

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Comprendre les effets d’extinctions multiples sur le
fonctionnement des réseaux trophiques complexes**

mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l’obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© ERIC HARVEY

Décembre 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury :

DOMINIQUE BERTEAUX, président du jury, UQAR

DOMINIQUE GRAVEL, directeur de recherche, UQAR

CHRISTIAN NOZAIS, codirecteur de recherche, UQAR

BEATRIX BEISNER, examinateur externe, UQAM

THOMAS BELL, examinateur externe, OXFORD UNIVERSITY

Dépôt initial le 03 octobre 2011

Dépôt final le 08 décembre 2011

Je dédie ce mémoire à la poésie
du monde, car la science, par son
langage propre, n'a d'autres fins
ultimes que de la mettre en valeur...

REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à remercier Dominique Gravel, mon directeur, pour sa patience, mais aussi surtout pour cette ambition et cette combativité, si nécessaires en science, qu'il a su éveiller en moi. Je me dois aussi de remercier Dominique pour cette confiance qu'il a su m'apporter en me démontrant constamment par l'exemple que chaque projet commence d'abord par une idée, par un rêve et qu'il n'en tient qu'à nous, à coup d'efforts répétés, de porter ce rêve jusqu'au bout.

Je veux aussi remercier Christian Nozais, mon codirecteur, pour le respect mutuel que j'ai ressenti tout au long du projet entre nous, dans les moments plus faciles et plus durs. Cette grande humilité du maître par rapport à l'élève m'a parfois été d'un grand soutien.

Compléter un mémoire, c'est beaucoup de temps seul dans sa tête, mais c'est aussi beaucoup de belles rencontres qui nous font grandir et font évoluer le projet d'un même souffle. Ce mémoire n'aurait pu être le même sans ces moments passés en compagnie de Gabriel Fortin, Raphaële Terrail, Olivier Deshaies, Ariane Tremblay, Véronique Parent Lacharité, Rolland Vergilino, Renaud McKinnon et Mathieu Alos. Je dois un remerciement tout particulier à Josée-Anne Otis et Philippe Bertrand sans qui ce mémoire serait peut-être resté lettre morte, *un pavé sans sa mare*. Tout un chacun vous avez modifié ma vie et fait de moi ce que je suis aujourd'hui, pour le meilleur et pour le pire.

Effectuer un projet de recherche d'une telle ampleur ne peut s'effectuer seul et c'est pourquoi je dois un remerciement tout particulier à Michèle Rousseau, Aline Carrier et Renaud McKinnon qui ont activement et passionnément participé à la mise en place du dispositif. Sans vous, ce projet n'aurait pas été le même et sur chacun des résultats, il y'a un peu de vous! Pour le meilleur et pour le pire ;-)

Enfin, je veux remercier ma famille, qui même de loin a su être toujours là et me soutenir. Tout particulièrement, je tiens à remercier ma sœur qui m'inspire par sa force d'esprit et de caractère, car si l'on ne mène pas les mêmes combats, il nous arrive parfois de gagner de petites batailles et peut-être un jour, qui sait, la guerre...

AVANT-PROPOS

Du plus loin que je puisse me rappeler, j'ai toujours eu en moi la soif de comprendre ce monde. Déjà très jeune, la pensée qui m'assaillait le plus était de comprendre comment et dans quel but l'univers dans lequel nous vivons fonctionne et existe. Les réponses auxquelles je me raccrochais étaient d'ordre plutôt mystique et religieux. Ces réponses ne m'ayant jamais complètement satisfait, je me suis retourné lorsque j'étais adolescent, vers la science philosophique, l'histoire et la pensée politique pour tenter de saisir l'ensemble du monde dans lequel nous vivons. Les sciences pures n'étaient pas, à cette époque, dans mes grandes passions. Je n'y voyais, à proprement parler, aucun intérêt...

À l'université, d'abord inscrit en anthropologie puis en biologie, je cherchais la voie, celle qui pourrait m'amener sur le chemin d'une compréhension peut-être plus englobante du monde. C'est au fil de mon cheminement académique que j'ai pris conscience de la puissance de la science écologique; la science des interactions. Le monde, à toutes les échelles, est un réseau d'interactions entre objets, individus, populations, communautés, systèmes, univers... je venais de me découvrir une passion qui n'allait plus jamais me quitter.

Ce cheminement peut sembler monastique à plusieurs égards dans son orientation et ses visées. Cela est normal, puisqu'il l'est en totalité! Nos vies sont parsemées de déséquilibres et de contradictions (naissance-mort, amour-haine, violence-paix, objectivité-subjectivité). Si la naissance mène inexorablement vers la mort et parfois, la violence vers la paix et vice-versa, très certainement qu'une part de notre monde rationnel tire sa substance de l'irrationnel (et vice-versa). En ce sens, trouver l'équilibre entre ces contradictions constitue en soi un objectif de carrière, un véritable mode de vie.

Assurément, par l'accomplissement de ce mémoire, j'ai certaines visées carriéristes et purement égocentriques. Cependant, l'objectif principal et sur lequel je chercherai à axer l'ensemble de mes réalisations dans le futur ne tourne qu'autour de deux simples mots : compréhension et... passion...

RÉSUMÉ

Comprendre l'impact de l'extinction d'espèces sur le fonctionnement des réseaux trophiques est une tâche ardue en raison de la complexité des interactions écologiques. Dans ce mémoire, nous rapportons les résultats de l'impact d'extinctions expérimentales multiples qui ont été réalisées dans des écosystèmes aquatiques : marins et d'eau douce. Un modèle statistique pour partitionner la variance entre les différentes composantes de l'effet de la diversité (linéaire, non linéaire et identité) a été utilisé. La contribution de chaque groupe fonctionnel (identité) a expliqué la majeure partie de la variance du fonctionnement de l'écosystème, dans les deux écosystèmes, suivie de la richesse linéaire et ensuite des effets non linéaires (interactions écologiques). Nos résultats suggèrent que même lorsqu'on s'attend à beaucoup d'interactions dans le système, une bonne connaissance des traits de chaque espèce est suffisante pour expliquer l'effet d'extinctions multiples. Nous avons également étudié la contribution de chaque groupe fonctionnel dans un espace multifonctionnel et avons trouvé que l'effet des groupes fonctionnels varie en fonction du processus écologique à l'étude, mais aussi que certains regroupements de groupes fonctionnels partagent des effets communs sur les mêmes processus. Ces résultats sont d'une grande importance, car prédire l'impact de la perte de biodiversité sur le fonctionnement des réseaux trophiques complexes pourrait s'avérer plus simple que la théorie actuelle le suggère.

Mots clés : Biodiversité, Extinctions d'espèces, Fonctionnement des écosystèmes, Réseau trophique, Interactions, Modèle linéaire

ABSTRACT

Understanding the impact of species extinctions on the functioning of food webs is a challenging task because of their inherent complexity. In this study, we report the results of the impact of experimental extinctions on the functioning of ecosystem in two food webs of freshwater and marine systems. We used a linear model to partition the variance among the multiple components of diversity (linear group richness, non-linear group richness and identity). The independent contribution of each functional group (identity) explained most of the variance in ecosystem functioning for both systems, followed by linear richness and then by non-linear effect of diversity (interactions). Our results suggest that even when interactions are expected to be important, a good knowledge of each functional group identity is sufficient to explain to a great extent the impact of multiple extinctions. We also assessed the contribution of each functional group in a multifunctional space and found that group effect varied across ecosystem functions but that some groups shared common effects on several functions. These finding are of great importance since the prediction of the impact of biodiversity losses in complex food webs may be simpler than the current theory would suggest.

Keywords : Biodiversity, Species extinctions, Ecosystem functioning, Food web, Species identity, Species interaction, Linear model.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	IX
RÉSUMÉ	XIII
ABSTRACT	XV
TABLE DES MATIÈRES	XVII
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 2 EXPLIQUER L’EFFET D’EXTINCTIONS MULTIPLES SUR LE FONCTIONNEMENT DES RESEAUX TROPHIQUES COMPLEXES	5
2.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	5
2.2 EXPLAINING THE IMPACTS OF MULTIPLE EXTINCTIONS ON THE FUNCTIONING OF COMPLEX FOOD WEBS.....	7
2.3 SUPPLEMENTARY INFORMATION FOR EXPLAINING THE IMPACTS OF MULTIPLE EXTINCTIONS ON THE FUNCTIONING OF COMPLEX FOOD WEBS	45
CHAPITRE 3 CONCLUSION GÉNÉRALE	47
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	51

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les changements globaux, caractérisés par une modification des cycles biogéochimiques, du climat, de l'utilisation des habitats et par la dispersion d'espèces invasives, ont profondément modifié la biodiversité en termes de richesse (nombre d'espèces), de composition (abondance relative de chaque espèce présente) et d'interactions (compétition, prédation) (Chapin *et al.* 2000; Sala *et al.* 2000).

Les résultats publiés depuis une vingtaine d'années montrent qu'une modification de la biodiversité entraîne une modification du fonctionnement des écosystèmes (Tilman & Downing 1994 ; Naeem *et al.* 1995; Loreau 2000; Balvanera *et al.* 2006; Cardinale 2011). Cette modification consiste en l'altération des processus écologiques (recyclage des nutriments, taux de consommation, production primaire et secondaire...) qui sous-tendent l'ensemble des services environnementaux délivrés par les écosystèmes aux sociétés humaines (Chapin 2000). La compréhension du fonctionnement des écosystèmes permet de mieux saisir la nature des interactions écologiques et la manière dont celles-ci peuvent être influencées par les changements globaux.

Cadre conceptuel et historique de l'étude

Le champ d'études relativement nouveau qui s'intéresse à la relation entre biodiversité et fonctionnement (BEF; *Biodiversity-Ecosystem Functioning*) s'est historiquement développé de manière expérimentale dans les prairies herbacées aux États-Unis (Tilman & Downing 1994 ; Haddad *et al.* 2011) et en Europe (Naeem 1995 ; Hooper & Vitousek 1997). Cette empreinte historique fait en sorte que la majorité des études BEF

ont été effectuées en milieu terrestre et ont mis l'accent sur les plantes (Balvanera 2006; Duffy *et al.* 2007; Isbell *et al.* 2011).

