to become inedible (i.e. loss of all the predators of a plant), and we calculated the dominance of inedible species as the proportion of inedible plant biomass over total plant biomass at the end of the perturbed simulations. Second, we studied the effects of the two perturbations on total plant biomass and total animal biomass, and on their temporal stability. The change in total biomass of both the plant and the animal communities was calculated as the log ratio of total biomass after versus before perturbations (i.e. control state). The temporal stability of total plant and animal biomass was expressed by the coefficient of variation of total biomass changes over the last 5000 steps of the simulations ($CV = \frac{\sigma}{\mu}$, with σ the standard deviation and μ the mean of the dynamics). A food web was considered locally stable if $CV=0$.

3.5 Statistical analyses

We used Structural Equation Modelling (SEM), with path analyses, to unravel whether the effects of warming and eutrophication levels on total biomass and stability were direct or mediated via changes in species persistence and dominance of inedible plant species. To define the SEMs, we hypothesized that both perturbations not only impacted directly plant total biomass, animal total biomass and the probability to be locally stable, but also impacted those variables indirectly by modifying plant and animal persistence and the ratio of inedible species biomass. We included correlations among plant persistence, animal persistence and the ratio of inedible species biomass in the SEMs as these variables are expected to be

interdependent: species extinctions lead to the presence of inedible plant species, which in turn might lead to more extinctions.

The SEMs were performed using the package *piecewiseSEM* version 0.9.1 in R version 4.0.4. Eutrophication level as measured by S_i was logged in order to fulfil model requirements. We used a generalised linear model with a binomial family to study the probability of food web local stability, and linear mixed-effect models to study the relations among other variables, with a random effect regrouping the simulations originating from the same food web (one control and twenty four perturbed alternative simulations), after checking all assumptions were met (normality, collinearity). We did not include mixed effects in the generalised linear model because of convergence problem in the tools we used.

4 Results

4.1 Species persistence and the dominance of inedible primary producers

Our results show that increasing warming and eutrophication levels both strongly reduce species persistence (figure 1a, b) by driving species to extinction in all cases. We thus do not find a strong interaction between effects of warming and eutrophication as the effects of warming are not dampened or even reversed by the effects of eutrophication, and vice versa. While both perturbations impact both plant and animal persistence, plant persistence is more affected by eutrophication than animal persistence when temperature remains at control level or it weakly increases. In addition, animal persistence is always strongly impacted by the increase of temperature, even if such increase is small (figure 1b). At high temperature, both plant and animal communities are drastically reduced, to the point where eutrophication does not have a major role any more in determining species persistence, as most species are already extinct at such temperature level.

The extinctions caused by the two types of perturbations often lead to a reduction of the mean animal body size, which means the large and top predators were more affected than smaller predators (supplementary information). In a significant number of cases, the perturbations also lead to the extinction of all the predators of at least one primary producer species, which becomes inedible. The proportion of simulations with inedible species increases drastically with increasing levels of warming and eutrophication, in parallel to the

decrease in species persistence (figure 1c). Without predators, inedible plants are often able to outcompete the other plants, and they dominate the plant community such that at high temperature inedible plants represent most of the plant community biomass when they are present (figure 1d). The proportion of inedible biomass is strongly and negatively correlated with animal persistence (-0.84), which is expected because inedible species result from the extinction of animals in our simulations. However, the proportion of inedible biomass is also strongly negatively correlated with plant persistence (-0.70), which suggests that the presence of inedible plant species significantly affect the functioning of the system. Indeed, plant persistence is much lower when inedible plants are present in the food web (annex 2) and warming and eutrophication levels do not affect plant persistence further as soon as there are inedible plants (supplementary information).

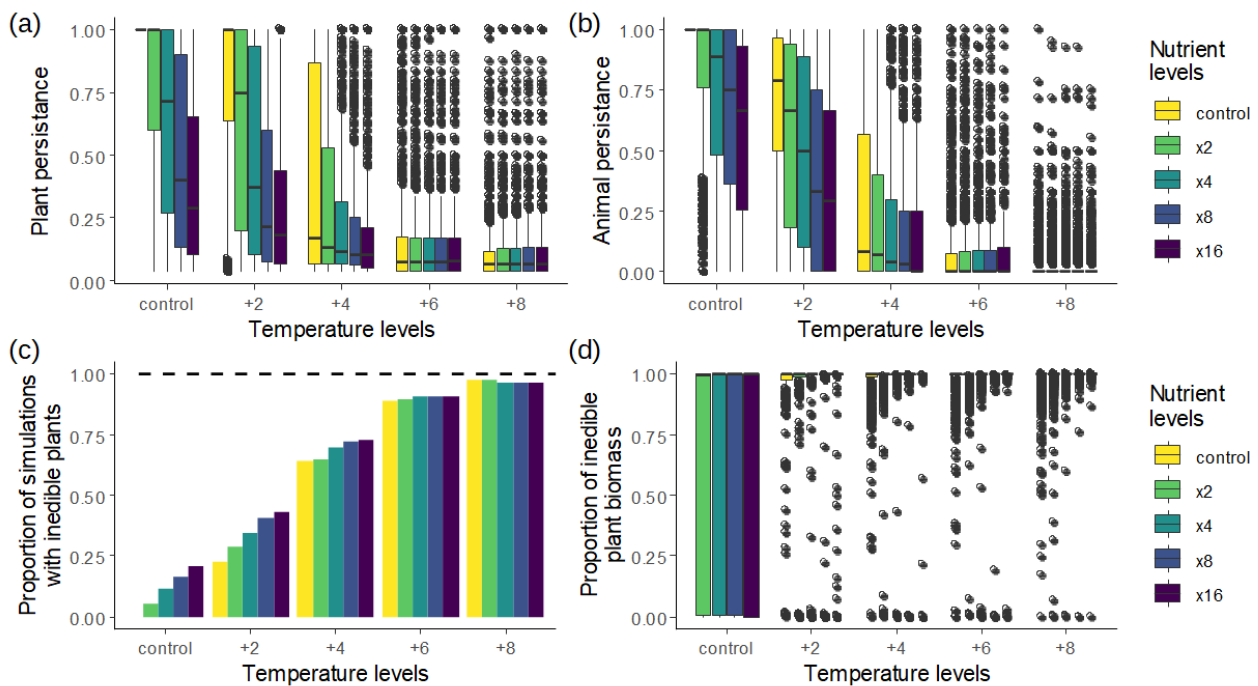


Figure 1: Effects of warming and eutrophication intensity on plant (a) and animal (b) species persistence after perturbation, on the proportion of simulations containing inedible plant species (c), and on the proportion of inedible plant biomass in the simulations where they were present (d).

4.2 Effect of perturbations on plant and animal total biomass

Our results show that the response of total plant biomass and total animal biomass differ depending on the type of perturbation. Total plant biomass is mainly impacted by increasing eutrophication, while total animal biomass is mostly affected by warming (figure 2a, b). Indeed, plant total biomass strongly increases with eutrophication, while temperature only slightly increases it (figure 2a). The results of the SEM show that the positive impacts of

increasing levels of nutrient inputs on total plant biomass are mainly direct. However, SEM results also show that the slight positive effects of increasing temperature on total plant biomass are mainly indirect and mediated by the decrease of plant and animal persistence and the increase in the proportion of inedible plant biomass (figure 2c). Total animal biomass on the contrary is only very weakly affected by eutrophication, which slightly reduces the total animal biomass at low temperature, and slightly increases it at high temperature (figure 2b). Warming, on the contrary, strongly decreases total animal biomass, mainly indirectly by decreasing animal persistence and by increasing the proportion of inedible plant biomass (figure 2d). The effect of warming on plant and animal total biomass are thus opposite.

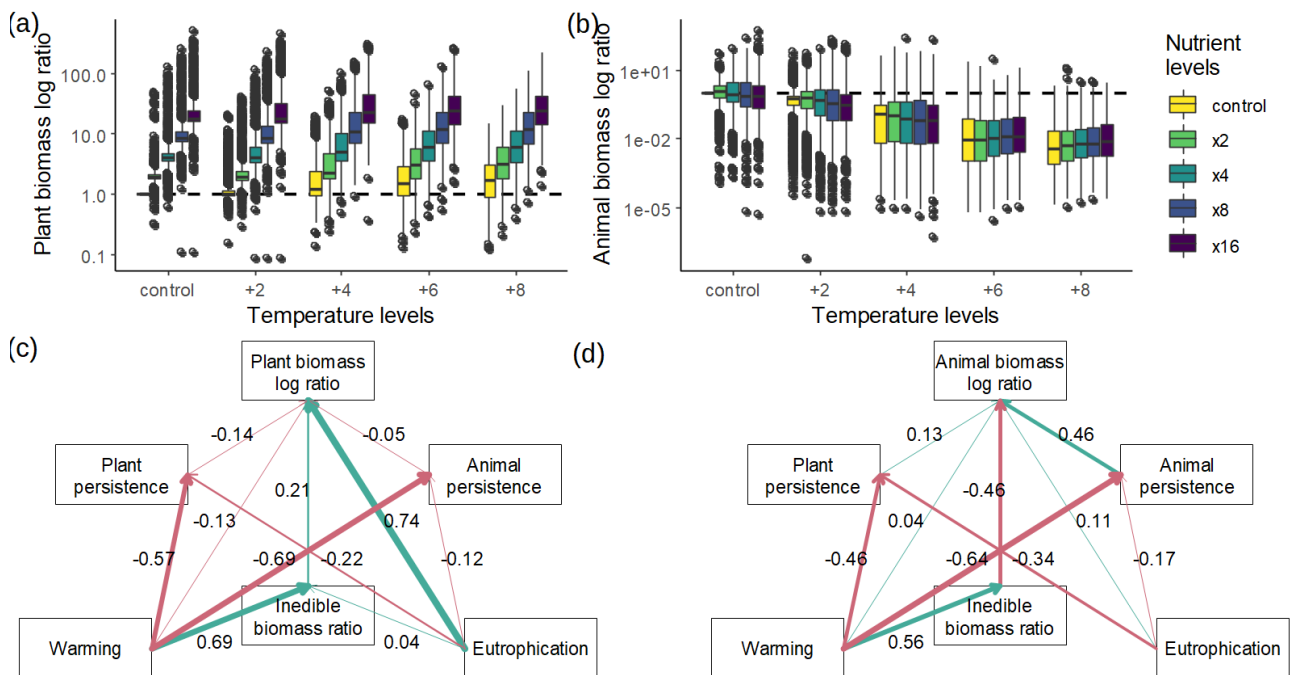


Figure 2: Effects of warming and eutrophication intensity on the response of total plant (a, c) and animal (b, d) biomass to perturbation. (a, b) Perturbation response of plant and animal total biomass as a function of increasing temperature and nutrient levels. (c, d) SEMs representing the relationships among the two perturbation types, plant and animal persistence and the proportion of inedible plant biomass as predictors of response of plant and animal total biomass to perturbation. Green arrows represent a positive relationship and red arrows a negative one, while arrow thickness varies with the absolute standardised path coefficients between the two variables. Non-significant relationships are not represented here nor the correlations among plant and animal persistence and proportion of inedible plant biomass although these were included in the SEM. Sample sizes of each perturbation category (i.e. warming x eutrophication levels) are given in supplementary information. For total animal biomass, only simulations with at least one animal species were included in the analyses.

4.3 Changes in temporal stability of total biomass

Perturbations strongly affect the stability of the food webs, by not only driving to extinction several species, but also by strongly affecting the temporal stability of total plant and animal biomasses. The probability of a food web to be at an unstable equilibrium (here defined as a non null coefficient of variation of total biomass) strongly decreases with warming, to a point where most food webs are locally stable at high temperature (figure 3a). Eutrophication also strongly reduces food web probability to be unstable at low temperature, but slightly increases it at high temperature (figure 3a). The SEM indicates that the effects of both perturbations are mainly indirect, driven by their negative impact on plant persistence, which in turn reduces the food web probability to be locally unstable (figure 3b). For the food webs that remained unstable after perturbation, the impacts of perturbations on the temporal stability of total biomass differ from those found on local stability (supplementary information). Warming slightly stabilises the total plant biomass and slightly destabilises the total animal biomass, which is mediated by the strong negative effects of warming on plant and animal persistence. In that case, the contrasting effect of warming on the stability of total plant vs animal biomass results from the opposite effect of animal persistence on the stability of total plant vs animal biomass. Indeed, higher animal persistence is related with lower stability of total plant biomass but higher stability of total animal biomass (supplementary information).

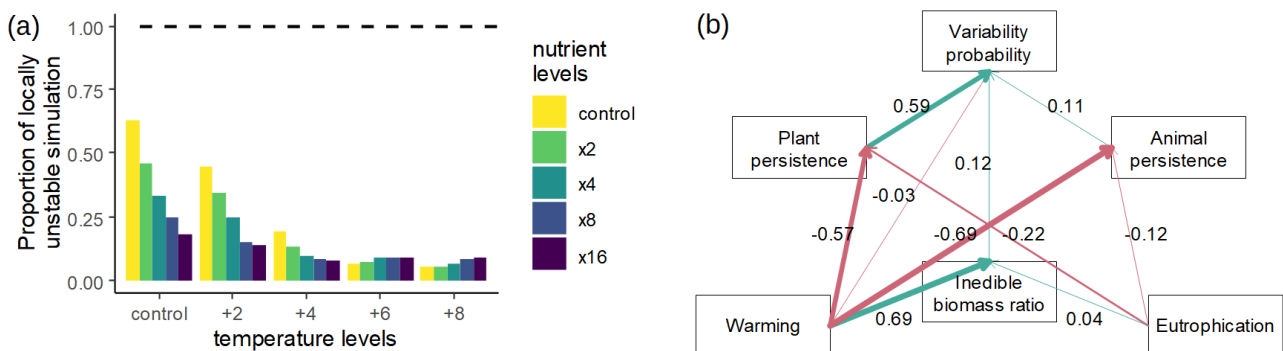


Figure 3: Effect of warming and eutrophication on the probability for a food web to be locally unstable, i.e. variable. (a) Proportion of simulations that are locally unstable depending on warming and eutrophication intensity. (b) SEM representing relationships among the two perturbation types, plant and animal persistence and the proportion of inedible plant biomass as predictors of local instability. Green arrows represent a positive relationship and red arrows a negative one, while arrow thickness varies with the absolute standardised path coefficients between the two variables. Non-significant relationships are not represented here nor the correlations among plant and animal persistence and proportion of inedible plant biomass although these were included in the SEM. Sample sizes of each perturbation category (i.e. warming x eutrophication levels) are given in supplementary information.

5 Discussion

We simulated the effects of warming and eutrophication on food web diversity, ecosystem functioning and stability. We found that both perturbations reduced species persistence, contrary to the antagonistic effects reported by several food chain models and a food web model (Binzer et al. 2012, 2016; Sentis et al. 2017). Our results also suggest that the response of ecosystem functions to warming and eutrophication depends on the trophic level considered. Plant total biomass was more impacted by eutrophication while animal total biomass was more impacted by warming. Finally, both perturbations increased the food web local stability, by strongly decreasing the complexity of the networks and leading to inedible plant species.

5.1 Additive rather than antagonistic effects of warming and eutrophication

Several theoretical and experimental studies have highlighted opposite and interactive effects of warming and eutrophication on species persistence, community biomass and stability. These studies suggested that eutrophication dampened the energy losses due to warming (O’Gorman et al. 2017; Thomas et al. 2017; Lewington-Pearce et al. 2019), leading to a higher biomass and survival of consumers (Binzer et al. 2012, 2016; Sentis et al. 2017), especially for top predators and species with larger body mass (O’Gorman et al. 2017). Meanwhile, warming dampened the destabilizing effect of eutrophication linked to the paradox of enrichment. Our results contrast with these previous findings as we predict nutrient enrichment can lead to further species loss, in addition to the negative effects of warming on species persistence, while both eutrophication and warming increase the probability of food web local stability.

Several aspects might explain this difference between our results and those of previous models, especially regarding the model of Binzer et al. (2016), which is the most similar to ours as it considers a complex and allometric food web model.

First, the strong decrease in species persistence we observe in response to increased nutrient inputs might result from the paradox of enrichment, as found by several food chain and food web models (Rall et al. 2008; Binzer et al. 2012, 2016; Sentis et al. 2017, 2019; Quévieux et al. 2020), meaning that our modelled values of nutrient input would be such that

enrichment would be always strongly destabilizing. In such case, the oscillations of species biomass due to nutrient enrichment at the start of the perturbation would lead to species extinctions, extinctions which would then stabilise the food web back as found in Quévreux et al. (2020). Unfortunately we did not record the dynamics at the start of the perturbations to test for this assumption. However, the paradox of enrichment is unlikely to explain most of our results because we did not find any clear destabilizing effects of enrichment even at low levels of nutrient and animal biomass is strongly decreased by warming in our model, which makes the paradox of enrichment even less likely in that case as consumer consumption rates and top-down control are weak. In addition, it is known that the paradox of enrichment is dampened by three properties included in our model, that is food web complexity (Rall et al. 2008), explicit modelling of nutrient (Sentis et al. 2019), and type III functional response and predator interference (Rall et al. 2008, Quévreux et al. 2020), which would also explain why it is not commonly found in the wild (Jensen & Ginzburg 2005).

Second, the contrasting results we found with the previous study of Binzer et al. (2016) might be related to the fact we modelled the effects of temperature on consumer attack rates and handling times following the recent studies of Uszko et al. (2017) and Uiterwall & Delong (2020) while Binzer et al. (2016) used the Arrhenius equation for both types of parameters, with different sources for data parametrisation, as explained in the methods of this article. As we considered that the temperature of the control state corresponded to species temperature optimum, consumer attack rates and handling times respectively decreased and increased with warming in our model, whereas it was the opposite in Binzer et al. (2016). Such different assumptions are known to strongly affect prediction of warming effects in food chain models (Uszko et al. 2017). However, our model also predicts warming effects that are overall consistent with those found in previous food web models, including the study of Binzer et al. (2016).

Third, the explicit modelling of competition for nutrients in our model might also explain the different effect of eutrophication, and its interaction with warming, as we found here. Indeed, we studied the effects of eutrophication by explicitly modelling an increase of nutrient inputs and nutrient dynamics contrary to previous approaches that often considered increases in plant carrying capacity (e.g. Rall et al. 2008; Binzer et al. 2012, 2016). Moreover those approaches do not take into account primary producer competition (which is included in nutrient modelling), that is likely exacerbated by eutrophication. Indeed, nutrient

enrichment is known to affect the relative importance of competitive ability and predator resistance for species coexistence (Leibold 1996), and it can lead to species exclusion and changes in food web species assembly (Steiner and Leibold 2004). Such changes in competitive/resistance hierarchies among species, triggered by enrichment, might explain the consistent negative effect of eutrophication on species persistence in our food web model. Indeed, eutrophication favoured smaller plant and animal species at low temperature (supplementary informations), as might be expected with exacerbated competition (Burson et al. 2018). In addition, eutrophication, as for warming, also strongly favoured the occurrence of inedible plant species, which had lost all their consumers. Because those species did not encounter top-down pressure any-more, they were able to almost always out-compete the other plant species (Grime 1973; Chesson 2000; Chase et al. 2002) as they stocked a large proportion of nutrients in their biomass, leading to a strong decrease in plant and animal persistence. Several studies, and in particular models including nutrient dynamics explicitly, have revealed the importance of considering inedible plant species for understanding the response of ecosystem functioning and stability to changes in diversity and nutrient levels (Hulot et al. 2000; Thébault et al. 2003, 2006). Our results thus highlight that such inedible species might greatly contribute to the response of food webs to warming and eutrophication.

Fourth, our different results on the interactive effects of warming and eutrophication might arise as well from the fact we simulated the effects of explicit perturbations, within a relatively small range of temperature and nutrient levels, whereas previous studies implicitly implemented warming and eutrophication as changes in the initial state of the system, and not as perturbations changing the system that was already at an equilibrium (though possibly unstable). Modelling perturbations explicitly is known to potentially affect our understanding of stability (Kéfi et al. 2019). For instance, the comparison of different food webs along a temperature gradient, as done by implicitly studying warming, might not represent accurately the effects of temperature increase on a particular food web where adaptation or recolonization by better adapted species might be limited at least on the short term. We tested the differences between those two methods on our model (supplementary information), but we did not find any significant differences, meaning that explicitly modelling the perturbations was not mandatory to obtain our results.

All in all, our results suggest that most of the difference with previous findings might be explained by the explicit modelling of the nutrients and larger negative effects of warming

on consumer modelled feeding rates, leading to changes in competition strengths and the occurrence of inedible plant species, triggering the extinctions of many plant and animal species.

5.2 Contrasting effects of warming and eutrophication on plant and animal total biomass

Our results show that the effects of warming and eutrophication can differ strongly between ecosystem functions measured at plant and animal levels. In our model, eutrophication strongly increases total plant biomass whereas it has very weak effects on total animal biomass. To the contrary, warming clearly decreases total animal biomass while it weakly increases total plant biomass. In addition, warming decreases mean animal body mass whereas it slightly increases mean plant body mass.

To our knowledge, theoretical studies on the effects of warming and eutrophication have focused mostly on the antagonistic vs. synergistic effects of these two perturbations on given community and ecosystem properties rather than on differences in the responses of different trophic levels. However, several experimental studies have highlighted that consumers and primary producers can vary in their response to warming and eutrophication. For instance, an experiment on pond ecosystems showed that enrichment lead to more bottom-heavy food webs (i.e. with relatively more biomass at lower trophic levels) whereas food webs were more top-heavy under warming (Shurin et al. 2012), as found also by another experiment on marine microcosms (O'Connor et al. 2009). Our predictions thus differ from these two experimental studies as we found both warming and eutrophication lead to more bottom-heavy food webs (i.e. with relatively more plant biomass than animal biomass). However others found that warming could reduce the plant community species richness while increasing its total biomass (Baldwin et al. 2014), but while studying plant communities only. There is a need to develop further the study of food web models to better understand the diversity of experimental results on this topic.

Regarding the effects of eutrophication, the lack of changes in total animal biomass despite the strong increase of total plant biomass with increasing nutrient inputs might be explained by several mechanisms. First, as suggested by the path analysis on the response of animal biomass to perturbation, the extinctions of plant and animal species due to eutrophication likely lead to a decrease in total animal biomass, counteracting the potential

increase in biomass of the remaining animal species. Animal diversity has indeed been shown to increase total animal biomass in food web models (Schneider et al. 2016, Eschenbrenner and Thébault in review – Chapter 1). Second, the occurrence of inedible plant species, which is triggered by warming and eutrophication, means that an important part of the nutrients added to the ecosystem is stocked in non-edible biomass, or in other cases in poorly edible species, preventing the nutrients being transferred to consumers and higher trophic levels. The importance of these “trophic cul-de-sac” has been noted a few times before (Hulot et al. 2000; Thébault et al. 2003, 2006), and might explain the lack of clear bottom-up effect in our model as well. Third, bottom-up effects can be complex in food webs with multiple energy pathways, where some species decrease with increasing nutrient enrichment while in parallel some others increase in alternative energy pathways (Wollrab et al. 2013). This can lead to an overall non-significant effect of enrichment on total consumer biomass (Hulot et al. 2000), and might also explain the absence of overall effect of enrichment on total animal biomass in our case.

