



Prédiction des taux de décomposition des litières végétales par les traits fonctionnels agrégés

Antoine Tardif

► To cite this version:

Antoine Tardif. Prédiction des taux de décomposition des litières végétales par les traits fonctionnels agrégés. Ecosystèmes. Université de Sherbrooke (Québec, Canada); Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand 2; INRA, Site de Crouël, 5 Chemin de Beaulieu, 63039 Clermont-Ferrand, 2013. Français. <NNT : >. <tel-02179034>

HAL Id: tel-02179034

<https://hal.science/tel-02179034v1>

Submitted on 10 Jul 2019

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

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



HAL Authorization

N° D.U. :

UNIVERSITE DE SHERBROOKE

&

UNIVERSITE BLAISE PASCAL – CLERMONT-FERRAND II

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE

***Thèse
(cotutelle)***

présentée par

Antoine TARDIF

pour obtenir le grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITE

Spécialité : **ÉCOLOGIE**

**Prédiction des taux de décomposition des litières végétales
par les traits fonctionnels agrégés**

Soutenue publiquement à Sherbrooke, le 10 décembre 2013, devant le jury composé de :

M. Mark VELLEND, Professeur

M. Stephan HÄTTENSCHWILER, Directeur de Recherche

M. Boris FUMANAL, Maître de Conférences

M. Bill SHIPLEY, Professeur

M. Jean-François SOUSSANA, Directeur de Recherche

Président

Rapporteur

Examineur

Directeur de Thèse

Directeur de Thèse

Laboratoires d'accueil :

Département de Biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, QC, J1K 2R1, Canada
INRA, UR874, Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial, 63100 Clermont-Fd, France

PREDICTION DES TAUX DE DECOMPOSITION
DES LITIERES VEGETALES
PAR LES TRAITS FONCTIONNELS AGREGES

par

Antoine TARDIF

thèse en cotutelle

présentée au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de docteur ès sciences (Ph.D.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

&

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE
UNIVERSITE BLAISE PASCAL – CLERMONT-FERRAND II

10 décembre 2013

Sherbrooke, Québec, Canada

Sommaire

Prédiction des taux de décomposition des litières végétales par les traits fonctionnels agrégés

Comprendre le fonctionnement des écosystèmes est un enjeu crucial, en particulier dans un contexte de changements globaux. Afin de mieux prédire les processus écosystémiques, j'ai testé la précision et les limites des hypothèses du *biomass-ratio* de Grime (HBMR) et de l'annulation idiosyncratique (HAI), cette dernière étant une hypothèse originale de cette thèse. Pour cela, j'ai appliqué le principe du *biomass-ratio* aux traits fonctionnels, en employant la méthode des traits agrégés en communauté, pour estimer la réponse globale des espèces en mélange.

La décomposition des litières plurispécifiques constitue un bon modèle biologique, pour lequel je me suis posé les questions suivantes : (1) est-ce que l'HBMR prédit bien les taux de décomposition en mélanges plurispécifiques ? ; (2) est-ce que le degré de variabilité de ces taux diminue pour des raisons biologiques avec l'augmentation de la richesse spécifique (RS) des mélanges (HAI) ? ; (3) est-ce que la variabilité des taux entre mélanges diminue quand les conditions abiotiques du site deviennent plus limitantes ? ; (4) considérant que les mélanges plus contrastés fonctionnellement sont susceptibles de développer plus d'interactions, est-ce que la déviation à la prédiction augmente avec la dispersion fonctionnelle des mélanges (« *FDis* », Laliberté & Legendre 2010) ?

Cette thèse inclut deux expériences de décomposition en sachets à litières : (1) à Sherbrooke (QC, Canada) avec des microcosmes, impliquant des litières de six espèces d'arbres, décomposant seules et en mélanges et (2) sur trois sites au climat contrasté dans la région de Clermont-Ferrand (France) avec des litières de quatre espèces d'herbacées, décomposant seules et en mélanges.

Les résultats montrent des déviations positives et négatives par rapport aux taux prédits, mais l'HBMR décrit bien la réponse moyenne des litières plurispécifiques. Bien que l'HAI ait été rejetée, les résultats montrent une convergence des taux observés vers les taux prédits quand (1) la RS des mélanges augmente, (2) l'échelle spatiale augmente et (3) le climat est plus limitant pour la décomposition. Enfin, malgré des corrélations entre *FDis* et interactions entre espèces dans les litières, cette relation n'est pas généralisable et l'hypothèse de corrélation positive entre *FDis* et déviation à l'HBMR a été rejetée.

Mots-clés

Acer saccharum, *Betula populifolia*, hypothèse du *biomass-ratio*, gradient climatique, traits agrégés de communautés, *Festuca rubra*, dispersion fonctionnelle, traits fonctionnels, décomposition des litières, *Lolium perenne*, *Pinus banksiana*, *Pinus strobus*, *Populus tremuloides*, *Quercus rubra*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*.

Abstract

Using the biomass-ratio hypothesis to predict mixed-species litter decomposition

Understanding ecosystem functioning is a key goal in ecology, especially in the context of global changes. To better predict ecosystem processes, I tested the accuracy and the limits of Grime's biomass-ratio (BMRH) hypothesis and a novel idiosyncratic annulment (IAH) hypothesis. I applied the biomass-ratio to functional traits, using the community-weighted means (CWM) to estimate the global response of species in mixtures.

I studied the decomposition of litter species mixtures as a biological model and asked the following questions : (1) does the BMRH predict well the decomposition rates of mixed species litters? ; (2) does the degree of variability of these rates decrease with increasing species richness (SR) beyond that expected from purely mathematical causes (IAH)? ; (3) does the variability of rates between mixtures decrease with less favourable abiotic conditions for decomposition? ; (4) as more functionally contrasted mixtures are expected to develop more interactions, does the deviation from prediction increase with increasing functional dispersion in mixtures (« *FDis* », Laliberté & Legendre 2010)?

This study involves two decomposition experiments using litterbags: (1) at Sherbrooke (QC, Canada), in microcosms, involving litters from six tree species, decomposed alone and in mixtures and (2) in three climatically contrasted sites in the region of Clermont-Ferrand (France) with litters from four herbaceous species, decomposed alone and in mixtures.

Despite both positive and negative deviations from expectation occurring at all levels of SR, the BMRH well described the average response of mixed species litters. Although I rejected the IAH, the results showed a convergence to the predicted values based on CWM with (1) increasing the SR in mixtures, (2) increasing the spatial scale of the study and (3) a less favourable climate to decomposition. Finally, although there was a correlation between litter interactions and functional divergence, this relationship was not generalizable and I rejected the hypothesis of a positive correlation between *FDis* and the deviations from BMRH.

Key-words

Acer saccharum, *Betula populifolia*, biomass-ratio hypothesis, climatic gradient, community-aggregated traits, community-weighted means, *Festuca rubra*, functional dispersion, functional traits, litter decomposition, *Lolium perenne*, *Pinus banksiana*, *Pinus strobus*, *Populus tremuloides*, *Quercus rubra*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*.

*à Jean Koenig,
orchidophile et humaniste,
voyageur et amoureux de la nature,
emporté cette année suite à un long combat*

Remerciements

Ma thèse a été à la fois une réalisation personnelle et collective. Je souhaiterais donc remercier un certain nombre de personnes qui ont toutes contribué, de près ou de loin, à son bon déroulement. En premier lieu, je tiens à remercier grandement Bill Shipley, mon directeur de thèse, pour m'avoir accordé sa confiance, pour la qualité de son encadrement, sa pertinence et sa patience, sa grande disponibilité et son incroyable rapidité à corriger un manuscrit. Je dis toujours que je n'aurais pu avoir meilleur directeur de thèse. Merci encore.

Je remercie également Jean-François Soussana, mon co-directeur, pour m'avoir permis de développer cette cotutelle et pour le suivi de mon travail malgré ses nouvelles responsabilités. Nos discussions m'ont toujours énormément apporté ; merci beaucoup !

Je remercie ensuite Mark Vellend, Stéphane Hättenschwiler et Boris Fumanal, d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Je souhaitais aussi exprimer ma reconnaissance envers les personnes qui m'ont encadrées et guidées par leurs remarques, corrections et conseils avisés : Robert Bradley, Sophie Calmé, Robert van Hulst à Sherbrooke ; Juliette M.G. Bloor, Pascal Carrère, Katja Klumpp, Catherine Picon-Cochard à Clermont-Ferrand.

Un grand merci à Catherine Routhier pour la fabrication des microcosmes, à Aurélie, Paul & David pour la préparation des sachets à litière, à Renée Roy pour la maintenance du dispositif et les récoltes pendant mon absence, à Justine Nault et David Shipley, qui ont survécu à leur travail de broyage des 1716 échantillons de litière, à Alexandre Salcedo pour son aide dans ma manip clermontoise et aux relectrices de mon manuscrit : Paméla Lagrange et Morgane Urli. Je tiens aussi à remercier les agents des domaines expérimentaux de Crouël, Theix et Laqueuille. Merci à Benoît Lapointe qui a toujours su résoudre mes problèmes techniques avec efficacité, simplicité et dans une constante bonne humeur. Thanks as well to Bill Parsons, for his valuable knowledges as a scientific, technician and linguist.

Un grand merci à toute l'équipe UREP et son directeur Pascal Carrère pour m'avoir accueilli à nouveau parmi eux. Quand on aime...

Enfin et surtout, ma thèse a été un voyage : un voyage géographique, entre France et Québec (et quelques excursions autour...), un voyage écologique, entre forêts appalachiennes et prairies volcaniques, un voyage culturel et un voyage intellectuel bien sûr. Je retiendrai particulièrement : le

temps des sucres et celui des épiluchettes, les geais bleus et les colibris, le carré rouge, les concerts estivaux, les soirées spa/chalet/vin chaud grâce aux amis Dan, Momo, Jacques & Lise les wazins, les soirées jeux de société, les fds à Québec chez Delphine et Gwen (mes breizh-caribous préférés), le Mont Bellevue chaque jour et en toutes saisons, les immenses forêts et innombrables lacs, un certain bloc rue Lalemant, pour y avoir passé beaucoup de temps dans chacun de ses 5 appts (et sur le toit), et l'incroyable hospitalité de nos cousins québécois. En Auvergne, ma région d'adoption, j'ai aimé : les bons fromages et saucissons, les magnifiques Puys, les rivières pleines de trésors et les coteaux couverts d'orchidées, les merveilleux moments entre amis.

Un grand merci aux collègues dont j'ai partagé le bureau : Maurice Aulen, Rafael Otfinowski, Samuel Royer-Tardif ; Jean-Marie Vallée, commensal syndicaliste, Vincent Maire, Julien Pottier ; Cédric Frenette Dussault, Mélanie Drouin, Pierre-Olivier Jean. Je remercie les amis pour l'aide dans les rushs, le fun au travail et les sorties en tous genres. À Sherbrooke : Mo, Marianne, Raf & Cindy, Greg, Cédric, Sam, Cécile, Alex (M.), Stéphanie, Pam, Alex (D.), Jeroen, Jessy, Malie, Cesc, Uriel, Mark bijou, Mich et Mimik, Paola, Adriana, Martin & Anne et mes exceptionnelles colocs Maud et Audrée. À Clermont : Vinvin & Auré, la p'tite famille RKPE, Rara & Juju, Olive & Sév, Laura et Nico, Laïse, Matilte et Bruno, Fernanda, Séb & Crevette & les ptitous, Tiftif & Cédric, Amélie & Laurent, la confrérie Bêta (Mathilde, Roro, Etienne, Mimi), Tan-tan & Amna, Annick & Gianni, Anne-Isabelle & Alexis, Marine, Lio, etc de l'UREP ; Jean Koenig et Matthieu B. du GDEC.

Il y a des étapes importantes qui mènent à une thèse et à chaque fois, il y a des institutions et des personnes essentielles. J'adresse donc une gratitude spéciale envers Pascal Carrère, Jean Koenig, le Cercle Naturaliste des Etudiants Rennais, M. Laupie (mon premier professeur de SVT, qui m'a fait aimer la bio et la géol et découvrir ce paradis qu'est le Massif Central) et enfin, à l'école publique, laïque, gratuite et accessible à tous.

Merci à ma famille, et en particulier à mes parents qui, malgré l'éloignement, m'ont toujours soutenu. Enfin, un tendre merci à Clarence pour tous les bons moments ensemble, passés et à venir.

Excuses et remerciements à ceux que j'oublie et bonne lecture à tous !