La relation BEF dans des systèmes en compétition (un seul niveau trophique) est maintenant de mieux en mieux expliquée dans la littérature. Des travaux d'abord expérimentaux (Naeem *et al.* 1995; Tilman 1996; Hector *et al.* 1999), puis théoriques (Tilman *et al.* 1997; Loreau 2000; Loreau *et al.* 2010) ont démontré qu'une variation du nombre d'espèces peut affecter les processus écologiques par deux mécanismes principaux : la complémentarité entre les espèces et l'effet de sélection.

Le premier mécanisme intervient lorsque les espèces sont complémentaires dans l'utilisation de leurs ressources, conduisant ainsi à une utilisation plus efficace des ressources disponibles au fur et à mesure que la richesse spécifique (diversité fonctionnelle) augmente. Le second mécanisme, l'effet de sélection, est causé par la présence d'une espèce fortement compétitive qui va éventuellement dominer l'ensemble de la communauté. Plus une communauté locale contient d'espèces, plus les probabilités sont grandes pour que celle-ci contienne une espèce du pool régional qui soit dominante. L'effet de sélection peut entraîner une augmentation du fonctionnement (sélection positive) ou une diminution (sélection négative), selon les caractéristiques fonctionnelles de l'espèce fortement compétitive. Si la compréhension de ces mécanismes permet d'émettre des prédictions claires sur l'effet de la perte de biodiversité sur les écosystèmes, elle ne prend pas en compte un autre type d'interaction écologique primordial, la prédation.

Les interactions trophiques verticales (*i.e.* prédation) jouent un rôle essentiel dans la régulation des écosystèmes. Des études dans un premier temps théoriques (Thébault & Loreau 2003) puis expérimentales (Duffy *et al.* 2005; Finke & Denno 2004; Finke & Denno 2005, Schmitz 2007) ont permis de mieux comprendre l'importance des contraintes *top-down* (contrôle par la prédation) et *bottom-up* (disponibilité de la ressource) sur la relation BEF (voir Duffy *et al.* 2007 pour une revue). Ces études présentent des prédictions claires sur les cascades trophiques et l'effet des extinctions. Malgré ces percées importantes, la majorité des expériences qui ont eu cours ont été réalisées sur des

écosystèmes simplifiés avec peu d'espèces et à l'intérieur desquels les extinctions étaient considérées comme aléatoires. En nature, les communautés sont organisées en réseaux d'interactions réticulées (plutôt qu'en chaîne) et en fonction de la structure de ce réseau, les extinctions sont rarement aléatoires et arrivent rarement seules (Rafaelli 2004 ; Brose 2010).

En milieu naturel, le nombre d'espèces qui compose une communauté peut être très élevé. Plus le nombre d'espèces est élevé, plus les probabilités d'interactions directes (*e.g.* prédation, compétition), mais aussi indirectes (*i.e.* type d'interactions où l'effet d'une espèce sur une autre s'effectue via une troisième espèce : cascade trophique, compétition apparente, compétition par exploitation) sont grandes (Polis & Strong 1996). L'augmentation des interactions indirectes dans les systèmes complexes (*i.e.* ici définies comme des systèmes contenant un grand nombre d'espèces et d'interactions potentielles) tend à produire des effets diffus en réponse aux perturbations et par conséquent difficiles à prédire (Yodzis 2000). Néanmoins, certains travaux théoriques récents ont démontré qu'il était possible, à partir de la connaissance de quelques informations sur l'identité des espèces (*e.g.* taille, rang trophique), de prédire l'effet du retrait d'une espèce sur le fonctionnement d'un écosystème et sur la structure d'un réseau trophique complexe (Solan *et al.* 2004; Berlow *et al.* 2009). Même si les interactions indirectes sont plus nombreuses dans les systèmes plus complexes, il n'en demeure pas moins possible de prédire l'effet d'extinctions. Berlow *et al.* (2009) vont même jusqu'à suggérer que la capacité de prédiction augmente avec la complexité. Ceci suggère qu'avec la complexité, les effets des interactions indirectes, positives et négatives, « s'annulent » (*averaging*) peut-être, laissant une place prépondérante aux effets d'identité liés aux traits des espèces présentes.

Objectif

Faisant directement suite aux travaux de Berlow *et al.* (2009) et dans le souci de combler un manque d'études empiriques sur l'effet d'extinctions multiples dans des écosystèmes complexes, ce projet a pour objectif principal d'expliquer les impacts d'extinctions multiples sur le fonctionnement des réseaux trophiques complexes.

Pour atteindre cet objectif, nous avons réalisé deux designs expérimentaux en parallèle, en écosystème aquatique d'eau douce et marine, à l'aide d'écosystèmes artificiels (mésocosmes) contenant jusqu'à 10 groupes fonctionnels et comprenant les caractéristiques structurales d'écosystèmes naturels complexes (prédation intragilde, omnivorie, cannibalisme). Le design était constitué de séquences d'extinctions aléatoires permettant de mesurer les différentes composantes de l'effet de la diversité sur le fonctionnement de l'écosystème ; effet de richesse linéaire (correspondant à la complémentarité entre chaque groupe), effet de richesse non linéaire (correspondant aux interactions écologiques) et identité (correspondant à la contribution spécifique de chaque groupe). Cinq mesures de fonctionnement de l'écosystème ont été mesurées pour l'écosystème d'eau douce et trois pour l'écosystème marin. En nous basant sur de récents travaux (Solan *et al.* 2004 ; Jordan 2009) nous prédisons que la contribution de chaque groupe (identité) expliquera le mieux les effets des extinctions sur le fonctionnement de l'écosystème, suivie par les interactions non linéaires et ensuite, par l'effet de richesse linéaire. Les écosystèmes sont supportés par plusieurs processus écologiques (fonctions) et par conséquent nous émettons également l'hypothèse que la contribution de chaque groupe fonctionnel (identité) ne sera pas la même pour chaque fonction. Nous prédisons néanmoins que certains groupes partageront des effets similaires dans un espace multifonctionnel.

CHAPITRE 2

EXPLIQUER L'EFFET D'EXTINCTIONS MULTIPLES SUR LE FONCTIONNEMENT DES RESEAUX TROPHIQUES COMPLEXES

2.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Tenter d'expliquer les effets de multiples extinctions sur le fonctionnement des écosystèmes est une tâche ardue à cause de la complexité des interactions inhérente aux systèmes écologiques. Des travaux récents ont cependant démontré qu'il était possible d'expliquer les effets de l'extinction d'une espèce sur les autres espèces à partir de certaines informations générales telles que la biomasse ou le rang trophique des espèces. Cependant, les extinctions en nature sont rarement des événements isolés. Notre objectif dans cette étude était de comprendre l'effet d'extinctions multiples sur le fonctionnement de deux écosystèmes sans connaissances détaillées des interactions entre les espèces. Pour ce faire, nous avons simulé expérimentalement des séquences d'extinctions dans des mésocosmes en écosystème marin et d'eau douce. Différents proxys du fonctionnement des écosystèmes ont été mesurés pour chacun des écosystèmes (concentration nitrate, phosphate, chlorophylle *a*, abondance des bactéries, biomasse de périphyton et d'algues encroutées). Les réseaux trophiques étaient constitués de 9 (marin) et 10 (eau douce) groupes fonctionnels et avaient une structure complexe incluant de la prédation intragilde, de l'omnivorie, du cannibalisme et des interactions indirectes. Les mésocosmes ont été assemblés avec 0, 1, 3, 6, 9 et 0, 1, 2, 4, 6, 10 groupes fonctionnels retirés, respectivement dans le système marin et d'eau douce. Nous avons réalisé 9 et 10 séquences de retraits aléatoires pour le système marin et d'eau douce. Les mesures de fonctionnement ont été analysées avec un modèle linéaire qui permet de partitionner la variance entre l'effet de richesse linéaire, non linéaire et l'effet d'identité du groupe fonctionnel. Dans l'ensemble,

la richesse fonctionnelle est un faible prédicteur du fonctionnement. Nous avons trouvé que la contribution spécifique de chaque groupe fonctionnel (identité) est la meilleure variable explicative pour les deux écosystèmes et pour l'ensemble des mesures de fonctionnement. Nous avons également testé l'effet de chaque groupe fonctionnel sur l'ensemble des mesures de fonctionnement en même temps (fonctionnement global de l'écosystème) et avons trouvé que l'effet d'un même groupe fonctionnel est très variable dépendamment de la mesure de fonctionnement considérée. Nous avons également trouvé que certains groupes fonctionnels, qui semblent partager certains traits (rang trophique et taille), partagent également les mêmes effets sur les mêmes mesures de fonctionnement. Dans une perspective de réseau trophique, nos résultats suggèrent clairement que le nombre d'espèces nécessaire au maintien d'une fonction ou de la multifonctionnalité d'un écosystème peut être contexte dépendant en fonction de l'identité des espèces et de la structure de leur contribution aux processus de l'écosystème.

Cet article, intitulé « *Explaining the impacts of multiple species extinctions on the functioning of complex food webs* », fut co-rédigé par moi-même ainsi que par ma collègue Annie Séguin, les professeurs Dominique Gravel, Christian Nozais et Philip Archambault. L'article sera soumis à la revue *Ecology Letters* au cours de l'automne 2011. Tous les auteurs ont participé au design de la recherche. E.H. et A.S. ont effectué l'expérimentation respectivement en milieu d'eau douce et en milieu marin. E.H. a effectué l'analyse des résultats. E.H., A.S. ainsi que D.G. ont participé à l'interprétation des résultats. E.H. et A.S. ont écrit l'article. Tous les auteurs ont participé activement à la révision du manuscrit. Une version abrégée de cet article a été présentée à la conférence *Canadian healthy Oceans Network (CHONe)* à Montréal au printemps 2011 (mention d'excellence), à *Ecological Society of America (ESA)* à Austin, TX (E-U) à l'été 2011 ainsi qu'au *World Conference on Marine Biodiversity* à Aberdeen (Écosse) à l'automne 2011.

2.2 EXPLAINING THE IMPACTS OF MULTIPLE EXTINCTIONS ON THE FUNCTIONING OF COMPLEX FOOD WEBS

ABSTRACT

Understanding the impacts of species extinctions on the functioning of food webs is a challenging task because of unpredictable ecological interactions effects. We report here the impacts of experimental species deletions on the functioning of two complex food webs of freshwater and marine systems. We used a linear model to partition the variance among the multiple components of diversity effect (linear group richness, non-linear group richness and identity). The identity of each functional group was the best explaining variable of ecosystem functioning for both systems. We assessed the contribution of each functional group in the multifunctional space and found that while the effect of functional groups varied across ecosystem functions, some functional groups shared common effects on functions. Our results suggest being careful about generalization since maximizing ecosystem functions in food web may be more contingent on how identity effects are distributed among species than by richness *per se*.