Regarding the contrasting effects of warming on plants and animals, the decreases of total animal biomass and mean animal body mass with warming are expected because top predators, characterized by larger body mass, are known to be more heavily affected by warming than smaller species at lower trophic levels (Fussmann et al. 2014; O’Gorman et al. 2017; Ma et al. 2017; Barneche et al. 2021). In parallel, the increase of total plant biomass with warming is likely explained by the reduction of top-down pressure by herbivores at high temperature due to animal extinctions, which more than compensate the increase in plant metabolic losses and decrease of nutrient uptake rates with warming. Interestingly, contrary to animals, our model predicts that the plant community does not follow the Bergmann’s rule, as mean plant body mass increases with warming instead of decreasing. Additional results (supplementary information) suggest that such increase in plant average body mass is favoured by the presence of inedible plant species in the food webs. Such unexpected effect might be explained by the fact that plants with larger body mass might loose more often their consumers, thus being released from top-down pressure, than plants with smaller body mass because of the loss of larger consumers that feed on larger plants. These effects of inedible plants show that explicitly modelling the nutrient dynamics is not only important for better modelling the temperature dependence of plant demographic parameters (Uszko et al. 2017; Marx et al. 2019), but also to model better both the potential changes in competition due to

perturbations and the potential emergence of inedible species. Indeed, effects of inedible plant species on ecosystem functioning are likely to last for at least a short time, until other mechanisms lead to a new predation link on them, such as foraging adaptation or immigration of consumers.

5.3 Effects of perturbations on total biomass stability are indirectly mediated by changes in species persistence and food web complexity

Several recent studies have discussed whether the effects of environmental perturbations on the stability of ecosystem functions are mainly mediated by changes in biodiversity or are independent from such changes (Hautier et al. 2014, 2015, Olivier et al. 2020). Our analyses suggest that the effects of warming and eutrophication on stability of total plant and animal biomass in food webs are mostly mediated by their negative effects on plant and animal diversity and by the presence of inedible plant species after these perturbations, rather than by direct effects on stability. However, please note that we did not include stochasticity in our model, in a concern of not over-complexifying the model. The temporal variability of our systems hence only emerged from the energy transfer in the food web. While environmental stochasticity is indeed important to determine the stability of ecosystems (Van der Plas 2019), food web complexity and energy transfer between the species have been shown to be an often overlooked key component of ecosystem stability (Halpern et al. 2005; Gross et al. 2014). Therefore the conclusions we draw in this section only apply to the temporal stability emerging from species interactions.

The relationships between diversity and stability of total biomass found in our study are in agreement with what we have found in a previous study that did not consider effects of perturbations (Eschenbrenner and Thébault in review – Chapter 1). Greater plant and animal persistences after perturbation decrease the probability for a food web to be locally stable following warming and eutrophication, mirroring the destabilizing effects of plant and animal diversity found by Eschenbrenner and Thébault (in review – Chapter 1). As found previously, the coefficient of variations of total plant and animal biomass did not respond in the same ways to changes in animal persistence (Eschenbrenner and Thébault in review – Chapter 1). Greater animal persistence tends to destabilize total plant biomass whereas it stabilizes total animal biomass, leading to overall contrasting effects of warming, which decreases animal persistence, on the stability of total plant biomass vs. total animal biomass in unstable food

webs. These different responses of different measures of stability are to be expected because we know that stability is a multifaceted concept (Donohue et al. 2016; Kéfi et al. 2019).

Direct effects of warming and eutrophication on biomass variability have been suggested by several food chain models (Rosenzweig 1971; Binzer et al. 2012; Fussmann et al. 2014; Sentis et al. 2017, 2019), for which changes in stability were explained by increased fluxes and consumer biomass for eutrophication (Rosenzweig 1971; Rall et al. 2008; Binzer et al. 2012; Sentis et al. 2017, 2019), and decrease interaction strength for warming (Fussmann et al. 2014; Sentis et al. 2017). A few empirical studies have also highlighted the potential for direct effects of warming and eutrophication on the stability of total biomass (Hautier et al. 2014, Danet et al. 2021). The lack of clear direct effects of perturbations on biomass variability in our study might reflect the weak importance of the paradox of enrichment in our food web model, which might be partly explained by the dominance of inedible species that led to a reduction of energy fluxes to consumers in the food web. Our model thus advocates for a consideration of the species diversity and the food web complexity when trying to understand the stability of the ecosystems.

5.4 Conclusion and perspectives

We extended current knowledge by adapting a classical food web model, adding two perturbations, and extending its analysis to not only species persistence, but also ecosystem functioning and stability. Our results confirm that temperature seems to impact more allometric food webs than eutrophication (Binzer et al. 2016), but we did not find antagonistic interactions between the two perturbations as previously highlighted. We think that most of our differences were explained by the explicit modelling of nutrients and by the inclusion of a different temperature dependence, which led to a dissipation of the paradox of enrichment (Sentis et al. 2019), and an increase in the importance of competition among different energy pathways in the food webs. Overall, our results highlight the importance of resource competition, inedible species and food web complexity for explaining the responses of food webs to perturbations.

Box 4: Perspectives et améliorations possible avant soumission pour publication

Ce chapitre 2 est presque fini, mais il est toujours possible de l'améliorer, notamment en étudiant les points ci-dessous.

Améliorations possible :

- Vérifier en regardant les dynamiques si le paradoxe de l'enrichissement apparaît au début de la perturbation : les réseaux sont-ils déstabilisé par l'apport d'énergie, qui amènerait ensuite à des extinctions ?
- Les extinctions des producteurs primaires avec l'eutrophisation sont elles vraiment dues à une augmentation de la compétition ? Si c'est le cas, les biomasses seraient moins équitable (indice de Pielou). Quelle autre mesure de la compétition pourrai-je utiliser ?
- Inclusions de meilleurs proxy pour mesurer l'impact des perturbations sur les prédateurs au haut du réseau, comme par exemple le niveau trophique moyen, que je calcule déjà.
- Mesure de la comestibilité individuelle de chaque espèce, et non plus que le cas extrême des plantes non comestibles ?

6 References

- Abram, N.J., McGregor, H.V., Tierney, J.E., Evans, M.N., McKay, N.P., Kaufman, D.S., 2016. Early onset of industrial-era warming across the oceans and continents. *Nature* 536, 411–418. <https://doi.org/10.1038/nature19082>
- Baldwin, A.H., Jensen, K., Schönfeldt, M., 2014. Warming increases plant biomass and reduces diversity across continents, latitudes, and species migration scenarios in experimental wetland communities. *Glob Change Biol* 20, 835–850. <https://doi.org/10.1111/gcb.12378>
- Barneche, D.R., Hulatt, C.J., Dossena, M., Padfield, D., Woodward, G., Trimmer, M., Yvon-Durocher, G., 2021. Warming impairs trophic transfer efficiency in a long-term field experiment. *Nature* 592, 76–79. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03352-2>
- Binzer, A., Guill, C., Brose, U., Rall, B.C., 2012. The dynamics of food chains under climate change and nutrient enrichment. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367, 2935–2944. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0230>

- Binzer, A., Guill, C., Rall, B.C., Brose, U., 2016. Interactive effects of warming, eutrophication and size structure: impacts on biodiversity and food-web structure. *Global Change Biology* 22, 220–227. <https://doi.org/10.1111/gcb.13086>
- Brose, U., 2008. Complex food webs prevent competitive exclusion among producer species. *Proc. R. Soc. B.* 275, 2507–2514. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0718>
- Brose, U., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters* 9, 1228–1236. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00978.x>
- Burson, A., Stomp, M., Greenwell, E., Grosse, J., Huisman, J., 2018. Competition for nutrients and light: testing advances in resource competition with a natural phytoplankton community. *Ecology* 99, 1108–1118. <https://doi.org/10.1002/ecy.2187>
- C. Rall, B., Guill, C., Brose, U., 2008. Food-web connectance and predator interference dampen the paradox of enrichment. *Oikos* 117, 202–213. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15491.x>
- Chase, J.M., Abrams, P.A., Grover, J.P., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R.D., Richards, S.A., Nisbet, R.M., Case, T.J., 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecol Letters* 5, 302–315. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00315.x>
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Cross, W.F., Hood, J.M., Benstead, J.P., Huryn, A.D., Nelson, D., 2015. Interactions between temperature and nutrients across levels of ecological organization. *Glob Change Biol* 21, 1025–1040. <https://doi.org/10.1111/gcb.12809>
- Daufresne, M., Lengfellner, K., Sommer, U., 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 12788–12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J.M., Petchey, O.L., Pimm, S.L., Fowler, M.S., Healy, K., Jackson, A.L., Lurgi, M., McClean, D., O'Connor, N.E., O'Gorman, E.J., Yang, Q., 2016. Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters* 19, 1172–1185. <https://doi.org/10.1111/ele.12648>
- Englund, G., Öhlund, G., Hein, C.L., Diehl, S., 2011. Temperature dependence of the functional response: Temperature dependence of consumption. *Ecology Letters* 14, 914–921. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01661.x>

- Fussmann, K.E., Schwarzmüller, F., Brose, U., Jousset, A., Rall, B.C., 2014. Ecological stability in response to warming. *Nature Clim Change* 4, 206–210.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2134>
- Gauzens, B., Rall, B.C., Mendonça, V., Vinagre, C., Brose, U., 2020. Biodiversity of intertidal food webs in response to warming across latitudes. *Nat. Clim. Chang.* 10, 264–269.
<https://doi.org/10.1038/s41558-020-0698-z>
- Grime, J.P., 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242, 344–347.
<https://doi.org/10.1038/242344a0>
- Gross, K., Cardinale, B.J., Fox, J.W., Gonzalez, A., Loreau, M., Wayne Polley, H., Reich, P.B., van Ruijven, J., 2014. Species Richness and the Temporal Stability of Biomass Production: A New Analysis of Recent Biodiversity Experiments. *The American Naturalist* 183, 1–12.
<https://doi.org/10.1086/673915>
- Halpern, B.S., Borer, E.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., 2005. Predator effects on herbivore and plant stability: Predators effects on stability. *Ecology Letters* 8, 189–194.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00712.x>
- Hulot, F.D., Lacroix, G., Lescher-Moutoué, F., Loreau, M., 2000. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature* 405, 340–344.
<https://doi.org/10.1038/35012591>
- Hulot, F.D., Lacroix, G., Loreau, M., 2014. Differential responses of size-based functional groups to bottom-up and top-down perturbations in pelagic food webs: a meta-analysis. *Oikos* 123, 1291–1300. <https://doi.org/10.1111/oik.01116>
- Jensen, C.X.J., Ginzburg, L.R., 2005. Paradoxes or theoretical failures? The jury is still out. *Ecological Modelling* 188, 3–14. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.05.001>
- Kéfi, S., Domínguez-García, V., Donohue, I., Fontaine, C., Thébault, E., Dakos, V., 2019. Advancing our understanding of ecological stability. *Ecol Lett* ele.13340.
<https://doi.org/10.1111/ele.13340>
- Leibold, M.A., 1996. A Graphical Model of Keystone Predators in Food Webs: Trophic Regulation of Abundance, Incidence, and Diversity Patterns in Communities. *The American Naturalist* 147, 784–812. <https://doi.org/10.1086/285879>
- Lewington-Pearce, L., Narwani, A., Thomas, M.K., Kremer, C.T., Vogler, H., Kratina, P., 2019. Temperature-dependence of minimum resource requirements alters competitive hierarchies in phytoplankton. *Oikos* 128, 1194–1205.
<https://doi.org/10.1111/oik.06060>

- Ma, Z., Liu, H., Mi, Z., Zhang, Z., Wang, Y., Xu, W., Jiang, L., He, J.-S., 2017. Climate warming reduces the temporal stability of plant community biomass production. *Nat Commun* 8, 15378. <https://doi.org/10.1038/ncomms15378>
- Marx, J.M., Rall, B.C., Phillips, H.R.P., Brose, U., 2019. Opening the black box of plant nutrient uptake under warming predicts global patterns in community biomass and biological carbon storage. *Oikos* 128, 1503–1514. <https://doi.org/10.1111/oik.06141>
- O'Connor, M.I., Piehler, M.F., Leech, D.M., Anton, A., Bruno, J.F., 2009. Correction: Warming and Resource Availability Shift Food Web Structure and Metabolism. *PLoS Biol* 7. <https://doi.org/10.1371/annotation/73c277f8-421a-4843-9171-403be1a014c7>
- O'Gorman, E.J., Zhao, L., Pichler, D.E., Adams, G., Friberg, N., Rall, B.C., Seeney, A., Zhang, H., Reuman, D.C., Woodward, G., 2017. Unexpected changes in community size structure in a natural warming experiment. *Nature Clim Change* 7, 659–663. <https://doi.org/10.1038/nclimate3368>
- Peñuelas, J., Sardans, J., Rivas-ubach, A., Janssens, I.A., 2012. The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Glob Change Biol* 18, 3–6. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02568.x>
- Quévieux, P., Barot, S., Thébault, É., 2020. Interplay between the paradox of enrichment and nutrient cycling in food webs. *Oikos oik.07937*. <https://doi.org/10.1111/oik.07937>
- Rip, J.M.K., McCann, K.S., 2011. Cross-ecosystem differences in stability and the principle of energy flux: Cross-ecosystem differences in stability. *Ecology Letters* 14, 733–740. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01636.x>
- Rosenzweig, M.L., 1971. Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science* 171, 385–387. <https://doi.org/10.1126/science.171.3969.385>
- Schneider, F.D., Brose, U., Rall, B.C., Guill, C., 2016. Animal diversity and ecosystem functioning in dynamic food webs. *Nature Communications* 7, 12718. <https://doi.org/10.1038/ncomms12718>
- Sentis, A., Binzer, A., Boukal, D.S., 2017. Temperature-size responses alter food chain persistence across environmental gradients. *Ecol Lett* 20, 852–862. <https://doi.org/10.1111/ele.12779>
- Sentis, A., Haegeman, B., Montoya, J.M., 2019. Stoichiometric constraints modulate the effects of temperature and nutrients on biomass distribution and community stability (preprint). *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/589895>

- Sentis, A., Montoya, J.M., Lurgi, M., 2021. Warming indirectly increases invasion success in food webs. *Proc. R. Soc. B.* 288, rspb.2020.2622, 20202622. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2622>
- Shurin, J.B., Clasen, J.L., Greig, H.S., Kratina, P., Thompson, P.L., 2012. Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367, 3008–3017. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0243>
- Steiner, C.F., Leibold, M.A., 2004. CYCLIC ASSEMBLY TRAJECTORIES AND SCALE-DEPENDENT PRODUCTIVITY-DIVERSITY RELATIONSHIPS. *Ecology* 85, 107–113. <https://doi.org/10.1890/03-3010>
- Stevens, C.J., 2004. Impact of Nitrogen Deposition on the Species Richness of Grasslands. *Science* 303, 1876–1879. <https://doi.org/10.1126/science.1094678>
- Suding, K.N., Collins, S.L., Gough, L., Clark, C., Cleland, E.E., Gross, K.L., Milchunas, D.G., Pennings, S., 2005. Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 4387–4392. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408648102>
- Synodinos, A.D., Haegeman, B., Sentis, A., Montoya, J.M., 2021. Theory of temperature-dependent consumer–resource interactions. *Ecology Letters* 24, 1539–1555. <https://doi.org/10.1111/ele.13780>
- Thébault, E., Loreau, M., 2006. The relationship between biodiversity and ecosystem functioning in food webs. *Ecol Res* 21, 17–25. <https://doi.org/10.1007/s11284-005-0127-9>
- Thebault, E., Loreau, M., 2003. Food-web constraints on biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 14949–14954. <https://doi.org/10.1073/pnas.2434847100>
- Thomas, M.K., Aranguren-Gassis, M., Kremer, C.T., Gould, M.R., Anderson, K., Klausmeier, C.A., Litchman, E., 2017. Temperature–nutrient interactions exacerbate sensitivity to warming in phytoplankton. *Glob Change Biol* 23, 3269–3280. <https://doi.org/10.1111/gcb.13641>
- Uiterwaal, S.F., DeLong, J.P., 2020. Functional responses are maximized at intermediate temperatures. *Ecology* 101. <https://doi.org/10.1002/ecy.2975>
- Uszko, W., Diehl, S., Englund, G., Amarasekare, P., 2017. Effects of warming on predator-prey interactions - a resource-based approach and a theoretical synthesis. *Ecol Lett* 20, 513–523. <https://doi.org/10.1111/ele.12755>

van der Plas, F., 2019. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. Biol Rev brv.12499. <https://doi.org/10.1111/brv.12499>

Wollrab, S., de Roos, A.M., Diehl, S., 2013. Ontogenetic diet shifts promote predator-mediated coexistence. Ecology 94, 2886–2897. <https://doi.org/10.1890/12-1490.1>

7 Supplementary information

7.1 Annex 1: Number of replicates for each crossed perturbation levels

Table A1: Number of simulations for each perturbation levels and their interactions, according to different criteria.

Warming	Eutrophication	Total count	With inedible plant species	With surviving animals count	Unstable plant community count	Unstable animal community count
control	control	1230	0	1230	772	776
control	x2	1064	58	1040	447	450
control	x4	931	109	876	267	270
control	x8	805	135	732	163	158
control	x16	689	144	605	94	90
+2	control	1186	267	1051	473	476
+2	x2	1012	290	850	283	289
+2	x4	900	311	724	176	180
+2	x8	771	316	575	75	75
+2	x16	660	283	488	47	47
+4	control	1162	749	687	142	148
+4	x2	999	646	578	87	87
+4	x4	868	606	464	42	44
+4	x8	752	546	385	33	28
+4	x16	642	470	318	20	17
+6	control	1141	1013	436	33	38
+6	x2	984	883	372	25	30
+6	x4	857	780	306	30	27
+6	x8	740	671	257	19	21
+6	x16	625	567	219	19	16
+8	control	1129	1101	262	23	25
+8	x2	971	947	230	14	18
+8	x4	846	817	206	15	16
+8	x8	724	700	175	17	15
+8	x16	613	592	147	16	12
Total		22301	13001	13213	3332	3353

Nutrient levels

- control
- x2
- x4
- x8
- x16

Temperature levels

- control
- +2
- +4
- +6
- +8

We give in table A1 the number of replicates from our data, used in each different box-plot and proportion value of each figure, as well as in the SEMs. The table includes the number of replicates for: the total simulations (used in figure 1a, b, c, figure 2a, c, figure 3, figure A1, figure A2a, c, figure A4b, d), simulations with inedible plant species (used in figure 1d), simulations where there is at least one non extinct animal (used in figure 2b, d, figure A2b, d), simulations where the coefficient of variation of the plant community biomass of both the perturbed simulation and its corresponding control are non null (used in figure A3a), and

simulations where the coefficient of variation of the animal community biomass of both the perturbed simulation and its corresponding control are non null (used in figure A3b).

7.2 Annex 2: Plant persistence and the presence of inedible species

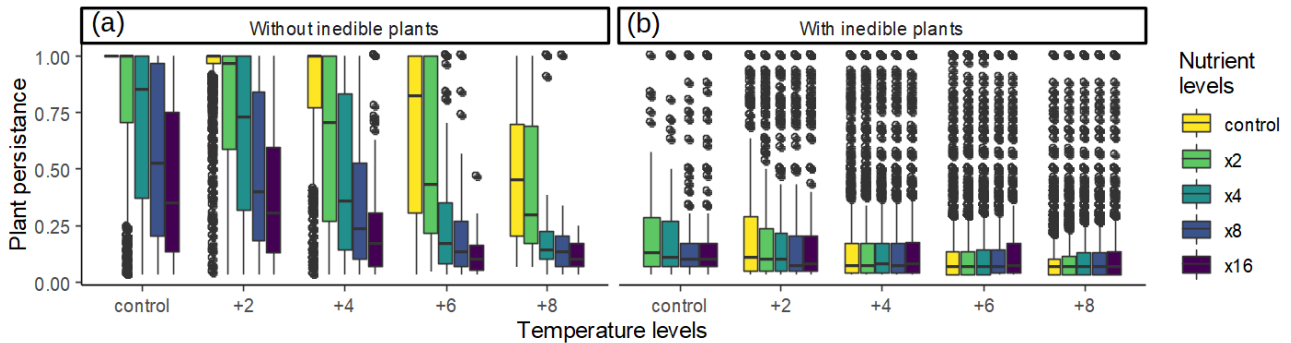


Figure A1: Effects of warming and eutrophication on plant persistence, separated for simulations excluding (a) or including (b) inedible plant species. While the persistence of plant species is mainly impacted by eutrophication when no inedible plants are present, it is mainly impacted by warming in the presence of inedible plants. Sample sizes of each category are given in supplementary information.

7.3 Annex 3: Changes in species body mass in response to perturbations

We investigated the effects of both perturbations on the plant and animal mean body mass by studying the log ratio between the mean body mass weighted by biomass before and after perturbations. A value above 1 means that the mean body mass of the community increased.

Even though we found a clear pattern of body mass changes in average, a significant number of simulations often did not follow the pattern and had opposite behaviours (figure A2). We found that eutrophication often reduced the mean body mass of both the plant and the animal communities at low temperature, while having little effect at high temperature. Warming increased in average the plant body mass, mainly by increasing the ratio of inedible species (figure A2c). Warming decreased the average animal body size indirectly through increasing the ratio of inedible species and decreasing animal persistence (figure A2d), with top predators being the first impacted.