In Duct Tape we trust



Table des matières

Sommaire	v
Abstract.....	vii
Remerciements	xi
Table des matières.....	xiii
Liste des tableaux	xvii
Liste des figures	xix
Chapitre 1 : Introduction générale	1
<i>A - Contexte de l'étude.....</i>	<i>3</i>
<i>B - Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes</i>	<i>4</i>
1 - Définitions et contexte	4
2 - Diversité fonctionnelle	6
3 - Traits fonctionnels.....	7
a - Définition	7
b - Intérêt de l'utilisation des traits fonctionnels	8
4 - Théories sur la relation entre richesse spécifique et fonctionnement des écosystèmes.....	9
<i>C - Cycles biogéochimiques et changements globaux</i>	<i>10</i>
1 - Cycle du carbone dans les écosystèmes	11
2 - Cycle de l'azote dans les écosystèmes	13
3 - La matière organique du sol	15
4 - Changement climatique global.....	16
<i>D - Décomposition des litières végétales.....</i>	<i>17</i>
1 - Un processus écosystémique clé	17
a - Importance quantitative des litières végétales	18
b - Composition et devenir des litières végétales	18
2 - Facteurs affectant la vitesse de décomposition	19
a - Climat.....	20
b - Qualité des litières	22
c - Organismes décomposeurs et propriétés du sol	25
3 - Dynamique de la décomposition	26

<i>E - Prédiction des taux de décomposition.....</i>	<i>28</i>
1 - Loi de décomposition.....	28
2 - Prédiction d'un processus écosystémique par le biomass-ratio de Grime.....	30
3 - Effets non-additifs de la décomposition des litières végétales	33
4 - Mécanismes des interactions	34
5 - Idiosyncrasie et effets de la richesse spécifique	36
<i>F - Objectifs du projet et organisation du manuscrit.....</i>	<i>38</i>
1. Test des hypothèses du biomass-ratio et de l'annulation idiosyncratique	40
2. Prédiction des taux agrégés de décomposition le long d'un gradient climatique	41
3. Test de l'hypothèse du biomass-ratio et dispersion fonctionnelle	42
Chapitre 2 : Test des hypothèses du biomass-ratio et d'idiosyncrasie	43
<i>Avant-propos.....</i>	<i>44</i>
<i>Abstract.....</i>	<i>46</i>
<i>Introduction.....</i>	<i>47</i>
A hypothesis of idiosyncratic annulment	48
Testing the biomass-ratio and idiosyncratic hypothesis using litter decomposition.....	50
<i>Methods.....</i>	<i>51</i>
Design of decomposition experiments.....	51
Statistical analysis.....	52
Obtaining observed monoculture and mixture decomposition rates, and predicted community-weighted mixture decomposition rates	53
Testing the mass-ratio hypothesis	54
Testing the hypothesis of idiosyncratic annulment.....	55
<i>Results.....</i>	<i>56</i>
Testing the biomass-ratio hypothesis.....	56
Testing the idiosyncratic annulment hypothesis.....	58
<i>Discussion</i>	<i>59</i>
<i>Supplementary data in appendix 2.....</i>	<i>62</i>
<i>Aknowledgements.....</i>	<i>62</i>
<i>Literature cited.....</i>	<i>63</i>
Chapitre 3 : Test de l'hypothèse du biomass-ratio et gradient climatique	67
<i>Avant-propos.....</i>	<i>68</i>
<i>Abstract.....</i>	<i>70</i>
<i>Introduction.....</i>	<i>71</i>
<i>Methods.....</i>	<i>74</i>

Study sites.....	74
Construction of litter bags	75
Experimental design	75
Statistical analysis	76
Modelling the dynamics of litter decomposition.....	76
Obtaining observed decomposition rates, and those predicted by the biomass-ratio hypothesis	77
Testing the mass-ratio hypothesis	78
Testing the hypothesis of idiosyncratic annulment	78
<i>Results</i>	80
A quadratic function for modelling the dynamics of litter decomposition.....	80
Empirical patterns of mass loss	80
The biomass-ratio hypothesis	81
The « idiosyncratic annulment » hypothesis	84
The climate effect	85
<i>Discussion</i>	86
<i>Supplementary data in appendix 3</i>	91
<i>Acknowledgements</i>	91
<i>Literature cited</i>	91
Chapitre 4 : Relations entre dispersion fonctionnelle et interactions interspécifiques.....	95
<i>Avant-propos</i>	96
<i>Abstract</i>	98
<i>Introduction</i>	99
<i>Methods</i>	102
Design of decomposition experiments	102
Trait measurements	103
Statistical analysis	104
Obtaining observed and predicted specific decomposition rates (k-values).....	104
Calculating functional dispersion (FDis) of mixtures	105
Testing the biological hypothesis	106
<i>Results</i>	106
Functional dispersion of tree litter and the prediction error of litter decomposition rates in controlled conditions given the mass-ratio hypothesis.....	106
Functional dispersion of herb litter and the prediction error of litter decomposition rates under natural conditions given the biomass-ratio hypothesis.....	110
<i>Discussion</i>	111
<i>Literature cited</i>	116

Chapitre 5 : Conclusion générale.....	119
Bibliographie.....	129
Annexes / Appendix.....	149
<i>Annexe 1 / Appendix 1 – Microcosmes</i>	<i>151</i>
<i>Annexe 2 / Appendix 2 – Complementary statistics</i>	<i>152</i>
<i>Annexe 3 / Appendix 3 – Climatic data of the three sites.....</i>	<i>162</i>

Liste des tableaux

<i>Tableau 1. Résumé des déviations des taux de décomposition observés par Gartner & Cardon (2004).....</i>	<i>34</i>
<i>Tableau 2. Decomposition rates of single species litters.....</i>	<i>56</i>
<i>Tableau 3. Functional trait values of leaf litter in tree species monocultures</i>	<i>110</i>
<i>Tableau 4. Correlation between prediction error and functional dispersion in herb species mixtures</i>	<i>110</i>
<i>Tableau 5. Functional trait values of herb species monocultures</i>	<i>111</i>

Liste des figures

Figure 1. Diagramme de Whittaker (1975)	5
Figure 2. Cadre conceptuel de Lavorel & Garnier (2002) sur les traits.....	8
Figure 3. Relations hypothétiques entre processus écosystémique et nombre d'espèces	10
Figure 4. Cycle global simplifié du carbone	11
Figure 5. Schéma du cycle de l'azote	14
Figure 6. Schéma simplifié du cycle de la matière organique.....	15
Figure 7. Principaux facteurs contrôlant la décomposition.....	20
Figure 8. Principaux groupes d'organismes impliqués dans la décomposition.....	26
Figure 9. Masse restante de litière foliaire en fonction du temps de décomposition	27
Figure 10. Estimation des constantes k des taux de décomposition du carbone	29
Figure 11. Pourcentages de masses de litière décomposée d'après Pérez-Harguindeguy et al. (2008)	38
Figure 12. Schéma conceptuel de la thèse.....	40
Figure 13. Decomposition rates and deviations against the number of species.....	58
Figure 14. Observed remaining mass of leaf litter against time	81
Figure 15. Estimated slope coefficients from the mixed-model regression testing the biomass-ratio.....	82
Figure 16. Observed vs. predicted decomposition rates of multi-species litter mixtures	83
Figure 17. SD of observed decomposition rates against the number of species and at each site.....	85
Figure 18. Observed mean and SD of decomposition rate against the time for each site.....	86
Figure 19. Absolute and actual deviation of observed decomposition rates against their FDisp	107
Figure 20. Observed vs. predicted decomposition rates of tree species litter	108
Figure 21. Actual deviation to prediction of multi-species mixtures of tree litter against their FDis.....	109
Figure 22. Microcosmes utilisés pour l'expérience de décomposition en conditions contrôlées	151
Figure 23. Daily mean temperature and daily cumulated precipitation against time for each site	162
Figure 24. Diagrammes ombrothermiques des trois sites.....	163

Chapitre 1 : Introduction générale

« You step onto the road, and if you don't keep your feet,
there's no knowing where you might be swept off to. »

— J.R.R. Tolkien, *The Lord of the Rings*

A - Contexte de l'étude

Sur les 100 Gt de biomasse végétale terrestre produite annuellement, environ 90% échappe à l'herbivorie et forme la matière organique morte, qui subit les processus de décomposition et séquestration (Gessner *et al.* 2010). La vitesse de décomposition de la matière végétale morte des forêts et prairies est un processus clé pour comprendre et prévoir la capacité de séquestration du carbone dans le sol et, plus globalement, les cycles du carbone et des minéraux nutritifs. Ces cycles sont à la base de la productivité primaire et affectent directement la concentration du CO₂ atmosphérique et donc le réchauffement climatique.

Dans tous les écosystèmes, une partie importante de la matière organique morte est issue de la masse foliaire. La décomposition de la litière de feuilles a fait l'objet de nombreuses études ces dernières décennies et il existe déjà des méthodes permettant de prédire la vitesse de ce processus. Mais elles concernent surtout des cas de litières monospécifiques, en fonction des propriétés chimiques des feuilles et de l'environnement. Il est encore difficile de prédire avec des variables facilement mesurables les taux de décomposition de litières plurispécifiques. En effet, même si nous connaissons relativement bien les traits fonctionnels des feuilles et des attributs environnementaux qui affectent la vitesse de décomposition, nous ne savons pas encore comment les combiner pour faire de la prédiction à grande échelle. En particulier, la complexité des interactions non linéaires (effets synergiques et antagonistes) entre les espèces végétales rend souvent les prédictions imprécises en mélanges d'espèces. De plus, ces interactions sont susceptibles d'être affectées par plusieurs grands facteurs tels que la qualité des litières, le climat et les communautés microbiennes.

L'existence de ces interactions nous confronte donc à plusieurs sources d'erreurs dans la prédiction des taux de décomposition des mélanges. Ce travail se concentre en particulier sur les suivantes : (1) la richesse spécifique (le nombre d'interactions potentielles augmente quand le nombre d'espèces présentes en communauté augmente), (2) le climat (effet de conditions abiotiques limitantes sur les interactions) et (3) la dispersion fonctionnelle (effet du contraste fonctionnel des litières en mélanges sur les interactions).

B - Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

Quand on cherche à prédire un processus écosystémique, la diversité biologique est un élément essentiel à prendre en compte car elle constitue la source des interactions et de la complexité des écosystèmes.

1 - Définitions et contexte

Au cours de la Convention sur la diversité biologique du sommet de Rio de Janeiro en 1992, la biodiversité (contraction de diversité biologique) a été définie comme : « la variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes ».

Durant ces vingt dernières années, il s'est développé un intérêt croissant pour la compréhension du lien entre diversité biologique et fonctionnement des écosystèmes (*e.g.*, Tilman *et al.* 1997, Hector *et al.* 1999, Naeem *et al.* 1999, Loreau *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005, Balvanera *et al.* 2006, Rixen *et al.* 2008). Il a ainsi été montré que la diversité biologique d'un écosystème permettait d'assurer les performances de ses fonctions écosystémiques (Naeem *et al.* 1994), notamment suite à une perturbation (résistance et résilience meilleures). Or, les recherches dans ce domaine ont abouti à deux constats (*e.g.*,

Millenium Ecosystem Assessment 2000, Sala *et al.* 2000) : (i) une perte de diversité biologique est observée à l'échelle globale ; (ii) la réduction de la diversité et les changements consécutifs de la composition spécifique vont altérer les flux de matière et d'énergie qui soutiennent les services importants fournis par les écosystèmes à l'humanité. A l'origine, le débat sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes utilisait la richesse spécifique (*i.e.*, le nombre d'espèces par unité de surface) comme mesure de biodiversité (*e.g.*, Naeem *et al.* 1994). Mais il est apparu que les méthodes de classement de la végétation basées uniquement sur leur niveau de richesse taxonomique étaient limitées pour répondre à des questions écologiques, à l'échelle des écosystèmes, des paysages ou des biomes (Woodward & Diament 1991, Keddy 1992, Körner 1993). La biodiversité rassemble aujourd'hui de nombreux concepts tels que la diversité génétique (variabilité des gènes au sein d'une même espèce ou d'une population), la diversité des écosystèmes (diversité des écosystèmes et biomes présents sur Terre, des interactions des populations naturelles et de leurs environnements physiques) (Figure 1) ou encore la diversité fonctionnelle, pouvant être exprimée en valeurs de traits fonctionnels au sein d'une communauté végétale.

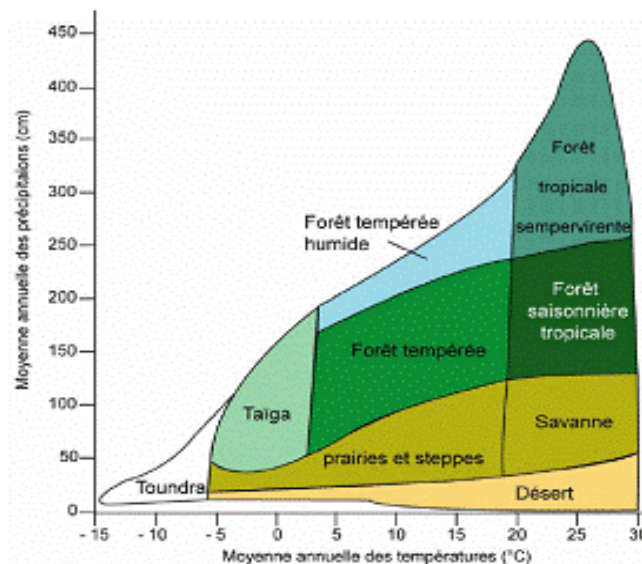


Figure 1. Le diagramme de Whittaker (1975) exprime bien la diversité des principaux biomes terrestres en fonction de la moyenne annuelle des précipitations (cm) et de la moyenne annuelle des températures (°C).

2 - Diversité fonctionnelle

Il a été suggéré que les fonctions de l'écosystème ne dépendent pas tant du nombre d'espèces, que des caractéristiques fonctionnelles des espèces présentes (*e.g.*, Hooper & Vitousek 1998) : leur capacité de réponse aux variations environnementales et leur effet sur les processus écosystémiques. Ainsi, les écosystèmes disposant de la plus grande diversité fonctionnelle sont plus performants (Tilman *et al.* 1997), c'est-à-dire qu'ils disposent d'une plus grande productivité, résistance et résilience face aux perturbations (Nystrom & Folke 2001). Par ailleurs, la notion de diversité fonctionnelle provient également de la nécessité de simplifier le vivant, pour mieux appréhender sa complexité (Lavorel *et al.* 1997).

La première classification fonctionnelle utilisée par les écologues fut celle du botaniste danois Christen Raunkiær (1934), déterminant des groupes végétaux selon la position des organes persistants durant l'hiver (bourgeons souterrains, aériens, au niveau du sol, *etc.*). D'autres classifications suivront, basées sur l'idée que des espèces partageant les mêmes caractéristiques ou traits (forme, physiologie, *etc.*) auront des réponses ou des effets similaires (groupes fonctionnels). Les différences entre individus d'un même groupe sont considérées comme moins importantes que les différences entre groupes (Lavorel *et al.* 1997). Ces classifications peuvent être discrètes (avec des groupes d'espèces) ou également utiliser des traits quantitatifs et continus comme des valeurs de hauteur pour définir des axes de diversification fonctionnelle (Diaz & Cabido 2001, Wright *et al.* 2004). Dans toutes ces classifications, les traits occupent une place importante car ils permettent d'identifier les associations particulières entre les caractéristiques d'espèces, leur présence et leur abondance dans des environnements donnés.

3 - Traits fonctionnels

a - Définition

Un trait fonctionnel peut-être défini comme un attribut morphologique (*e.g.*, hauteur, extension latérale), physiologique (*e.g.*, capacité d'acquisition du carbone ou de l'azote), biochimique (*e.g.*, teneur en nutriments des tissus) ou phénologique (*e.g.*, période de croissance, de reproduction) à l'échelle d'un individu sans référence à l'environnement ou aucun autre niveau d'organisation (Violle *et al.* 2007).