INTRODUCTION

There has been a great deal of efforts over the past two decades to understand the impact of community structure on ecosystem functions (see reviews in Loreau *et al.* 2001; Cardinale *et al.* 2011). In spite of some controversies about interpretations of the data (e.g. Huston 1997), the vast number of experiments performed allowed quantitative analyses of the general trend (Balvanera *et al.* 2006; Cardinale *et al.* 2006) and confirmed that a positive relationship between biodiversity and ecosystem functioning (BEF) emerges from simple and conceptually tractable mechanisms (*i.e.*, selection effect and complementarity among species – Loreau & Hector 2001; Loreau 2010). Despite the impressive progress in that research area, there is still a wide array of crucial questions before we can provide satisfying recommendations for ecosystem management (Srivastava & Vellend 2005). Among them, the discipline must recognize the important complexity of natural ecosystems (Polis & Strong 1996; Duffy *et al.* 2007; Schmitz 2010) and consequently develop predictive tools to assess the impacts of species loss on ecosystem functioning.

The incorporation of trophic interactions to the BEF theory clarified the importance of top-down and bottom-up constraints upon the diversity effect (see Duffy *et al.* 2007). For instance, in simple tri-trophic food webs, it is predicted that increasing predator diversity will increase primary producer biomass (Byrnes *et al.* 2006). Theoretical studies in relatively more complex systems showed that many relations between ecosystem function and diversity could emerge from simple mechanisms (Duffy *et al.* 2007). The effect of adding plant species, for example, could either enhance (stoichiometric hypothesis *sensu* DeMott 1998) or inhibit (resource dilution hypothesis *sensu* Root 1973) consumption by herbivores depending on the dominant mechanism involved. Moreover, an ecosystem perspective integrating explicitly nutrients dynamic can strongly moderate simple predictions like the effect of removing a predator on the resource control by an herbivore (Schmitz 2008).

Moving forward in complexity, from a food chain to a real food web perspective remains a challenging task (Bascompte 2009) for both theoreticians and empiricists. Some

theoretical studies of complex food webs suggested that the increasing number of ecological interactions (intraguild predation, omnivory and indirect effects) with species richness causes the emergence of diffuse and indeterminate reactions to disturbances (Yodzis 2000; Polis & Strong 1996; Berlow *et al.* 2009). Accordingly, results from experimental BEF studies in multitrophic communities revealed much higher variability between ecosystems and processes than in simpler systems dominated by competitive interactions (Schmid *et al.* 2009). Consequently, in more complex trophic systems, BEF relationships are expected to be less predictable and non-linear in contrast to the monotonic relations observed in more simplified systems (Thébault & Loreau 2006). For example, in seagrass beds, studies showed that the BEF relationship is dependent upon food chain length and that the plant richness effect on ecosystem functioning is dependent upon grazer's richness (Duffy *et al.* 2003, 2005). These results suggest that species richness and trophic structure interactively influence ecosystem functions. Nonetheless, recent studies suggested that the impacts of single species loss in complex food webs can be predicted with only a few variables (*i.e.*, body size, trophic rank and biomass ratios) and without an extensive knowledge of all of the ecological interactions within the system (Solan *et al.* 2004; Berlow *et al.* 2009). In diverse ecosystems, trophic interactions may balance each other, leading to a dominance of direct and first order interactions (species identity effect).

Biodiversity and ecosystem function studies have usually considered ecosystem functions as independent from each other but ecosystems are encompassing many processes (functions) at the same time and as such, many empirical studies have suggested that considering multifunctionality increases the importance of species richness on the overall ecosystem functioning (Hector & Bagchi 2007; Gamfeldt *et al.* 2008). Further work by Mouillot *et al.* (2011) suggested that the functional identity of species rather than species richness *per se* is the most important promoting factor of ecosystem multifunctionality. So far these studies have all been carried out in competitive systems with plants and there is a need to test if predictions about multifunctionality could be maintain in more complex structured ecosystems.

In this study, we experimentally simulated multiple extinctions with freshwater and marine mesocosms. The design was made of communities of up to 10 functional groups, sharing common features of complex food webs such as intraguild predation, omnivory and cannibalism. We hypothesised that i) BEF relationships will be variable across ecosystems and functions and that ii) the effects of functional groups extinctions on functioning would be better explained by a partitioning of the variance of functioning among three major components of diversity effects (linear functional group richness, non-linear functional group richness and identity – Bell *et al.* 2009). We thus predicted that the contribution of each functional group (identity effect) best explains extinction effects on ecosystem functioning, followed by nonlinear interactions and then by group richness *per se*. Ecosystems are supported by multiple ecological processes (functions) and therefore iii) we also hypothesized that the contribution of each functional group would differ between ecosystem functions. We thus also predicted that some groups have closer identity effects in the multifunctional space.

MATERIALS AND METHODS

Experimental design

We ran the same experimental design in freshwater (from a pool of 10 functional groups) and marine (from a pool of 9 functional groups) ecosystems (see Figure S1 in Supporting Information). Functional groups correspond to the taxonomic level of organization at which differences in feeding habits can be determined according to existing literature and expert knowledge (*i.e.* families in freshwater and species in marine ecosystem). Thus, functional groups in this study are easily tractable and biologically relevant units based on natural history but are not completely exclusive in their diet (*i.e.* there is overlap between feeding habits). We removed 1, 2 and 4 groups and 1, 3 and 6 groups for the freshwater and marine ecosystems, respectively. We ran 10 and 9 assemblage sequences respectively for each ecosystem, which produced 30 and 27 unique functional group compositions (Figure S1). An assemblage sequence corresponded to the progressive random removal of 1 to n functional groups. We constrained the sequences so that each functional group was removed at first position (1 group removed) one time. For the other richness levels, the removed functional group was randomly selected from the functional group pool without replacement. With this design, each functional group is equally represented over all assemblage sequences, allowing the partitioning of variance among identity, linear and non-linear group richness effects (Bell *et al.* 2009). For comparison, we also considered two reference treatments, one excluding and one including all experimental functional groups. Each assemblage sequence was replicated 3 times in both experiments.

The life cycles of most of the functional groups used in our experiments were on a longer timescale than the duration of the experiments and consequently, there were few compensatory dynamics. Most BEF experiments impose compensatory readjustment within trophic levels in simple food web (see for instance O'Connor & Crowe 2005 – but see McGrady-Steed *et al.* 2000) but it is impossible to apply in more complex food webs. We

did not perform compensatory readjustment of biomasses because i) it would have required us to make hypothesis on how to distribute biomass and ii) organisms are discrete units and in many cases we would have to add fractions of organisms in order to adjust biomass. This could introduce a bias because it is impossible to tell if the effect of a group removal treatment is caused by a group richness effect *per se* or by lowered total biomass or density. The experiments must therefore be interpreted as an instantaneous “picture” of the effect of functional group removal on ecosystem functioning, before reaching a new equilibrium. The ecosystem functions we measured are the result of a structural change of the community induced by functional groups removal.

Freshwater ecosystem

The freshwater experiment took place at the Lac Macpes research station (Rimouski, Canada). The assemblages used in the freshwater ecosystem experiment were built and maintained in 60L capacity plastic containers during the course of the experiment. The assemblage of experimental groups took place on July 6th 2010 and the experiment run for 8 weeks. One week prior to the start of the experiment, mesocosms were filled with 40L of filtered water (20 µm nylon tissue) sampled from a neighbouring lake and one pre-incubated (2 weeks in a lake) Hester-Dendy plate (periphyton substrate; NKY environmental supply, Florence, USA) was added in each mesocosm to allow for phytoplankton and periphyton to settle. Ten assemblage sequences of 1, 2 and 4 functional groups removed and 0 and 10 functional groups removal treatments were replicated 3 times, for a total of 96 mesocosms (see Figure. S1). A 1 mm mesh screen was placed over each mesocosm to prevent emigration/immigration of organisms and detritus.

The completed communities consisted of nine benthic invertebrate groups and one fish (Fig. 1). For logistical convenience and because body size have been previously correlated to zooplankton’s feeding guild (Matthews & Mazumder 2007), by using sieves, zooplankton was split into two functional groups with respect to body size (Fig. 1a). The first group consisted of small zooplankton (between 0.063 and 0.5 mm – dominated by copepods and small size cladocerans) and the second group of larger individuals (> 0.5

mm, dominated by cladocerans). The other functional groups, with taxonomic resolution at the family level (after Merritt & Cummins 1996), consisted of: *Hyaletidae* (amphipods), *Dytiscidae* (water beetles), *Coenagrionidae* (damselflies larvae), *Corixidae* (water boatmens), *Gerridae* (water spiders), *Planorbidae* (gastropods), *Cyprinidae* (cyprin fishes) and *Lymnaeidae* (gastropods). Densities were adjusted to correspond to recorded densities in lakes where organisms were sampled (after Normand *et al.* submitted).

Ecosystem properties were recorded as proxies of ecosystem functioning at the end of the experiment. Water samples for the determination of phytoplankton biomass were filtered (150 ml) onto Whatman GF/F filters and extracted for 24 hours in 90% acetone, at 5°C in the dark (Parsons *et al.* 1984). Chlorophyll *a* and phaeopigment concentrations were calculated using equations of Holm-Hansen *et al.* (1965), after measuring fluorescence before and after acidification (HCl 1M) in a 10-AU fluorometer (Turner Designs, Sunnyvale, USA). Periphyton dry mass was assessed from a 1cm X 1cm sample from each Hester-dendy plate (24 hours at 60°C). Bacterial abundance was measured using standard flow cytometric analysis. Samples for bacteria abundance determination were fixed with glutaraldehyde 0.1% final concentration and stored at -80°C until flow cytometry analysis following Belzile *et al.* (2008). Total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) were measured using copper-cadmium standard reduction method for autoanalyzer after alkaline persulfate digestion (Grasshoff 1983).