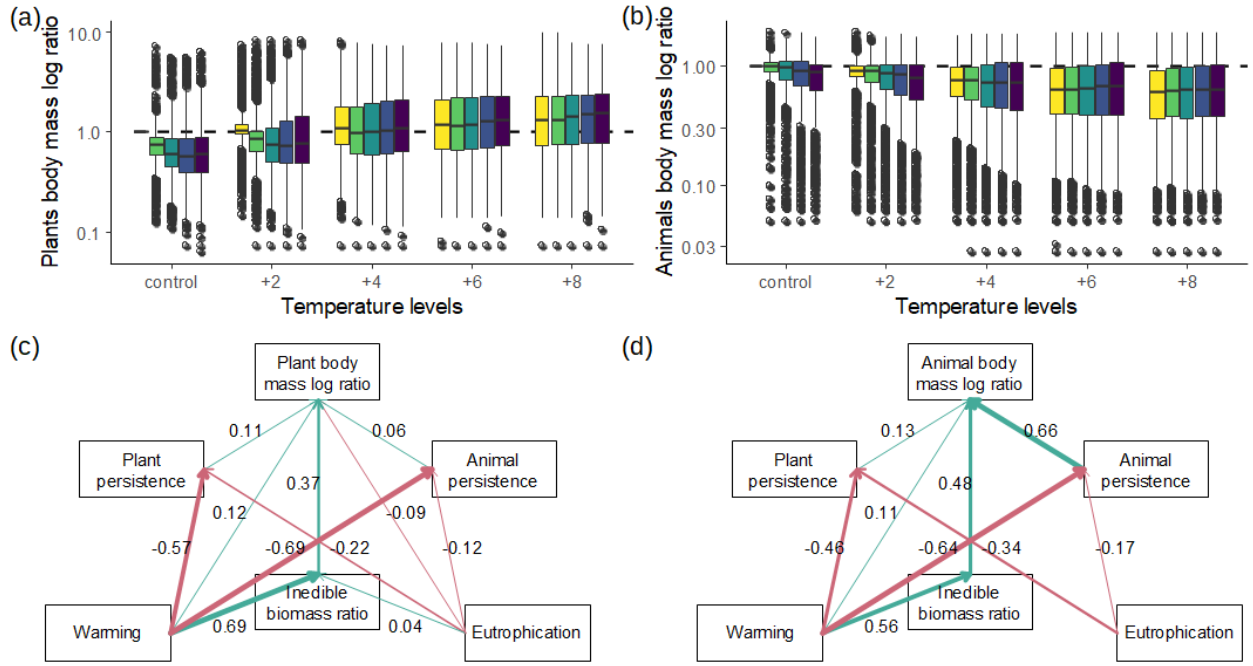


Figure A2: Effects of warming and eutrophication on plant (a, c) and animal (b, d) species mean body mass weighted by the species biomass, compared with a log ratio to the average body mass before perturbation. (c, d) SEM representing the combined effects of perturbations, species persistences and the inedible plant dominance on plant (c) and animal (d) species body mass. Green arrows represent a positive relationship and red arrows a negative one, while arrow thickness varies with the absolute standardised path coefficients between the two variables. Non-significant relationships are not represented here nor the correlations among plant and animal persistence and proportion of inedible plant biomass although these were included in the SEM. Sample sizes of each category are given in supplementary information.

7.4 Annex 4: About the stability of the unstable food webs

To investigate further the impact of both perturbations on the stability of the food web, we analysed separately the food webs that had a non null coefficient of variation (both for the perturbed simulation and its corresponding control). We indeed know that stability is a multidimensional concept and that different metrics of stability can have different behaviour, including between local stability (what affect a system for it to be locally stable, $CV=0$?) and the CV of the communities total biomass (Kéfi et al. 2019; Downing et al. 2020; Eschenbrenner and Thébault in review – Chapter 1). Because these two measures of stability are likely to react differently, we separated them. Here we look at the change of temporal stability due to perturbation, for the simulations which remained unstable, by studying the change in the coefficient of variation of the simulation i before ($CV_{i_perturbed}$) and after ($CV_{i_control}$) the perturbation with the log ratio:

$$CV_{i \log ratio} = \frac{CV_{i \text{perturbed}}}{CV_{i \text{control}}} .$$

A positive log ratio indicates a decrease in stability after perturbation (more variability), while a negative log ratio indicates an increase in stability (less variability). Please note that there are very few replicates at high temperature, as most of the food webs are locally stable. For the plant community stability, both plant and animal persistence decrease the stability, while for the animal community, animal persistence was stabilising. Overall, eutrophication had no clear effects, with positive effects that counteract negative effects on stability. Warming stabilised the plant CV log ratio and destabilised the animal CV log ratio, by having a negative effect on both persistence stronger than its destabilising direct effects.

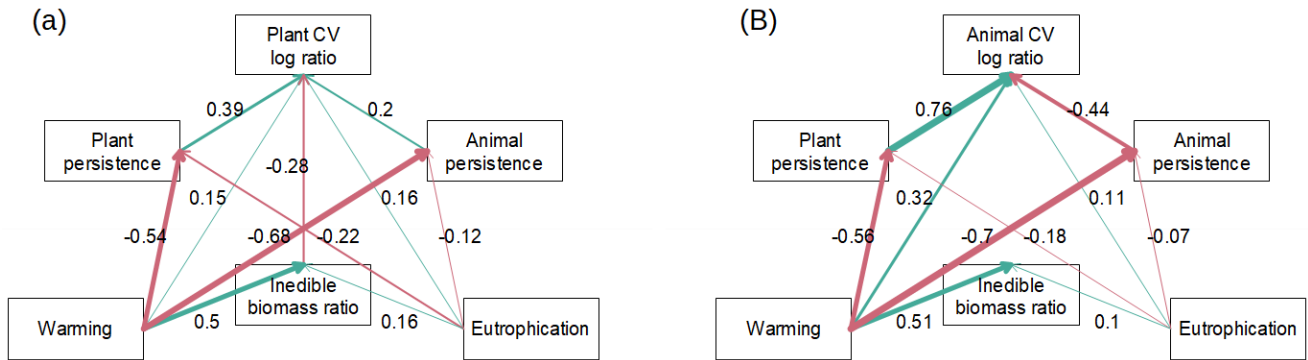


Figure A3: SEM representing the combined effect of perturbation, species persistences and the inedible plant dominance on the difference between the (a) plant and (b) animal total biomass coefficient of variation of perturbed simulations and the coefficient of variation of their corresponding control. Green arrows represent a positive relationship and red arrows a negative one, while arrow thickness varies with the absolute standardised path coefficients between the two variables. Non-significant relationships are not represented here nor the correlations among plant and animal persistence and proportion of inedible plant biomass although these were included in the SEM. Sample sizes of each category are given in supplementary information.

7.5 Annex 5: is modelling perturbation on a system at equilibrium yield different results than one at the initial stage?

We tested here if the differences between our results and that of Binzer et al. 2016 for persistence (with a similar parametrisation, eutrophication increased persistence at high temperature in Binzer et al.) were due to the fact Binzer et al. 2016 did not modelled perturbations, but just changes in the initial state. Indeed, changing the initial state of the system directly, without waiting for the system to be at an equilibrium state, can lead to 1.

potential survival of species that would have died before the perturbations, falsely increasing the species survival rate and 2. mixed effect of perturbation and of the transient dynamics, which happens because of the randomness of the biomass distribution at the start of the simulations.

We added to our data a new set of simulation data ($n=7771$), where the species biomasses at the start of each perturbed simulation were not at the equilibrium as we did before, but the same as the biomasses at $t=0$ for the unperturbed corresponding simulation. Species that died in the unperturbed simulations were thus alive. To have comparable persistence, we also used the non-perturbed simulations as control species richness; in some cases the final species richness in the perturbed state could be higher, yielding above 1 persistences.

We found very little quantitative differences, and no qualitative differences. Thus, the differences between our results and the ones from Binzer's paper are not due to our simulations being at an equilibrium when applying the perturbations.

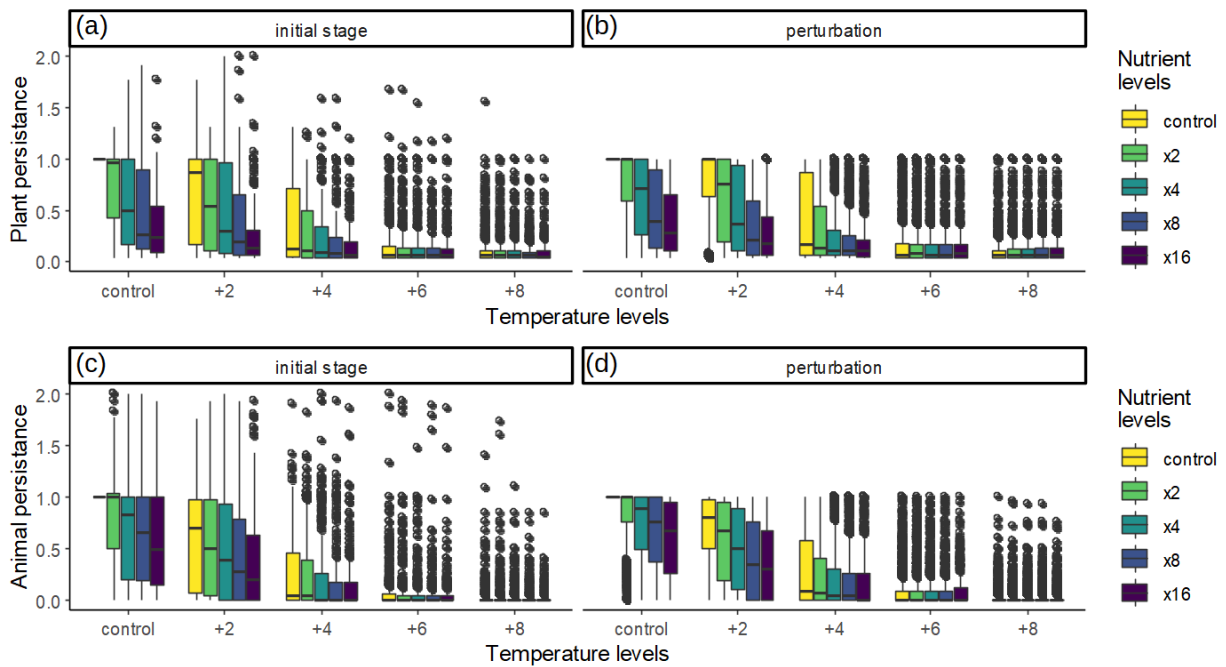


Figure A4: There are no qualitative differences, and very little differences, between simulations where perturbations have been applied on the initial stage (a, c) or when the system was at an equilibrium before perturbation, similarly to the article (b, d). Results shown for plant (a, b) and animal (c, d) persistence. Because starting from the initial stage meant that, for perturbed simulations, species that died during the control phase were back alive, some of those species survived under perturbations: for plant (a), 96 simulation had more species with perturbations than for the control (8 not shown because they went above the scale), and for animals (c), 596 (103 not shown because they went above the scale).

Chapter 3: The multiple dimensions of the stability of food web functioning in response to pulse warming and eutrophication

Jérôme Eschenbrenner, Souleyman Bakker, Élisabeth Thébault

1 Abstract

The concept of stability has been one of the main focus of ecology for several decades, yet there is still plenty of work to do to truly understand the complexity of stability and its multiple facets. Using a food web model under pulse perturbations of eutrophication and warming, we investigated 1. the impacts of perturbations on the different aspects of stability in detail, including the importance of the pre-perturbation state of the system, and 2. the impacts of perturbations on stability as a multidimensional concept, and the correlations among those different dimensions. We found that eutrophication and warming had important differences in their impact on stability, with eutrophication affecting more the plant community and warming affecting more the animal community. While the amplitude of the short-term effects was overall similar for both perturbations, warming also lead to more species extinctions in average and less long-term biomass recovery than eutrophication. Our results reaffirm that stability is a complex multidimensional concept and that the correlations among its different dimensions change according to the perturbation and the studied community, while never being simplifiable in a single dimension. We conclude that to truly understand stability, work is still needed to untangle the interaction between its complexity and the complexity brought by the variety of perturbations and species interactions.

Keywords: stability, multidimensionality, perturbations, warming, eutrophication, food webs, models

2 Introduction

Ecosystems are facing rising threats, and it is becoming urgent to better understand how they respond. In particular, much focus has been given on understanding the stability of ecosystems to those perturbations, to the point that stability imposed itself as one of the core concepts of ecology for several decades now. While the scientific community shares solid common ground on the basic ideas of what the concept of stability is, the complexity of stability has led to a proliferation in definitions and measurements, blurring our understanding of it (Donohue et al. 2016). One of the reason for this complexity is that stability is a multidimensional concept (Donohue et al. 2013), and its different facets are known to only mildly covary: it seems for example that short term stability measures are relatively independent from long term ones (Dominguez-Garcia et al. 2019), and in some cases stability measures can even react in opposition (Vallina et al. 2011; Pennekamp et al. 2018). Unfortunately, most of the studies have focused on mainly one or few facets of stability (Donohue et al. 2016), leading to an oversimplified vision of the response of ecosystems to changes.

In addition to its multiple definitions, stability most of the time can only fully be understood in the light of the perturbations affecting the system (Kéfi et al., 2019). Perturbations on a system can take a wide variety of shape (Donohue et al. 2016), in term of intensity or duration for example. Especially, short term perturbations, called “pulse”, are one of the most common type of perturbations, and are recognised as one of the factors shaping the ecosystems. While ecosystems often recover after a pulse perturbation, they can in some cases fail to recover (Hillebrand and Kunze 2020), especially if the perturbation is of high intensity (Jacquet and Altermatt 2020). However, the recovery is only one dimension of the concept of stability, and numerous other dimensions are also important to understand stability, such as resistance, resilience or persistence (Radchuck et al. 2019). Those dimensions of stability can correlate with each other differently depending on the perturbation type (Polazzo and Rico 2021, but see Radchuck et al. 2019). Moreover, the state of the system before the perturbation, such as its diversity, number of trophic levels or interactions strength, can also affect the responses of the system (Baert et al. 2016, Vallina et al. 2011; Zhao et al. 2019), and can have different effects on different measures of stability (Pennekamp et al. 2018).

Perturbations are also known to potentially interact with each other, potentially creating complex responses (Binzer et al. 2012, Binzer et al. 2016, Donohue et al. 2016); yet most studies only focus on one perturbation at a time. In particular, those interactions might appear between warming and eutrophication, as found in studies on press perturbations (Binzer et al. 2012, Binzer et al. 2016, but see the chapter 2 of this thesis), while a pulse perturbation study (Polazzo & Rico 2021) showed that eutrophication can also reduce the decrease of biomass caused by pesticides (such decrease in biomass being partly predicted from warming too). Unfortunately, until now studies looking at the interactions between warming and eutrophication only considered long term (press) perturbations, and not pulse perturbations, even though pulse perturbations are expected to increase in number and intensity with global changes (Woolway et al. 2021). Eutrophication is an increase in the nutrient load, often due to leaks from agricultural practices. This increase in nutrient levels in the system often lead to an increase of available energy and thus an increase in biomass, either for primary producers or consumers (Hulot et al. 2014; Sentis et al. 2019) depending on the strength of the top down pressure. However, eutrophication also can reduce the system stability (Rosenzweig 1971; Rall et al. 2008; Binzer et al. 2012; Hautier et al. 2014; Sentis et al. 2019), which have been theorised as the paradox of enrichment (Rosenzweig 1971). However several factors can dampen this instability (Rall et al. 2008; Sentis et al. 2019, *chapter 2*), to a point where its effects are still debated today (Jensen & Ginzburg 2005). On the other hand, pulse warming perturbations are expected to happen more often, especially in the form of heat waves. A temperature increase out of the species optimal temperature range often leads to an increase in metabolism loss and death, as well as to a reduction in nutrient absorption and predation rate (Englund et al. 2011; Uszko et al. 2017; Uiterwall & Delong 2020). Pulse warming has been shown to be able to drastically change communities, from changing species dominances to triggering large diversity collapse in ecosystems (Cavole et al. 2016; Harris et al. 2018). Unfortunately theoretical studies on warming mainly focused on long term changes. Understanding the effects of those perturbations is even more intricate because different definitions of stability might react to such perturbations in different ways.

To understand the concept of stability in a more global way, Donohue et al. (2013) theorised a holistic method in an attempt to encapsulate the multidimensionality of stability. One can calculate the dimensionality of stability (DS) by correlating the different stability variables applicable in their system, which allows to not only reduce the DS – thus reducing

the complexity of it – but also to study the changes in the relationships among those variables, depending on the perturbation types, intensity, or the organisms studied. This method, mainly used in experiments (but see Radchuck et al. 2019), allowed to confirm that stability was truly a multidimensional concept, as it could never be simplified in a single metric (Donohue et al. 2013; Hillebrand et al. 2017; Radchuck et al. 2019; White et al. 2020; Polazzo & Rico 2021). Moreover, it has been shown that perturbations could change the DS, as well as change the relationships among the stability variables (Donohue et al. 2013; Radchuck et al. 2019; Polazzo & Rico 2021). Finally, the complexity of stability is likely to interact with the complexity brought by the food web structure, with potential differences in DS across communities or trophic levels (White et al. 2020; Polazzo & Rico 2021).

However, to our knowledge, no study yet looked at the stability of food webs under pulse perturbations, both with a holistic approach, by studying the multidimensionality of stability, and at the same time with a reductionist approach, by carefully examining each of the stability dimensions. We investigated the effects of pulse perturbations for both eutrophication and warming on eight measures of stability (table 1) on an allometric food web model. We tried to answer three questions: (1) how do these perturbations affect, in detail, each of the different definitions of stability? (2) How do these different definitions of stability correlate, and what are the impacts of pulse warming and eutrophication on the multidimensionality of stability? (3) how does the pre-perturbation state of the food webs affect the different dimensions of stability to the two types of pulse perturbations? We expect stability to be a multidimensional concept, but with still correlations among stability measures (Donohue et al. 2013; Radchuck et al. 2019; Polazzo & Rico 2021), and even potential negative correlations such as between resistance and resilience (Vallina et al. 2011) or between resistance and temporal variability (Pennekamp et al. 2018). We do not expect antagonistic interactions between the effects of warming and eutrophication, as it has been previously found with the same model on press perturbations (chapter 2 of this thesis).

3 Material and methods

3.1 Model description and simulations of pulse perturbations

We used here the allometric food web model developed by Schneider et al. (2016), in which we have previously added the effects of temperature on several parameters that

describe species metabolism and functional responses (Eschenbrenner and Thébault, *chapter 2*). This model allows to study the consequences of perturbations due to changes in temperature and nutrient input levels. *We will not detail the equations of the model here as these are the same as the ones described in the chapter 2. This section will be updated in future versions of this manuscript, which is still currently in progress.*

We modelled three different pulse perturbations: (1) eutrophication, by increasing the maximum nutrient level by 8 fold; (2) warming, by increasing the temperature by 8°C; and (3) the combination of both together. The perturbations were applied only after a first equilibrium was reached, hereafter referred to as “control state”. To define the control states, we ran simulations of food web dynamics for 100 000 time steps. As in chapter 2, each simulation started with 30 plant species and 30 animal species, each species being defined by a given body mass randomly sampled within $[10^0; 10^6]$ for plants and $[10^2; 10^{12}]$ for animals. The simulations were integrated using the Euler method with a step of 0.001. The obtained control states were then saved after checking if they corresponded to an equilibrium (which might be unstable). On each of these control states, we applied each of the three types of pulse perturbations for 100 time steps and recorded the total biomasses of both plant and animal communities at every time step to further analyse food web dynamics during the perturbations. Then, we simulated the food web dynamics for 50 000 additional time steps once the pulse perturbations were over to assess the new equilibria reached by the food webs after perturbations, while recording community total biomasses every 10 time steps. Statistics were done by comparing them with their corresponding controls.

As in previous studies, we removed simulations where the control state included a plant species that had lost all its predators (Schneider et al. 2016, Chapters 1 and 2). However, we kept the simulations in which inedible plant species were present after the perturbations because while non perturbed systems with inedible plant species were not the focus of this study, the occurrence of inedible plant species as a result of perturbations can lead to further extinctions and strong changes on ecosystem functioning that are important to consider (Chapter 2).

The preliminary results of this project were obtained on approximately 600 controls, plus each of their perturbed simulations. *Additional simulations and analyses will be performed to finalize this study.*

3.2 Stability descriptors

We characterised the response of ecosystem functioning to the three types of pulse perturbations by quantifying eight measures of stability (table 1). We quantified short term measurements (the resistance, the reactivity, and the resilience) and long term ones (the species persistence, the recovery occurrence, the time at recovery, the recovery, and the stability recovery). We quantified the stability measures on the total plant biomass and the total animal biomass separately because total plant and animal biomasses have been shown to respond differently to perturbations (*chapter 2*). However, we did not distinguish the response of plants and animals regarding the recovery occurrence and the species persistence, because these stability measures reacted similarly for both communities, with simply the animal persistence being in average a bit lower than plant persistence.

Table 1: Definitions and descriptions of the different stability measures studied, with details on whether and how each of these measures was included in the analyses of the dimensionality of stability (DS) and associated co-inertia with the pre-perturbation states of the food webs. Note that each type of stability measure was done separately on the plant community and the animal community, except for persistence and the total recovery occurrence.

Measurement and definition	Description	Interpretation	Inclusion in the DS analyses
<u>Resistance</u> : maximum changes due to perturbations	Log ratio of the community biomass at the time of maximum changes compared to pre-perturbation	The closer the resistance is to 0, the more the community was able to resist to the changes induced by the perturbation, in term of biomass change. Is positive if the community gained biomass, negative if it lost biomass	Implemented as its negative absolute value, so that a higher value, closer to 0, would meant a better stability
<u>Reactivity</u> : speed of change due to perturbation, until the point of maximum changes	Slope of the log changes of the community biomass from the start of the perturbation to the time at maximum changes	The closer the reactivity is to 0, the more the community was able to resist to the changes induced by perturbations, in term of speed of change. Is positive if the community gained biomass, negative if it lost biomass	Implemented as its absolute value, so that a lower value, closer to 0, would meant a better stability
<u>Resilience</u> : speed of recovery after the point of change	If the community recovered, slope of the log changes of the community biomass from the time at maximum changes to the	The closer the resilience is to 0, the less the community was able to quickly go back to its pre-perturbation state. Is positive if	Implemented as its absolute value, so that a higher value, further from 0, would meant a

time at recovery	the community gained biomass, negative if it lost biomass	quicker replenishment and a better stability. Simulations that did not recover had their resilience set to 0.
<u>Species persistence:</u> Measured as the ratio of species the proportion of richness at the end of the species surviving after simulation compared to pre-perturbations	The lower the persistence, the more species went extinct. Bounded between 0 and 1 included	Analyses for plants and animals were separated. A higher persistence meant a better stability
<u>Recovery occurrence:</u> Indicates whether the biomass of the plant and the animal went back after communities, averaged over 100 perturbations to the steps, reaches permanently (i.e. same equilibrium as until the end of the simulation) the pre-perturbation community biomass +/- 5%.	0 if the communities did not go back to a similar state to pre-perturbation, 1 if it did	Not implemented, because the information is already included in the recovery measure
<u>Time at recovery:</u> time a simulation takes to recover, if it does.	The time at which the biomass of the community, averaged over 100 steps, reaches permanently (i.e. until the end of the simulation) the pre-perturbation community biomass +/- 5%.	The higher the time at recovery is, the longer the system took to go back to its pre-perturbed state. NA if the system did not recover
<u>Recovery:</u> capacity of a simulation to return to its pre-perturbation state	Log ratio of the community biomass at the end of the simulation compared to pre-perturbation, when both had reached an equilibrium. Averaged on 5 000 time steps	The closer the recovery is to 0, the more the community was able to return to its pre-perturbation state. Is positive if the community gained biomass, negative if it lost biomass
<u>Stability recovery:</u> Difference of coefficient of capacity of a variation ($CV = \frac{\sigma}{\mu}$, with σ the standard deviation and μ the mean) of the community temporal variability biomass at the end of the simulation compared to pre-perturbation	The closer the stability recovery is to 0, the more the community was able to return to its pre-perturbation variability state. Is positive if the community gained variability, negative if it lost variability	Implemented as its negative absolute value, so that a higher value, closer to 0, would meant a better stability

3.3 Statistical analyses

We first used box-plots and violin-plots to assess the effects of pulsed eutrophication and warming on the eight measures of the food web stability, as described in the second column of the table 1. The slopes of the reactivity and the resilience were estimated with linear models on the logged biomasses.