Quand ces traits sont mesurables, ils deviennent des indicateurs de réponse des espèces aux variations du milieu (traits de réponse) et/ou d'un effet (trait d'effet) sur le fonctionnement de l'écosystème (Lavorel & Garnier 2002). Les traits sont donc associés à une fonction pour l'individu et pour l'écosystème.

Une autre classification concerne la terminologie, parfois subjective, de « trait facile/difficile à mesurer » (*soft/hard* traits : Hodgson *et al.* 1999, Weiher *et al.* 1999). Les traits *soft* sont utilisés comme substituts pour approcher certaines fonctions souvent difficiles à mesurer directement. Par exemple, la mesure de la surface foliaire spécifique (surface de feuille par unité de matière sèche) peut être un des substituts de la teneur en lignines. L'expression « marqueurs fonctionnels » (Garnier *et al.* 2004) est parfois préférée pour qualifier ces traits.

Récemment, une étude de Wright *et al.* (2004) a montré que certains traits de feuilles sont corrélés entre eux de façon prévisible. Ces traits forment un « spectre global d'économie foliaire » (*worldwide leaf economic spectrum*) qui décrit le compromis entre l'acquisition rapide et la conservation efficace des ressources. L'acquisition rapide des ressources est mesurée par la capacité photosynthétique des feuilles, positivement corrélée à la surface foliaire spécifique, à la teneur en azote et en phosphore (Field & Mooney 1986, Reich *et al.* 1997, Reich *et al.* 1999, Meziane & Shipley 2001). La conservation efficace des ressources est liée à une longue durée de vie des feuilles, un trait qui contribue fortement à

la rétention des nutriments dans les plantes (Chabot & Hicks 1982, Kikuzawa & Ackerly 1999).

b - Intérêt de l'utilisation des traits fonctionnels

L'approche fonctionnelle est cruciale dans l'étude de la biodiversité car elle prend en compte les composantes et propriétés fonctionnelles des organismes et des écosystèmes (Grime 2001, Westoby *et al.* 2002). Les traits permettent également d'intégrer les connaissances acquises sur la réponse des communautés végétales et des écosystèmes aux changements environnementaux – qu'ils soient naturels ou anthropiques (Figure 2).

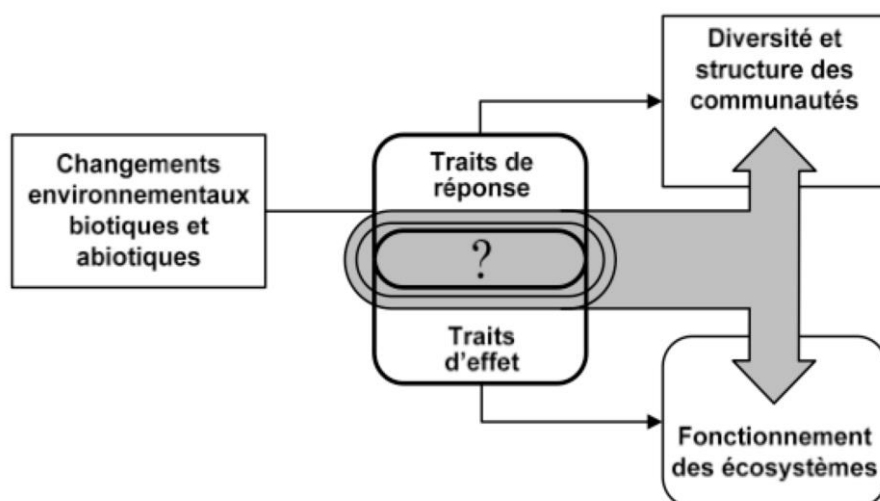


Figure 2. Cadre conceptuel proposé par Lavorel & Garnier (2002) des effets des changements environnementaux sur les communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes, via les traits.

Ensuite, par la fonction biologique, on s'affranchit des contingences climatiques, géographiques, *etc.* Contrairement à l'approche taxonomique, l'approche fonctionnelle est généralisable aux autres entités biogéographiques. Elle permet de comparer des études réalisées dans différentes régions du globe. Les fondations écophysiologiques et écologiques des traits fonctionnels en font donc des outils applicables dans des conditions contrastées (notamment entre régions ne partageant pas la même flore) et où une approche basée sur les espèces serait inopérante (Quétier 2006).

Enfin, d'un point de vue pratique, l'approche par les traits ne nécessite pas une connaissance taxonomique poussée et n'est pas assujettie aux modifications de classements phylogénétiques.

4 - Théories sur la relation entre richesse spécifique et fonctionnement des écosystèmes

De nombreuses études ont été réalisées sur la relation entre richesse spécifique et fonctionnement des écosystèmes. Quatre grandes hypothèses (Figure 3) ont été émises, que je présenterai brièvement :

- l'hypothèse de diversité-stabilité (MacArthur 1955) : elle prédit que la productivité et la stabilité des communautés écologiques augmentent avec leur nombre d'espèces.
- l'hypothèse « rivet » (Ehrlich & Ehrlich 1981) : la fonction des écosystèmes augmente avec la richesse spécifique, mais dans la mesure où il y a une certaine redondance, la disparition de quelques espèces peut ne pas affecter la performance de l'écosystème, jusqu'à un seuil (zone hachurée de la figure 3).
- l'hypothèse des espèces redondantes (Walker 1992, Lawton & Brown 1993) : à la différence de l'hypothèse « rivet », certaines espèces peuvent compenser l'extinction d'autres espèces de l'écosystème (par exemple des espèces appartenant au même groupe fonctionnel). Jusqu'à un certain seuil, la perte d'espèces ne semble pas affecter le fonctionnement de l'écosystème ;
- l'hypothèse idiosyncratique : la fonction de l'écosystème change quand la diversité change, mais cela se fait dans une direction et une magnitude imprévisibles parce que le rôle de chaque espèce est trop complexe et variable (Lawton 1994);

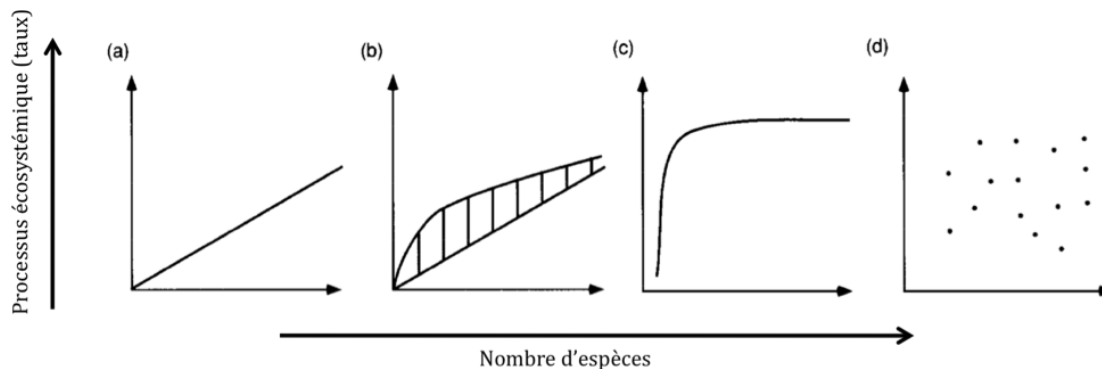


Figure 3. Relations hypothétiques entre processus écosystémique et nombre d'espèces : (a) hypothèse de diversité-stabilité, (b) hypothèse « rivet », (c) hypothèse des espèces redondantes et (d) hypothèse idiosyncratique (d'après Lawton 1994 et Johnson et al. 1996).

Ces théories sont importantes pour la compréhension et le maintien du fonctionnement des écosystèmes et en particulier dans l'influence de la diversité sur les taux de décomposition des litières.

C - Cycles biogéochimiques et changements globaux

L'importance de la décomposition des matières organiques tient au fait qu'elle joue un rôle majeur parmi l'ensemble des processus biogéochimiques. Il est donc important de rappeler brièvement les principaux compartiments et flux de carbone et d'azote dans les écosystèmes.

La Terre pouvant être considérée comme un système clos pour la matière, l'ensemble des éléments qui la constitue ne font qu'y être recyclés sous différentes formes dans les systèmes atmosphère, lithosphère, hydrosphère et biosphère, sur des périodes qui varient de quelques jours à des millions d'années.

De nombreux éléments sont présents en petites quantités voire à l'état de traces. Mais certains, comme le carbone, l'azote, l'oxygène, l'hydrogène, le phosphore et le soufre sont des composants majeurs pour la vie. Les cycles biogéochimiques consistent en une grande

variété de flux, de compartiments et de formes de stockages de ces éléments importants, sous des formes plus ou moins accessibles aux organismes vivants.

Les cycles du carbone et de l'azote, en particulier, sont complexes à étudier car les processus de production et de décomposition de la matière organique, dans lesquels ils sont impliqués, se produisent simultanément et continuellement (Personeni 2004).

1 - Cycle du carbone dans les écosystèmes

Par son abondance et ses propriétés de combinaisons, le carbone est au cœur de la plupart des réactions biogéochimiques, ce qui en fait l'élément prédominant de la vie sur Terre (Figure 4).

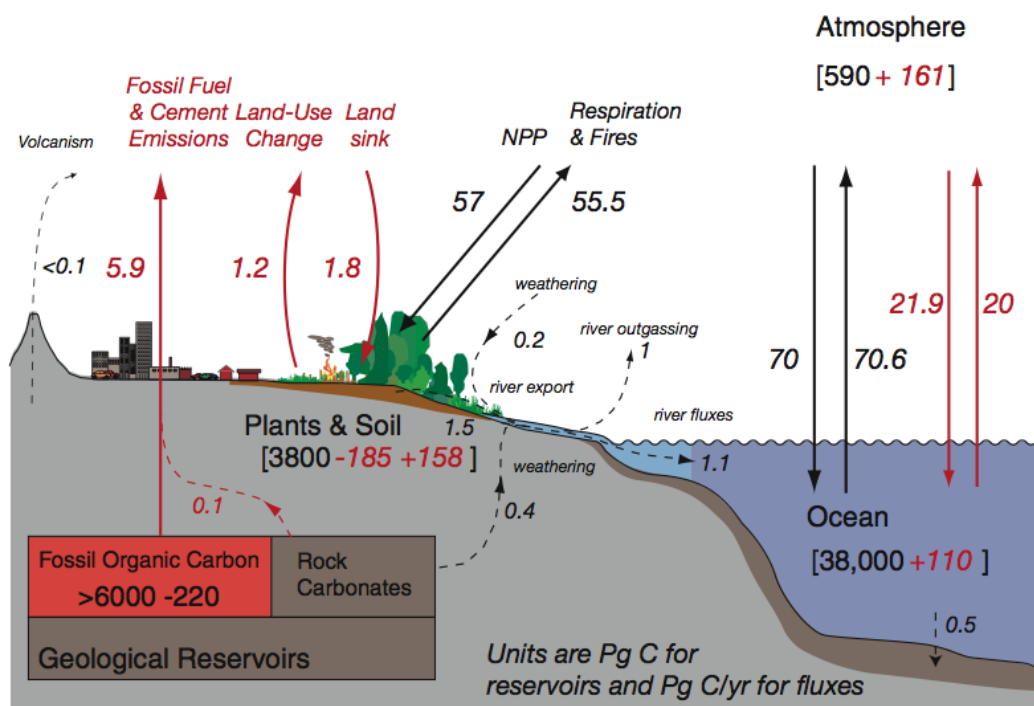


Figure 4. Cycle global simplifié du carbone. Les valeurs des réservoirs sont exprimées en milliards de tonnes de carbone et celles des flux sont en milliards de tonnes de carbone par an. Les éléments rouges représentent les perturbations anthropiques (tiré de NOAA/Pacific Marine Environmental Laboratory, Sabine et al. 2004).

Dans les écosystèmes terrestres, le carbone du CO₂ est fixé sous forme organique en grande partie par la photosynthèse des végétaux, et plus minoritairement par celle de certaines algues, lichens et bactéries. Les premiers produits de la photosynthèse sont les hydrates de carbone (C_nH_{2n}O_n) par la réaction générale :



Une partie du carbone assimilé par la plante retourne dans l'atmosphère par la respiration. La production primaire nette représente la fixation photosynthétique de la plante, une fois la respiration. Dans les écosystèmes forestiers et prairiaux, la plupart du carbone de la production primaire nette se retrouve dans la litière (Paul & Clark 1996). Une autre partie du carbone est injectée directement dans le sol par les racines, sous forme de petites molécules, de sucres, d'acides organiques exsudés ou excrétés, de mucilages et de cellules mortes. Ce processus est appelé « rhizodéposition » et est difficile à quantifier, mais il pourrait représenter 5 à 20% de la production primaire nette (Girard *et al.* 2005).

Dans les composés végétaux, le carbone se retrouve principalement sous forme de polymères : celluloses, hémicellulose, lignines, protéines, mais aussi des molécules plus simples : lipides, acides organiques, sucres, *etc.*

À leur mort, les tissus végétaux sont progressivement dégradés et consommés essentiellement par les micro-organismes décomposeurs hétérotrophes du sol, en majorité bactéries et champignons. Les premiers stades de décomposition sont donc des dépolymérisations successives, grâce à des enzymes spécifiques émises dans le milieu par les bactéries et les hyphes des champignons, afin d'absorber les monomères, sucres, acides aminés, *etc.* Ces composés sont donc présents dans le sol en très petite quantité. La plupart du carbone dégradé (environ 60%) est minéralisée en CO₂ par la respiration. En conditions très réductrices, cependant, une partie du carbone biodégradé peut aussi être relargué dans l'atmosphère sous forme de méthane. Au cours du processus de biodégradation, les réactions enzymatiques et abiotiques génèrent de petites quantités de composés organiques qui vont s'agglomérer en macromolécules, les « composés humiques ». Ceux-ci étant lentement dégradables, ils constituent la fraction dominante des matières organiques des sols (Girard *et al.* 2005).

Le stock de carbone organique du sol résulte donc d'une balance établie entre les entrées, via la production végétale et les apports exogènes éventuels, et les sorties par minéralisation. Il existe aussi des pertes par érosion ou par lixiviation, mais dans la plupart des cas, elles sont négligeables face à la minéralisation.