Marine ecosystem

The marine experiment took place in the facilities of the Marine Research institute (ISMER) in Rimouski, Canada. Assemblages were performed on October 18th 2010 and the experiment run for 6 weeks. Mesocosms were reproduced in 21 L plastic containers. Each mesocosm was randomly distributed on shelves and seawater was circulated through the mesocosms at a flow rate of 14 +/- 3 L h⁻¹. Lighting was held under a constant 12h/12h light/dark cycle. Mesocosms were filled one week prior to the start of the experiment to allow for periphyton to settle.

The species pool consisted of 9 representative species of the Lower St. Lawrence Estuary (Canada) sublittoral zone (Fig. 1b): *Cancer irroratus* (rock crab), *Strongylocentrotus droebachiensis* (green sea urchin), *Mytilus edulis* (blue mussel), *Nucella lapillus* (dogwhelk), *Littorina littorea* (common periwinkle), *Gammarus* spp (side swimmer), *Testudinalia testudinalis* (limpet), *Semibalanus balanoides* (barnacle) and *Littorina* spp. (*Littorina saxatilis* and *obtusata* – northern rough and yellow littorine). The densities used were within the natural range observed at a small spatial scale in the study area (Griffin *et al.* 2009). Nine independent assemblage sequences of 1, 3 and 6 functional groups removed, in addition to 0 and 9 group treatment were replicated three times, for a total of 87 mesocosms (see Figure S1).

Three ecosystem properties were recorded as proxies of ecosystem functioning at the end of the experiment. Periphyton biomass was measured as mentioned above for freshwater system. Macroalgae biomass consumption was measured by weighting the residual biomass from the 100 g. of the brown algae *Fucus. d. edendatus*, placed in each of the mesocosm at the beginning of the experiment. Encrusted algae biomass was measured by using the image processing program ImagineJ (National Institute of Health, USA) to calculate the cover of *Raftsia verrucosa* present on a single rock placed in each mesocosm at the beginning of the experiment.

Statistical analyses

Effects of functional group richness and linear model for partitioning ecosystem functioning

The effect of functional group richness on ecosystem functioning was first analyzed using ANOVAs with functional groups composition nested within functional group richness.

We expected an inconsistent BEF relationship because of the complexity of the community structures and consequently used a set of linear models to partition the variance among these different diversity properties: functional group identity, linear functional

group richness (additive richness effect), nonlinear functional group richness (effect of functional groups interactions) and composition. We considered a modified nested linear model developed by Bell *et al.* (2009) to partition the variance in the different ecosystem functions. The model is as follows (see Bell *et al.* 2009 for further details):

$$\text{Eq. 1 } y = \beta_0 + \beta_{\text{LR}}x_{\text{LR}} + \beta_{\text{NLR}}x_{\text{NLR}} + \left(\sum_i^S \beta_i x_i \right) + \beta_{\text{M}}x_{\text{M}} + e$$

where y is the response variable, β_0 is the intercept (average value of the ecosystem function when richness is 0), $\beta_{\text{LR}}x_{\text{LR}}$ (with the corresponding sum of squares SS_{LR} ; degree of freedom $\text{DF} = 1$; and error term $e = \text{SS}_{\text{M}}$) is the effect of linear functional group richness (additive effect of richness, owing to perfect complementarity) and $\beta_{\text{NLR}}x_{\text{NLR}}$ (SS_{NLR} ; $\text{DF} = \text{functional group richness levels} - 2$; $e = \text{SS}_{\text{M}}$) is the nonlinear effect of functional group richness (presumed to result from interactions among functional groups). The effect of functional group identity ($\sum_i^S \beta_i x_i$ with associated SS_i ; $\text{DF} = \text{number of functional group} - 1$; $e = \text{SS}_{\text{M}}$) accounts for the contribution of each functional group, independently of the effect of functional group richness *per se*. The effect of each functional group composition is $\beta_{\text{M}}x_{\text{M}}$ (SS_{M} ; $\text{DF} = \text{number of unique composition} - \text{number of functional group} - 1$; $e = \text{residuals}$).

The original model by Bell *et al.* (2009) included a term, $\beta_{\text{Q}}x_{\text{Q}}$, for the effect of the different partitioning of the species pool (SS_{Q} ; $\text{DF} = \text{number of partitioning} - \text{number of functional group}$; $e = \text{residuals}$). Our specific design did not enable us to directly account for this variation. The term $\beta_{\text{Q}}x_{\text{Q}}$ was originally included into the degree of freedom calculation for SS_{M} and the residuals and has SS_{M} as error term. The removal of $\beta_{\text{Q}}x_{\text{Q}}$ from the model thus led to an increase of both degrees of freedom for $\beta_{\text{M}}x_{\text{M}}$ and residuals terms and to an increase of SS_{M} value. The global effect is an overestimation of all F-values (higher type 1 error). Since reported F-values for all terms were either highly significant ($p\text{-value} < 0.002$) or not significant, this increase in type 1 error did not impair our capacity to interpret results, but still advises to some cautions.

Functional groups contribution and ecosystem multifunctionality

We hypothesised that functional groups would not have the same quantitative effect on each ecosystem function. One major advantage of the linear model we used (Eq.1) is that it provides functional groups-specific coefficients (β_i) describing the contribution of each functional group to an ecosystem function relative to the average contribution of all functional groups. We thus obtained a matrix of β_i coefficients X ecosystem functions by performing the linear model for all functions. We subsequently performed a principal component analysis (PCA) on this matrix to assess the relative position of the different functional groups in the multi-functional space.

All statistical analyses were carried out using R software (2.11.1 version –The R Foundation for Statistical Computing) and package “ade4” for PCA.

RESULTS

Effects of functional group richness on ecosystem functions

The effect of functional group richness on ecosystem functions varied across ecosystems and functions (Fig. 2). For the marine ecosystem, consumed macroalgae biomass increased significantly with group richness ($F_{2,54}=11.6$, $P<0.001$; Fig. 2a), while periphyton biomass decreased significantly ($F_{2,54}=35.4$, $P<0.001$; Fig. 2b). Both functions saturated with increasing functional group richness (Fig. 2a,b). It is noteworthy that functional group composition also played a significant role for macroalgae ($F_{24,54}=2.3$, $P<0.01$; Table 1) and periphyton ($F_{24,54}=5.0$, $P<0.001$; Table 1) biomass. For the freshwater ecosystem, chlorophyll *a* concentration varied significantly with functional group richness ($F_{2,60}=5.8$, $P<0.01$; Fig. 2c) but this variation was not monotonic. The chlorophyll *a* concentration was higher at 0 and 10 functional group treatments ($F_{1,4}=14.2$, $P<0.05$) and there was a depression at 8 groups (Fig. 2 and $P<0.05$), giving the relation a “V” shape. The effect of functional group composition was also significant for chlorophyll *a* ($F_{2,60}=2.5$, $P<0.01$; Table 1). Other freshwater and marine functions that were measured did not show any statistically significant relationships with functional group richness (Table 1).

Partitioning effects of functional group richness

The overall performance of the ANOVAs was low and inconsistent since a great proportion of the freshwater functions and one marine function did not respond significantly to the functional group richness effect. We therefore partitioned the variance of the different ecosystem functions among functional group identity and linear and non-linear group richness, which significantly improved the models (Table 2). The functional group identity effect was systematically the most important factor for ecosystem functioning, over all functions and ecosystems (see Table 2). For the marine ecosystem, macroalgae and periphyton biomass were also largely affected by linear group richness ($F_{1,17}=22.45$, $P<0.001$ and $F_{1,17}=45.69$, $P<0.001$ respectively). Chlorophyll *a* concentration

in the freshwater system was also affected significantly by nonlinear diversity effect (explaining the “V” shape reported at Fig. 2, $F_{1,19}=10.01$, $P<0.01$).

Functional groups position in the multifunctional space

Because functional group identity effects are the main drivers of the freshwater ecosystem and amongst the most important for the marine ecosystem, we analyzed their relative position in the multidimensional space using PCA. Functional group effects varied greatly across functions (Fig. 3 and Table 3). A group of three grazers (*i.e.*, small zooplankton, large zooplankton and *Planorbidae*) showed a positive impact on periphyton biomass and a negative impact on chlorophyll *a* concentration in the freshwater system (Fig. 3a). These grazers were also in complete opposition (*i.e.* strong negative impact) to bacterial abundance (Fig. 3a). On the contrary, three functional groups of carnivores/omnivore (*i.e.* *Coenagrionidae*, *Dystiscidae* and *Hyaletellidae*) had a positive impact on bacterial abundance, chlorophyll *a* concentration and a strong negative impact on periphyton biomass (Fig. 3a). The functional groups corresponding to the two largest organisms (*i.e.*, *Cyprinidae* and *Lymnaeidae*, Fig 1), respectively a grazer and apex predator, showed an important impact on the overall system (Fig. 3a). These two functional groups shared a positive impact on chlorophyll *a* and a negative impact on TN (Table 3). The *Corixidae* functional group, which is an intraguild predator and carnivore, showed a positive impact on TN, but was in complete opposition with chlorophyll *a* concentration (Fig. 3a).

In the marine ecosystem, two suspension-feeder groups (*i.e.*, *S.balanoides* and *M.edulis*, Fig. 1) and one grazer group (*i.e.*, *L.littorea*, Fig. 1) shared a common negative effect on macroalgae consumption and positive effect on Encrusted algae biomass (Table 3 and Fig. 3b). The *Gammarus spp.* group, which is omnivore, and *Littorina spp.*, a grazer group (Fig. 1), shared a common positive effect on macroalgae consumption and negative effect on encrusted algae biomass (Table 3 and Fig.3b). *N. lapillus*, a predator (Fig. 1), showed a negative impact on periphyton and negative one on Encrusted algae (Fig. 3b). As in the freshwater ecosystem, the functional groups corresponding to the largest organisms

(i.e., *C.irroratus* and *S.droebachiensis*, Fig 1), respectively predator and grazer, showed an important impact on the overall system (Fig. 3b). These two functional groups, however, shared only a negative impact on periphyton biomass (Table 3). The effect of identity on ecosystem functioning, in marine ecosystem, was not linked to trophic rank as in the freshwater ecosystem (Table 3 and Fig. 3a,b).