3.3.1 *The multidimensionality of stability*

We then studied the stability as a whole by comparing the dimensionality of stability (DS), as developed by Donohue et al. (2013), among the three types of perturbations (eutrophication, warming and both) for both plant and animal communities considered separately. We quantify the DS using six of the eight stability measures, that we transformed as described in the forth column of the table 1. We did not consider the recovery occurrence, which was a boolean variable, and the time at recovery, for which there were missing values for the simulations that did not recovered and thus could not be implemented into the analyses. We first standardised these six measures of stability and then performed a Principal Component Analysis (PCA) to understand the relations among the different stability measures.

Following Donohue et al. (2013), DS was quantified using the eigenvalues of the covariance matrix among the stability measures, which represent the semi-axis length of each dimension of the PCA, to calculate the ellipsoid volume:

$$V = \frac{\pi^{n/2}}{\Gamma(\frac{n}{2} + 1)} \prod_{i=1}^n (\lambda_i^{0.5}) \quad (1)$$

with λ_i the i th eigenvalue of the PCA with n dimensions ($n = 6$ in our case). To be able to compare the DS over different perturbations, we followed Radchuk et al. (2019) and we standardised 1. the eigenvalues, by dividing them by the largest eigenvalue, and 2. by dividing the ellipsoid volume by its theoretical maximum. We thus obtained a DS value ranging from 0 (low dimensionality, ellipsoid shaped like a cigar as explained in Donohue et al. 2013) to 1 (high dimensionality, ellipsoid is a true sphere). We separated for those analyses the plant and the animal communities, as well as each type of perturbation (eutrophication, warming and both together), yielding to six different analyses of multidimensionality. Analysing the changes in the DS allowed us to understand the changes in the correlations among the measures of stability in response to different perturbations. Simulations for which the animal community went fully extinct were removed from the analyses because some measures could not be performed on them.

3.3.2 Analyses of co-inertia

We performed co-inertia analyses to assess the relations between the six stability measures considered in the DS and the structure of the food webs before perturbation, for the six cases considered (3 types of perturbations x 2 types of communities – plants and animals). More specifically, we used these co-inertia analyses to: 1. quantify the percentage of variation in the stability measures explained by the pre-perturbation food web structure, and 2. understand the links between different aspects of food web structure before perturbation (e.g. species richness, connectance) and the different stability measures. To do so, we used the *coinertia* function in the package *ade4* in R version 4.0.4, on both the stability measures used in the multidimensionality analyses and on measures of the structure of the food webs pre-perturbation, represented by the mean trophic level weighted by the species biomasses, the connectance, and the total biomasses and species richness of plants and animals. In the following, we did not show the percentage explained by each axis of the co-inertia analysis because it was always, by large, explained by the two first axes.

4 Results

4.1 Comparing the different stability measures for the three perturbation types

Although the perturbations only impacted the food webs for a short amount of time, they often left a significant mark on the systems. Only approximatively two thirds of the food webs returned to their pre-perturbation state after eutrophication (figure 1a), and this number dropped to one third after warming (or after both perturbations combined). The figure 1b shows that the chance of recovery, when the system is warmed, is strongly linked to species extinctions due to perturbations, while eutrophication can change the system on the long term even without causing extinctions (*but note that there is a possibility, which remains to be checked, that the simulations for eutrophication that have a high persistence while being categorised as non-recovering might fall under the problem of not being counted as recovering because of their high variability, as explained in the box 1. Such large variability of total biomass might result from the paradox of enrichment*).

Pulse warming was causing a stronger decrease in species persistence than pulse eutrophication (Figure 1b), leading as well to stronger long-term effects on species average

body mass and to more frequent occurrence of inedible plant species (supplementary information). Among the systems that recovered, warmed systems tended to recover slower (figure 1c) than eutrophic systems, while animals recovered slower than plants. Overall, simulations that were only submitted to pulse eutrophication did not show strong changes in total biomass of plants and animals at the end of the simulations (i.e. high recovery, figure 1d), while simulations submitted to pulse warming showed in average a clear decrease in total animal biomass, sometimes drastically, while total plant biomass slightly increased (figure 1d).

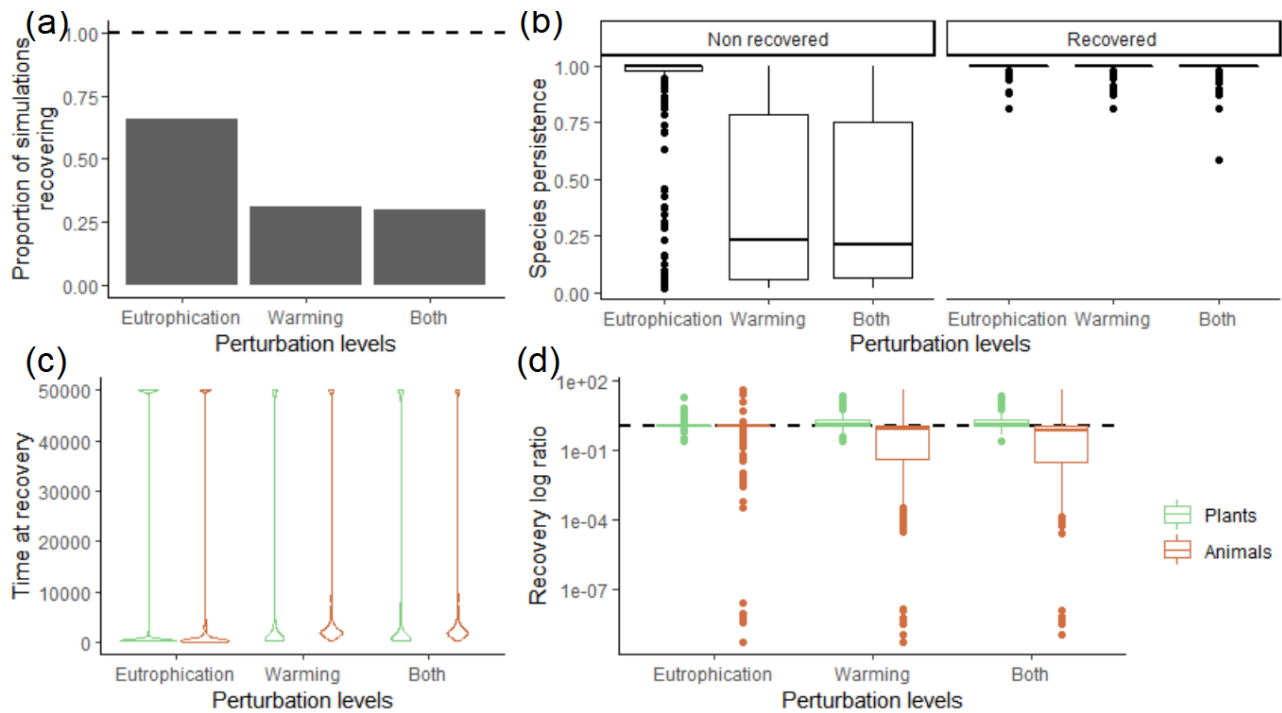


Figure 1: Long term changes in the plant and animal communities in response to pulse perturbations of eutrophication and warming. (a) proportion of simulations recovering, (b) total species persistence separated for both the simulations that recovered, and the ones that did not, (c) time simulations took to recover, if they did, and (d) the ratio of changes in the final total biomass compared to the pre-perturbation state.

Perturbations almost always induced short term changes in the community biomasses (figure 2). Eutrophication almost always led to an increase in plant total biomass, even in the presence of warming (i.e. positive values of reactivity and resistance, figure 2a, b). In that case, total plant biomass then decreased after the end of the perturbation (i.e. negative values of resilience, figure 2c). For animals, eutrophication led less often and less strongly to an increase in biomass (figure 2a, b), and its effects were overshadowed in the presence of warming. Warming only had mixed short term effect on plants (figure 2). On animals, warming often led to a reduction of total biomass (i.e. negative values of reactivity and resistance, figure 2a, b), and total animal biomass only rarely or slowly went back towards pre-perturbation levels (i.e.

resilience values close to zero, figure 2c). For all the stability measures, it should be noted that for the animal community the results were almost identical when the systems were warmed or when they were under both warming and eutrophication.

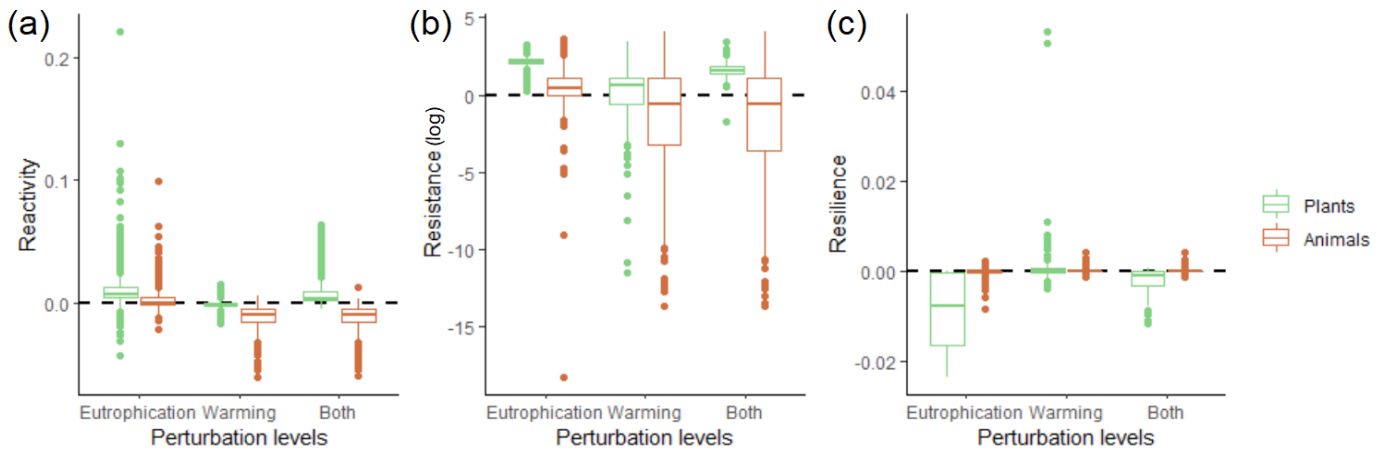


Figure 2: Short term changes in the plant and animal communities due to pulse eutrophication and warming. (a) reactivity, the speed of change while being pressured by perturbation, (b) resistance, the maximum change induced by perturbation, and (c) resilience, the speed of return to the pre-perturbation state, if the community did.

4.2 About the multidimensionality of the stability

The variables described above are all giving information about the stability of the food webs, yet none of them can fully define stability, which is a complex concept with multiple dimensions. Not only those dimensions are linked to each other, but those links can change according to the systems studied, and the perturbations affecting them. The figure 3a shows that the dimensionality of stability DS is always higher for plants than for animals. It also shows that the dimension of stability strongly depends on the type of perturbation, the DS being lower for warming than for eutrophication, and the DS being the lowest when both perturbations are combined. These results reveal that the different notions of stability studied here are not only always more correlated to each other for the animal community than for the plant community, but also when warming and eutrophication are combined.

For both the plant and the animal communities, the stability measures that covary the most together (positively) were always the species persistence, the recovery and by a lesser extend the stability recovery, which always defined the first axis of the PCA (figure 4a, d, g and figure 5a, d, g). For the plant community, the second axis of the PCA was always mainly represented by the resistance, with at its inverse the resilience (figure 4a, d, g). For the animal community, the second axis was mainly represented by the reactivity, with the resilience at its

inverse if the system was warmed (figure 5a, d, g). Under warming, the resistance of the animal community was very strongly positively linked to its recovery and persistence. Note that the results are almost identical for the animal community when the systems are warmed or when they are under both perturbations.

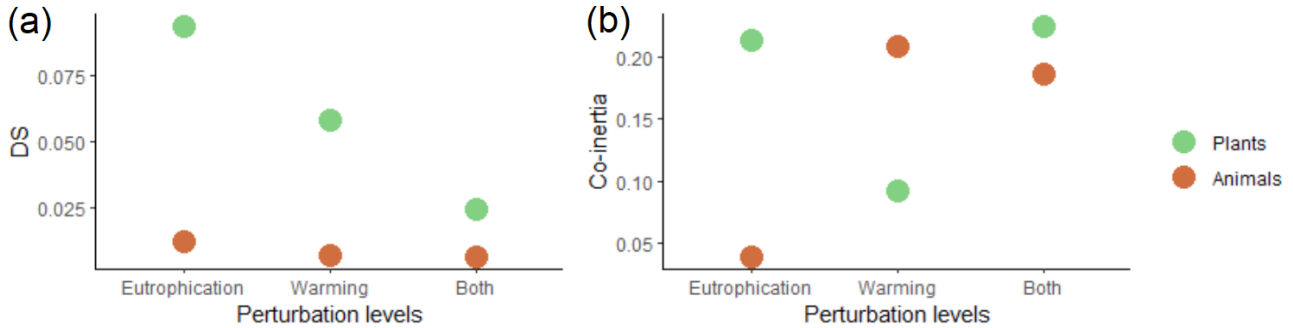


Figure 3: (a) The dimensionality of stability of all the simulations for each perturbation type and considering the response of plants or animals separately, and (b) percentage of variation of the six stability measures of the DS explained by the six measures of the pre-perturbation food web structure (co-inertia analysis).

4.3 The importance of the pre-perturbation state of the system: an analysis of co-inertia

The analysis of co-inertia allowed us to investigate whether the pre-perturbation structure of the food webs could explain the variation in stability post-perturbation. The figure 3b showed that the pre-perturbation state of the systems explained poorly the plant community DS under warming, and the animal community DS under eutrophication. On the other hand, it explained approximatively one fifth of the DS of the plant community under eutrophication and of the animal community under warming, and of both communities under both perturbations.

The analysis of co-inertia also allowed to assess which pre-perturbation structure variable was correlated to which stability measure. For the plant community (figure 4b, c, e, f, i, j), if the system was suffering pulse eutrophication, a higher total plant biomass before perturbation was always linked to a higher resistance. Under warming, food webs characterized with higher average trophic level and higher total animal biomass were linked to a higher persistence of plant species after perturbation and higher recovery of total plant biomass. For the animal community, we did not review the cases where the systems were under eutrophication only, as the co-inertia was extremely low, meaning that the pre-perturbation structure explained little of the DS. The analyses of co-inertia for the animal community were almost identical when under warming or both perturbations. In those cases

(figure 5b, c, e, f, i, j), the pre-perturbation average trophic level of the food web and the animal total biomass were strongly linked to a higher persistence and recovery of the animal community, similarly to the results for plants. While species richness was strongly linked to a decrease in reactivity of animal biomass after warming or both perturbations together, it had contrasted effects on the resilience and resistance of total plant biomass depending on the perturbation. Species richness was negatively related to resilience of plant biomass after eutrophication, while it was positively (resp. negatively) related to resistance of plant biomass after warming (resp. after both perturbations combined). For both plants and animals, the connectance often had a low importance, and was negatively linked to plant species richness, and to a lesser extend to animal species richness.

5 Discussion

Our results show that eutrophication and warming often impacted the functioning of the food webs, even if they perturbed the system for a short period of time only. While the amplitude of the short-term effects was overall similar for both perturbations, warming lead to more species extinctions in average and less long-term biomass recovery than eutrophication. In agreement with several previous studies, our results highlight that even if several measures of stability covary together, stability could by far not be understood as a single metric. Moreover, those measures of stability had different relations to each other according to the perturbation type or the community of interest, except for persistence which always strongly covaried with recovery. Our results also suggested that the dimensionality of stability was reduced when the community was strongly impacted by the perturbation (i.e. when both perturbations were present, or under eutrophication for plants and warming for animals) and that in such cases the state of the food web before perturbation better predicted the overall stability of the food web to perturbations.

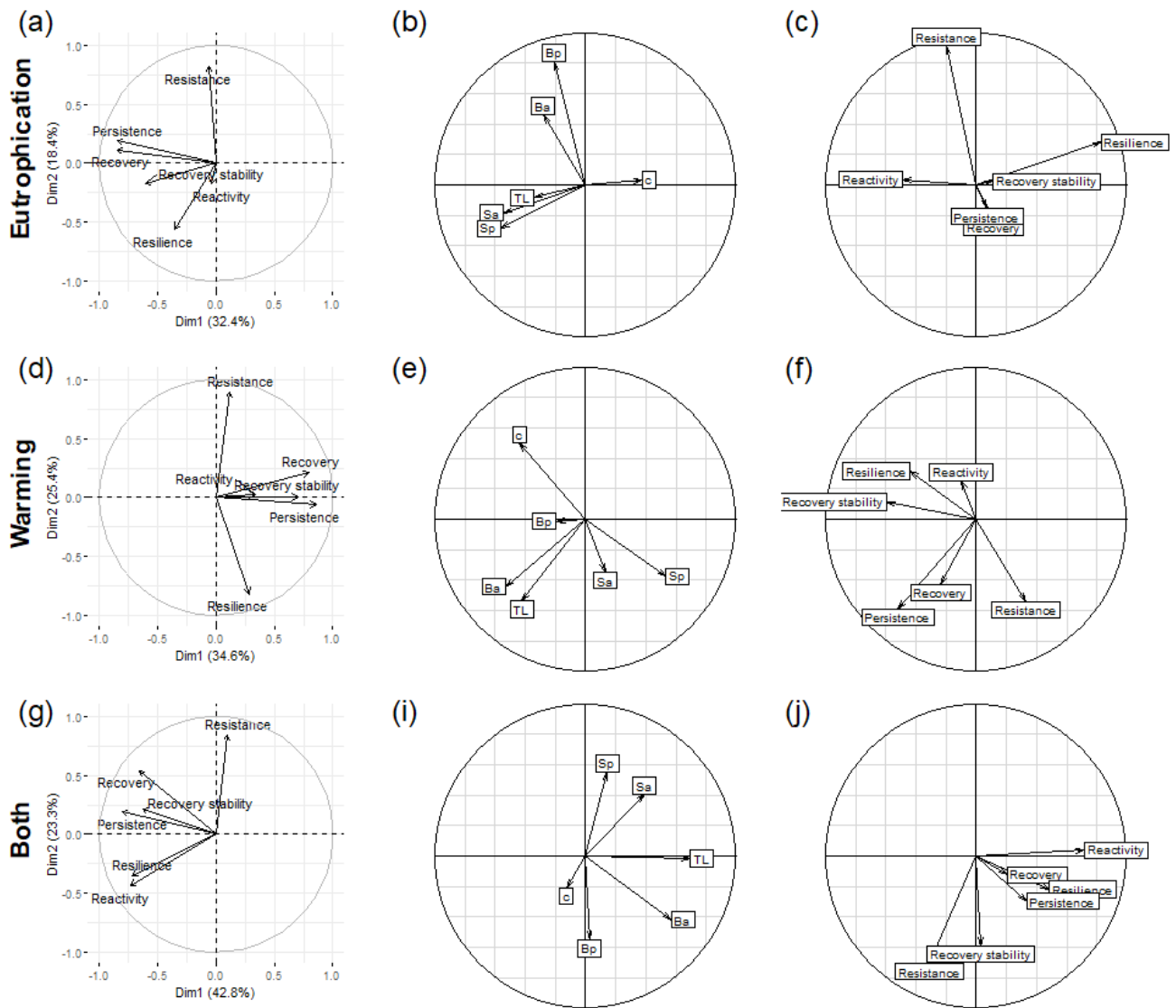


Figure 4: The relations among the multiple components of the stability of the plant community. (a, d, g) The different PCA used to calculate the multidimensionality, and (b, c, e, f, i, j) the relationships between the two first axes of the co-inertias and the pre-perturbation structure (b, e, i) and the stability measurements (c, f, j), which can both be understood together as the correlations between those two sets of variables. Sa and Sp correspond to pre-perturbation species richness of animal and plants respectively, C corresponds to pre-perturbation food web connectance, TL to pre-perturbation average food web trophic level, and Ba and Bp to pre-perturbation total biomass of animals and plants respectively.

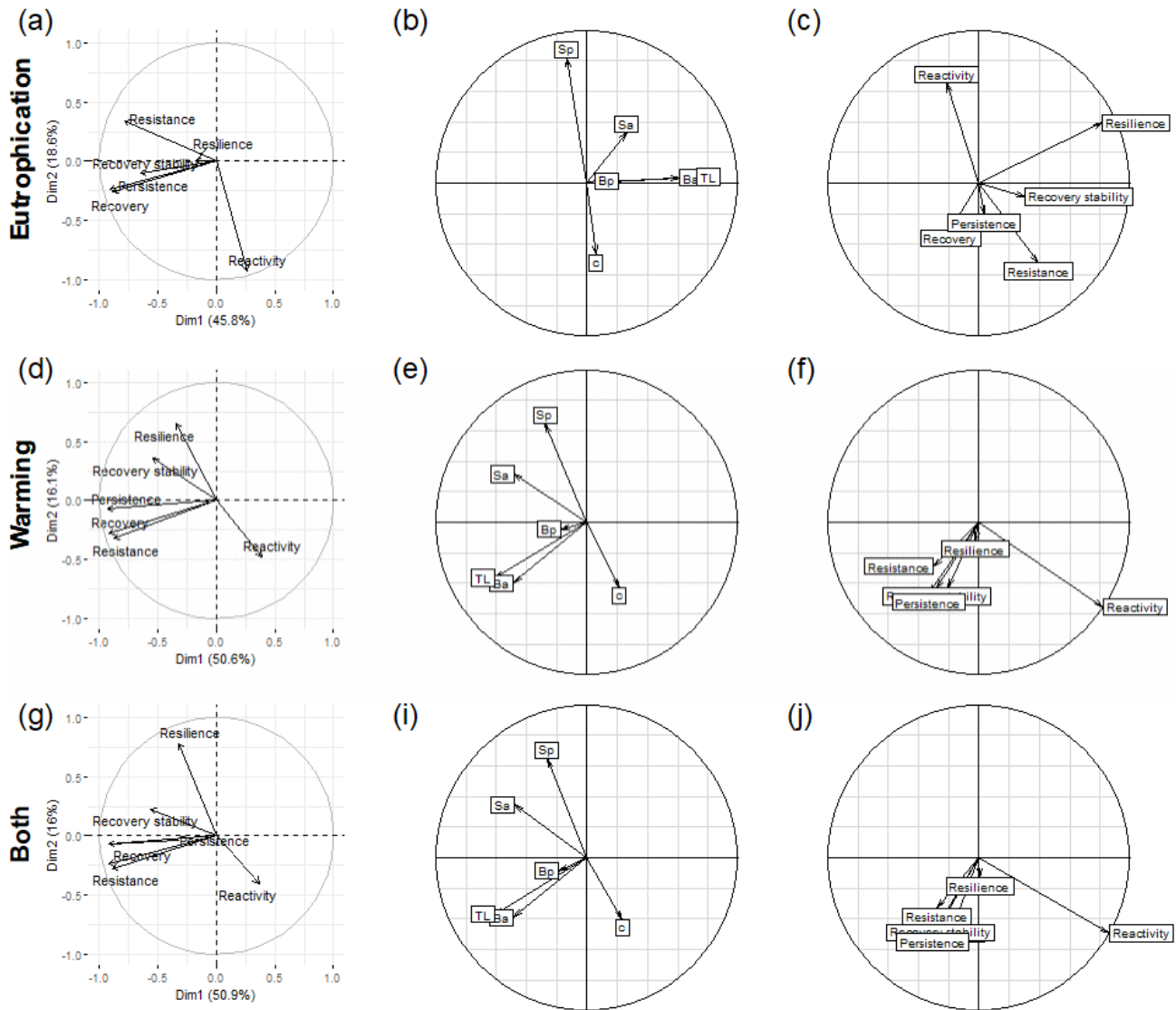


Figure 5: The relations among the multiple components of the stability of the animal community. (a, d, g) The different PCA used to calculate the multidimensionality, and (b, c, e, f, i, j) the relationships between the two first axes of the co-inertias and the pre-perturbation structure (b, e, i) and the stability measurements (c, f, j), which can both be understood together as the correlations between those two sets of variables. Sa and Sp correspond to pre-perturbation species richness of animal and plants respectively, C corresponds to pre-perturbation food web connectance, TL to pre-perturbation average food web trophic level, and Ba and Bp to pre-perturbation total biomass of animals and plants respectively.