2 - Cycle de l'azote dans les écosystèmes

L'azote affecte grandement la performance des végétaux. C'est un élément abondant sous forme de gaz dans l'atmosphère (le diazote N_2 représente environ 78% de l'air en volume, 75% en masse) mais il est inutilisable sous cette forme par les eucaryotes. L'azote est assimilable par les plantes essentiellement sous forme d'ion ammonium (NH_4^+) ou nitrate (NO_3^-). À partir du diazote, il faut donc une fixation biologique, réalisée principalement par les bactéries libres ou symbiotiques (avec les légumineuses), pour que l'azote d'origine atmosphérique puisse être utilisé par les plantes. Cette étape est donc très importante dans le cycle (Figure 5).

Dans la plante, l'azote est incorporé dans des composés organiques (acides aminés, acides nucléiques, *etc.*). Puis, il retourne dans le sol sous forme d'ion ammonium lors de la décomposition microbienne des litières. L'azote peut alors être adsorbé dans les argiles minérales du sol, lessivé dans la solution de sol, converti en nitrate par les bactéries nitrifiantes ou réabsorbé par les racines ou la faune microbienne.

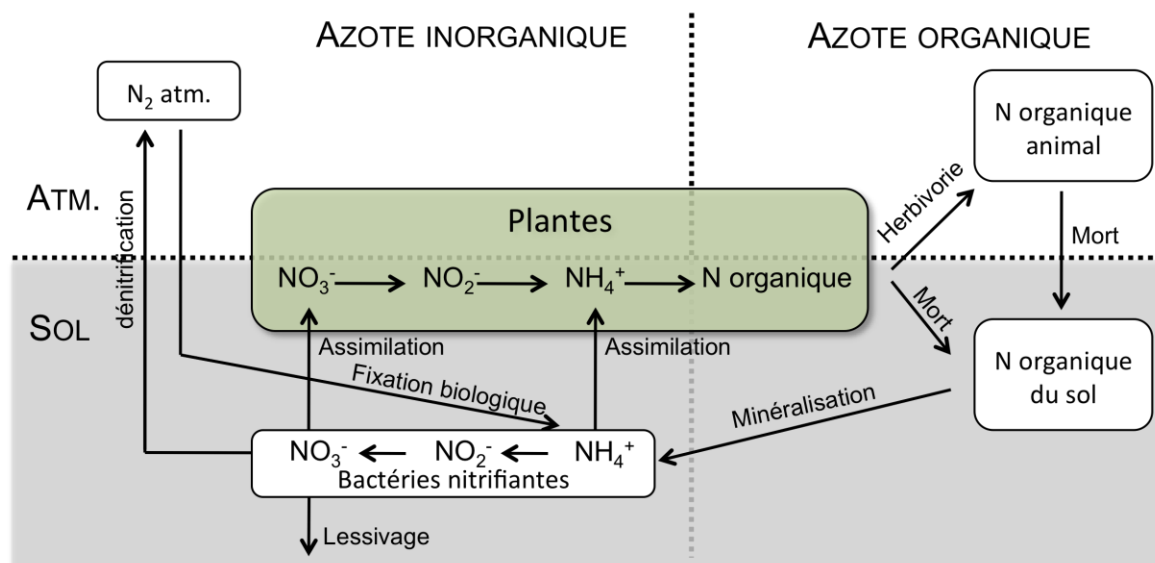


Figure 5. Schéma du cycle de l'azote déterminant sa disponibilité pour les plantes, sous ses différentes formes, de l'atmosphère (« atm. ») au sol (redessiné d'après Fitter, dans Crawley 1997).

Le sol ne comporte pas d'importantes réserves d'azote minéral car, d'une part, les principales formes ioniques (NH_4^+ et NO_3^-) sont solubles dans la solution de sol et, d'autre part, elles sont rapidement converties sous forme organique par les plantes et les micro-organismes. L'azote dans le sol est donc essentiellement sous forme organique et la libération d'ions inorganiques se fait par le processus de minéralisation. Celui-ci dépend de l'activité des décomposeurs, c'est-à-dire des caractéristiques du sol, telles que la température, le pH, l'humidité, la teneur en oxygène, etc.

Enfin, il existe un couplage entre les cycles du carbone et de l'azote. En effet, la nutrition minérale des végétaux et la fixation symbiotique sont liées à la photosynthèse par la demande nutritionnelle des plantes. Ensuite, lors de la décomposition des produits végétaux, les micro-organismes peuvent avoir besoin de plus d'azote pour former leurs propres cellules que le matériel végétal n'en contient. Ils prélèvent alors l'azote inorganique du milieu. Si celui-ci est en quantité insuffisante, la décomposition est ralentie. Cependant, à la différence du carbone qui subit un brassage important dans la partie atmosphérique de son cycle, les nutriments sont absorbés par les plantes et retournent dans le sol au niveau de leur zone racinaire. Plus de 90% de l'azote et du phosphore absorbés par les plantes de la plupart des écosystèmes viennent du recyclage des nutriments,

précédemment issus des végétaux et retournés dans le sol (Chapin *et al.* 2002). Le recyclage des nutriments dans les écosystèmes implique donc des échanges localisés entre plantes, sol et micro-organismes du sol.

3 - La matière organique du sol

Les matières organiques des sols (MOS) sont à la fois un puits de carbone et une source d'énergie et de nutriments pour les organismes hétérotrophes qui vivent dans le sol. Les dynamiques du carbone, de l'azote et des nutriments contenus dans la MOS sont intimement liées. Il y a également, dans le sol, une relation étroite entre les teneurs en matières organiques et l'activité biologique (Girard *et al.* 2005).

Il est crucial de comprendre les mécanismes qui entrent en jeu lors de l'incorporation des litières dans la MOS car ceux-ci conditionnent la stabilisation du carbone et la disponibilité à long terme des sols en nutriments (Aerts *et al.* 1992).

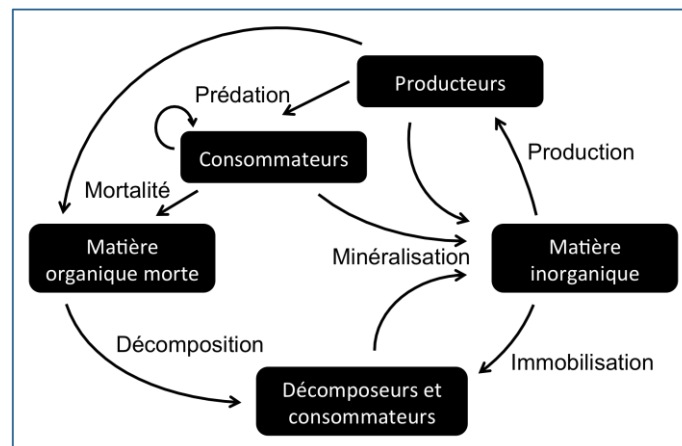


Figure 6. Schéma simplifié du cycle de la matière organique.

Réciproquement, par son effet sur l'azote disponible, le turnover de la MOS conditionne la croissance et la nature des couverts végétaux.

Enfin, des études ont montré que les changements climatiques et changements d'utilisation des terres affectent fortement la quantité et la cinétique de la MOS dans les écosystèmes (Arrouays *et al.* 1999, Van Kessel *et al.* 2000). Dans un contexte de changement

climatique, un nouvel intérêt a donc été porté sur ce turnover des MOS en tant que processus contrôlant les capacités de stockage de carbone atmosphérique dans les sols.

4 - Changement climatique global

Les principaux gaz à effet de serre (GES) sont naturellement présents dans l'atmosphère depuis très longtemps. Par ordre d'importance, il s'agit de la vapeur d'eau (H_2O), du dioxyde de carbone (CO_2), du méthane (CH_4), du protoxyde d'azote (N_2O) et de l'ozone (O_3). Or, la teneur en CO_2 dans l'atmosphère est passée de 280 ppm en 1900, à 370 ppm en 2000 et 387 ppm en 2009. Il est établi depuis une dizaine d'années que la concentration croissante en CO_2 dans l'atmosphère est la principale cause du réchauffement climatique global (IPCC 2001), via une augmentation de l'effet de serre.

Les activités anthropiques affectent les cycles biogéochimiques car elles accélèrent les cycles naturels en remobilisant dans l'environnement des éléments stockés. Depuis ces dernières décennies, le relargage massif par combustion d'hydrocarbures fossiles dans l'atmosphère est aggravé par une réduction de la fixation du carbone de la végétation, causée par une déforestation et une désertification de grande ampleur. Ainsi, par combustion du bois et des MOS, la déforestation de la zone intertropicale libère massivement du carbone.

Dans ce contexte de changement global (en particulier, changement climatique et changement d'utilisation des terres), les écosystèmes terrestres peuvent jouer un rôle majeur dans l'évolution de la concentration atmosphérique en gaz à effet de serre en ayant ou non la capacité de stocker du carbone. Par exemple, les stocks de carbone augmenteront si la production de litière (entrée de carbone) augmente, si le temps de résidence de la matière organique augmente et/ou si la minéralisation par les micro-organismes diminue.

Les quantités de litières produites chaque année et les caractéristiques de décomposition (en particulier la vitesse) en font une source importante d'émission naturelle de CO_2 dans l'atmosphère (*i.e.*, environ la moitié du carbone relargué naturellement dans l'atmosphère,

soit 40 à 70 Gt de carbone par an, selon Paul & Clark 1996). Une meilleure connaissance de ce processus permettrait donc de mieux quantifier son impact à l'échelle globale.

D - Décomposition des litières végétales

1 - Un processus écosystémique clé

La décomposition de la matière végétale est le processus de dégradation physique et chimique des tissus de plantes. La transformation de cette matière organique morte aboutit à une libération d'énergie et à la libération d'eau, de dioxyde de carbone et d'éléments minéraux dans le sol, sous une forme disponible pour les végétaux (*e.g.*, Chapin *et al.* 2002, Begon *et al.* 2005). La décomposition est un processus écosystémique fondamental (Swift *et al.* 1979, Cadish & Giller 1997) car elle exerce un contrôle majeur sur le cycle du carbone (Prentice *et al.* 2001, Canadell *et al.* 2007), la disponibilité en nutriments et donc sur la croissance des plantes et la structure des communautés (Wardle 2002, Bardgett 2005). En retour, la composition en espèces affecte le cycle des nutriments dans l'écosystème par le prélèvement et l'utilisation des nutriments par les plantes, les interactions avec la rhizosphère et la qualité de production de litière (Hobbie 1992, Eviner & Chapin 2003).

La décomposition constitue la principale source de nutriments pour l'activité biologique des écosystèmes terrestres (Hoorens *et al.* 2010). Or, la quantité de nutriments essentiels entrant chaque année dans un écosystème (pour la plupart d'entre eux) est faible. La productivité des plantes dépend donc largement de leur recyclage (Aber & Melillo 1991, Schlesinger 1997).

Enfin, parce qu'elle contribue à l'émission de gaz à effet de serre (en particulier le CO₂) en grande quantité, la décomposition est un processus au coeur des problématiques actuelles (IPCC 2001).

a - Importance quantitative des litières végétales

De nombreuses études ont porté sur la chute des feuilles dans les écosystèmes forestiers (*e.g.*, Bray & Gorham en 1964, Lebreton *et al.* 2001). La production annuelle de litière varie en fonction d'un grand nombre de facteurs : le climat, l'altitude, la latitude, les espèces présentes, le biome, la fertilité du sol, l'âge de la communauté ou du peuplement, les saisons, la gestion (en particulier pour les prairies avec le pâturage), *etc.* Par exemple, cette production annuelle de litière varie de 1,0 t.ha⁻¹.an⁻¹ pour une forêt boréale ou alpine à 3,5-5,5 t.ha⁻¹.an⁻¹ en forêt tempérée et 11,0 t.ha⁻¹.an⁻¹ en forêt intertropicale (Bray & Gorham 1964). En prairie, la littérature fait état de variations de l'ordre de 1 à 7 t.ha⁻¹.an⁻¹ de litière aérienne produite (Williamson 1976, Heal & Perkins 1976, Meurk 1978), selon la communauté végétale et le site.

b - Composition et devenir des litières végétales

La plupart des constituants chimiques organiques des litières végétales sont des composés hydrosolubles. On y trouve des carbohydrates labiles dont certains sont en polymères tels que la cellulose (polysaccharide, carbohydrate le plus fréquent sur Terre) et l'hémicellulose (hétéropolymère constitué de monomères de xylose, mannose et galactose), mais aussi des polymères complexes plus récalcitrants à la décomposition, composés de cycles aromatiques : les lignines (Williams & Gray 1974, Neher *et al.* 2003). La cellulose, l'hémicellulose et les lignines représentent respectivement 20-30, 30-40, et 15-40 % de la masse totale de litière (Killham 1994), mais ces valeurs varient selon des critères tels que le type de plante, l'âge et l'environnement (Berg & McClaugherty 2008). La décomposition est considérée généralement comme un processus à deux étapes concomitantes (Aerts 2006) : la fragmentation de la litière par les détritivores d'une part et la transformation chimique de ces fragments en molécules inorganiques de base (minéralisation) : ammonium, phosphate, dioxyde de carbone, eau, *etc.* (Swift *et al.* 1979, Cadish & Giller 1997).

En réalité, les premiers décomposeurs des parties aériennes sont les organismes déjà présents dans la phyllosphère. Avant leur abscission, les feuilles sénescentes sont attaquées par la microflore et microfaune (Paul & Clark 1996). C'est aussi le cas du bois mort non détaché, qui perd souvent la moitié de son carbone avec la consommation par la mésofaune et les champignons ligno-cellulolytiques.

Cependant, une fois le matériel sénescant en contact avec la litière à la surface du sol, le nombre de bactéries et de champignons augmente nettement (Paul & Clark 1996). Les carbohydrates simples sont alors les premiers à disparaître, par les micro-organismes ou par lessivage. Puis l'hémicellulose est minéralisée (Satchell 1974), suivie par la cellulose. Les lignines, qui représentent la fraction la plus récalcitrante de la litière végétale, disparaissent en dernier. Le temps de décomposition moyen entre ces composés varie de 14 jours pour l'hémicellulose à 500 jours pour les lignines (Killham 1994). Donc, au fur et à mesure de la décomposition, la concentration en lignines augmente, ce qui ralentit la décomposition. Il existe ainsi une relation inversement proportionnelle entre la teneur en lignines de la litière et son taux de décomposition (Melillo *et al.* 1982).