DISCUSSION

Our approach highlighted that the classical BEF approach (*i.e.* using only functional group richness *per se* effect) does not apply well to all food webs and functions. We found that the relationship was monotonic for two functions (*i.e.*, macroalgae consumption and periphyton biomass) in the marine system, but in the freshwater system, it was unimodal for chlorophyll *a* and other functions were not significantly related to the number of removed groups. According to our hypothesis, the BEF relationship is known to be context-dependent, showing great variation depending on the environments and functions being studied (Wojdak 2005). This variation would be mainly attributed to species identity, where one or several species have a dominant influence on ecosystem functioning (Griffin *et al.* 2010) and to species interactions that are difficult to predict (Yodzis 2000).

The effect of species identity is often confounded with the effect of species richness. As synthesized by Ieno *et al.* (2006), a significant effect of diversity can be due to richness *per se*, species identity, and a combination of both effects. Not controlling for different components of species richness could lead to a misinterpretation of the effect of extinctions by masking the importance of species identity. In our experiments, although explained variation was high for the few significant ecosystem functions ($R^2_{chl a} = 0.57$; $R^2_{Macroalga} = 0.59$; $R^2_{Periphyton} = 0.78$ and Fig.2), the partitioning of the diversity effect in marine and freshwater systems clearly improved our mechanistic understanding of extinctions effects and how functioning was modulated by functional group identity for all ecosystem functions (see Table 2).

Functional group richness *per se* played a substantial role in explaining the effects of functional group removal on ecosystem functions in the marine system. This result is opposite of what was found in the freshwater ecosystem where functional group identity seemed to be the sole important factor (Table 2). We hypothesize that this could be caused by differences in food web structure. The freshwater ecosystem contained more intraguild predation, cannibalism, and was also closed, all characteristics which are expected to cause less predictive and non-linear responses to change in richness (Polis & Strong 1996;

Thébault & Loreau 2006). These results are also in accordance with Berlow *et al.*'s (2009) hypothesis that in food webs having complex structures, trophic interactions may balance each other and lead to a dominance of identity effect. In the freshwater ecosystem, the functional group identity effect was very strong relative to linear functional group richness effect (*e.g.* $F_{\text{chla}}(\text{Identity/Richness})=47.4/1.2$ and Table 2). The results in freshwater ecosystem also showed a lot of opposite, antagonistic identity effects (+,-) between each functional groups on ecosystem functions (Table 3 and Figure S2). These results are in accordance with what we would expect in a system where complementarity (*i.e.* linear functional group richness in our model) is very low compared to identity effect. It explained why there was no observed BEF relationship in freshwater system since the increasing in functional group richness just leads to an averaging of all the + and – effects (see Figure S2). In the marine ecosystem, however, the functional group richness effect relative to the linear functional group identity effect was much stronger (*e.g.* $F_{\text{periphyton}}(\text{Identity/Richness})=62.5/45.7$ and Table 2). It suggests that there was greater complementarity between groups and that most functional groups are contributing additively in the same direction on ecosystem functions (all + or all – and see Table 3 and Figure S2). Thus, it explained the clear BEF relationship observed.

Little attention has been devoted to study the effects of food web richness in a multifunctional perspective. Hector and Bagchi (2007) observed a positive saturating relationship between the number of functions considered and species richness. The number of species needed to maintain ecosystem multifunctionality would be much higher than the expected number when looking at only a single function at a particular point in time and space (Hector & Bagchi 2007; Gamfeldt *et al.* 2008; Isbell *et al.* 2011). These results imply that when considering the global functioning of an ecosystem, redundancy among species should be much lower, making ecosystems more susceptible to species losses than previously envisaged (Gamfeldt *et al.* 2008). These studies, however, have all been carried in grasslands at a single trophic level and our results suggest that we have to be careful about extending these results to multiple trophic level communities. In the marine system, the complementarity between functional groups in their identity effect is high (see last paragraph) for each single ecosystem function and thus, simply increasing functional group

richness should maximize the overall functioning. On the other hand, in the freshwater system, there is a lot of variation and antagonistic effects between functional group on each single ecosystem function. In that case it would not be expected that increasing functional group richness leads to an increase in overall functioning but rather it would be attempted that specific functional group assemblages will lead to a maximization of multifunctioning. These results clearly highlight that maximizing ecosystem functioning in a food web perspective is highly dependent upon the interaction between functional group richness and the form of the distribution of the contribution of each functional group on ecosystem functions.

Our experimental results also showed that some functional groups have similar effects on ecosystem functioning, particularly in the freshwater system. For instance, the two groups of zooplankton and the genus *Planorbidae* affected periphyton biomass and chlorophyll *a* concentration, whereas the two largest functional groups, *Cyprinidae* and *Lymnaeidae*, shared a positive effect on chlorophyll *a* concentration but a negative one on TN (see Fig. 3a). It seems that functional groups that shared common traits could also share common functions (Petchey *et al.* 2004; Solan *et al.* 2004; Berlow *et al.* 2009). For instance, body size could be a major driver of ecosystem functioning, as it captures many aspects of the ecology of a species and appears to be a useful surrogate measure of the niche (Williams *et al.* 2010). Solan *et al.* (2004) tested the level of covariance between functional traits such as stress sensitivity, body size and rarity, and extinction risks of benthic organisms. They found that if sediment bioturbation decreased with the number of species extinctions, the magnitude of the change varied with the trait that was under study. In the marine system, we found functional groups that shared similar effects on ecosystem functions. However, we are not able to conclude about shared traits driving functioning, except for the two larger groups which were distantly located from every other group on the PCA (as in freshwater system). This discrepancy between the two systems may be again explained by the difference in the way each functional group contributed to ecosystem functions. In the freshwater ecosystem, trophic rank seems to be the main trait that links functional groups who shared common effects on functioning. In marine ecosystem,

however, since most of functional groups shared complementary effect on functioning (+or -), it is not expected that particular assemblages of functional groups will share common effects but rather that all functional groups will contributed more evenly to ecosystem functions and thus be closer to each other in the multifunctional space (Figure 3).

Results of the functional groups ordination in the multifunctional space showed that it is not always functional richness *per se* that is a good predictor of ecosystem functions but rather the presence or absence of particular traits or groups (in accordance with Mouillot et al. 2011). We emphasize that if complementarity and the selection effect are sufficient to understand biodiversity effect on ecosystem functions in competitive system, in more complex food webs where antagonist trophic interactions are strong, it seems that sampling effect may be the most important mechanism involved. We expect that in food webs where the identity effect is very important relative to complementarity, increasing richness will cause ecosystem functioning to average as each individual group contribution may cancel each other out. In which case, we would not expect any BEF relationship to emerge but only the variance around functioning to decrease with increasing richness.

CONCLUSIONS

These two experiments showed that understanding the effects of extinctions in complex ecosystems is possible despite the absence of consistent BEF relationships. A great proportion of the observed variation in ecosystem functioning can be explained by identity effect, in both freshwater and marine systems. Our results also suggested that in food webs with strong antagonistic identity effects, maximizing one function may imply very specific assemblages. This study was also a first attempt to understand effects of multiple-extinctions on ecosystem multifunctionality within a food web perspective. We found that functional groups that shared common traits also shared common effects on ecosystem functions for one ecosystem. The results suggested, however, being careful about generalization from one food web to another, since the way of maximizing overall ecosystem functioning may be different depending more on the structure of the identity effects than on richness *per se*.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Michèle Rousseau, Aline Carrier and Renaud McKinnon for field assistance, Kaven Dionne for advices, the benthic ecology lab at ISMER and Ryan Stanley. We also thank Jonathan Coudé, Alain Caron and Pascal Rioux for important logistical and technical help. A special thanks to Beatrix Beisner and Sarah M. Gray for fruitful comments and revisions. This project was supported financially by the National Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and the Canada Research Chair Program.

References

- Ball B.A., Hunter M.D., Kominoski J.S., Swan C.M. & Bradford M.A. (2008). Consequences of non-random species loss for decomposition dynamics: Experimental evidence for additive and non-additive effects. *Journal of Ecology*, 96, 303-313.
- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N., He J.S., Nakashizuka T., Raffaelli D. & Schmid B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9, 1146-1156.
- Bascompte J. (2009). Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 429-436.
- Bell T., Lilley A.K., Hector A., Schmid B., King L. & Newman J.A. (2009). A Linear Model Method for Biodiversity-Ecosystem Functioning Experiments. *American Naturalist*, 174, 836-849.
- Belzile C., Brugel S., Nozais C., Gratton Y. & Demers S., (2008). Variations of the abundance and nucleic acid content of heterotrophic bacteria in Beaufort Shelf waters during winter and spring. *Journal of Marine Systems*, 74, 946–956.
- Berlow E.L., Dunne J.A., Martinez N.D., Stark P.B., Williams R.J. & Brose U. (2009). Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 187-191.
- Byrnes J., Stachowicz J.J., Hultgren K.M., Randall Hughes A., Olyarnik S.V. & Thornber C.S. (2006). Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour. *Ecology Letters*, 9, 61-71.
- Cardinale B.J., Matulich K.L., Hooper D.U., Byrnes J.E., Duffy E., Gamfeldt L., Balvanera P., O'Connor M.I. & Gonzalez A. (2011). The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, 98, 572-592.

- Cardinale B.J., Srivastava D.S., Duffy J.E., Wright J.P., Downing A.L., Sankaran M. & Jouseau C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989-992.
- Chapin III F.S., Matson P.A. and Mooney H.A., 2002. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer-Verlag, New York.
- DeMott W.R. (1998). Utilization of a cyanobacterium and a phosphorus-deficient green alga as complementary resources by daphnids. *Ecology*, 79, 2463-2481.
- 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. *Ecology Letters*, 10, 522-538.
- Duffy J.E., Richardson J.P. & Canuel E.A. (2003). Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecology Letters*, 6, 637-645.
- Duffy J.E., Richardson J.P. & France K.E. (2005). Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecology Letters*, 8, 301-309.
- Gamfeldt L., Hillebrand H. & Jonsson P.R. (2008). Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology*, 89, 1223-1231.
- Grasshoff, K., Ehrhardt, M., Kremling, K. (1983). Methods of seawater analysis. Verlag Chemie Weinheim, New York.
- Griffin J.N., M  ndez V., Johnson A.F., Jenkins S.R. & Foggo A. (2009). Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos*, 118, 37-44.
- Griffin J.N., No  l L.M.L.J., Crowe T.P., Burrows M.T., Hawkins S.J., Thompson R.C. & Jenkins S.R. (2010). Consumer effects on ecosystem functioning in rock pools: Roles of species richness and composition. *Marine Ecology Progress Series*, 420, 45-56.