5.1 Short and long term effects of perturbations

This study shows once again that the plant and the animal communities reacted differently to changes (Duffy et al. 2007; Hillebrand et al. 2017; chapter 1 and 2), highlighting the importance of separating them in analyses of stability to better understand the complexity of stability. The results on the short term changes show that eutrophication had globally more impact on the plant community, and warming on the animal community, and that the effects of these two perturbations did not interact, as found by a previous study of ours (chapter 2) but

contrary to other studies (Binzer et al. 2012, 2016). Moreover, we found other similarities with the results of chapter 2: short term effects on the total biomasses, as measured by resistance and reactivity, were similar to the effects of the corresponding press perturbations on total biomasses. However, contrary to what we had found in chapter 2, pulse eutrophication did not lead often to extinction, with a strong recovery for the plant community, while press eutrophication lead to many extinctions, highlighting potential slow effects of eutrophication that could not happen fully during a short perturbation, on the contrary to warming.

After the end of the perturbations, not all food webs were able to return to their pre-perturbation biomass levels. This is especially true for food webs where several species went extinct (especially under warming), highlighting the importance of diversity loss for the ecosystem functioning: having all species seems important to recover a high level of biomass, especially for the animal community. This is conform to what is commonly found in biodiversity and ecosystem functioning research, where it is known that species richness is often positively related to total biomass (Cardinale et al. 2012, Van der Plas 2019), which is also true in complex food webs where animal species richness is linked to a high total biomass (Schneider et al. 2016). However, the plant community biomass almost always recovered, showing that in our model the available nutrients were almost always utilised, at any remaining plant species richness. This is also consistent with a recent study using the same model (Albert et al. 2021), which showed that the only time where top-down pressure was sufficient to stop the plant community to utilise all the nutrients was when there were many consumers feeding on few plants, which does never happen here, persistence of both communities being strongly linked. This can partly explain why, similarly to the chapter 1, we found more weak and variable effects of plant species richness, while animal species richness had more straightforward effects on ecosystem functioning and stability.

5.2 The dimensionality of stability and the correlation among the variables

The analyses of the dimensionality of stability (DS) confirm that while the stability measures are correlated to each other, there is always the need of more than one to describe the stability of the system, similarly to what is commonly found (Donohue et al. 2013; Hillebrand et al. 2017; Radchuck et al. 2019; White et al. 2020; Polazzo & Rico 2021). Our

results suggest that the dimensionality of stability decreases when the pulse perturbations have strong long-lasting effects. Indeed, DS was higher in cases with pulse eutrophication only, and when considering plant communities rather than animal communities; these two cases being characterized by weaker long-term effects on total biomass recovery than under warming perturbations and when considering animal communities. Our results are partly in agreement with previous studies by showing that the type of perturbation affects the dimensionality of stability (Polazzo and Rico 2021, Radchuk et al. 2019). However, they also contrast with the findings of some of these studies, which showed that perturbation intensity did not affect the DS (Radchuk et al. 2019) and that strong perturbations could even increase the DS (Donohue et al. 2013).

Our results of lower DS for perturbations with strong long-term effects might be explained by the strong correlation between recovery and species persistence in our study (correlation which was stronger under more impactful perturbations), an aspect that was not considered in previous studies where species extinctions due to the perturbations were not considered at the same time than biomass recovery. Indeed, for all perturbation types and both communities, the stability measures that formed the first axis of the PCA, meaning that they were the most correlated together, were always the species persistence, the recovery and to a smaller extent the stability recovery. As discussed in the previous section, perturbed food webs that lost species struggled to go back to their former state proportionally to the number of extinctions. This result is not surprising, and it also reflects the strong expected correlations among the different stability measures of long-term response to pulse perturbations, as outlined by Dominguez-Garcia et al. (2019).

The second axis of the PCA, corresponding to the second eigenvalue characterizing the dimensionality of stability, was mainly explained by stability measures describing the short to medium term responses to the pulse perturbations (i.e. the transient responses). These measures however differed depending on the community considered and on the perturbation type. For the plant community, resistance always made the second axis of the PCA, in opposition with the resilience. Such negative correlation between resistance and resilience is expected (Hillebrand et Kunze 2020) as the rate of return (resilience) is to some extent linked to the intensity of change that happened (resistance) when the system recovers to its pre-perturbation state, which is often the case of total plant biomass in our model. For the animal community on the contrary, the second axis was mostly represented by the reactivity and

resilience under warming, which were negatively correlated. Because the simulations that did not recover had their absolute resilience set to 0, and a majority of the simulations did not recover for total animal biomass, this result is not surprising, as the simulations that had the strongest short-term changes (higher reactivity) might also have the least chance to recover (resilience at 0), while the fact that those two measures were not correlated to the biomass recovery means that speed of changes was not an indicator of how much biomass was recovered. On the contrary, the amount of changes – the resistance – for the animal community under warming was strongly linked to recovery: animal communities that lost too much biomass during the perturbation were simply often not able to recover, being either driven to extinction or kept at a very low biomass as most of the energy was blocked in inedible plant species (*similarly to the chapter 2*). For the plant community on the contrary, the resistance was never correlated to the recovery, as the plant community was always able to maximise the utilisation of the nutrients, and thus recovered at least part of what they lost.

5.3 About the importance of the state of the system before perturbation

The analysis of co-inertia allowed to not only understand the explicative power of the pre-perturbation food web structure on stability, but also to know which pre-perturbation variables were linked with which dimensions of stability. The explicative power of the pre-perturbation variables was lower in the presence of a perturbation that did not impact strongly the community studied: with warming for the plant community and with eutrophication for the animal community. This result suggests that the multiple consequences of perturbations of lower impacts were less correlated to the pre-perturbation state of the system, probably because these changes, especially on the long term, had little impacts on the systems, and thus that food webs more sensitive to perturbations were able to stay stable as much as the less sensitive ones. *This can (and might) be tested further with an increase in the intensity of the perturbation*

Under warming, for both communities, having a high pre-perturbation animal biomass and trophic level (which are both correlated, chapter 1) was always linked to having a high recovery and species persistence. Thus, having a stronger animal community was always linked to having a better long term stability of plants and animals, which is interestingly similar to what we have found for the analysis of temporal stability of total biomass with the same model (chapter 1). This result highlights the potential importance of a strong animal

community for global stability. Here, one explanation could be that strong animal community were more likely to prevent the emergence of inedible primary producers, which we know are able to drastically reduce biomass in the rest of the food web (chapter 2). Another explanation might be that a stronger animal community could reduce the probability of competitive exclusion of primary producers, as seen in complex food web both in modelling (Albert et al. 2021) and experiments (Leibold et al. 2017); competitive exclusion that had a negative feedback on the animal community, as a plant species extinction also often takes down in a cascade its main consumers. *This hypothesis should be tested, but it has unfortunately not been studied much, as taking into account the whole food web is not something easy.* Anyhow, our model emphasises the importance of having a strong animal community to be able to withstand perturbations, in a time where the consumer communities are weakening due to anthropogenic impacts (Hallmann et al. 2017; Ceballos et al. 2021).

Contrary to grassland experiments, we did not find that pre-perturbation diversity was linked to a better resistance (Isbell et al. 2015; Baert et al. 2016, except with warming but the small co-inertia value means that this effect is not important). It might be because, similarly to the chapter 1, the complexity brought by the trophic networks lead to a reduction in the importance of diversity, with overall more contrasted results; it is anyhow known that single trophic communities can react differently than multi-trophic ones (Duffy et al. 2007; Jiang and Pu, 2009; Zhao et al. 2019). Moreover, as discussed in the chapter 1, the notion of diversity in our model is weak, by being represented by only the body size (and the trophic links that emerge from it), which might reduce the importance of diversity. And indeed, in our model, the pre-perturbation plant biomass was strongly linked to a high resistance under eutrophication.

Moreover, for the animal community, under warming, both communities' diversity were strongly anti-correlated to the system reactivity. This means that diversity reduced the rate of change induced by perturbations, which was probably due to more diverse systems having bigger species (*see the chapter 1*), which intrinsically reacted slower, but it might also be explained by an increase in the diversity of species speed of response to the perturbation, due to a wider variety of species body size (Loreau et De Mazancourt 2013).

5.4 Conclusion and perspectives

This study contributes to highlight the importance of the multidimensionality of stability, and reaffirm that stability cannot be reduced to a single proxy (Donohue et al. 2013; Hillebrand et al. 2017; Radchuck et al. 2019; White et al. 2020; Polazzo & Rico 2021). This is however still not enough to untangle the full complexity of stability because complexity interacts not only with the organisms studied, the type of perturbation or the food web complexity, as we have seen in this article, but also with other types of complexity such as the spatial complexity or the complexity in individual species contribution (White et al. 2020). To hope to fully understand the stability of the ecosystems, which is intrinsically linked to the climate and biodiversity crisis we are facing today, there is thus a need for taking into account the different types of complexity together, and their feedbacks on each others.

Box 5: Améliorations prévues avant publication, et autres casse-tête non résolus

Ce chapitre 3 n'étant pas encore complètement fini, je détaillerai ci-dessous une liste d'améliorations prévues avant la soumission de ce chapitre en tant qu'article scientifique, ainsi que les problèmes nécessitant d'être résolus.

Améliorations prévues :

- Il va falloir bien sûr augmenter la taille de l'échantillon simulé. Nous avons aussi pensé à étudier différents niveaux de perturbation, cependant la quantité de résultats nous laisse indécis sur le compromis à faire entre quantité d'information et qualité (en particulier, la compréhension).
- La DS nous renseigne sur l'intensité de la covariation entre les différentes mesures de stabilité. Cependant, aucune mesure globale ne nous renseigne sur l'intensité de changement de stabilité des différentes simulations en fonction des différentes perturbations. Une façon de visualiser cela serait d'opérer, pour chaque communauté, une ACP sur les données regroupées des trois perturbations, puis de visualiser le positionnement des nuages de points correspondant à la stabilité en réponse à chaque perturbation sur les axes.

Problèmes non résolus :

- Le calcul du temps de retour n'est pas satisfaisant. En effet cette moyenne sur 100 pas de temps ne permet pas suffisamment d'aplatir les variations temporelles de certaines simulations, qui sont considérées avec alternance comme retournant au stade initial ou pas. Cela se voit dans la figure 1c, où un nombre significatif de simulations sont comptées comme ayant un temps de retour proche de 50 000 : elles sont en fait retournées au stade initial (en moyenne), mais la force de leurs fluctuations les font sortir de la condition que nous utilisons.
- Devrions nous faire, comme Radchuck et al. (2019) et Polazzo & Rico (2021), les mêmes mesures de stabilité sur la composition en espèces des réseaux, en utilisant l'indice de Bray-Curtis ? Je n'en suis pas si sûr, car la notion d'espèce dans notre modèle n'est basé que sur la différence de taille corporelle, ce qui a pour effet de diminuer l'importance des différences entre espèces (comme expliqué dans la discussion du *chapitre 1*), ce qui altère l'importance des différences en composition d'espèces. De plus, cela nous forcerait à doubler le nombre d'analyses.

6 References

- Baert, J.M., De Laender, F., Sabbe, K., Janssen, C.R., 2016. Biodiversity increases functional and compositional resistance, but decreases resilience in phytoplankton communities. *Ecology* 97, 3433–3440. <https://doi.org/10.1002/ecy.1601>
- Binzer, A., Guill, C., Brose, U., Rall, B.C., 2012. The dynamics of food chains under climate change and nutrient enrichment. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367, 2935–2944. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0230>
- Binzer, A., Guill, C., Rall, B.C., Brose, U., 2016. Interactive effects of warming, eutrophication and size structure: impacts on biodiversity and food-web structure. *Global Change Biology* 22, 220–227. <https://doi.org/10.1111/gcb.13086>
- C. Rall, B., Guill, C., Brose, U., 2008. Food-web connectance and predator interference dampen the paradox of enrichment. *Oikos* 117, 202–213. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15491.x>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cavole, L., Demko, A., Diner, R., Giddings, A., Koester, I., Pagniello, C., Paulsen, M.-L., Ramirez-Valdez, A., Schwenck, S., Yen, N., Zill, M., Franks, P., 2016. Biological Impacts of the 2013–2015 Warm-Water Anomaly in the Northeast Pacific: Winners, Losers, and the Future. *Oceanog* 29. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2016.32>
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proc Natl Acad Sci USA* 114, E6089–E6096. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- Domínguez-García, V., Dakos, V., Kéfi, S., 2019. Unveiling dimensions of stability in complex ecological networks. *Proc Natl Acad Sci USA* 116, 25714–25720. <https://doi.org/10.1073/pnas.1904470116>
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J.M., Petchey, O.L., Pimm, S.L., Fowler, M.S., Healy, K., Jackson, A.L., Lurgi, M., McClean, D., O'Connor, N.E., O'Gorman, E.J., Yang, Q., 2016. Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters* 19, 1172–1185. <https://doi.org/10.1111/ele.12648>

- Donohue, I., Petchey, O.L., Montoya, J.M., Jackson, A.L., McNally, L., Viana, M., Healy, K., Lurgi, M., O'Connor, N.E., Emmerson, M.C., 2013. On the dimensionality of ecological stability. *Ecol Lett* 16, 421–429. <https://doi.org/10.1111/ele.12086>
- Duffy, J.E., Cardinale, B.J., France, K.E., McIntyre, P.B., Thébault, E., Loreau, M., 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecol Letters* 10, 522–538. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x>
- Englund, G., Öhlund, G., Hein, C.L., Diehl, S., 2011. Temperature dependence of the functional response: Temperature dependence of consumption. *Ecology Letters* 14, 914–921. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01661.x>
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., de Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12, e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Harris, R.M.B., Beaumont, L.J., Vance, T.R., Tozer, C.R., Remenyi, T.A., Perkins-Kirkpatrick, S.E., Mitchell, P.J., Nicotra, A.B., McGregor, S., Andrew, N.R., Letnic, M., Kearney, M.R., Wernberg, T., Hutley, L.B., Chambers, L.E., Fletcher, M.-S., Keatley, M.R., Woodward, C.A., Williamson, G., Duke, N.C., Bowman, D.M.J.S., 2018. Biological responses to the press and pulse of climate trends and extreme events. *Nature Clim Change* 8, 579–587. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0187-9>
- Hautier, Y., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Adler, P.B., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Lind, E.M., MacDougall, A.S., Stevens, C.J., Bakker, J.D., Buckley, Y.M., Chu, C., Collins, S.L., Daleo, P., Damschen, E.I., Davies, K.F., Fay, P.A., Firn, J., Gruner, D.S., Jin, V.L., Klein, J.A., Knops, J.M.H., La Pierre, K.J., Li, W., McCulley, R.L., Melbourne, B.A., Moore, J.L., O'Halloran, L.R., Prober, S.M., Risch, A.C., Sankaran, M., Schuetz, M., Hector, A., 2014. Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. *Nature* 508, 521–525. <https://doi.org/10.1038/nature13014>
- Hillebrand, H., Kunze, C., 2020. Meta-analysis on pulse disturbances reveals differences in functional and compositional recovery across ecosystems. *Ecol Lett* 23, 575–585. <https://doi.org/10.1111/ele.13457>
- Hillebrand, H., Langenheder, S., Lebrecht, K., Lindström, E., Östman, Ö., Striebel, M., 2017. Decomposing multiple dimensions of stability in global change experiments. *Ecol Lett* 21, 21–30. <https://doi.org/10.1111/ele.12867>
- Hulot, F.D., Lacroix, G., Loreau, M., 2014. Differential responses of size-based functional groups to bottom-up and top-down perturbations in pelagic food webs: a meta-analysis. *Oikos* 123, 1291–1300. <https://doi.org/10.1111/oik.01116>

- Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T.M., Bonin, C., Bruehlheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J.N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., Meyer, S.T., Mori, A.S., Naeem, S., Niklaus, P.A., Polley, H.W., Reich, P.B., Roscher, C., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Thakur, M.P., Tilman, D., Tracy, B.F., van der Putten, W.H., van Ruijven, J., Weigelt, A., Weisser, W.W., Wilsey, B., Eisenhauer, N., 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature* 526, 574–577. <https://doi.org/10.1038/nature15374>
- Jacquet, C., Altermatt, F., 2020. The ghost of disturbance past: long-term effects of pulse disturbances on community biomass and composition. *Proc. R. Soc. B.* 287, 20200678. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0678>
- Jensen, C.X.J., Ginzburg, L.R., 2005. Paradoxes or theoretical failures? The jury is still out. *Ecological Modelling* 188, 3–14. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.05.001>
- Jiang, L., Pu, Z., 2009. Different Effects of Species Diversity on Temporal Stability in Single-Trophic and Multitrophic Communities. *The American Naturalist* 174, 651–659. <https://doi.org/10.1086/605961>
- Kéfi, S., Domínguez-García, V., Donohue, I., Fontaine, C., Thébault, E., Dakos, V., 2019. Advancing our understanding of ecological stability. *Ecol Lett* 16, 13340. <https://doi.org/10.1111/ele.13340>
- Loreau, M., de Mazancourt, C., 2013. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecol Lett* 16, 106–115. <https://doi.org/10.1111/ele.12073>
- Pennekamp, F., Pontarp, M., Tabi, A., Altermatt, F., Alther, R., Choffat, Y., Fronhofer, E.A., Ganesanandamoorthy, P., Garnier, A., Griffiths, J.I., Greene, S., Horgan, K., Massie, T.M., Mächler, E., Palamara, G.M., Seymour, M., Petchey, O.L., 2018. Biodiversity increases and decreases ecosystem stability. *Nature* 563, 109–112. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0627-8>
- Polazzo, F., Rico, A., 2021. Effects of multiple stressors on the dimensionality of ecological stability. *Ecology Letters* 24, 1594–1606. <https://doi.org/10.1111/ele.13770>
- Radchuk, V., Laender, F.D., Cabral, J.S., Boulangeat, I., Crawford, M., Bohn, F., Raedt, J.D., Scherer, C., Svenning, J.-C., Thonicke, K., Schurr, F.M., Grimm, V., Kramer-Schadt, S., 2019. The dimensionality of stability depends on disturbance type. *Ecol Lett* 22, 674–684. <https://doi.org/10.1111/ele.13226>
- Rosenzweig, M.L., 1971. Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science* 171, 385–387. <https://doi.org/10.1126/science.171.3969.385>
- Schneider, F.D., Brose, U., Rall, B.C., Guill, C., 2016. Animal diversity and ecosystem

functioning in dynamic food webs. *Nature Communications* 7, 12718. <https://doi.org/10.1038/ncomms12718>

Sentis, A., Haegeman, B., Montoya, J.M., 2019. Stoichiometric constraints modulate the effects of temperature and nutrients on biomass distribution and community stability (preprint). *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/589895>

Uiterwaal, S.F., DeLong, J.P., 2020. Functional responses are maximized at intermediate temperatures. *Ecology* 101. <https://doi.org/10.1002/ecy.2975>

Uszko, W., Diehl, S., Englund, G., Amarasekare, P., 2017. Effects of warming on predator-prey interactions - a resource-based approach and a theoretical synthesis. *Ecol Lett* 20, 513–523. <https://doi.org/10.1111/ele.12755>

Vallina, S.M., Le Quéré, C., 2011. Stability of complex food webs: Resilience, resistance and the average interaction strength. *Journal of Theoretical Biology* 272, 160–173. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.11.043>

van der Plas, F., 2019. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biol Rev* brv.12499. <https://doi.org/10.1111/brv.12499>

White, L., O'Connor, N.E., Yang, Q., Emmerson, M.C., Donohue, I., 2020. Individual species provide multifaceted contributions to the stability of ecosystems. *Nat Ecol Evol* 4, 1594–1601. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01315-w>

Woolway, R.I., Anderson, E.J., Albergel, C., 2021. Rapidly expanding lake heatwaves under climate change. *Environ. Res. Lett.* 16, 094013. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac1a3a>
Zhao, Q., Van den Brink, P.J., Carpentier, C., Wang, Y.X.G., Rodríguez-Sánchez, P., Xu, C., Vollbrecht, S., Gillissen, F., Vollebregt, M., Wang, S., De Laender, F., 2019. Horizontal and vertical diversity jointly shape food web stability against small and large perturbations. *Ecol Lett* ele.13282. <https://doi.org/10.1111/ele.13282>

Zhao, Q., Van den Brink, P.J., Carpentier, C., Wang, Y.X.G., Rodríguez-Sánchez, P., Xu, C., Vollbrecht, S., Gillissen, F., Vollebregt, M., Wang, S., De Laender, F., 2019. Horizontal and vertical diversity jointly shape food web stability against small and large perturbations. *Ecol Lett* ele.13282. <https://doi.org/10.1111/ele.13282>

7 Supplementary information

7.1 Annexe 1: species body masses under perturbations

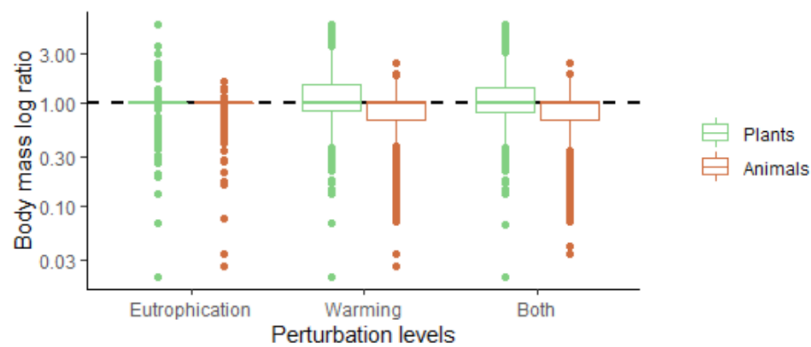


Figure A1: Changes in species average body masses weighted by the species biomass in plant and animal communities, comparing the communities after perturbation (once an equilibrium is reached) with the pre-perturbation state.