Mais si la partie décomposable est minéralisée, bouclant ainsi les cycles carbone et azote, il existe une autre partie de la litière qui, selon un processus encore mal compris, s'humifie et est conservée à plus long terme dans le sol (Personeni 2004). D'après Williams & Gray 1974 et Vitousek *et al.* 2002, une partie des lignines et des composés polyphénoliques subissent une condensation oxydative comme produit de l'activité microbienne, ce qui leur confère un taux de renouvellement pouvant atteindre plusieurs milliers d'années (Yadav & Malanson 2007).

2 - Facteurs affectant la vitesse de décomposition

La décomposition est contrôlée par trois principaux types de facteurs (Figure 7) : l'environnement physique, la qualité du substrat disponible aux décomposeurs et les caractéristiques de la communauté microbienne (Swift *et al.* 1979, Coûteaux *et al.* 1995). On peut également ajouter la macrofaune et la mésofaune qui, par leur action de

fragmentation de la litière, augmentent la proportion de la masse de litière accessible aux attaques microbiennes (Chapin *et al.* 2002). Il est souvent difficile de distinguer l'influence de ces facteurs entre eux, d'autant que ce contrôle varie en fonction du stade d'avancement de la décomposition (Berg & McClaugherty 2008).

L'ordre d'importance de ces facteurs semble dépendre beaucoup de l'échelle spatiale. Le climat a un effet prédominant sur les taux de décomposition à une échelle régionale alors qu'à une échelle locale, c'est la qualité des litières (par ses propriétés chimiques et physiques) qui joue un rôle plus important (Meentemeyer 1984, Aerts 1997). Cependant, la hiérarchie des facteurs de la vitesse de décomposition par ordre décroissant d'importance est généralement la suivante : climat > qualité des litières > organismes décomposeurs (Lavelle *et al.* 1993, Aerts 2006).

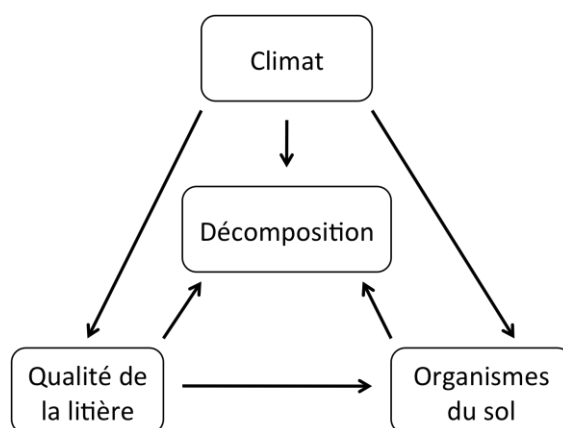


Figure 7. Principaux facteurs contrôlant la décomposition (adaptée de Aerts 2006).

a - Climat

De nombreux travaux ont porté sur l'influence des conditions abiotiques, et en particulier du climat, sur la vitesse de décomposition. Le climat est souvent considéré comme le premier facteur intervenant dans la vitesse de décomposition des litières (*e.g.*, Swift *et al.* 1979, Lavelle *et al.* 1993, Aerts 1997, Aerts 2006, Kazakou 2006) car l'humidité et la température du sol affectent fortement les principales réactions (physiques, chimiques et microbiologiques) qui contrôlent la décomposition (Meentemeyer 1978, Zhang & Zak 1995, Hobbie 1996, Aerts 1997, Trofymow *et al.* 2002).

- Humidité du sol

Malgré la diversité spécifique et fonctionnelle des communautés microbiennes du sol, et leur forte adaptabilité aux variations environnementales, leur activité peut être réduite par des conditions d'humidité et/ou de température limitantes (Berg & McClaugherty 2008). Ainsi, de même que les plantes, les décomposeurs sont plus productifs en conditions chaudes et humides, dans la mesure où il y a suffisamment d'oxygène. Les décomposeurs sont donc en général plus actifs dans les climats tropicaux que nordiques. Néanmoins, la décomposition peut être restreinte dans des sols très humides, menant à une accumulation de carbone plus importante (Chapin *et al.* 2002).

- Température et précipitations

Concernant l'influence de la température et des précipitations, on trouve des résultats contrastés dans la littérature. Cela s'explique par la diversité d'échelles spatiales des études et des climats testés, pour lesquels l'élément limitant n'est pas le même.

La température affecte directement la décomposition en favorisant l'activité microbienne et indirectement en modifiant l'humidité du sol et les qualité/quantité de la matière organique incorporée dans le sol (Chapin *et al.* 2002). Les températures élevées réduisent aussi l'humidité du sol par augmentation de l'évaporation et de la transpiration. Cela réduit la décomposition dans les milieux déjà secs, mais peut au contraire la favoriser dans les sols hypoxiques, saturés en eau. Il faut noter également que les biomes froids sont particulièrement sensibles à l'effet de la température, qui y est un facteur limitant pour la décomposition (Hobbie *et al.* 2002, Robinson 2002, Aerts 2006).

Moore *et al.* 1999 ont montré que les précipitations annuelles moyennes (MAP) et les températures annuelles moyennes (MAT) expliquaient une part importante de la décomposition des feuilles dans les écosystèmes canadiens. Cependant, dans une étude réalisée dans les Grandes Plaines américaines, Epstein *et al.* 2002 ont montré que dans ces milieux souvent limités en eau, les précipitations ont un effet bien supérieur aux

températures moyennes ou à la texture du sol.

D'après Bontti *et al.* 2009, la température n'explique pas les variations des taux de décomposition des litières de racines et de feuilles, mais elle pourrait agir indirectement sur la décomposition des racines, en particulier par l'assèchement et le changement de qualité de la litière.

Enfin, l'effet du climat sur l'activité des décomposeurs peut dépendre lui-même de la disponibilité en nutriments (Panikov 1999). En particulier, en conditions limitantes pour la qualité du substrat, les changements de conditions climatiques affecteront faiblement les taux de décomposition (Berg & McClaugherty 2008).

b - Qualité des litières

La qualité du matériel organique produit par les plantes, c'est-à-dire sa composition chimique et physique, intervient également de façon très importante sur la vitesse de décomposition des feuilles (Melillo *et al.* 1982) et des racines (Silver & Miya 2001). Pour un climat donné, la qualité des litières peut faire beaucoup varier leur taux de décomposition. Comme vu précédemment, ceci est dû à la diversité et la complexité de leurs composés chimiques. Les principaux constituants chimiques des litières ne sont pas dégradés à la même vitesse et peuvent être grossièrement regroupés en composés métaboliques labiles (sucres et acides aminés), composés structuraux modérément labiles (cellulose et hémicellulose) et en composés structuraux récalcitrants (lignines et composés secondaires) (Chapin *et al.* 2002). Pour ces composés, les facteurs les plus importants sont la taille des molécules, leur configuration, la force de leurs liaisons, leur toxicité et la teneur et disponibilité en nutriments (en particulier l'azote et le phosphore organiques ; indispensables pour la croissance microbienne) (Chapin *et al.* 2002).

Ces composés se retrouvent dans toutes les litières végétales, mais dans des proportions différentes. La qualité et la décomposabilité des litières dépendent donc de la proportion de ces composés (Berg & McClaugherty 2008). Ainsi, une litière riche en lignines contient

une quantité importante de carbone résistant à la dégradation et, relativement, une plus petite proportion de composés labiles (Murphy *et al.* 1998). En revanche, une litière présentant une forte teneur initiale en composés labiles aura un taux de décomposition plus élevé. Cependant, la présence de composés secondaires comme des tanins ou des alcaloïdes, peut dissuader les organismes décomposeurs de dégrader une litière, même si elle est attractive. Ceci risque d'induire une variabilité inexpliquée dans la relation entre composition chimique (teneurs en carbone, azote, cellulose, hemicellulose, lignines) et vitesse de décomposition en mélanges.

Ces différences peuvent être liées aux différentes caractéristiques fonctionnelles (traits) (Cornwell *et al.* 2008), comme la qualité de la litière *per se* (Swift *et al.* 1979, Cadish & Giller 1997) et/ou à des caractéristiques des feuilles vertes (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000, Grime *et al.* 1996, Cornelissen *et al.* 1999).

Des études ont montré des différences significatives de décomposabilité (vitesse de décomposition mesurée dans des conditions standards) entre différentes espèces (Cornelissen 1996, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000, Quested *et al.* 2003), voire entre individus d'une même espèce (Berg & McClaugherty 2008). Les propriétés chimiques des litières varient même entre sites au sein d'une espèce. Les individus poussant dans un milieu pauvre en nutriments ont tendance à produire à leur tour des litières pauvres en nutriment qui se décomposeront plus lentement (Carreiro *et al.* 1999).

Encadré – Les indicateurs de la qualité de la litière

Les caractéristiques des litières sont souvent corrélées entre elles. Bien que leurs relations avec la vitesse de décomposition soient complexes et encore mal connues, plusieurs de ces caractéristiques sont très fortement corrélées avec la vitesse de décomposition. Même si elles n'ont pas nécessairement d'influence directe sur la vitesse de décomposition, elles sont donc souvent utilisées dans la littérature comme indicateurs/prédicteurs de taux de décomposition (Chapin *et al.* 2002). Par exemple, sur les litières, sont souvent employées les caractéristiques chimiques suivantes :

- le ratio carbone:azote (C:N) via les teneurs en azote et en carbone total de la litière (Taylor *et al.* 1989, Aber *et al.* 1990). Un fort rapport C:N de la litière initiale est corrélé à un faible taux de décomposition (Post *et al.* 1996) ;
- le ratio lignine:azote (Melillo *et al.* 1982, Blair 1988, Stump & Binkley 1993, Aerts 1997) ;
- la teneur en lignines et cellulose (Aber *et al.* 1990) ;
- le ratio holocellulose:lignocellulose (Mc Clagherty & Berg 1987) ;
- la teneur en composés phénoliques (Aerts & Decaluwe 1997).

Par ailleurs, la qualité de la litière dépend également de caractéristiques fonctionnelles de feuille verte. Les traits suivants sont aussi de bons indicateurs :

- la teneur en azote des feuilles ou LNC (*leaf nitrogen content*) (Garnier *et al.* 2004) ;
- la teneur en matière sèche des feuilles ou LDMC (*leaf dry matter content*) (Garnier *et al.* 2004), c'est-à-dire le rapport entre masse fraîche et masse sèche d'une feuille. C'est un des plus puissants marqueurs de la vitesse de décomposition. Il reflète en particulier le rapport mésophylle/composants structuraux (Kazakou 2006) ;
- la surface foliaire spécifique ou SLA (*specific leaf area*), qui s'exprime par le rapport de la surface foliaire sur la masse sèche (Cornelissen *et al.* 1999).

c - Organismes décomposeurs et propriétés du sol

Suivant leur taille (Figure 8), les organismes jouent différents rôles dans les processus de décomposition. La macrofaune constitue les organismes ingénieurs du sol. Par leur perturbation, ils permettent l'aération du sol et l'exposition de nouvelles surfaces à l'action microbienne (action des bactéries et champignons). La mésofaune est la principale responsable de la fragmentation des litières. C'est aussi un important vecteur de prolifération et de transport des micro-organismes. Enfin, et surtout, les bactéries et les champignons représentent la plus grande partie de la décomposition. Ils constituent 80 à 90% de la biomasse des décomposeurs et de la respiration (Chapin *et al.* 2002) et Persson *et al.* (1980) ont estimé qu'ils étaient responsables d'au moins 95% de l'énergie transférée. Pour Berg & McClaugherty (2008), le processus de décomposition des litières est conditionné et limité par la communauté microbienne présente. En réalisant la minéralisation de la matière organique morte, ils jouent un rôle prépondérant dans les processus de décomposition.

Ensuite, par ses propriétés abiotiques, le sol influence de façon non négligeable les taux de décomposition de litières. Par exemple, toutes choses étant égales par ailleurs, la décomposition est plus rapide dans les sols neutres qu'acides, à cause de la variété des facteurs qui interagissent (Chapin *et al.* 2002). Ainsi, les bactéries, qui sont plus rapides pour décomposer les litières que les champignons (Wardle *et al.* 2002), sont plus sensibles aux milieux acides (Rousk *et al.* 2010). Les minéraux argileux, en limitant l'accès aux enzymes microbiennes et par leur propriété de rétention d'eau (donc faible présence d'oxygène), réduisent les taux de décomposition de la matière organique, ce qui augmente ainsi son accumulation dans le sol.

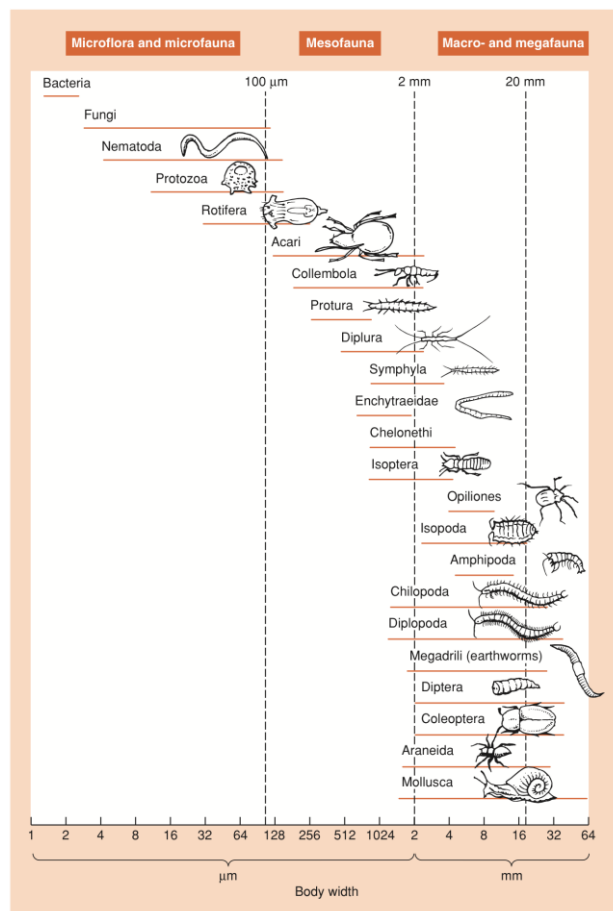


Figure 8. Principaux groupes d'organismes impliqués dans les processus de décomposition terrestre, classés par leur taille. Les groupes Opiliones, Chilopoda et Araneida sont entièrement carnivores (tiré de Begon et al. 2006, d'après Swift et al. 1979).