- Hairston N G, Smith F E & Slobodkin L B (1960). Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94:421-5.
- Hector A. & Bagchi R. (2007). Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448, 188-190.
- Holm-Hansen O., Lorenzen C.J., Holmes R.W. & Strickland J.D.H. (1965). Fluorometric Determination of Chlorophyll. *Journal du Conseil*, 30, 3-15.
- Hooper D.U. & Vitousek P.M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277, 1302-1305.
- Huston M.A. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449-460.
- Ieno E.N., Solan M., Batty P. & Pierce G.J. (2006). How biodiversity affects ecosystem functioning: Roles of infaunal species richness, identity and density in the marine benthos. *Marine Ecology Progress Series*, 311, 263-271.
- Isbell F., Calcagno V., Hector A., Connolly J., Harpole W.S., Reich P.B., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Tilman D., van Ruijven J., Weigelt A., Wilsey B.J., Zavaleta E.S. & Loreau M. (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*.
- Loreau M. & Hector A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72-76.
- Loreau M. (2010). Linking biodiversity and ecosystems: Towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 49-60.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. & Wardle D.A. (2001). Ecology:

- Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804-808.
- Matthews B. & Mazumder A. (2007). Distinguishing trophic variation from seasonal and size-based isotopic ($\delta^{15}\text{N}$) variation of zooplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64, 74-83.
- McGrady-Steed J., Harris P.M. & Morin P.J. (1997). Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, 390, 162-165.
- Merritt, R.W. and Cummins, K.W., 1996. An Introduction to the Aquatic Insects of North America, Third Edition. Kendal/Hunt Publishing Company, Dubuque, IA.
- Mouillot D., Villéger S., Scherer-Lorenzen M. & Mason N.W.H. (2011). Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE*, 6.
- Normand C., Nozais C., Caron A. & Deena Pillay (Submitted). Littoral benthic macroinvertebrates as indicators of human impacts on integrity of 20 lakes in eastern Québec: a comparative catchment approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- O'Connor N.E. & Crowe T.P. (2005). Biodiversity loss and ecosystem functioning: Distinguishing between number and identity of species. *Ecology*, 86, 1783-1796.
- Parsons T.R., Maita Y.L., (1984) A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Toronto.
- Petchey O.L., Downing A.L., Mittelbach G.G., Persson L., Steiner C.F., Warren P.H. & Woodward G. (2004). Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *Oikos*, 104, 467-478.
- Polis G.A. & Strong D.R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, 147, 813-846.

- Root R.B. (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats : the fauna of collards (*Brassica oleraceae*) *Ecological Monograph*. 43 : 95-124.
- Schmid, B.; Balvanera, P.; Cardinale, B.J.; Godbold, J.; Pfisterer, A.B.; Raffaelli, D.; Solan, M.; Srivastava, D.S. "Consequences of species loss for ecosystem functioning: meta-analyses of data from biodiversity experiments." In: S. Naeem, D.E. Bunker, A. Hector, M. Loreau, C. Perrings (Eds.), *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*. Oxford University Press, Oxford, pp. 14-29, 2009.
- Schmitz O.J. (2008). Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. *Science*, 319, 952-954.
- Schmitz, O.J. (2010). *Resolving Ecosystem Complexity*. Monographs in Population Biology Series: Princeton University Press.
- Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L., Engelhardt K.A.M., Ruesink J.L. & Srivastava D.S. (2004). Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science*, 306, 1177-1180.
- Srivastava D.S. & Vellend M. (2005). Biodiversity-ecosystem function research: Is it relevant to conservation? In: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, pp. 267-294.
- Symstad A.J., Tilman D., Willson J. & Knops J.M.H. (1998). Species loss and ecosystem functioning: Effects of species identity and community composition. *Oikos*, 81, 389-397.
- Thébault E. & Loreau M. (2006). The relationship between biodiversity and ecosystem functioning in food webs. *Ecological Research*, 21, 17-25.

- Williams R.J., Anandanadesan A. & Purves D. (2010). The probabilistic niche model reveals the niche structure and role of body size in a complex food web. *PLoS ONE*, 5.
- Wojdak J.M. (2005). Relative strength of top-down, bottom-up, and consumer species richness effects on pond ecosystems. *Ecological Monographs*, 75, 489-504.
- Yodzis P. (2000). Diffuse effects in food webs. *Ecology*, 81, 261-266.

Table Legends

Table 1

Summary table of the effect of functional group richness on the different ecosystem functions studied. Statistical significance is indicated as follow: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

Table 2

Linear models partitioning the variance between linear group richness, nonlinear group richness, identity effects and composition effects. Statistical significance is indicated as follow: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

Table 3

Functional group contribution to ecosystem functions. A positive coefficient indicates that a species is contributing more to the given function than the average species, while a negative coefficient indicates it is contributing less than average. Although global identity effect is significant for each functions (see table 2), bold values indicate significant coefficients inside each linear model at $P < 0.05$ level.

Table 1

Marine ecosystem						
		Macroalgae	Periphyton	Encrusted algae		
Factor	DF	F	F	F		
Group richness	2	11.590***	35.438***	1.034		
Composition	24	2.2863**	5.001***	2.131*		
Residuals	54					
Freshwater ecosystem						
		TP	Chl <i>a</i>	Bacteria	Periphyton	TN
Factor	DF	F	F	F	F	F
Group richness	2	0.873	5.830**	0.232	0.245	0.331
Composition	27	0.602	2.659**	1.119	1.622	0.912
Residuals	60					

Table 2

Marine ecosystem						
		Macroalgae	Periphyton	Encrusted algae		
Factor	DF	F	F	F		
Richness-linear	1	22.454***	45.697***	0.049		
Richness—nonlinear	1	0.669	1.271	1.170		
Groups-identity	8	37.747***	62.539***	13.128***		
Composition	17	0.816	1.229	1.383		
Residuals	44					
Freshwater ecosystem						
		TP	Chl <i>a</i>	Bacteria	Periphyton	TN
Factor	DF	F	F	F	F	F
Richness-linear	1	0.972	1.231	0.047	0.233	0.806
Richness—nonlinear	1	2.177	10.016**	0.588	0.272	0.037
Groups-identity	9	10.354***	47.444***	22.405***	26.199***	12.380***
Composition	19	0.969	0.846	0.596	0.791	0.641
Residuals	49					

Table 3

Freshwater ecosystem	Chl <i>a</i>		Periphyton		Bacteria		TN		TP	
	Coef.	S.E.	Coef.	S.E.	Coef.	S.E.	Coef	S.E.	Coef	S.E.
Small zoo	-0.47	0.16	0.27	0.14	-0.03	0.05	-0.05	0.07	-0.13	0.12
Large zoo	-0.68	0.15	0.36	0.13	-0.07	0.05	0.01	0.07	0.00	0.11
<i>Dystiscidae</i>	0.36	0.15	-0.34	0.14	0.05	0.05	0.02	0.07	-0.01	0.11
<i>Hyaellidae</i>	0.20	0.16	-0.06	0.14	0.10	0.05	0.01	0.07	0.07	0.12
<i>Corixidae</i>	-0.26	0.14	0.26	0.13	-0.04	0.05	0.10	0.06	0.09	0.11
<i>Gerridae</i>	-0.11	0.16	-0.16	0.14	0.06	0.05	0.15	0.07	-0.08	0.12
<i>Coenagrionidae</i>	0.23	0.16	-0.38	0.14	0.05	0.05	-0.03	0.07	0.01	0.12
<i>Planorbidae</i>	-0.23	0.15	0.06	0.13	-0.11	0.05	0.00	0.06	0.01	0.11
<i>Lymnaeidae</i>	0.26	0.15	-0.05	0.13	0.03	0.05	-0.10	0.06	0.08	0.11
<i>Cyprinidae</i>	0.70	0.14	0.05	0.13	-0.04	0.05	-0.12	0.06	-0.04	0.11

Marine ecosystem	Macroalgae		Periphyton		Encrusted algae	
	Coef.	S.E.	Coef.	S.E.	Coef.	S.E.
<i>C. irroratus</i>	-0.04	0.05	-0.69	0.10	0.06	0.04
<i>S. droebachiensis</i>	0.25	0.05	-0.02	0.10	-0.00	0.03
<i>M. edulis</i>	-0.06	0.05	0.11	0.10	0.08	0.04
<i>N. lapillus</i>	0.00	0.05	0.19	0.10	-0.06	0.04
<i>L. littorea</i>	-0.08	0.05	0.07	0.11	0.03	0.04
<i>T. testudinalis</i>	-0.01	0.05	0.30	0.10	-0.01	0.04
<i>Gammarus spp.</i>	0.01	0.05	-0.01	0.10	-0.07	0.04
<i>S. balanoides</i>	-0.09	0.05	-0.05	0.11	0.01	0.04
<i>Littorina spp.</i>	0.01	0.05	0.10	0.11	-0.05	0.04

Figure Legends

Figure 1. Simplified schematic representation of the a) freshwater and b) marine food webs studied.

Figure 2. Response of a) freshwater and b) marine ecosystem functions to functional group richness. Boxplots indicated interquartile variance amongst richness treatments with black bold line indicated the median. Only significant functions are shown.

Figure 3. Relationships between functional group individual contribution and ecosystem multifunctionality for a) freshwater and b) marine ecosystem (first and second axes of the principal component analysis – PC1 and PC2 respectively). Groups are shown in dark and ecosystem functions in darkgray.