7.2 Annexe 2: inedible plant species and variability

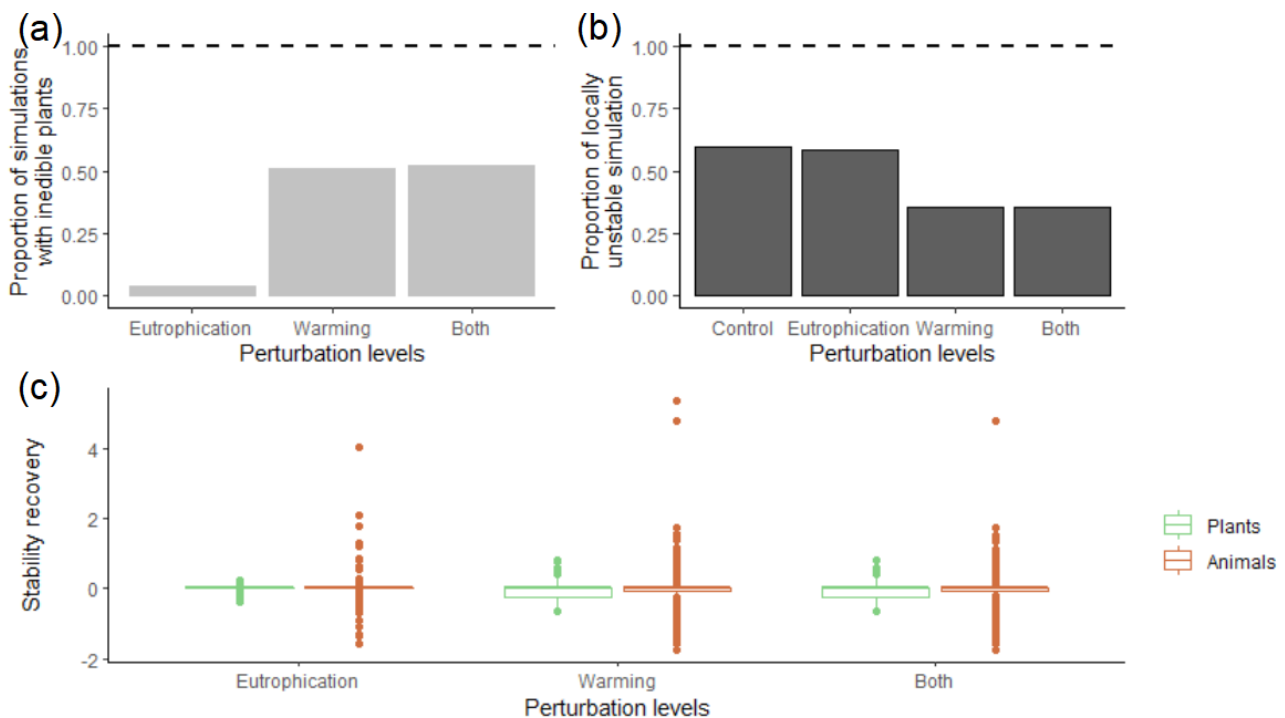


Figure A2: (a) proportion of simulations that contain at least one plant species that lost all its predators. (b) proportion of simulations in which the coefficient of variation of total biomass is not equal to zero. (c) the recovery of the temporal variability of the simulations as defined in box 1, expressed as a difference between the coefficient of variations of total biomass before and after the perturbation (once an equilibrium is reached).

Discussion

La compréhension des écosystèmes et de la diversité de leurs fonctionnements et compositions en espèces est un sujet qui a toujours fasciné les scientifiques, et pour lequel il reste encore beaucoup à élucider. Il devient cependant maintenant de plus en plus urgent de comprendre le fonctionnement des écosystèmes, car ceux-ci subissent des pressions de plus en plus fortes ; nombre d'entre eux changent, basculent, voir disparaissent, de nombreuses espèces s'éteignent ou voient leurs populations chuter, les réseaux perdent leur complexité. Nous manquons en particulier de connaissances sur les points dont la complexité complique l'étude, car demandant des investissements conséquents. C'est notamment le cas de la prise en compte des réseaux d'interactions, dont la stabilité en réponse aux perturbations a besoin d'être plus étudié.

Ma thèse s'inscrit dans cette démarche. J'ai utilisé des modèles complexes pour mieux comprendre comment la diversité et la structure des réseaux trophiques affectent la stabilité des écosystèmes. Utiliser ces modèles m'a permis d'étudier des systèmes avec une diversité d'espèces, et de les placer face à une diversité de situations, tout en mesurant précisément leurs comportements, ce qui aurait été malheureusement trop compliqué à effectuer dans une expérience. Une autre façon de voir cela serait de dire que j'ai payé un coût de réalisme par l'étude d'un modèle théorique en échange de pouvoir étudier la stabilité de réseaux complexes en étant omnipotent, sous de nombreux angles, tout en essayant de garder des modèles les plus réalistes possibles. Je discuterai ici d'abord de ce que la prise en compte de ces réseaux permet de mieux comprendre, puis de la façon de modéliser la température dans les modèles, et enfin de la signification des impacts des perturbations.

1 Ce que prendre en compte les réseaux change

Je discuterai dans cette partie de ce que prendre en compte les réseaux complexes a changé dans mes résultats. Je parlerai en particulier de ce qui façonne les dynamiques dans les réseaux, de la signification de la diversité dans ma thèse, de l'importance de la compétition, et enfin des différentes façon de voir la variabilité temporelle.

1.1 La complexité des dynamiques provient des interactions entre espèces

Les dynamiques des modèles sont bien évidemment issus des équations, ce qui comprend les relations entre ces équations. Dans les modèles de chaîne trophique ou de communauté à un seul niveau trophique, la diversité, et donc le nombre d'équations, est limitée. Les chercheurs se concentrent donc sur la forme et les paramètres de ces équations pour comprendre la dynamique du système et des espèces (tel que par exemple la forme de la prédation, Uszko et al. 2015, 2017), car les relations entre les équations sont relativement simples. Dans les modèles de réseaux trophique, les relations entre espèces sont extrêmement nombreuses, et ainsi, l'importance pour la dynamique du système de ces relations – comparée à l'importance des paramètres des équations – est décuplée. Cette complexité, sous-estimée dans les modèles plus simples, change la donne dans bien des domaines. Ce grand nombre d'interactions apporte de nombreux nouveaux mécanismes implicites, et notamment par le biais d'effets indirects (Montoya et al. 2009 ; Jonsson et al. 2018) qui sont connus pour complexifier les relations entre espèces et les interprétations possibles (Hairston et al. 1997 ; Iles et al. 2016). On sait notamment que la compétition pour les ressources entre producteurs primaires se complexifie dans les réseaux trophiques (Brose et al. 2008), via notamment l'apparition d'une compétition apparente venant des consommateurs (Holt et al. 1994 ; Chase et al. 2002), alors que les nombreux chemins que peut prendre l'énergie pourront créer des réponses inattendues (Hulot et al. 2000 ; Wollrab et al. 2013). Ainsi, les résultats issus de modèles plus simples sont toujours globalement valables, mais sont aussi brouillés par la complexité des réseaux, qui reste malheureusement sous étudiée pour le moment. Lorsque, au début de ma thèse, je parcourais mes réseaux pour mieux comprendre ce qui les définissait, j'ai été véritablement surpris par la faible importance dans le fonctionnement des réseaux de certains paramètres classiques (tel que le type de réponse fonctionnelle, voir Figure 8), alors que les indicateurs de la complexité des réseaux – tel que la diversité, le niveau trophique ou la biomasse totale – étaient beaucoup plus importants ; en tout cas dans les gammes de paramètres que j'ai étudié, pour les modèles de réseaux trophiques allométriques.

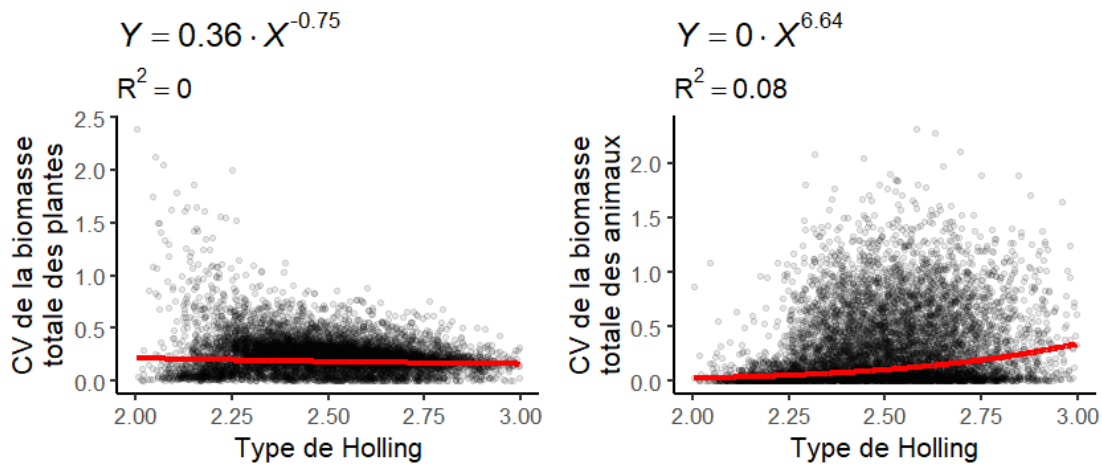


Figure 8 : Importance de la forme de la réponse fonctionnelle dans la détermination de la stabilité des communautés de producteurs primaires (gauche) et de consommateurs (droite), dans le chapitre 1. Les lignes rouges représentent un modèle linéaire logarithmique, avec son équation au dessus du graphique, ainsi que la part de variabilité expliquée (R^2). Contrairement à ce qui est trouvé dans des modèles plus simple, la stabilité des communautés n'est que très peu liée au paramètre déterminant la forme de la réponse fonctionnelle (type de Holling) dans mes réseaux, et voire pas du tout pour les producteurs primaires.

1.2 Ce que représente la diversité dans mes réseaux

Comme je vous l'ai présenté en introduction, la diversité représente les différences entre espèces, et peut être vue sous différent angles. La richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre d'espèces, n'est qu'une façon, relativement simple, de la mesurer. C'est la mesure que j'ai utilisé dans les différents travaux de ma thèse, pour plusieurs raisons, bien que cela ne représente pas fidèlement la totalité du concept de diversité. Premièrement, mes résultats sont déjà complexes, ajouter de l'information qui n'aiderait pas à la compréhension est donc à éviter. J'ai d'ailleurs durant ma thèse testé quelques autres mesures de diversité, notamment d'équitabilité (la biomasse est-elle bien distribuée, ou une espèce domine-t-elle ? Pielou 1966), mais elles n'étaient pas assez informatives, et, au vu de la multitude de mesures possible sur les réseaux, je les ai laissé de côté. Deuxièmement, la notion de diversité dans mes modèles ne représente pas complètement la diversité comme on peut l'étudier avec des données réelles. En effet, la diversité n'est dans mes modèles issue que de la multiplication du nombre d'espèces, et des différences de tailles corporelles entre ces espèces (Brose 2006), ce qui ne permet pas de représenter certains mécanismes de la diversité, tel que par exemple les mécanismes liés à la stochasticité (Tilman, Lehman et Bristow 1998, puisque nos espèces n'ont pas de variabilité stochastique individuelle), ou encore liés à une différence de réponse face à des perturbations (de Mazancourt et al. 2013) - d'autant que dans mes deux derniers chapitres, toutes les espèces ont une température optimale similaire, simplification qui risque

d'affecter les résultats (Uszko et al. 2017). Il est donc important de ne pas étudier de façon excessive la diversité dans mes modèles, pour ne pas sur-interpréter des résultats sur des parties de la diversité qui, ici, ne seraient pas représentés de façon fidèle aux mécanismes étudiés.

La question est donc de savoir ce que représente vraiment la diversité dans mes modèles, pour comprendre ce qui peut être interprété ou pas dans mes résultats. Bien que certains mécanismes de la diversité ne sont pas représentés dans mes modèles, d'autres sont au contraire bien représentés et permettent à mes modèles d'éclairer certaines zones d'ombre de nos connaissances sur le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes.

Premièrement, la différence de taille corporelle crée une différence dans la vitesse de réponse entre les espèces, ce qui peut être important pour la stabilité (Loreau et de Mazancourt, 2013). Cela aura un effet non seulement sur la variabilité des espèces, mais aussi sur d'autres mesures de la stabilité tels que la réactivité et la résilience, pouvant expliquer en partie les différences dans le chapitre 3 dans ces mesures de stabilité entre la communauté des producteurs primaires et celle des consommateurs, généralement composée d'espèces de plus grande taille.

Deuxièmement, et c'est sans doute le mécanisme le plus important ici et le plus sous-étudié : les espèces sont aussi diverses de par leurs différents liens entre-elles, avec des différences de ressources mais aussi de prédateurs. Ce mécanisme, issu de la diversité et propre aux réseaux, va permettre comme je vous l'ai déjà présenté de complexifier les dynamiques des espèces (et donc du réseau), en donnant à chaque espèce une dynamique propre issue en bonne partie de ses relations avec les autres. Un cas illustrant bien cela dans mes modèles est celui des plantes non-comestibles. Ces producteurs primaires, dont les dynamiques ont changé par la perte de leurs prédateurs, vont avoir un impact fort sur le fonctionnement et la stabilité des réseaux par le biais de leurs liens indirects sur les autres producteurs primaires passant par la compétition pour les nutriments (chapitre 2 et 3, Hulot et al. 2000 ; Thébault et al. 2003, 2006 ; Duffy et al. 2007).

Une façon de représenter divers effets de la diversité dans les réseaux, que nous n'avons pas utilisé, est de séparer la richesse spécifique en diversité horizontale (nombre d'espèces à chaque niveau trophique) et verticale (nombre de niveau trophique), ce qui

permet de séparer différents effets de la diversité (Duffy et al. 2007 ; Wang et Brose 2018 ; Zhao et al. 2019). Dans mes modèles cependant, la méthode de construction des réseaux, de par sa volonté de réalisme, induit trop d'omnivorie pour permettre de différencier des niveaux trophiques clairs dans la plupart des cas. Nous n'avons donc malheureusement pas trouvé de façon satisfaisante d'adapter ces deux mesures à nos modèles. Une partie de la diversité verticale se retrouve cependant dans notre mesure du niveau trophique moyen.

1.3 Compétition et comestibilité

Si les différences de dynamiques entre les espèces semblent expliquées en bonne partie par leurs différences de liens dans le réseau, les espèces liées entre elles par un lien de prédation fort devraient voir leurs dynamiques en partie corrélées. C'est ce qui se passe notamment dans les chapitres 2 et 3, où les producteurs primaires se faisant exclure par la compétition exacerbée emportent avec elles leurs consommateurs qui n'auraient pas de liens assez fort avec les autres producteurs. Cette exclusion compétitive arrive notamment avec l'apparition de plantes non-comestibles. Il existe donc dans mes modèles de la compétition entre des chaînes de prédateurs qui ni sont ni totalement liées ni totalement séparées les unes des autres. Ce concept existe, c'est la notion de modularité (Newman et Girvan 2004, Gauzens et al. 2005), qui décrit des groupes d'espèces où les membres interagissent plus entre eux qu'avec les autres (dans notre cas par de la prédation), appelés « modules ». Dans notre cas ces modules sont verticaux et ils représentent en fait les différents chemins d'énergie principaux (Gauzens et al. 2015). Cette problématique des espèces liées au sein de modules de chemins d'énergie différents semble importante pour mes deux derniers chapitres, où ces mécanismes semblent diriger les résultats, avec de la compétition possible entre ces modules, comme cela a déjà été montré dans la littérature (Hulot et al. 2000 ; Wollrab et al. 2013). Il sera donc important d'étudier la modularité pour finir mes deux derniers chapitres, pour s'assurer que les mécanismes que je vous ai présentés soient bien à l'origine des différences observées. Notons que tout ce pan du fonctionnement des écosystèmes n'est apparu que grâce à la compétition, qu'il est donc important de prendre en compte dans l'étude des réseaux.

Un autre point qu'il serait intéressant d'étudier pour comprendre les effets de la compétition est le niveau de comestibilité des producteurs primaires. En effet, le cas extrême de comestibilité est celui des plantes non-comestibles, qui comme nous l'avons vu va fortement affecter mes résultats. Une question naturelle serait donc de comprendre l'impact

d'une comestibilité plus ou moins faible de certains producteurs primaires sur le fonctionnement et la stabilité des réseaux. Cela est néanmoins compliqué car cela demandera de regarder chaque espèce en détail, sans pouvoir passer par des estimations à l'échelle des réseaux.

Notons cependant qu'il est possible que cette importance de la compétition et de la comestibilité soit exacerbée par les méthodes utilisées dans notre modèle. Notamment, notre méthode de création de réseau, issue de Schneider et al. (2016), semble induire – comparé à une autre méthode, le modèle de niche (Williams et Martinez 2000) – un plus grand nombre de producteurs primaires, avec moins de biomasse et moins de liens de prédation, augmentant ainsi la probabilité d'avoir des mécanismes liés à la comestibilité, comme nous en avons beaucoup eu dans nos deux derniers chapitres. Ces deux méthodes représentent bien toutes les deux des écosystèmes réalistes, mais différents. Il serait donc intéressant d'étudier les mécanismes apporté par la compétition et la comestibilité sur des réseaux différents, et donc générés différemment. De même, il serait intéressant de jouer avec les tailles corporelles des espèces et le ratio de taille entre prédateur et proie. Certains modèles montrent en effet l'importance de ce ratio et de la taille corporelle des espèces en générale (Binzer et al. 2012, 2016 ; Sentis et al. 2017) ; de plus les espèces ont des préférences de ratio différents, avec des impacts possibles sur la force de la cascade trophique, comme nous sommes en train de l'étudier au sein de notre équipe dans une méta-analyse (figure 9).

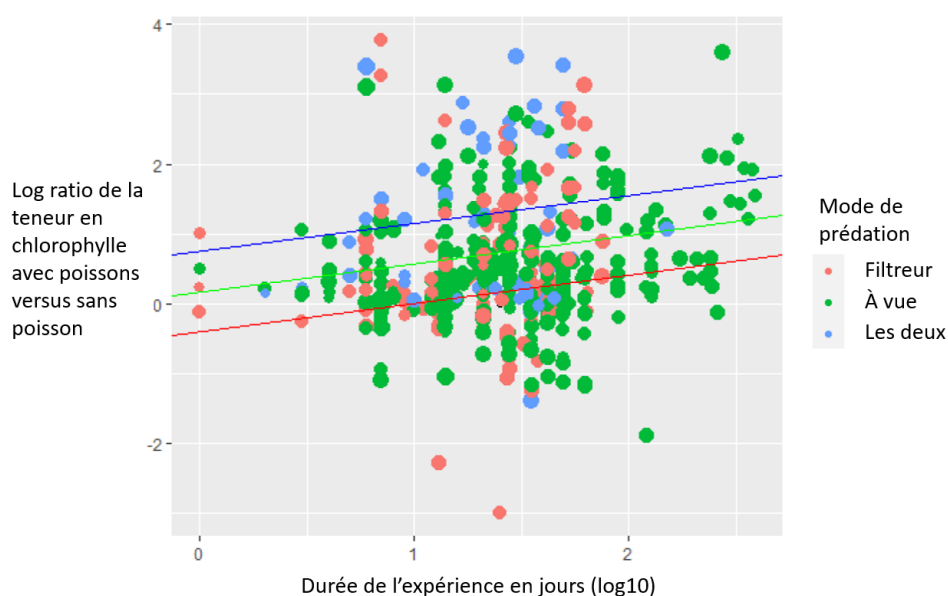


Figure 9 : Résultats (très) préliminaires de notre méta-analyse d'équipe. Comparaison de la teneur en chlorophylle dans des expériences avec des espèces de poissons ayant des modes de prédation différents, divisé par leur contrôle. Comme attendu, il semble que les prédateurs à vue ont un effet de cascade plus important.

1.4 Variabilité temporelle : dynamiques internes versus forçage environnemental

Quels mécanismes déterminent la variabilité temporelle des communautés ? Cette question, qui n'est pas si anodine, a trouvé différentes réponses dans la communauté scientifique. Pour simplifier, il y a deux écoles de pensées :

- d'un côté une communauté de scientifiques plus proches de la théorie, qui montre l'importance des interactions au sein des réseaux complexes sur la variabilité temporelle des populations et des communautés (dont fait partie cette thèse, et May 1972 ; Halpern et al. 2005 ; Benincà et al. 2009 ; McCann et Rooney 2009 ; Hautier et al. 2014, 2015 ; Shanafelt et Loreau 2018), tout en ayant souvent du mal à prendre en compte la complexité des forçages environnementaux,
- et de l'autre côté, des scientifiques plus proches des données réelles, qui montrent l'importance de la pression de l'environnement et de la réponse des espèces à ces pressions (dont fait partie un autre membre de l'ANR, avec sa publication Danet et al. 2021, et Loreau & de Mazancourt 2008 ; Blüthgen et al. 2016 ; Craven et al. 2018 ; Van der Plas 2019 ; Valencia et al. 2020 ; Danet et al. 2021), tout en ayant souvent du mal à prendre en compte la complexité des réseaux d'interactions.

C'est ce que je vous ai présenté en introduction, en appelant cela les causes internes (interactions entre les espèces et dynamiques) et externes (impact de l'environnement et réponses des espèces).

Ainsi, dans mon modèle il n'y a ni stochasticité, ni forçage environnemental apportant de la variabilité temporelle (hormis les « pulse », mais c'est une autre histoire). La variabilité temporelle provient donc exclusivement des dynamiques des espèces à un équilibre instable, issus de la complexité des réseaux (comme expliqué un peu plus haut) et des boucles de rétroactions entre les espèces ; cette variabilité est donc émergente de la complexité des interactions et du réseau. Cela m'a valu à plusieurs reprises des interrogations sur la pertinence de la notion de variabilité temporelle dans mon premier chapitre. Et il est en effet important de noter que toutes les conclusions sur la variabilité temporelle dans ce chapitre ne reflètent que d'une notion de stabilité issue des interactions entre espèces, et jamais de l'impact de forçages environnementaux. La question est donc de savoir si l'un des mécanismes

est négligeable comparé à l'autre. Force est de constater que, au vu des résultats de mon étude, les interactions entre espèces et la complexité des réseaux peuvent non seulement induire de la variabilité importante, mais produisent aussi des résultats parfois fortement similaires à ceux de réseaux de rivières réelles de France (Danet et al. 2021).