3 - Dynamique de la décomposition

Sous l'action combinée de processus de fragmentation, d'altération chimique et de lessivage, le processus de décomposition se traduit par une perte de masse des litières (Chapin et al. 2002). Cependant, comme décrit précédemment, les constituants des litières ne se dégradent pas à la même vitesse et la perte de masse n'est pas constante dans le temps. Chapin et al. (2002) identifient ainsi au moins trois phases (Figure 9) :

- Une première phase consiste au lessivage des composés cellulaires solubles. D'après Berg & McClaugherty (2008), ces composés peuvent représenter 7 à 30% de la masse foliaire, respectivement pour des aiguilles de Pin sylvestre et pour des feuilles d'Aulne blanc. Une partie de ces composés cellulaires solubles peut être lessivée dans les premières

24h, avec jusqu'à 5% de perte de masse initiale de la feuille sénescente (Chapin *et al.* 2002).

- La deuxième phase est moins rapide. Elle est marquée par la fragmentation de la litière par les macro- et méso-organismes et par une altération chimique par les micro-organismes. Cette phase dure une à quelques années et peut être décrite par un modèle exponentiel. C'est elle qui nous intéressera dans ce travail.

- La troisième phase est la plus lente. Elle est caractérisée par une très lente réduction de la masse des litières, qui évoluent peu chimiquement, tout en s'incorporant au sol (Melillo *et al.* 1989, Aber *et al.* 1990). A ce stade, les litières présentent une composition chimique très homogène, constituée essentiellement de composés très récalcitrants comme des lignines et des parois cellulaires microbiennes.

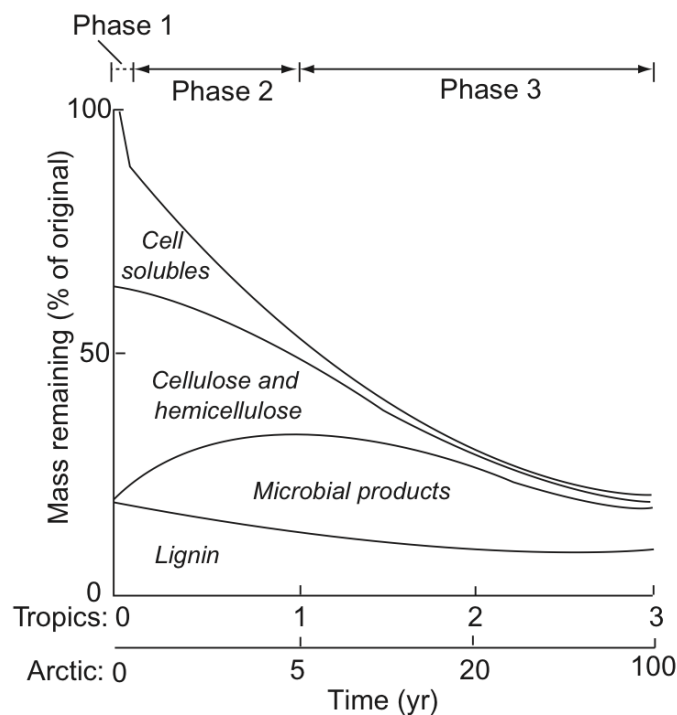


Figure 9. Représentation schématique de la masse restante (% de la masse initiale) de litière foliaire en fonction du temps de décomposition (années) en climats tropical et arctique. On y distingue les principaux types de constituants chimiques (composés cellulaires solubles, cellulose, hémicellulose, produits microbiens, lignines), dont la dynamique définit les 3 phases majeures (tiré de Chapin *et al.* 2002).

Tandis qu'en début de la décomposition, les taux sont fortement corrélés avec le climat et les concentrations de la litière en nutriments hydrosolubles et en carbohydrates de

structure, les taux de décomposition des stades tardifs semblent être plus affectés par les teneurs en lignines (Berg & Staaf 1980, Berg 2000). Or, à mesure que la masse organique diminue, la fraction en lignines augmente (Taylor *et al.* 1989), ce qui explique la réduction de la vitesse de décomposition.

E - Prédiction des taux de décomposition

1 - Loi de décomposition

Il existe de nombreux modèles mathématiques pour décrire le processus de perte de masse des litières (Moorhead *et al.* 1996, Berg & McClaugherty 2008), certains plus empiriques (utilisés notamment pour la prédiction), d'autres mécanistiques (décrivant de façon plus analytique les processus). De tous les modèles, le plus utilisé est celui d'Olson (1963). Il décrit le processus de décomposition selon une loi exponentielle négative :

$$M_t = M_0 e^{-kt}$$

avec M_t la masse de litière restante au temps t , M_0 la masse de litière initiale et k le taux de décomposition.

Le taux de décomposition k (Figure 10) est obtenu par la pente de la régression log-transformée de la masse de litière restante sur le temps (Petersen & Cummins 1974) et caractérise la vitesse de décomposition :

$$\ln\left(\frac{M_t}{M_0}\right) = -kt$$

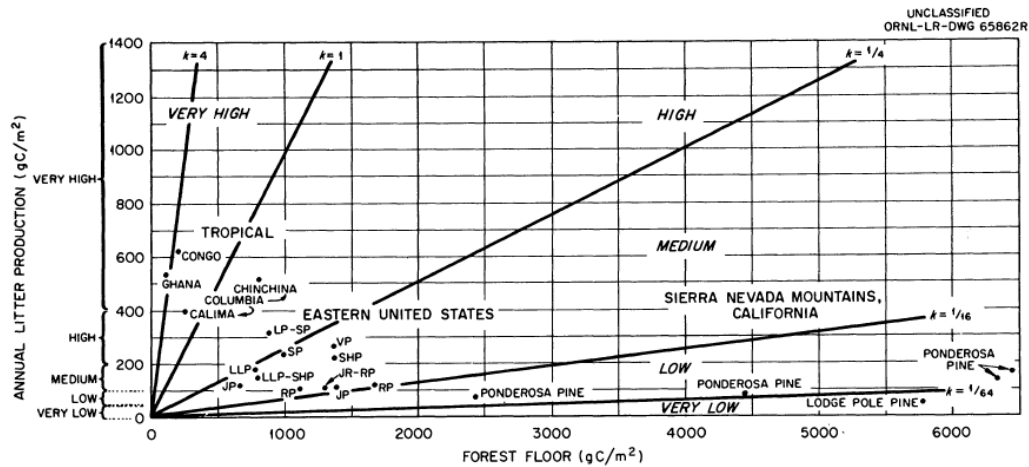


Figure 10. Estimation des constantes k des taux de décomposition du carbone, sur plusieurs sites (tiré d'Olson et al. 1963).

Ce modèle très employé (e.g., Santiago 2007, Fortunel *et al.* 2009, Pakeman *et al.* 2011, Birouste *et al.* 2012, Laliberté *et al.* 2012) est simple et, bien qu'il soit réducteur, demeure assez précis. Son principal défaut est qu'il considère la litière végétale comme un seul compartiment alors qu'il est possible de distinguer des sous-groupes présentant des taux de décomposition différents, au sein d'une même litière.

Par exemple, dans le modèle ROTH C (Coleman & Jenkinson 1996), la litière végétale est sub-divisée en cinq compartiments : le matériel végétal décomposable (cellulose, hémicellulose), le matériel végétal résistant (lignines), la biomasse microbienne, la matière organique humifiée du sol et un compartiment organique constant inerte. D'autres modèles ont été proposés sur le même type, avec des variations dans le choix des compartiments (C:N, lignine:N, *etc.*). Enfin, il existe aussi un type de modèle, plus critiqué, basé sur l'équation de Michaelis-Menten pour caractériser la cinétique de décomposition des litières (Yadav & Malanson 2007). Mais comparés au modèle simple d'Olson, ces modèles sont peu employés.

2 - Prédiction d'un processus écosystémique par le biomass-ratio de Grime

La prédiction d'un processus écosystémique nécessite d'agréger les effets de chaque espèce ou individu présent. En 1998, Grime suggère que la contribution de chaque espèce d'une communauté* à une réponse écosystémique est proportionnelle à son abondance relative et propose l'hypothèse du *biomass-ratio* :

« Both theory and experimental evidence suggest that the extent to which a plant species affects ecosystem functions is likely to be closely predictable from its contribution to the total plant biomass. » (Grime 1998)

Ceci implique que les propriétés des écosystèmes sont dirigées principalement par les effets des espèces dominantes de la communauté :

« [...] ecosystem properties should be determined to a large extent by the characteristics of the dominants and will be relatively insensitive to variation in species richness in circumstances where this is attributable to changes in the number of subordinates and transients. » (Grime 1998)

Dans une approche fonctionnelle, les propriétés d'un écosystème peuvent être caractérisées par certains traits d'espèces (Chapin *et al.* 2000, Eviner & Chapin 2003, Naeem & Wright 2003), appelés "traits fonctionnels d'effets" (Diaz & Cabido 2001, Lavorel & Garnier 2002). L'effet de ces traits sur les propriétés d'un écosystème peut donc être lié à l'abondance relative des espèces dans la communauté. Garnier *et al.* (2004) ont appliqué le *biomass-ratio* aux traits fonctionnels, en calculant une valeur de trait agrégé de communauté $\bar{t}_{jc}$:

* Une communauté peut être définie comme un ensemble d'individus appartenant à plusieurs espèces qui coexistent au même endroit au même moment.

$$\bar{t}_{jc} = \sum_{i=1}^S p_{ic} t_{ijc}$$

|

t_{ijc} est la valeur moyenne du trait j pour l'espèce i dans la communauté c et p_{ic} est l'abondance relative de l'espèce i parmi les S espèces présentes.

La valeur de trait agrégé est donc une moyenne des valeurs de trait des espèces d'une communauté, pondérées par leur abondance. Elle permet notamment de prédire des propriétés des écosystèmes liées aux cycles biogéochimiques (*e.g.*, productivité ou vitesse de décomposition des litières) (Lavorel & Garnier 2002, Garnier *et al.* 2004, Lavorel *et al.* 2006). Ainsi, un processus écosystémique P tel que la décomposition des litières peut être une fonction du trait agrégé de communauté :

$$P = f(\bar{t}_{jc})$$

Puisqu'un trait agrégé est une fonction additive (*i.e.*, « le tout est égal à la somme des parties »), l'hypothèse du *biomass-ratio* de Grime qu'elle exprime ne prévoit pas d'interactions potentielles entre espèces. Ici, par « interaction » on veut dire que l'effet combiné de plusieurs espèces est plus (synergique) ou moins (antagoniste) que la somme pondérée de l'effet de chaque espèce seule.

Encadré – Méthode de calcul des taux de décomposition agrégés

L'application du *biomass-ratio* de Grime à la prédiction des taux de décomposition des litières végétales permet deux approches distinctes : le calcul par la masse restante ou celui par la vitesse de décomposition. En tant que modèles, aucune des deux méthodes de calcul ne fournit une représentation exacte de la réalité. Le choix de la méthode est cependant important et doit être adapté à la question posée car les résultats obtenus peuvent différer.

La plupart des études (*e.g.*, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2008, Blair *et al.* 1990, Makkonen *et al.* 2012) cherchant à quantifier les écarts de masse restante à la prédiction pondèrent les masses de litières restantes par leur masse initiale en mélange. Ainsi, Wardle *et al.* (1997) calculent une masse restante attendue R_e , avec M_i la masse de litière restante de l'espèce i et S le nombre total d'espèces dans le mélange (avec des espèces présentes à masses égales à l'état initial).

$$R_e = \sum_{i=1}^S \frac{M_i}{S}$$

L'objectif principal de ma thèse étant de tester l'annulation des interactions positives et négatives, vers le taux de décomposition prédit par le *biomass-ratio* de Grime, j'ai utilisé l'équation des traits agrégés pour pondérer les vitesses de décomposition des espèces seules. De même que le taux relatif de croissance (la productivité primaire étant le pendant opposé de la décomposition dans le cycle de la matière organique), le taux de décomposition d'une litière peut être considéré comme un trait fonctionnel (Garnier & Navas 2013). Un taux de décomposition agrégé $k_{agrégé}$ peut ainsi être calculé (Sundqvist *et al.* 2011, Jackson *et al.* 2013) :

$$k_{agrégé} = \sum_{i=1}^S p_i k_i \quad \left| \begin{array}{l} \text{avec } k_i \text{ le taux de décomposition de l'espèce } i, \text{ présente en} \\ \text{proportion } p_i \text{ dans un mélange de } S \text{ espèces.} \end{array} \right.$$

C'est cette dernière méthode qui est employée dans mon étude.

3 - Effets non-additifs de la décomposition des litières végétales

Le fonctionnement des écosystèmes repose sur l'existence d'interactions, qui se traduisent mathématiquement par des effets non-additifs. Ainsi, dans la littérature sur la décomposition de litières plurispécifiques, on observe une prédominance des mélanges dont le taux de décomposition ne correspond pas à une simple pondération des taux des espèces seules (on parle ainsi d'effets non-additifs) (*e.g.*, Gartner & Cardon 2004, Hättenschwiler *et al.* 2005). Par exemple, le tableau 1 montre que, parmi les mélanges recensés par Gartner & Cardon (2004), la plupart présente des interactions synergiques (vitesse de décomposition du mélange supérieure à celle attendue à partir des mêmes espèces seules), d'autres des interactions antagonistes (vitesse de décomposition du mélange inférieure à celle attendue), et un tiers des mélanges a une réponse de type additive.