Figure 1

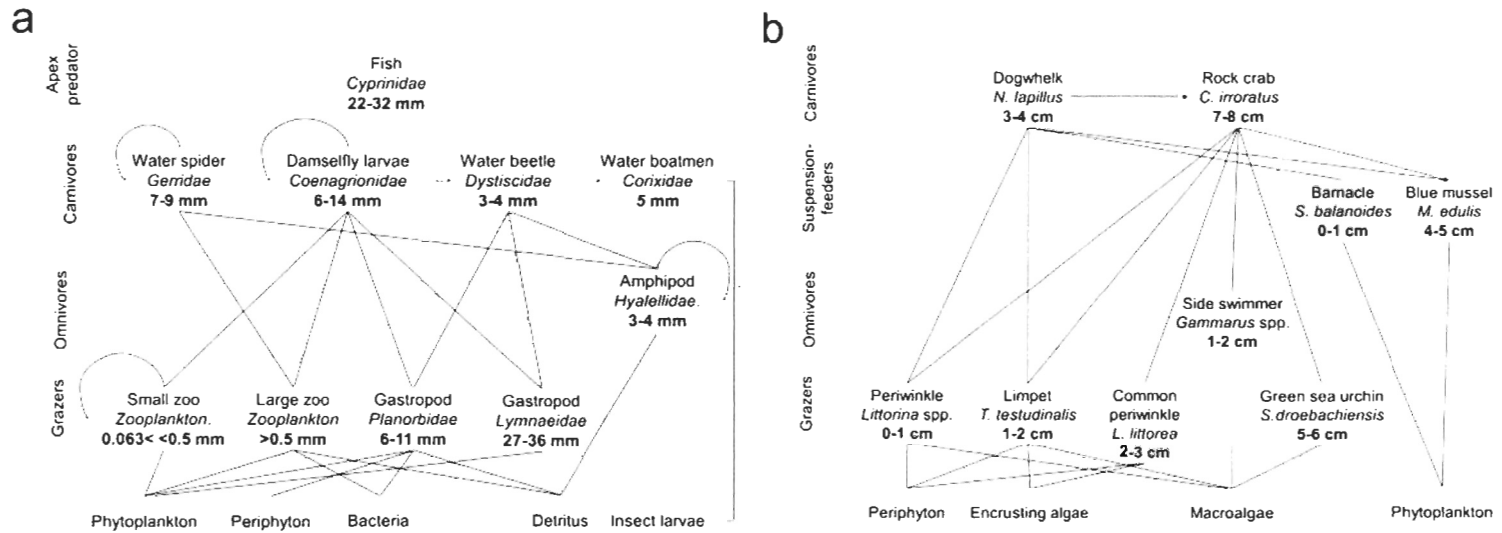


Figure 2

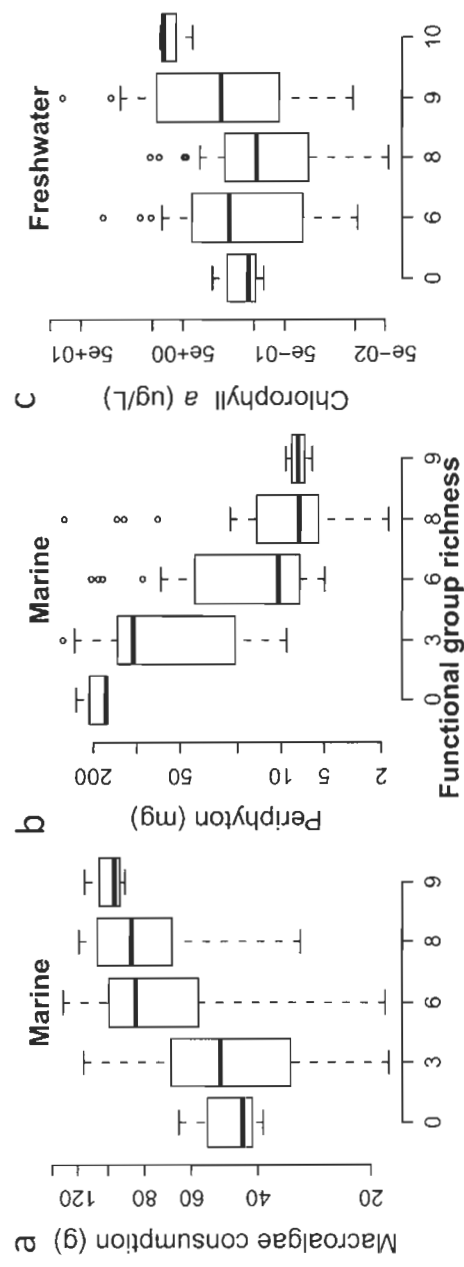
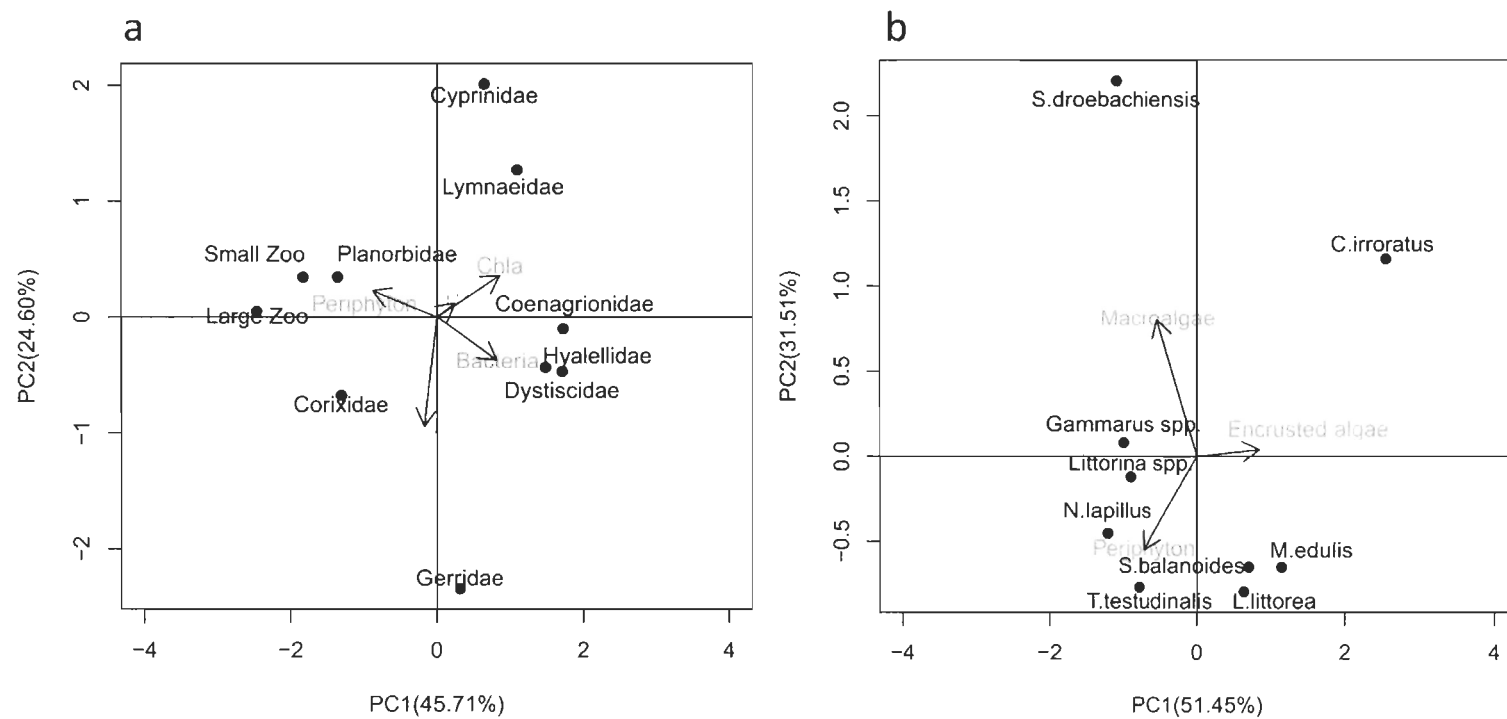


Figure 3



2.3 SUPPLEMENTARY INFORMATION FOR EXPLAINING THE IMPACTS OF MULTIPLE EXTINCTIONS ON THE FUNCTIONING OF COMPLEX FOOD WEBS

SUPPLEMENTARY INFORMATION 1. Schematic representation of the experimental design for the two studies (in freshwater and marine ecosystem).

Starting from a pool of 10 functional groups, we generated 10 random assemblage sequences

A1	...	A10	
X2-3-4-5-6-7-8-9-10 M1		1-2-3-4-5-6-7-8-9-10 M28	r=1
X2-3-4-5-6-7-8-X10 M2		1-2-3-X-5-6-7-8-9-10 M29	r=2
X2-3-4-5-X7-8-X-10 M3		1-X3-X-X6-7-8-9-10 M30	r=4

M = Composition

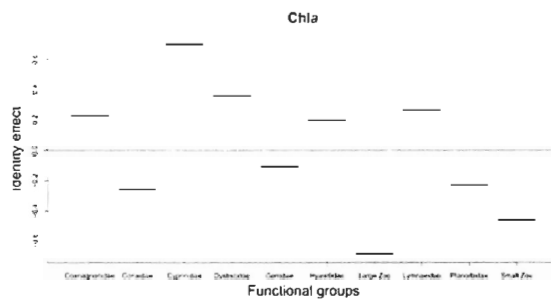
A = Assemblage sequence

r= Removal treatment

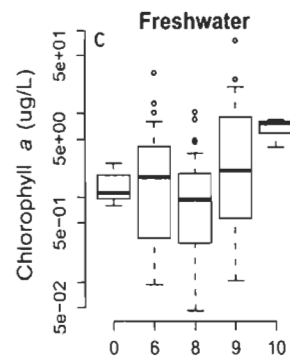
SUPPLEMENTARY INFORMATION 2. Schematic representation of how trophic interactions between functional groups can modulate BEF relationship.

Freshwater system

- A lot of variation around the mean identity effect, meaning a lot of antagonistic effects between groups on ecosystem function.

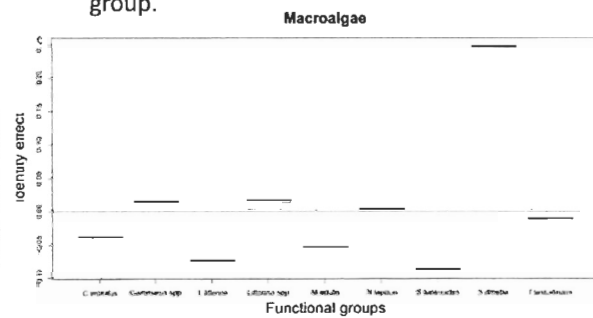


No linear group richness effect

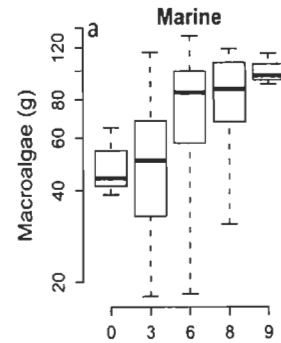


Marine system

- Few variation around the mean identity effect. Groups effect is going almost all in the same direction (complementarity) except for one group.