Attention cependant, je ne prétends pas que la variabilité temporelle a été mal comprise et qu'elle proviendrait principalement des interactions entre espèces : je ne fais ici que discuter des mécanismes possibles influençant la variabilité temporelle – qui sont nombreux (Craven et al. 2018) – et de conclure que les réseaux complexes, et la variabilité qu'ils apportent, peuvent être importants, en tout cas dans certains cas, et que cela a été sous étudié. Malheureusement, la majorité des travaux expérimentaux et empiriques aujourd'hui n'étudient pas la provenance des effets stabilisateurs de la biodiversité sur la variabilité temporelle, faute de méthode appropriée pour le faire, et ne peuvent donc conclure qu'hypothétiquement quant aux mécanismes derrière (par exemple, est-ce due à une diversité de réponses aux changements environnementaux, ou encore à une asynchronie due à la diversité d'espèces ? Ives et al. 2000 ; Blüthgen et al. 2016 ; Craven et al. 2018 ; Valencia et al. 2020 ; Danet et al. 2021). Le plus probable est que les deux mécanismes soient importants, avec en fonction des cas et des systèmes étudiés une importance plus forte de l'un ou de l'autre des mécanismes.

Une perspective de ce travail serait d'aider à comprendre les contributions relatives des causes internes (interactions) et externes (environnement) dans la détermination de la variabilité temporelle du fonctionnement, dans différents cas, sans avantager l'un ou l'autre des mécanismes, pour enfin démêler leurs contributions. Il est en plus fort possible que ces deux mécanismes interagissent, avec par exemple la complexité des interactions pouvant changer la réponse à l'environnement d'une espèce par rétroaction sur ses interactions avec le réseau. Une des façons de commencer à démêler ces mécanismes serait d'étudier des réseaux vraiment complexes, comme dans ma thèse, en y ajoutant de la variabilité environnementale, comme par exemple dans l'étude de Yang et al. 2018 (qui malheureusement utilise des réseaux trop simples et des mesures de la stabilité difficiles à mesurer expérimentalement).

2 Température : gradient ou perturbation ?

Ma thèse a aussi été l'occasion d'une réflexion sur la modélisation des perturbations dans le contexte de l'étude de la stabilité. Alors qu'une partie des modèles sur la stabilité modélisent les effets de la température et de l'eutrophisation comme un gradient, j'ai étudié ces deux aspects explicitement comme des perturbations press ou pulse. Bien qu'il semble que cette modélisation explicite des perturbations n'affecte pas directement dans notre cas les résultats pour les perturbations press (Chapitre 2), considérer ces perturbations comme des gradients ou des perturbations peut également mener à des modélisations différentes des effets des perturbations sur les paramètres démographiques des espèces. C'est notamment le cas pour les effets de la température sur la réponse fonctionnelle des espèces.

Comme je vous l'ai déjà présenté, j'ai utilisé durant ma thèse des équations de température différentes pour certains paramètres de la majorité des autres modèles de réseaux (sauf pour les pertes métaboliques, où il y a consensus) ; j'ai suivi les méthodes de Uszko et al. 2017 et de Englund et al. 2011, basées sur des données d'expériences où des espèces sont perturbées par une augmentation de la température, alors que les autres études se sont basées principalement sur une méta-analyse regroupant des mesures de réponses fonctionnelles d'études qui ne testaient pas le plus souvent les effets de la température (Rall et al. 2012). Cela a induit deux différences. Premièrement, la forme des courbes est différente, avec un changement exponentiel pour les études précédentes, et une cloche pour moi, induisant des variations de vitesses non linéaires avec l'augmentation de température dans mon cas, ainsi qu'une possibilité que les effets de la température sur les paramètres changent de sens une fois la température optimale dépassée. Cependant c'est bien la deuxième différence qui, je pense, a induit le plus de différence dans mes résultats avec ceux des études passées : en me plaçant systématiquement à la température optimale dans mes contrôles – pour des raisons de simplicité et de compréhension – j'ai induit des relations inverses à celles des autres, quand leurs paramètres augmentaient, les miens diminuaient, et vice-versa.

On pourrait donc voir les deux méthodes de modélisation des effets de la température comme représentant les deux directions possibles des paramètres avec la température (une augmentation ou une diminution). Ces deux cas sont possibles : les espèces peuvent être adaptées à leurs milieux, donnant des effets peut-être plus proches de mes méthodes, mais elles peuvent aussi ne pas être adaptées (par exemple, à cause de fort flux de gènes depuis une

population issue d'un écosystème plus chaud), et dans ce cas une augmentation des températures verra d'abord la réponse fonctionnelle des espèces augmenter, puis diminuer avec une plus grande augmentation de la température (Uiterwaal et Delong 2020). Notons que ces deux cas ne nécessitent que les équations que j'ai utilisées pour être modélisés, puisque les paramètres ont une réponse en cloche à la température, centrés sur la température optimale des espèces. De plus, dans la nature les espèces ne sont pas toutes adaptées aux mêmes températures, et les deux cas sont probablement mélangés, avec certaines espèces voyant leurs capacités à absorber de l'énergie augmenter avec la température, et d'autres les voyant diminuer. Enfin, les espèces peuvent s'adapter et évoluer, et voir leur température optimale augmenter après l'augmentation des températures, bien que cela ne permette probablement pas d'annuler les dégâts subis par les écosystèmes (Yacine et al. 2021).

Il existe donc de nombreuses réponses possibles des espèces à la température. J'ai dans ma thèse exploré un autre cas que celui exploré habituellement, tout en restant dans la simplicité en ne modélisant qu'un type de réponse de façon homogène. Pour mieux comprendre les effets de la température, il serait important de comprendre des cas plus complexes. De façon intéressante, malgré nos différences certains effets de la température sont restés les mêmes à ceux observés dans des études précédentes (par ex. Binzer et al. 2016), notamment au niveau de la perte de diversité.

3 Perspective sur les impacts des perturbations

Que ce soit face à des perturbations press ou pulse, nombres de systèmes que j'ai modélisé restent perturbés sur le long terme. Perte de diversité, réduction de la communauté des consommateurs : tout cela amène à une perte de complexité des réseaux étudiés. Cette conclusion est à remettre en perspective avec ce que mes modèles étudient : la stabilité et le maintien d'écosystèmes fixes. Dans la nature, les écosystèmes ne resteront le plus probablement pas à ces niveaux perturbés, et ils seront repeuplés par l'arrivée de nouvelles espèces plus adaptées aux nouvelles conditions (migration), ou par adaptation des espèces encore présentes (adaptation phénotypique, évolution, Norberg et al. 2012 ; Yacine et al. 2021). Mes résultats sont cependant parfaitement adaptés pour décrire ce qu'il risque d'arriver aux espèces des écosystèmes étudiés, et montrent que, avec de trop fortes perturbations, nombre de ces espèces s'éteindront localement, induisant de forts changements dans la structure et la stabilité des écosystèmes.

Conclusion

Cette thèse a permis d'approfondir nos connaissances sur la stabilité du fonctionnement des réseaux trophiques. Le premier chapitre a aidé à relativiser l'importance de la synchronie et de la diversité pour la variabilité temporelle des biomasses totales, alors que les deux autres chapitres ont appuyé le fait que la stabilité ne se définissait pas que par la variabilité temporelle, en étudiant les impacts de perturbations de type réchauffement et d'eutrophisation. Notamment, le deuxième chapitre a montré que de certains mécanismes importants et souvent oubliés, dont la compétition, pouvaient empêcher le paradoxe de l'enrichissement ; le troisième chapitre a quant à lui étudié plus en détail le caractère multidimensionnel de la stabilité.

Si deux points étaient à retenir de cette thèse, cela serait que 1. prendre en compte la complexité des réseaux change la donne pour la stabilité du fonctionnement des écosystèmes, or la plupart des écosystèmes forment des réseaux d'interactions qui sont sous-étudiés, et que 2. la stabilité est une notion complexe et multidimensionnelle, et qu'il est donc important de l'étudier sous tous ses aspects. Enfin, n'oublions pas que ces travaux se replacent dans le contexte des changements globaux, qui menacent les écosystèmes et induisent des changements irréversibles.

Bibliographie

- Abram, N.J., McGregor, H.V., Tierney, J.E., Evans, M.N., McKay, N.P., Kaufman, D.S., 2016. Early onset of industrial-era warming across the oceans and continents. *Nature* 536, 411–418. <https://doi.org/10.1038/nature19082>
- Albert, G., Gauzens, B., Loreau, M., Wang, S., Brose, U., 2021. The hidden role of multi-trophic interactions in driving diversity–productivity relationships. *Ecology Letters* ele.13935. <https://doi.org/10.1111/ele.13935>
- Baert, J.M., De Laender, F., Sabbe, K., Janssen, C.R., 2016. Biodiversity increases functional and compositional resistance, but decreases resilience in phytoplankton communities. *Ecology* 97, 3433–3440. <https://doi.org/10.1002/ecy.1601>
- Banašek-Richter, C., Cattin, M.-F., Bersier, L.-F., 2004. Sampling effects and the robustness of quantitative and qualitative food-web descriptors. *Journal of Theoretical Biology* 226, 23–32. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(03\)00305-9](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(03)00305-9)
- Barbier, M., Loreau, M., 2019. Pyramids and cascades: a synthesis of food chain functioning and stability. *Ecology Letters* 22, 405–419. <https://doi.org/10.1111/ele.13196>
- Barneche, D.R., Hulatt, C.J., Dossena, M., Padfield, D., Woodward, G., Trimmer, M., Yvon-Durocher, G., 2021. Warming impairs trophic transfer efficiency in a long-term field experiment. *Nature* 592, 76–79. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03352-2>
- Barnes, A.D., Jochum, M., Lefcheck, J.S., Eisenhauer, N., Scherber, C., O'Connor, M.I., de Ruiter, P., Brose, U., 2018. Energy Flux: The Link between Multitrophic Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology & Evolution* 33, 186–197. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.12.007>
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Benincà, E., Ballantine, B., Ellner, S.P., Huisman, J., 2015. Species fluctuations sustained by a cyclic succession at the edge of chaos. *Proc Natl Acad Sci USA* 112, 6389–6394. <https://doi.org/10.1073/pnas.1421968112>

- Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., Cattin, M.-F., 2002. QUANTITATIVE DESCRIPTORS OF FOOD-WEB MATRICES. *Ecology* 83, 2394–2407. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2394:QDOFWM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2394:QDOFWM]2.0.CO;2)
- Binzer, A., Guill, C., Brose, U., Rall, B.C., 2012. The dynamics of food chains under climate change and nutrient enrichment. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367, 2935–2944. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0230>
- Binzer, A., Guill, C., Rall, B.C., Brose, U., 2016. Interactive effects of warming, eutrophication and size structure: impacts on biodiversity and food-web structure. *Global Change Biology* 22, 220–227. <https://doi.org/10.1111/gcb.13086>
- Blüthgen, N., Simons, N.K., Jung, K., Prati, D., Renner, S.C., Boch, S., Fischer, M., Hölzel, N., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Tschapka, M., Weisser, W.W., Gossner, M.M., 2016. Land use imperils plant and animal community stability through changes in asynchrony rather than diversity. *Nat Commun* 7, 10697. <https://doi.org/10.1038/ncomms10697>
- Brose, U., 2008. Complex food webs prevent competitive exclusion among producer species. *Proc. R. Soc. B* 275, 2507–2514. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0718>
- Brose, U., Blanchard, J.L., Eklöf, A., Galiana, N., Hartvig, M., R. Hirt, M., Kalinkat, G., Nordström, M.C., O’Gorman, E.J., Rall, B.C., Schneider, F.D., Thébault, E., Jacob, U., 2017. Predicting the consequences of species loss using size-structured biodiversity approaches: Consequences of biodiversity loss. *Biol Rev* 92, 684–697. <https://doi.org/10.1111/brv.12250>
- Brose, U., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters* 9, 1228–1236. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00978.x>
- C. Rall, B., Guill, C., Brose, U., 2008. Food-web connectance and predator interference dampen the paradox of enrichment. *Oikos* 117, 202–213. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15491.x>
- Callicott, J.B., Frodeman, R. (Eds.), 2009. *Encyclopedia of environmental ethics and philosophy*. Macmillan Reference USA, Detroit.
- Canfield, D.E., Glazer, A.N., Falkowski, P.G., 2010. The Evolution and Future of Earth’s Nitrogen Cycle. *Science* 330, 192–196. <https://doi.org/10.1126/science.1186120>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie,

- A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cardinale, B.J., Gross, K., Fritschie, K., Flombaum, P., Fox, J.W., Rixen, C., van Ruijven, J., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Wilsey, B.J., 2013. Biodiversity simultaneously enhances the production and stability of community biomass, but the effects are independent. *Ecology* 94, 1697–1707. <https://doi.org/10.1890/12-1334.1>
- Cavole, L., Demko, A., Diner, R., Giddings, A., Koester, I., Pagniello, C., Paulsen, M.-L., Ramirez-Valdez, A., Schwenck, S., Yen, N., Zill, M., Franks, P., 2016. Biological Impacts of the 2013–2015 Warm-Water Anomaly in the Northeast Pacific: Winners, Losers, and the Future. *Oceanog* 29. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2016.32>
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* 1, e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chase, J.M., Abrams, P.A., Grover, J.P., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R.D., Richards, S.A., Nisbet, R.M., Case, T.J., 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecol Letters* 5, 302–315. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00315.x>
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Craven, D., Eisenhauer, N., Pearse, W.D., Hautier, Y., Isbell, F., Roscher, C., Bahn, M., Beierkuhnlein, C., Bönisch, G., Buchmann, N., Byun, C., Catford, J.A., Cerabolini, B.E.L., Cornelissen, J.H.C., Craine, J.M., De Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J.N., Hector, A., Hines, J., Jentsch, A., Kattge, J., Kreyling, J., Lanta, V., Lemoine, N., Meyer, S.T., Minden, V., Onipchenko, V., Polley, H.W., Reich, P.B., van Ruijven, J., Schamp, B., Smith, M.D., Soudzilovskaia, N.A., Tilman, D., Weigelt, A., Wilsey, B., Manning, P., 2018. Multiple facets of biodiversity drive the diversity–stability relationship. *Nat Ecol Evol* 2, 1579–1587. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0647-7>
- Cross, W.F., Hood, J.M., Benstead, J.P., Huryn, A.D., Nelson, D., 2015. Interactions between temperature and nutrients across levels of ecological organization. *Glob Change Biol* 21, 1025–1040. <https://doi.org/10.1111/gcb.12809>
- Danet, A., Mouchet, M., Bonnaffé, W., Thébaud, E., Fontaine, C., 2021. Species richness and food-web structure jointly drive community biomass and its temporal stability in fish communities. *Ecology Letters* 24, 2364–2377. <https://doi.org/10.1111/ele.13857>

- Daufresne, M., Lengfellner, K., Sommer, U., 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 12788–12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
- de Mazancourt, C., Isbell, F., Larocque, A., Berendse, F., De Luca, E., Grace, J.B., Haegeman, B., Wayne Polley, H., Roscher, C., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Loreau, M., 2013. Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecol Lett* 16, 617–625. <https://doi.org/10.1111/ele.12088>
- de Ruiter, P.C., Neutel, A.-M., Moore, J.C., 1995. Energetics, Patterns of Interaction Strengths, and Stability in Real Ecosystems. *Science* 269, 1257–1260. <https://doi.org/10.1126/science.269.5228.1257>
- Díaz, S., Symstad, A.J., Stuart Chapin, F., Wardle, D.A., Huenneke, L.F., 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 140–146. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00007-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00007-7)
- Domínguez-García, V., Dakos, V., Kéfi, S., 2019. Unveiling dimensions of stability in complex ecological networks. *Proc Natl Acad Sci USA* 116, 25714–25720. <https://doi.org/10.1073/pnas.1904470116>
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J.M., Petchey, O.L., Pimm, S.L., Fowler, M.S., Healy, K., Jackson, A.L., Lurgi, M., McClean, D., O'Connor, N.E., O'Gorman, E.J., Yang, Q., 2016. Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters* 19, 1172–1185. <https://doi.org/10.1111/ele.12648>
- Donohue, I., Petchey, O.L., Kéfi, S., Génin, A., Jackson, A.L., Yang, Q., O'Connor, N.E., 2017. Loss of predator species, not intermediate consumers, triggers rapid and dramatic extinction cascades. *Glob Change Biol* 23, 2962–2972. <https://doi.org/10.1111/gcb.13703>
- Donohue, I., Petchey, O.L., Montoya, J.M., Jackson, A.L., McNally, L., Viana, M., Healy, K., Lurgi, M., O'Connor, N.E., Emmerson, M.C., 2013. On the dimensionality of ecological stability. *Ecol Lett* 16, 421–429. <https://doi.org/10.1111/ele.12086>
- Downing, A.L., Jackson, C., Plunkett, C., Ackerman Lockhart, J., Schlater, S.M., Leibold, M.A., 2020. Temporal stability vs. community matrix measures of stability and the role of weak interactions. *Ecol. Lett.* 23, 1468–1478. <https://doi.org/10.1111/ele.13538>
- Duffy, J.E., Cardinale, B.J., France, K.E., McIntyre, P.B., Thébault, E., Loreau, M., 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecol Letters* 10, 522–538. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x>

- Englund, G., Öhlund, G., Hein, C.L., Diehl, S., 2011. Temperature dependence of the functional response: Temperature dependence of consumption. *Ecology Letters* 14, 914–921. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01661.x>
- Expert, P., Evans, T.S., Blondel, V.D., Lambiotte, R., 2011. Uncovering space-independent communities in spatial networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 7663–7668. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018962108>
- Fussmann, K.E., Schwarzmüller, F., Brose, U., Jousset, A., Rall, B.C., 2014. Ecological stability in response to warming. *Nature Clim Change* 4, 206–210. <https://doi.org/10.1038/nclimate2134>
- Gauzens, B., Rall, B.C., Mendonça, V., Vinagre, C., Brose, U., 2020. Biodiversity of intertidal food webs in response to warming across latitudes. *Nat. Clim. Chang.* 10, 264–269. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0698-z>
- Gauzens, B., Thébault, E., Lacroix, G., Legendre, S., 2015. Trophic groups and modules: two levels of group detection in food webs. *J. R. Soc. Interface.* 12, 20141176. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.1176>
- Grime, J.P., 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242, 344–347. <https://doi.org/10.1038/242344a0>
- Gross, K., Cardinale, B.J., Fox, J.W., Gonzalez, A., Loreau, M., Polley, H.W., Reich, P.B., van Ruijven, J., 2014. Species richness and the temporal stability of biomass production: a new analysis of recent biodiversity experiments. *Am. Nat.* 183, 1–12. <https://doi.org/10.1086/673915>
- H Hairston, Jr., N.G., Hairston, Sr., N.G., 1997. Does Food Web Complexity Eliminate Trophic-Level Dynamics? *The American Naturalist* 149, 1001–1007. <https://doi.org/10.1086/286035>
- Halpern, B.S., Borer, E.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., 2005. Predator effects on herbivore and plant stability: Predators effects on stability. *Ecology Letters* 8, 189–194. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00712.x>
- Harris, R.M.B., Beaumont, L.J., Vance, T.R., Tozer, C.R., Remenyi, T.A., Perkins-Kirkpatrick, S.E., Mitchell, P.J., Nicotra, A.B., McGregor, S., Andrew, N.R., Letnic, M., Kearney, M.R., Wernberg, T., Hutley, L.B., Chambers, L.E., Fletcher, M.-S., Keatley, M.R., Woodward, C.A., Williamson, G., Duke, N.C., Bowman, D.M.J.S., 2018. Biological responses to the press and pulse of climate trends and extreme events. *Nature Clim Change* 8, 579–587. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0187-9>

- Hautier, Y., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Adler, P.B., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Lind, E.M., MacDougall, A.S., Stevens, C.J., Bakker, J.D., Buckley, Y.M., Chu, C., Collins, S.L., Daleo, P., Damschen, E.I., Davies, K.F., Fay, P.A., Firn, J., Gruner, D.S., Jin, V.L., Klein, J.A., Knops, J.M.H., La Pierre, K.J., Li, W., McCulley, R.L., Melbourne, B.A., Moore, J.L., O'Halloran, L.R., Prober, S.M., Risch, A.C., Sankaran, M., Schuetz, M., Hector, A., 2014. Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. *Nature* 508, 521–525. <https://doi.org/10.1038/nature13014>
- Hautier, Y., Tilman, D., Isbell, F., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Reich, P.B., 2015. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science* 348, 336–340. <https://doi.org/10.1126/science.aaa178>
- Hector, A., Hautier, Y., Saner, P., Wacker, L., Bagchi, R., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Spehn, E.M., Bazeley-White, E., Weilenmann, M., Caldeira, M.C., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Mulder, C.P.H., Palmberg, C., Pereira, J.S., Siamantziouras, A.S.D., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Schmid, B., Loreau, M., 2010. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology* 91, 2213–2220. <https://doi.org/10.1890/09-1162.1>
- Hillebrand, H., Gruner, D.S., Borer, E.T., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Elser, J.J., Harpole, W.S., Ngai, J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2007. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 10904–10909. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701918104>
- Hillebrand, H., Kunze, C., 2020. Meta-analysis on pulse disturbances reveals differences in functional and compositional recovery across ecosystems. *Ecol Lett* 23, 575–585. <https://doi.org/10.1111/ele.13457>
- Hillebrand, H., Langenheder, S., Lebret, K., Lindström, E., Östman, Ö., Striebel, M., 2017. Decomposing multiple dimensions of stability in global change experiments. *Ecol Lett* 21, 21–30. <https://doi.org/10.1111/ele.12867>
- Holt, R.D., Grover, J., Tilman, D., 1994. Simple Rules for Interspecific Dominance in Systems with Exploitative and Apparent Competition. *The American Naturalist* 144, 741–771. <https://doi.org/10.1086/285705>
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. EFFECTS OF BIODIVERSITY ON ECOSYSTEM FUNCTIONING: A CONSENSUS OF CURRENT KNOWLEDGE. *Ecological Monographs* 75, 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>