Tableau 1. Résumé des déviations des taux de décomposition observés de 162 mélanges testés, par rapport aux taux prédits à partir des espèces seules (Gartner & Cardon 2004). Les pourcentages de déviation moyenne, d'erreur type et d'amplitude de déviation sont calculés par rapport à la masse estimée à partir des espèces seules.

	Réponses additives	Réponses non-additives	
		Synergiques	Antagonistes
Proportion de mélanges testés	33 %	48 %	19 %
Déviation moyenne et erreur type	-	17 ± 2 %	9 ± 1 %
Amplitude de la déviation	-	1 à 65 %	1,5 à 22 %

4 - Mécanismes des interactions

Bien qu'étudiées depuis longtemps (Gustafson 1943), peu de travaux jusqu'à présent ont porté sur les effets des litières en mélanges d'espèces (Gartner & Cardon 2004). En effet, la plupart des nombreuses études de décomposition s'intéresse à des litières monospécifiques (*e.g.*, Swift *et al.* 1979, Facelli 1991, Cadish & Giller 1997). Ces dernières ne sont pourtant pas représentatives des écosystèmes, où de nombreuses espèces co-existent et se décomposent naturellement ensemble.

Par rapport à son taux de décomposition monospécifique, chaque espèce en mélange peut réagir par une augmentation, une réduction ou une absence de modification de la perte de masse. Chaque espèce réagit différemment, en fonction de ses caractéristiques propres et de son environnement. En mélange, une espèce peut être affectée sans qu'une autre le soit. Egalement, les réponses opposées de deux litières peuvent s'annuler et donner une réponse globale nulle. D'après Hui & Jackson (2009), une réponse additive d'un mélange ne signifie donc pas nécessairement une absence d'interactions ; il peut s'agir de l'annulation des effets de deux interactions opposées (synergique et antagoniste).

Il convient à cette étape de distinguer deux sens du terme « interaction » ; ces deux sens n'étant pas synonymes. Considérons le cas de deux espèces ayant des taux de décomposition monospécifiques de 2 et 3 mg.g⁻¹.j⁻¹.

Dans un premier sens du terme, en mélange à proportions égales, le taux agrégé sans « interactions » sera égal à $0,5 \times 2 + 0,5 \times 3 = 2,5 \text{ mg.g}^{-1}\text{.j}^{-1}$. Dans ce sens, une « interaction » en mélange signifie que le taux du mélange n'est pas égal à 2,5.

Dans la littérature portant sur la décomposition, un autre sens du mot « interaction » est centré sur l'espèce en particulier, plutôt que sur le mélange. Elle se produit alors quand le taux de décomposition d'une espèce seule est différent en présence d'autres espèces. En reprenant l'exemple précédent, ce même taux de 2,5 en mélange peut se produire si la première espèce se décompose à $2,5 \text{ mg.g}^{-1}\text{.j}^{-1}$ au lieu de $2 \text{ mg.g}^{-1}\text{.j}^{-1}$ (donc interaction positive) et si la deuxième espèce se décompose à $2,5 \text{ mg.g}^{-1}\text{.j}^{-1}$ au lieu de $3 \text{ mg.g}^{-1}\text{.j}^{-1}$ (donc interaction négative). Il peut donc y avoir une interaction des espèces (deuxième sens du terme), sans qu'une interaction ne soit détectée au niveau du mélange (premier sens du terme).

Cette distinction a pu être observée expérimentalement dans de rares études ayant triées les litières par espèces après décomposition (Briones & Ineson 1996, Salamanca *et al.* 1998, Conn & Dighton 2000, Prescott *et al.* 2000, Wardle *et al.* 2003, Hättenschwiler & Gasser 2005).

Les mécanismes de ces interactions sont encore méconnus. Dans une revue de littérature, Hättenschwiler *et al.* (2005) distinguent quatre principaux types de mécanismes :

(i) des interactions synergiques dues à un transfert de nutriments d'une litière plus riche en nutriments à une litière plus pauvre (Wardle *et al.* 1997, Qested *et al.* 2002). Ce transfert s'effectue probablement par diffusion dans les films d'eau ou par transport actif par les hyphes des champignons (McTiernan *et al.* 1997). Les nouveaux apports de nutriments ainsi générés peuvent accélérer l'activité des micro-organismes.

(ii) les composés chimiques secondaires peuvent générer des interactions synergiques ou antagonistes. Par exemple, les polyphénols peuvent complexer des nutriments et les rendre inaccessibles ou non-disponibles à la dégradation par les décomposeurs (Hättenschwiler & Vitousek 2000).

(iii) les effets synergiques induits par les structures d'habitats et les micro-climats des litières. Ainsi, en conditions d'humidité limitante, une différence de capacité de rétention

d'eau des espèces peut augmenter les effets synergiques (Makkonen *et al.* 2012). La stabilité structurale des litières persistantes peut aussi modifier les vitesses de décomposition des mélanges en constituant des habitats/refuges pour décomposeurs et/ou en atténuant les effets d'abrasion et de lessivage (Ostrofski 2007).

(iv) les effets positifs ou négatifs induits par les interactions entre niveaux trophiques, tels que les actions mécaniques et la production de fèces par la macrofaune, ou encore la régulation des populations de champignons et bactéries par prédation (*cf.* revue de littérature de Hättenschwiler *et al.* 2005).

5 - Idiosyncrasie et effets de la richesse spécifique

En mélange d'espèces, les litières ont souvent un comportement idiosyncratique (Wardle *et al.* 1997). Etymologiquement, le terme « idiosyncrasie » vient du grec ancien « *ιδιος* » (« qui a un comportement particulier »), « *σὺν* » (« avec »), et « *κράτος* » (« la force, le pouvoir »), et désigne quelque chose dont le comportement est singulier au sein d'un ensemble. En écologie, le terme désigne un élément (individu, trait, espèce) dont la réponse à un effet ou un processus, par sa singularité, influence un ensemble. Appliqué au domaine de la décomposition, l'effet global d'interactions entre espèces peut être modifié notablement par des réponses individuelles d'espèces au sein des mélanges (ou de certains mélanges) de litières (Hättenschwiler *et al.* 2005). Le comportement idiosyncratique observé des litières constitue un facteur d'erreur dans la prédiction des taux de décomposition des mélanges. Les prédictions réalisées à partir des taux monospécifiques agrégés peuvent donc sur- ou sous-estimer les taux des mélanges.

Cependant, comme expliqué précédemment, il est possible d'avoir une annulation des effets de deux interactions opposées pour donner une réponse additive, et donc aboutir à une bonne précision.

Or, une augmentation du nombre d'espèces se traduisant nécessairement par un accroissement du nombre d'interactions potentielles entre espèces, la probabilité que se produisent des interactions opposées augmente également. Est-ce que l'augmentation de la

richesse spécifique affecte la qualité de prédiction des taux de décomposition des litières en mélanges d'espèces ? Cette question est au cœur de ce travail de thèse.

La complexité des systèmes étudiés rend difficile l'interprétation des rares études traitant de ce sujet. Tout d'abord, Wardle *et al.* 1997 ont trouvé d'importants effets non-additifs sur les taux de décomposition avec différents mélanges de litières, mais ils n'ont pas observé d'effets significatifs dus à l'augmentation du nombre d'espèces (de deux à huit espèces) dans leur étude. Ils montrent que l'augmentation de la diversité spécifique des litières de plante est moins importante que les interactions entre espèces pour la caractérisation des propriétés des écosystèmes.

Puis, Schädler & Brandl 2005, Lecerf *et al.* 2007 et Keith *et al.* 2008 semblent montrer une réduction de la variabilité des taux de décomposition quand la richesse spécifique des litières augmente. Ils interprètent ce résultat par un effet « composition », lié par exemple, à la similarité entre espèces et masquant l'effet de la diversité (Keith *et al.* 2008, Schädler & Brandl 2005).

Par ailleurs, les résultats de Pérez-Harguindeguy *et al.* 2008 semblent aller dans le sens d'une baisse de précision de prédiction (par une augmentation de l'écart entre valeurs de décomposition prédites et observées) avec une augmentation de la richesse spécifique (Figure 11a). En revanche, la prédiction semble meilleure avec une plus forte proportion d'espèces à décomposition rapide (Figure 11b).

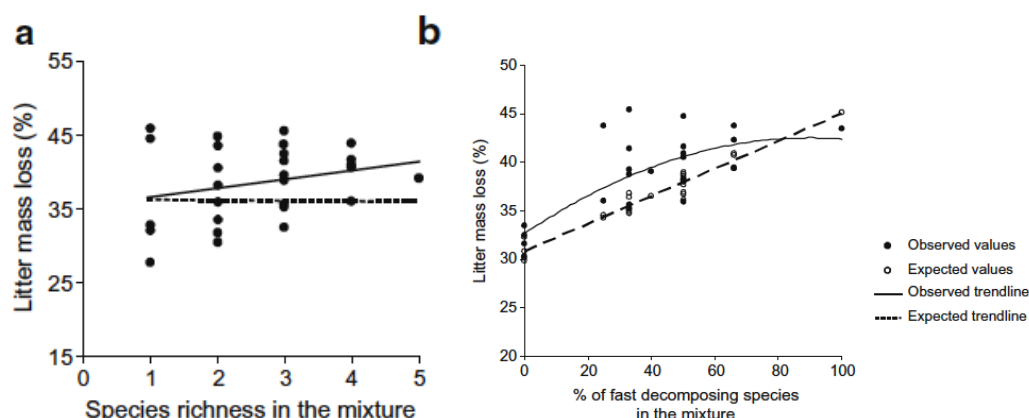


Figure 11. Pourcentages de masses de litière décomposée en fonction (a) du nombre d'espèces en mélange, (b) du pourcentage d'espèces à fort taux de décomposition dans le mélange (Pérez-Harguindeguy et al. 2008).

Enfin, en testant les décompositions de mélanges de litières de trois et six espèces d'herbacées méditerranéennes, les résultats de Dimitrakopoulos 2010 vont dans le même sens que ceux de Pérez-Harguindeguy et al. 2008 en trouvant une augmentation de l'écart entre les taux de décomposition attendus et observés (qu'il nomme « déviation à la masse restante de litière attendue »). Ces études sont, à ma connaissance, parmi les rares à tester directement la relation entre prédiction des taux de décomposition de litières et richesse spécifique.

F - Objectifs du projet et organisation du manuscrit

Les systèmes écologiques sont complexes parce qu'ils intègrent des organismes eux-mêmes complexes, en interaction avec leur environnement et entre eux. Ainsi, le fonctionnement d'un écosystème dépend de sa structure, des propriétés de ses organismes et des interactions qu'ils entretiennent. Cette complexité rend la compréhension de leur fonctionnement, et donc leur prédiction, difficiles.

Depuis les premières approches fonctionnelles de l'écologie, il y a plus d'un siècle, l'avancement des connaissances a notablement progressé et un nombre grandissant d'études ont vu le jour. Outre pour l'avancement des connaissances, cette accélération est

rendue nécessaire par l'impact grandissant des activités humaines sur l'environnement au cours des dernières décennies. Or la sauvegarde des écosystèmes et de leurs « services rendus » implique une meilleure connaissance de leur fonctionnement. Dans un contexte actuel de changements globaux (*i.e.*, changements d'utilisation des terres, changements climatiques, dépôts azotés et invasions biologiques), améliorer notre capacité à prédire le fonctionnement des écosystèmes, malgré leur complexité, est devenu plus que jamais essentiel.

Le *biomass-ratio* de Grime (1998) fournit un cadre théorique pour prédire de façon simple et précise un processus écosystémique. La méthode des traits agrégés en communauté (*community-weighted means*) permet d'appliquer aux traits fonctionnels les principes du *biomass-ratio* et je l'ai employée pour comparer les taux de décomposition observés en mélanges d'espèces avec les taux prédits à partir des taux des espèces seules.

Pour plusieurs raisons, le modèle choisi pour cette étude est la décomposition des litières végétales. D'une part, il s'agit de l'un des deux principaux processus écosystémiques majeurs, jouant un rôle essentiel dans les cycles biogéochimiques et impliqué en particulier dans l'émission de dioxyde de carbone (gaz à effet de serre). D'autre part, malgré une abondante littérature sur la décomposition, très peu d'études ont porté sur la prédiction des vitesses de décomposition de litières en mélanges d'espèces.

Dans la prédiction des taux de décomposition plurispécifiques, les interactions constituent une des principales sources d'erreurs, à l'origine de biais parfois importants (Gartner & Cardon 2004). Le *biomass-ratio* de Grime et les traits agrégés fournissent une méthode simple pour réaliser de bonnes prédictions. Pourtant, l'absence de prise en compte des interactions potentielles dans les calculs semble contradictoire avec la qualité des prédictions réalisées (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2008, Pakeman *et al.* 2011).

Mon doctorat vise à tester l'hypothèse du *biomass-ratio* de Grime pour prédire de façon simple un processus écosystémique tel que les taux de décomposition des litières en mélanges d'espèces et à expliquer ce paradoxe apparent (Figure 12).

Cette thèse de doctorat a été réalisée au Laboratoire d'Écologie Fonctionnelle à l'Université de Sherbrooke (Québec), en cotutelle avec l'Unité de Recherche sur l'Écosystème Prairial (UREP) à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) de Clermont-Ferrand (France).