Positive linear richness effect



CHAPITRE 3

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les deux expériences réalisées au cours de cette étude montrent que des prédictions sur l'impact des extinctions sur le fonctionnement des écosystèmes complexes sont possibles malgré l'absence d'une relation BEF. Une bonne proportion de l'effet des extinctions multiples sur les fonctions des écosystèmes peut être expliquée par la contribution spécifique (identité) de chaque groupe fonctionnel. Nos résultats montrent que dans les réseaux trophiques où les interactions antagonistes sont fortes, maximiser une fonction de l'écosystème peut parfois impliquer de favoriser un assemblage particulier d'espèces plutôt que la richesse en tant que telle. Cette étude était aussi un premier effort pour comprendre les effets des extinctions multiples sur la multifonctionnalité d'un écosystème dans une perspective de réseaux trophique. Nous avons trouvé que le nombre de groupes fonctionnels nécessaire au maintien des multiples fonctions de l'écosystème diffère selon la manière dont la contribution de chaque espèce au fonctionnement est distribuée. Comme attendu, nous avons trouvé, pour le système aquatique d'eau douce, que certains groupes fonctionnels partageant des traits en commun (rang trophique, taille) partagent aussi des effets communs sur le fonctionnement de l'écosystème. Ce résultat confirme l'importance de mieux identifier les traits qui déterminent l'effet du retrait des espèces sur le fonctionnement des écosystèmes.

Globalement, la contribution majeure de cette étude est de montrer expérimentalement que les effets des extinctions multiples, sur le fonctionnement des écosystèmes, semblent être contexte dépendant en fonction de l'identité des espèces impliquées et surtout de la manière dont cette contribution spécifique est distribuée entre les espèces (beaucoup de contributions antagonistes ou pas). Malgré tout, en utilisant les méthodes appropriées et en intégrant l'effet d'identité dans les analyses, il est

expérimentalement possible de comprendre ces effets sans connaissances préalables des interactions complexes dans le système.

Approche critique face à l'étude

La présente étude, à cause de sa durée dans le temps versus le cycle de vie des organismes manipulés, n'offrait pas de possibilité de compensation dynamique après le retrait d'un groupe fonctionnel. Il s'agit d'une limitation majeure puisque la compensation, c'est-à-dire la capacité de certaines espèces à compenser la perte d'une autre, est un phénomène de plus en plus documenté dans la littérature. Les résultats de cette étude correspondent donc à une image instantanée du fonctionnement de l'écosystème face aux retraits de groupes fonctionnels et non pas à une réponse à l'équilibre. Des études futures sur les extinctions devront tenter d'intégrer ce paramètre important de la dynamique des réseaux trophiques.

L'utilisation des mésocosmes (écosystèmes artificiels), en écologie, a fait l'objet de critiques sévères, mais constructives au cours des dernières années (Carpenter 1996 ; Drake *et al.* 1996). Généralement, les mésocosmes artificiels sont des systèmes fermés et largement simplifiés. Les écosystèmes naturels sont la plupart du temps des systèmes ouverts et très complexes. En ce sens, extrapoler, par exemple, un phénomène à grande échelle tel que l'eutrophisation des lacs à partir d'études expérimentales en mésocosme peut biaiser notre compréhension de certains mécanismes fondamentaux (Carpenter 1996 mais voir aussi Spivak *et al.* 2010). Il n'en demeure pas moins que les mésocosmes artificiels constituent un outil réductionniste important en écologie à cause de leur répliquabilité et de la possibilité de manipuler l'ensemble des composantes du système tout en obtenant des résultats compréhensibles (Bulling *et al.* 2006). En étant conscient des limites de l'approche par mésocosme, il devient possible d'intégrer cette approche à l'intérieur d'un schéma holistique qui intègre l'ensemble des outils théoriques, expérimentaux et empiriques dont l'écologie dispose pour améliorer sa compréhension des systèmes naturels (Drake *et al.* 1996 ; pour une revue complète, voir Bulling *et al.* 2006).

L'utilisation des mésocosmes peut être perçue comme une forme de réductionnisme nécessaire à la mise en place éventuelle des différentes pièces du casse-tête menant à la compréhension éventuelle de l'ensemble. Cependant, en écologie, l'ensemble est rarement égal à la somme des différentes composantes. Cela est causé par la présence de nombreuses interactions non linéaires entre les différentes composantes fonctionnelles (*e.g.* espèces) de l'écosystème. La clé de voute réside en notre capacité à connaître non seulement chaque composante, mais aussi le résultat de leur interaction. En ce sens, le réductionnisme demeure un outil conceptuel puissant si on arrive à identifier le niveau adéquat pour l'identification des mécanismes de base qui structurent les différentes composantes fonctionnelles du système et leur interaction. Il devient alors possible d'identifier des mécanismes généraux qui peuvent s'appliquer à toutes les échelles spatiales et à tous les écosystèmes (Schmitz 2010).

Contributions

L'étude des liens entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes a permis une réunification de plusieurs champs de recherche de l'écologie telle que l'écologie des communautés, généralement cantonnée à l'étude des patrons de diversité, et l'écologie des écosystèmes intéressée par les flux d'énergie entre les différents compartiments de l'écosystème (Loreau 2010). Plusieurs voient déjà poindre au sein de cette discipline l'émergence d'une théorie unificatrice de l'écologie (Loreau 2010). Par la compréhension des mécanismes écologiques de base qui relient la diversité aux écosystèmes, l'écologie pourra éventuellement mettre à l'épreuve plusieurs de ses théories et ainsi se doter d'un cadre conceptuel solide qui sera en mesure de supporter la prochaine génération de recherche. D'un point de vue pratique, dans un contexte de perte effrénée de la biodiversité (Butchart *et al.* 2010), le champ d'études biodiversité-fonctionnement des écosystèmes devra réussir à consolider suffisamment la théorie et l'expérimental pour être en mesure d'offrir des prédictions claires sur l'effet de la perte de biodiversité sur les écosystèmes. Ce type de modèle prédictif devra pouvoir refléter la réalité complexe des écosystèmes, tout en

utilisant des paramètres simples à mesurer sur le terrain, de manière à réellement pouvoir être utilisé par les gestionnaires. En ce domaine, à ce jour, la théorie devance de loin la pratique et il y a toujours un risque à échafauder toujours plus loin la théorie lorsque celle-ci ne repose plus sur une base empirique et expérimentale suffisamment solide.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N., He J.S., Nakashizuka T., Raffaelli D. & Schmid B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9, 1146-1156.
- Berlow E.L., Dunne J.A., Martinez N.D., Stark P.B., Williams R.J. & Brose U. (2009). Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 187-191.
- Brose U. (2010). Improving nature conservancy strategies by ecological network theory. *Basic and Applied Ecology*, 11, 1-5.
- Bulling M.T., White P.C.L., Raffaelli D.G. & Pierce G.J. (2006). Using model systems to address the biodiversity-ecosystem functioning process. *Marine Ecology Progress Series*, 311, 295-309.
- Butchart S.H.M., Walpole M., Collen B., Van Strien A., Scharlemann J.P.W., Almond R.E.A., Baillie J.E.M., Bomhard B., Brown C., Bruno J., Carpenter K.E., Carr G.M., Chanson J., Chenery A.M., Csirke J., Davidson N.C., Dentener F., Foster M., Galli A., Galloway J.N., Genovesi P., Gregory R.D., Hockings M., Kapos V., Lamarque J.F., Leverington F., Loh J., McGeoch M.A., McRae L., Minasyan A., Morcillo M.H., Oldfield T.E.E., Pauly D., Quader S., Revenga C., Sauer J.R., Skolnik B., Spear D., Stanwell-Smith D., Stuart S.N., Symes A., Tierney M., Tyrrell T.D., Vié J.C. & Watson R. (2010). Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164-1168.
- Cardinale B.J. (2011). Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature*, 472, 86-91.
- Carpenter S.R. (1996). Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. *Ecology*, 77, 677-680.
- Chapin iii F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C. & Diaz S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.

- Drake J.A., Huxel G.R. & Hewitt C.L. (1996). Microcosms as models for generating and testing community theory. *Ecology*, 77, 670-677.
- 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. *Ecology Letters*, 10, 522-538.
- Duffy J.E., Richardson J.P. & France K.E. (2005). Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecology Letters*, 8, 301-309.
- Finke D.L. & Denno R.F. (2004). Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, 429, 407-410.
- Finke D.L. & Denno R.F. (2005). Predator diversity and the functioning of ecosystems: The role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters*, 8, 1299-1306.
- Haddad N.M., Crutsinger G.M., Gross K., Haarstad J. & Tilman D. (2011). Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecology Letters*, 14, 42-46.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Höglberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Pereira J.S., Prinz A., Read D.J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.D., Siamantziouras A.S.D., Spehn E.M., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S. & Lawton J.H. (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286, 1123-1127.
- Hooper D.U. & Vitousek P.M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277, 1302-1305.
- Loreau M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3-17.
- Loreau M. (2010). Linking biodiversity and ecosystems: Towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 49-60.
- Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H. & Woodfin R.M. (1995). Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 347, 249-262.

- Polis G.A. & Strong D.R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, 147, 813-846.
- Raffaelli D. (2004). How extinction patterns affect ecosystems. *Science*, 306, 1141-1142.
- Sala O.E., Chapin Iii F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M. & Wall D.H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.
- Schmitz O.J. (2007). Predator diversity and trophic interactions. *Ecology*, 88, 2415-2426.
- Schmitz, O.J. (2010). Resolving Ecosystem Complexity. Monographs in Population Biology Series: Princeton University Press.
- Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L., Engelhardt K.A.M., Ruesink J.L. & Srivastava D.S. (2004). Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science*, 306, 1177-1180.
- Spivak A.C., Vanni M.J. & Mette E.M. (2011). Moving on up: Can results from simple aquatic mesocosm experiments be applied across broad spatial scales? *Freshwater Biology*, 56, 279-291.
- Thébault E. & Loreau M. (2003). Food-web constraints on biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 14949-14954.
- Tilman D. & Downing J.A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363-365.
- Tilman D. (1996). Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77, 350-363.
- Tilman D., Lehman C.L. & Thomson K.T. (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 1857-1861.
- Yodzis P. (2000). Diffuse effects in food webs. *Ecology*, 81, 261-266