- Hoover, D.L., Knapp, A.K., Smith, M.D., 2014. Resistance and resilience of a grassland ecosystem to climate extremes. *Ecology* 95, 2646–2656. <https://doi.org/10.1890/13-2186.1>
- Hughes, T.P., Kerry, J.T., Baird, A.H., Connolly, S.R., Dietzel, A., Eakin, C.M., Heron, S.F., Hoey, A.S., Hoogenboom, M.O., Liu, G., McWilliam, M.J., Pears, R.J., Pratchett, M.S., Skirving, W.J., Stella, J.S., Torda, G., 2018. Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature* 556, 492–496. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0041-2>
- Hulot, F.D., Lacroix, G., Lescher-Moutoué, F., Loreau, M., 2000. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature* 405, 340–344. <https://doi.org/10.1038/35012591>
- Hulot, F.D., Lacroix, G., Loreau, M., 2014. Differential responses of size-based functional groups to bottom-up and top-down perturbations in pelagic food webs: a meta-analysis. *Oikos* 123, 1291–1300. <https://doi.org/10.1111/oik.01116>
- Hutchinson, G.E., 1961. The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist* 95, 137–145. <https://doi.org/10.1086/282171>
- Iles, A.C., Novak, M., 2016. Complexity Increases Predictability in Allometrically Constrained Food Webs. *The American Naturalist* 188, 87–98. <https://doi.org/10.1086/686730>
- Ings, T.C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C.F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J.I., Lauridsen, R.B., Ledger, M.E., Lewis, H.M., Olesen, J.M., van Veen, F.J.F., Warren, P.H., Woodward, G., 2009. Review: Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* 78, 253–269. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x>
- IPCC, 2021: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.
- Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T.M., Bonin, C., Bruelheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J.N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., Meyer, S.T., Mori, A.S., Naeem, S., Niklaus, P.A., Polley, H.W., Reich, P.B., Roscher, C., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Thakur, M.P., Tilman, D., Tracy, B.F., van der Putten, W.H., van Ruijven, J., Weigelt, A., Weisser, W.W., Wilsey, B., Eisenhauer, N., 2015. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature* 526, 574–577. <https://doi.org/10.1038/nature15374>

- Ives, A.R., Klug, J.L., Gross, K., 2000. Stability and species richness in complex communities. *Ecol Letters* 3, 399–411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00144.x>
- Jensen, C.X.J., Ginzburg, L.R., 2005. Paradoxes or theoretical failures? The jury is still out. *Ecological Modelling* 188, 3–14. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.05.001>
- Jiang, L., Pu, Z., 2009. Different Effects of Species Diversity on Temporal Stability in Single-Trophic and Multitrophic Communities. *The American Naturalist* 174, 651–659. <https://doi.org/10.1086/605961>
- Jonsson, T., Kaartinen, R., Jonsson, M., Bommarco, R., 2018. Predictive power of food web models based on body size decreases with trophic complexity. *Ecol Lett* 21, 702–712. <https://doi.org/10.1111/ele.12938>
- Kaneryd, L., Borrvall, C., Berg, S., Curtsdotter, A., Eklöf, A., Hauzy, C., Jonsson, T., Münger, P., Setzer, M., Säterberg, T., Ebenman, B., 2012. Species-rich ecosystems are vulnerable to cascading extinctions in an increasingly variable world: Extinction Cascades in a Variable World. *Ecology and Evolution* 2, 858–874. <https://doi.org/10.1002/ece3.218>
- Kéfi, S., Domínguez-García, V., Donohue, I., Fontaine, C., Thébault, E., Dakos, V., 2019. Advancing our understanding of ecological stability. *Ecol Lett* ele.13340. <https://doi.org/10.1111/ele.13340>
- Komatsu, K.J., Avolio, M.L., Lemoine, N.P., Isbell, F., Grman, E., Houseman, G.R., Koerner, S.E., Johnson, D.S., Wilcox, K.R., Alatalo, J.M., Anderson, J.P., Aerts, R., Baer, S.G., Baldwin, A.H., Bates, J., Beierkuhnlein, C., Belote, R.T., Blair, J., Bloor, J.M.G., Bohlen, P.J., Bork, E.W., Boughton, E.H., Bowman, W.D., Britton, A.J., Cahill, J.F., Chaneton, E., Chiariello, N.R., Cheng, J., Collins, S.L., Cornelissen, J.H.C., Du, G., Eskelinen, A., Firn, J., Foster, B., Gough, L., Gross, K., Hallett, L.M., Han, X., Harmens, H., Hovenden, M.J., Jagerbrand, A., Jentsch, A., Kern, C., Klanderud, K., Knapp, A.K., Kreyling, J., Li, W., Luo, Y., McCulley, R.L., McLaren, J.R., Magonigal, J.P., Morgan, J.W., Onipchenko, V., Pennings, S.C., Prevéy, J.S., Price, J.N., Reich, P.B., Robinson, C.H., Russell, F.L., Sala, O.E., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Soudzilovskaia, N.A., Souza, L., Suding, K., Suttle, K.B., Svejcar, T., Tilman, D., Tognetti, P., Turkington, R., White, S., Xu, Z., Yahdjian, L., Yu, Q., Zhang, P., Zhang, Y., 2019. Global change effects on plant communities are magnified by time and the number of global change factors imposed. *Proc Natl Acad Sci USA* 116, 17867–17873. <https://doi.org/10.1073/pnas.1819027116>
- Kondoh, M., 2003. Foraging Adaptation and the Relationship Between Food-Web Complexity and Stability. *Science* 299, 1388–1391. <https://doi.org/10.1126/science.1079154>
- Lambertini, M., 2020. Living Planet Report 2020: Bending the Curve of Biodiversity Loss.

- Lehman, C.L., Tilman, D., 2000. Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities. *The American Naturalist* 156, 534–552. <https://doi.org/10.1086/303402>
- Leibold, M.A., 1996. A Graphical Model of Keystone Predators in Food Webs: Trophic Regulation of Abundance, Incidence, and Diversity Patterns in Communities. *The American Naturalist* 147, 784–812. <https://doi.org/10.1086/285879>
- Leibold, M.A., Hall, S.R., Smith, V.H., Lytle, D.A., 2017. Herbivory enhances the diversity of primary producers in pond ecosystems. *Ecology* 98, 48–56. <https://doi.org/10.1002/ecy.1636>
- Lewington-Pearce, L., Narwani, A., Thomas, M.K., Kremer, C.T., Vogler, H., Kratina, P., 2019. Temperature-dependence of minimum resource requirements alters competitive hierarchies in phytoplankton. *Oikos* 128, 1194–1205. <https://doi.org/10.1111/oik.06060>
- Loreau, M., de Mazancourt, C., 2013. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecol Lett* 16, 106–115. <https://doi.org/10.1111/ele.12073>
- Loreau, M., de Mazancourt, C., 2008. Species Synchrony and Its Drivers: Neutral and Nonneutral Community Dynamics in Fluctuating Environments. *The American Naturalist* 172, E48–E66. <https://doi.org/10.1086/589746>
- Loreau, M., Hector, A., 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72–76. <https://doi.org/10.1038/35083573>
- MacArthur, R., 1955. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology* 36, 533. <https://doi.org/10.2307/1929601>
- Marx, J.M., Rall, B.C., Phillips, H.R.P., Brose, U., 2019. Opening the black box of plant nutrient uptake under warming predicts global patterns in community biomass and biological carbon storage. *Oikos* 128, 1503–1514. <https://doi.org/10.1111/oik.06141>
- Maxwell, S.L., Fuller, R.A., Brooks, T.M., Watson, J.E.M., 2016. The ravages of guns, nets and bulldozers.
- May, R.M., 1972. Will a Large Complex System be Stable? *Nature* 238, 413–414. <https://doi.org/10.1038/238413a0>
- McCann, K.S., Rooney, N., 2009. The more food webs change, the more they stay the same. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364, 1789–1801. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0273>

- McCauley, D.J., Gellner, G., Martinez, N.D., Williams, R.J., Sandin, S.A., Micheli, F., Mumby, P.J., McCann, K.S., 2018. On the prevalence and dynamics of inverted trophic pyramids and otherwise top-heavy communities. *Ecol Lett* 21, 439–454. <https://doi.org/10.1111/ele.12900>
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being: synthesis* (Washington: Island Press).
- Montoya, JoséM., Woodward, G., Emmerson, M.C., Solé, R.V., 2009. Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology* 90, 2426–2433. <https://doi.org/10.1890/08-0657.1>
- Newman, M.E.J., Girvan, M., 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Phys. Rev. E* 69, 026113. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.69.026113>
- Norberg, J., Urban, M.C., Vellend, M., Klausmeier, C.A., Loeuille, N., 2012. Eco-evolutionary responses of biodiversity to climate change. *Nature Clim Change* 2, 747–751. <https://doi.org/10.1038/nclimate1588>
- O'Connor, M.I., Piehler, M.F., Leech, D.M., Anton, A., Bruno, J.F., 2009. Correction: Warming and Resource Availability Shift Food Web Structure and Metabolism. *PLoS Biol* 7. <https://doi.org/10.1371/annotation/73c277f8-421a-4843-9171-403be1a014c7>
- Odum, E.P., Barrett, G.W., 1971. *Fundamentals of ecology*, Philadelphia : Saunders.
- O’Gorman, E.J., Pichler, D.E., Adams, G., Benstead, J.P., Cohen, H., Craig, N., Cross, W.F., Demars, B.O.L., Friberg, N., Gíslason, G.M., Gudmundsdóttir, R., Hawczak, A., Hood, J.M., Hudson, L.N., Johansson, L., Johansson, M.P., Junker, J.R., Laurila, A., Manson, J.R., Mavromati, E., Nelson, D., Ólafsson, J.S., Perkins, D.M., Petchey, O.L., Plebani, M., Reuman, D.C., Rall, B.C., Stewart, R., Thompson, M.S.A., Woodward, G., 2012. Impacts of Warming on the Structure and Functioning of Aquatic Communities, in: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 81–176. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-398315-2.00002-8>
- O’Gorman, E.J., Zhao, L., Pichler, D.E., Adams, G., Friberg, N., Rall, B.C., Seeney, A., Zhang, H., Reuman, D.C., Woodward, G., 2017. Unexpected changes in community size structure in a natural warming experiment. *Nature Clim Change* 7, 659–663. <https://doi.org/10.1038/nclimate3368>
- Oke, T.R., 1973. City size and the urban heat island. *Atmospheric Environment* (1967) 7, 769–779. [https://doi.org/10.1016/0004-6981\(73\)90140-6](https://doi.org/10.1016/0004-6981(73)90140-6)

- Oleksy, I.A., Baron, J.S., Leavitt, P.R., Spaulding, S.A., 2020. Nutrients and warming interact to force mountain lakes into unprecedented ecological states. *Proc. R. Soc. B.* 287, 20200304. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0304>
- Olivier, T., Thébault, E., Elias, M., Fontaine, B., Fontaine, C., 2020. Urbanization and agricultural intensification destabilize animal communities differently than diversity loss. *Nat Commun* 11, 2686. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16240-6>
- Padfield, D., Buckling, A., Warfield, R., Lowe, C., Yvon-Durocher, G., 2018. Linking phytoplankton community metabolism to the individual size distribution. *Ecol Lett* 21, 1152–1161. <https://doi.org/10.1111/ele.13082>
- Pennekamp, F., Pontarp, M., Tabi, A., Altermatt, F., Alther, R., Choffat, Y., Fronhofer, E.A., Ganesanandamoorthy, P., Garnier, A., Griffiths, J.I., Greene, S., Horgan, K., Massie, T.M., Mächler, E., Palamara, G.M., Seymour, M., Petchey, O.L., 2018. Biodiversity increases and decreases ecosystem stability. *Nature* 563, 109–112. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0627-8>
- Peñuelas, J., Sardans, J., Rivas-ubach, A., Janssens, I.A., 2012. The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Glob Change Biol* 18, 3–6. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02568.x>
- Petchey, O.L., McPhearson, P.T., Casey, T.M., Morin, P.J., 1999. Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature* 402, 69–72. <https://doi.org/10.1038/47023>
- Pielou, E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13, 131–144. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
- Pimm, S.L., 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307, 321–326. <https://doi.org/10.1038/307321a0>
- Polazzo, F., Rico, A., 2021. Effects of multiple stressors on the dimensionality of ecological stability. *Ecology Letters* 24, 1594–1606. <https://doi.org/10.1111/ele.13770>
- Polis, G.A., Myers, C.A., Holt, R.D., 1989. The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20 (1989): 297–330. <http://www.jstor.org/stable/2097094>.
- Pujoni, D.G.F., Maia-Barbosa, P.M., Barbosa, F.A.R., Fragoso Jr, C.R., van Nes, E.H., 2016. Effects of food web complexity on top-down control in tropical lakes. *Ecological Modelling* 320, 358–365. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.10.006>

- Quévreux, P., Barot, S., Thébault, É., 2020. Interplay between the paradox of enrichment and nutrient cycling in food webs. *Oikos* oik.07937. <https://doi.org/10.1111/oik.07937>
- Radchuk, V., Laender, F.D., Cabral, J.S., Boulangeat, I., Crawford, M., Bohn, F., Raedt, J.D., Scherer, C., Svenning, J.-C., Thonicke, K., Schurr, F.M., Grimm, V., Kramer-Schadt, S., 2019. The dimensionality of stability depends on disturbance type. *Ecol Lett* 22, 674–684. <https://doi.org/10.1111/ele.13226>
- Rall, B.C., Brose, U., Hartvig, M., Kalinkat, G., Schwarzmüller, F., Vucic-Pestic, O., Petchey, O.L., 2012. Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367, 2923–2934. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0242>
- Rapport UICN listes rouges, IUCN, 2020
- Rip, J.M.K., McCann, K.S., 2011. Cross-ecosystem differences in stability and the principle of energy flux: Cross-ecosystem differences in stability. *Ecology Letters* 14, 733–740. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01636.x>
- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G., Moore, J.C., 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442, 265–269. <https://doi.org/10.1038/nature04887>
- Rosenzweig, M.L., 1971. Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science* 171, 385–387. <https://doi.org/10.1126/science.171.3969.385>
- Ryo, M., Aguilar-Trigueros, C.A., Pinek, L., Muller, L.A.H., Rillig, M.C., 2019. Basic Principles of Temporal Dynamics. *Trends in Ecology & Evolution* 34, 723–733. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.03.007>
- Scheffer, M., 2004. *Ecology of Shallow Lakes*. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3154-0>
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W.W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., Schulze, E.-D., Roscher, C., Weigelt, A., Allan, E., Beßler, H., Bonkowski, M., Buchmann, N., Buscot, F., Clement, L.W., Ebeling, A., Engels, C., Halle, S., Kertscher, I., Klein, A.-M., Koller, R., König, S., Kowalski, E., Kummer, V., Kuu, A., Lange, M., Lauterbach, D., Middelhoff, C., Migunova, V.D., Milcu, A., Müller, R., Partsch, S., Petermann, J.S., Renker, C., Rottstock, T., Sabais, A., Scheu, S., Schumacher, J., Temperton, V.M., Tschardtke, T., 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468, 553–556. <https://doi.org/10.1038/nature09492>
- Schneider, F.D., Brose, U., Rall, B.C., Guill, C., 2016. Animal diversity and ecosystem functioning in dynamic food webs. *Nature Communications* 7, 12718. <https://doi.org/10.1038/ncomms12718>

- Sentis, A., Binzer, A., Boukal, D.S., 2017. Temperature-size responses alter food chain persistence across environmental gradients. *Ecol Lett* 20, 852–862. <https://doi.org/10.1111/ele.12779>
- Sentis, A., Haegeman, B., Montoya, J.M., 2019. Stoichiometric constraints modulate the effects of temperature and nutrients on biomass distribution and community stability (preprint). *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/589895>
- Sentis, A., Montoya, J.M., Lurgi, M., 2021. Warming indirectly increases invasion success in food webs. *Proc. R. Soc. B.* 288, rspb.2020.2622, 20202622. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2622>
- Shanafelt, D.W., Loreau, M., 2018. Stability trophic cascades in food chains. *Royal Society Open Science* 5, 180995. <https://doi.org/10.1098/rsos.180995>
- Shurin, J.B., Clasen, J.L., Greig, H.S., Kratina, P., Thompson, P.L., 2012. Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function. *Phil. Trans. R. Soc. B* 367, 3008–3017. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0243>
- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., McNeill, J., 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. A.* 369, 842–867. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0327>
- Stevens, C.J., 2004. Impact of Nitrogen Deposition on the Species Richness of Grasslands. *Science* 303, 1876–1879. <https://doi.org/10.1126/science.1094678>
- Suding, K.N., Collins, S.L., Gough, L., Clark, C., Cleland, E.E., Gross, K.L., Milchunas, D.G., Pennings, S., 2005. Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 4387–4392. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408648102>
- Tabi, A., Petchey, O.L., Pennekamp, F., 2019. Warming reduces the effects of enrichment on stability and functioning across levels of organisation in an aquatic microbial ecosystem. *Ecol Lett* 22, 1061–1071. <https://doi.org/10.1111/ele.13262>
- Thébault, E., Huber, V., Loreau, M., 2007. Cascading extinctions and ecosystem functioning: contrasting effects of diversity depending on food web structure. *Oikos* 116, 163–173. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15007.x>
- Thébault, E., Loreau, M., 2006. The relationship between biodiversity and ecosystem functioning in food webs. *Ecol Res* 21, 17–25. <https://doi.org/10.1007/s11284-005-0127-9>

- Thébault, E., Loreau, M., 2005. Trophic Interactions and the Relationship between Species Diversity and Ecosystem Stability. *The American Naturalist* 166, E95–E114. <https://doi.org/10.1086/444403>
- Thebault, E., Loreau, M., 2003. Food-web constraints on biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 14949–14954. <https://doi.org/10.1073/pnas.2434847100>
- Thibaut, L.M., Connolly, S.R., 2013. Understanding diversity–stability relationships: towards a unified model of portfolio effects. *Ecol Lett* 16, 140–150. <https://doi.org/10.1111/ele.12019>
- Thomas, M.K., Aranguren-Gassis, M., Kremer, C.T., Gould, M.R., Anderson, K., Klausmeier, C.A., Litchman, E., 2017. Temperature–nutrient interactions exacerbate sensitivity to warming in phytoplankton. *Glob Change Biol* 23, 3269–3280. <https://doi.org/10.1111/gcb.13641>
- Tilman, D., 1997. COMMUNITY INVASIBILITY, RECRUITMENT LIMITATION, AND GRASSLAND BIODIVERSITY. *Ecology* 78, 81–92. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0081:CIRLAG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0081:CIRLAG]2.0.CO;2)
- Tilman, D., Lehman, C.L., Bristow, C.E., 1998. Diversity-Stability Relationships: Statistical Inevitability or Ecological Consequence? *The American Naturalist* 151, 277–282. <https://doi.org/10.1086/286118>
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J.M.H., 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629–632. <https://doi.org/10.1038/nature04742>
- Travassos-Britto, B., Pardini, R., El-Hani, C.N., Prado, P.I., 2021. Towards a pragmatic view of theories in ecology. *Oikos* 130, 821–830. <https://doi.org/10.1111/oik.07314>
- Uiterwaal, S.F., DeLong, J.P., 2020. Functional responses are maximized at intermediate temperatures. *Ecology* 101. <https://doi.org/10.1002/ecy.2975>
- Uszko, W., Diehl, S., Englund, G., Amarasekare, P., 2017. Effects of warming on predator-prey interactions - a resource-based approach and a theoretical synthesis. *Ecol Lett* 20, 513–523. <https://doi.org/10.1111/ele.12755>
- Uszko, W., Diehl, S., Pitsch, N., Lengfellner, K., Müller, T., 2015. When is a type III functional response stabilizing? Theory and practice of predicting plankton dynamics under enrichment. *Ecology* 96, 3243–3256. <https://doi.org/10.1890/15-0055.1>

- van der Plas, F., 2019. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biol Rev* brv.12499. <https://doi.org/10.1111/brv.12499>
- van Grinsven, H.J.M., Erisman, J.W., de Vries, W., Westhoek, H., 2015. Potential of extensification of European agriculture for a more sustainable food system, focusing on nitrogen. *Environ. Res. Lett.* 10, 025002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/2/025002>
- Vasseur, D.A., McCann, K.S., 2005. A Mechanistic Approach for Modeling Temperature-Dependent Consumer-Resource Dynamics. *The American Naturalist* 166, 184–198. <https://doi.org/10.1086/431285>
- Wang, S., Brose, U., 2018. Biodiversity and ecosystem functioning in food webs: the vertical diversity hypothesis. *Ecol Lett* 21, 9–20. <https://doi.org/10.1111/ele.12865>
- Weinbach, A., Allhoff, K.T., Thébault, E., Massol, F., Loeuille, N., 2017. Selective effects of temperature on body mass depend on trophic interactions and network position (preprint). *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/233742>
- Westman, W.E., 1977. How Much Are Nature's Services Worth? *Science* 960–964.
- White, L., O'Connor, N.E., Yang, Q., Emmerson, M.C., Donohue, I., 2020. Individual species provide multifaceted contributions to the stability of ecosystems. *Nat Ecol Evol* 4, 1594–1601. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01315-w>
- Whittaker, R.H., 1972. EVOLUTION AND MEASUREMENT OF SPECIES DIVERSITY. *TAXON* 21, 213–251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Williams, R.J., Martinez, N.D., 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404, 180–183. <https://doi.org/10.1038/35004572>
- Wollrab, S., de Roos, A.M., Diehl, S., 2013. Ontogenetic diet shifts promote predator-mediated coexistence. *Ecology* 94, 2886–2897. <https://doi.org/10.1890/12-1490.1>
- Woolway, R.I., Anderson, E.J., Albergel, C., 2021. Rapidly expanding lake heatwaves under climate change. *Environ. Res. Lett.* 16, 094013. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac1a3a>
- Xu, Q., Yang, X., Yan, Y., Wang, S., Loreau, M., Jiang, L., 2021. Consistently positive effect of species diversity on ecosystem, but not population, temporal stability. *Ecology Letters* ele.13777. <https://doi.org/10.1111/ele.13777>

- Yachi, S., Loreau, M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, 1463–1468. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>
- Yacine, Y., Allhoff, K.T., Weinbach, A., Loeuille, N., 2021. Collapse and rescue of evolutionary food webs under global warming. *J Anim Ecol* 90, 710–722. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13405>
- Yang, Q., Fowler, M.S., Jackson, A.L., Donohue, I., 2019. The predictability of ecological stability in a noisy world. *Nature Ecology & Evolution* 3, 251–259. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0794-x>
- Zhang, L., Takahashi, D., Hartvig, M., Andersen, K.H., 2017. Food-web dynamics under climate change. *Proc. R. Soc. B.* 284, 20171772. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1772>
- Zhang, P., van Leeuwen, C.H.A., Bogers, D., Poelma, M., Xu, J., Bakker, E.S., 2020. Ectothermic omnivores increase herbivory in response to rising temperature. *Oikos* oik.07082. <https://doi.org/10.1111/oik.07082>
- Zhao, Q., Van den Brink, P.J., Carpentier, C., Wang, Y.X.G., Rodríguez-Sánchez, P., Xu, C., Vollbrecht, S., Gillissen, F., Vollebregt, M., Wang, S., De Laender, F., 2019. Horizontal and vertical diversity jointly shape food web stability against small and large perturbations. *Ecol Lett* ele.13282. <https://doi.org/10.1111/ele.13282>