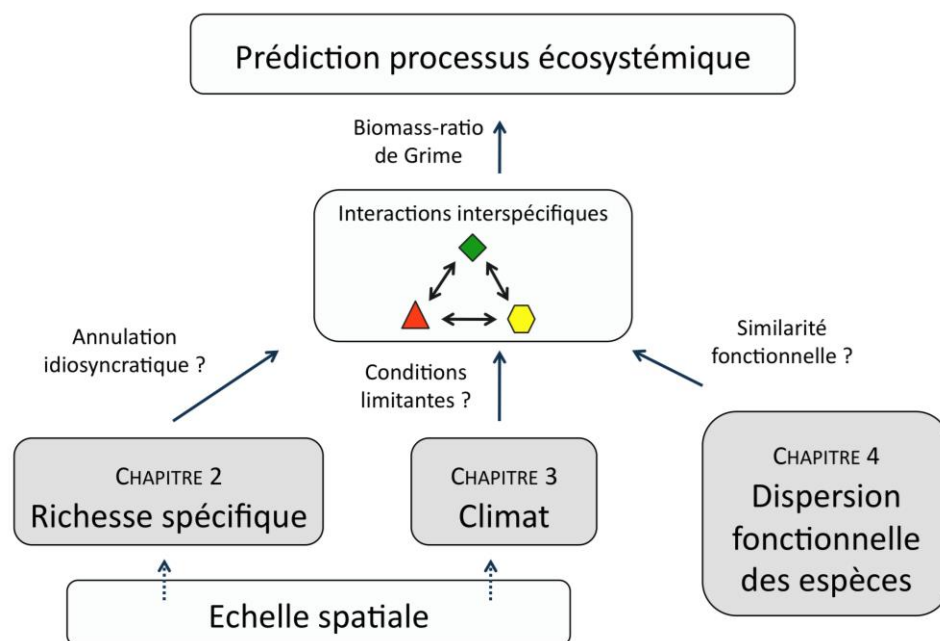


Figure 12. Schéma conceptuel de la thèse, articulée autour des trois grands facteurs susceptibles d'affecter la qualité des prédictions : la richesse spécifique (chapitre 2), la variabilité climatique (chapitre 3) et la dispersion fonctionnelle (chapitre 4).

1. Test des hypothèses du biomass-ratio et de l'annulation idiosyncratique

Cette première partie teste l'acceptabilité de l'hypothèse du *biomass-ratio* de Grime et d'une nouvelle hypothèse, celle de l'annulation idiosyncratique (*idiosyncratic annulment hypothesis*), pour prédire les taux de décomposition des litières végétales en mélanges d'espèces. En particulier, est-ce que l'hypothèse du *biomass-ratio*, basée sur les taux agrégés des espèces seules, induit systématiquement une sur- ou sous-estimation des taux de décomposition des mélanges ? Avec l'augmentation de la richesse spécifique des mélanges, est-ce que le degré de variabilité des taux de décomposition décroît pour des raisons biologiques (et non uniquement mathématiques) ?

Pour répondre à ces questions, j'ai réalisé une expérience de décomposition en conditions contrôlées avec des microcosmes. J'ai testé les litières de six espèces d'arbres, seules et en mélanges de différents niveaux de richesse spécifique. Les taux de décomposition obtenus en mélanges sont comparés aux taux de décomposition prédits à partir des taux agrégés des espèces seules. La variabilité des taux de décomposition est comparée au nombre d'espèces dans le mélange.

2. Prédiction des taux agrégés de décomposition le long d'un gradient climatique

Le climat étant l'un des facteurs principaux affectant la décomposition des litières végétales (*e.g.*, Lavelle *et al.* 1993, Aerts 2006), on peut s'attendre à ce que la variabilité environnementale affecte également les interactions entre espèces. La seconde partie de cette étude a donc pour objectif de tester l'effet des conditions abiotiques sur les interactions entre espèces en décomposition, et en particulier notre capacité à utiliser l'hypothèse du *biomass-ratio* de Grime pour prédire les taux de décomposition de communautés végétales en conditions de réchauffement et d'assèchement. Cette problématique est particulièrement importante dans un contexte de changement climatique global.

J'ai testé (i) si les taux de décomposition observés en mélanges sont identiques aux taux agrégés des espèces seules, (ii) si la variabilité des taux de décomposition observés entre mélanges du même nombre d'espèces augmente à cause de l'annulation idiosyncratique et (iii) si la variabilité des taux de décomposition entre mélanges diminue quand les conditions abiotiques du site deviennent plus limitantes (*i.e.*, avec un taux de décomposition moyen plus faible).

Pour cela, la méthode des taux agrégés est appliquée sur toutes les combinaisons possibles de litières de quatre espèces prairiales, répétées sur trois sites le long d'un double gradient de réchauffement et assèchement.

3. Test de l'hypothèse du biomass-ratio et dispersion fonctionnelle

Les interactions en mélanges plurispécifiques de litières sont à l'origine des erreurs de prédiction avec la méthode des traits agrégés en communauté. Or, fondamentalement, ces interactions sont plus dues aux différences chimiques et structurales des litières qu'à leur identité taxonomique. Les fortes variations de diversité fonctionnelle dans les mélanges pourraient donc être une importante source d'erreur dans la prédiction de leurs taux de décomposition. Cette troisième et dernière partie porte sur les relations entre dispersion fonctionnelle (ou contraste fonctionnel, une des composantes de la diversité fonctionnelle) et prédiction des taux de décomposition par la méthode des traits agrégés. Plus précisément, j'ai testé l'hypothèse du *biomass-ratio* par la méthode des traits agrégés en communauté, pour prédire la vitesse de décomposition globale de mélanges de litières en fonction de leur indice de dispersion fonctionnelle (Laliberté & Legendre 2010). Les questions posées sont : Est-ce que les mélanges à faible dispersion fonctionnelle (incluant des espèces plus semblables) développent moins d'interactions et permettent une meilleure prédiction ? Est-ce que la déviation à la prédiction augmente avec la dispersion fonctionnelle des mélanges ? Autrement dit, la qualité de la prédiction des mélanges se dégrade-t-elle dans des mélanges incluant des litières plus contrastées ?

Ce chapitre intègre les données expérimentales des deux premières parties : (i) l'expérience de décomposition réalisée à Sherbrooke (QC, Canada) avec des sachets à litières en microcosmes, impliquant les litières foliaires de six espèces d'arbres, seules et en mélanges et (ii) l'expérience de décomposition menée *in situ* dans la région de Clermont-Ferrand (France) avec des sachets à litières de quatre espèces prairiales, seules et en mélanges.

TEST DES HYPOTHÈSES DU *BIOMASS-RATIO* DE GRIME ET D'IDIOSYNCRASIE POUR PRÉDIRE LES TAUX DE DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES VÉGÉTALES PLURISPÉCIFIQUES

Avant-propos

Ce chapitre a pour objectif de prédire les taux de décomposition de litières végétales plurispécifiques par la méthode des taux agrégés. Pour cela, je teste le *biomass-ratio* de Grime et une nouvelle hypothèse, l'annulation idiosyncratique. Plus précisément, est-ce que l'hypothèse du biomass-ratio de Grime fournit une bonne prédiction des taux de décomposition en mélanges plurispécifiques, à partir des taux observés des espèces seules ? Considérant que l'augmentation de la richesse spécifique en mélange augmente le nombre d'interactions potentielles, comment évolue la précision de prédiction avec l'augmentation du nombre d'espèces ?

Ce chapitre rassemble des résultats d'une expérience de décomposition impliquant six espèces d'arbres et réalisée en conditions contrôlées à l'Université de Sherbrooke, de septembre 2009 à mars 2010.

Le manuscrit est intitulé « Using the biomass-ratio and idiosyncratic hypotheses to predict mixed-species litter decomposition » (Tardif & Shipley 2013), a été accepté dans la revue *Annals of Botany* le 5 octobre 2012 et publié dans le numéro de janvier 2013. J'ai effectué toutes les analyses statistiques et j'ai rédigé le manuscrit en collaboration avec mon directeur de thèse, Bill Shipley. J'ai également bénéficié des conseils et révisions des membres de mon comité à l'Université de Sherbrooke : Robert Bradley, Sophie Calmé et Robert van Hulst.

Using the biomass-ratio and idiosyncratic hypotheses to predict mixed-species litter decomposition

Antoine Tardif^{1,2}

(antoine.tardif@usherbrooke.ca)

and

Bill Shipley^{1*}

(bill.shipley@usherbrooke.ca)

¹Département de Biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, QC, J1K 2R1, Canada

²INRA, UR874, Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial, F-63100 Clermont-Ferrand, France

*To whom reprint requests should be addressed.

KEY WORDS:

Acer saccharum, *Betula populifolia*, biomass-ratio hypothesis, community-aggregated traits, community-weighted means, litter decomposition, *Pinus banksiana*, *Pinus strobus*, *Populus tremuoides*, *Quercus rubra*.

ABBREVIATIONS:

BMRH, biomass-ratio hypothesis ; CWM, community-weighted means ; SR, specific richness ;

REFERENCE:

Tardif A, Shipley B. 2013. Using the biomass-ratio and idiosyncratic hypotheses to predict mixed-species litter decomposition. *Annals of Botany*, **111**: 135-141.

Abstract

- *Background and Aims* We test the acceptability of the biomass-ratio hypothesis (BMRH), operationalized as community-weighted means (CWM), and a new hypothesis (idiosyncratic annulment), for predicting the decomposition of multispecies litter mixtures. Specifically, (a) do BMRH based on monoculture decomposition rates introduces systematic over- or under-estimation of rates in mixtures? (b) does the degree of variability of these rates decreases with increasing species richness (SR) beyond that expected from purely mathematical causes?
- *Methods* We measured decomposition rates ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$) of litter from 6 tree species in microcosms under controlled conditions during 18 weeks of incubation, alone and in all possible combinations of 2, 3, 5 and 6 species. Observed mixture decomposition rates were compared with those predicted by the BMRH using CWM calculated from the monoculture rates and the variability of the differences were compared to the SR of the mixture.
- *Key Results* Both positive and negative deviations from expectation occurred at all levels of SR. The average differences between observed rates of mixtures and those predicted were approximately zero. Although variability in the prediction errors was independent of the SR, this variability between different mixtures having the same number of species decreased with increasing SR such that mixtures with the most species converged on the predicted values. This decrease in variance was not due to idiosyncratic annulment of higher-order interactions between species.
- *Conclusions* The BMRH described the average response of litter mixtures. The decrease in variance and the convergence to the predicted values based on CWM was not due to the "idiosyncratic annulment" of species interactions but was a mathematical consequence of CWM being sums of random variables. Since convergence occurs with increasing SR and since SR increases with increasing spatial scale, the spatial scale will be a determinant in the prediction of ecosystems processes, such as litter decomposition rates.

Introduction

Understanding and predicting ecosystem processes is a key goal of ecology and has become especially important in the current context of global climate and land-use change. However, the complex dynamics of interacting biological populations that form these ecological systems make predictions difficult and often imprecise. In this context, the recent use of plant functional traits to predict ecosystem processes has generated interest both because of the strength of the correlations that have been found and because the use of plant traits permits generalization beyond taxonomic boundaries (*e.g.*, Keddy, 1990; Keddy, 1992; Lavorel *et al.*, 1997; Weiher *et al.*, 1999).

The link between a trait, which is defined as any morphological, physiological or phenological feature that is measurable at the individual level (Violle *et al.*, 2007), and a process that occurs at the level of an entire community or ecosystem was provided by the “biomass-ratio hypothesis” of Grime (1998). This hypothesis states that the effect of each species on an ecosystem process is proportional to the relative abundance of the species in the community. Since only physical entities (individuals), rather than conceptual ones (species) can change an ecosystem property, and since individuals affect such changes through their attributes (values of traits), Garnier *et al.* (2004) reformulated the biomass-ratio hypothesis to state that the effect of each species on an ecosystem process is proportional to the relative abundance of its functional trait values. This leads to the notion of a community-weighted mean (CWM) (or “aggregated”) trait as given in equation 1, in which t_{ijc} is the average value of trait j for species i in community c , p_{ic} is the relative abundance of species i and $\bar{t}_{jc}$ is the community-weighted value of trait j over all S species present.

$$\bar{t}_{jc} = \sum_{i=1}^S p_{ic} t_{ijc}$$

Equation 1

The goal of this line of research is therefore to compare some ecosystem property across communities differing in community-weighted trait values and to obtain general empirical relationships in the form of a function, usually linear, which links the ecosystem property (E_c) with particular community-weighted trait values: $E_c \propto f(\bar{t}_{1c}, \dots, \bar{t}_{jc}) + \varepsilon_c$. This possibility of scaling from individual traits to ecosystem properties has already been demonstrated (Vile *et al.*, 2006; Diaz *et al.*, 2007; Garnier *et al.*, 2007; Lavorel *et al.*, 2007; Suding *et al.*, 2008; Hodgson *et al.*, 2011; among others), using various traits and models.

A hypothesis of idiosyncratic annulment

The use of equation 1 makes an implicit assumption about how the traits of different species interact to produce an ecosystem response. Because a community-weighted mean trait is a weighted linear sum of the attributes of each species, this equation assumes that there are no deviations from linearity, *i.e.*, no interactions between species such that the proportional effect of a species changes depending on the other species that are present. Consider the simplest case in which the ecosystem property is a function of a single trait. If the biomass-ratio hypothesis is strictly true, then we have equation 2, in which ε is random sampling error only.

$$E_c \propto \bar{t}_c + \varepsilon_c = \sum_{i=1}^S p_i t_i + \varepsilon_c \quad \text{Equation 2}$$

This equation implicitly means that the proportional effect of each species on the ecosystem property ($p_i t_i$) depends only on its relative abundance and not on the trait values of the other species in the community. The total ecosystem property is a weighted linear sum of the independent effects of the traits of each species measured separately. If this implicit assumption is not true, then the proportional effect of each species will change, depending upon which other species are also in the community and on their relative abundances; this will lead to a deviation (δ_c) between the measured ecosystem property and the effect predicted by the biomass-ratio hypothesis, as specified in equation 3.

$$E_c \propto \sum_{i=1}^S p_i t_i + \delta_c + \varepsilon_c \quad \text{Equation 3}$$

The total deviation (δ_c) in equation 3 can be further decomposed. If there are only two species in the community, then the right-hand side of equation 3 can be written as $p_1 t_1 + p_2 t_2 + \delta_{12} + \varepsilon_c$ where δ_{12} is the two-way interaction between the two species, which describes by how much the ecosystem property changes when the two species are together relative to the proportional effects of each species separately. If there are three species in the community, then the right-hand side of equation 3 becomes

$$\sum_{i=1}^3 p_i t_i + \delta_{12} + \delta_{13} + \delta_{23} + \delta_{123} + \varepsilon_c ;$$

here we have three separate two-way interactions plus a three-way interaction. Using the notation $^x \delta_m$ to mean the deviation from linearity caused by the m^{th} unique group of species taken x species at a time, we can decompose the total deviation (δ_c) from the biomass-ratio hypothesis in a community of S species as given in equation 4. The total number of such interactions involving S species is 2^S .

$$\delta_c = (\sum^2 \delta_m) + (\sum^3 \delta_m) + \dots + (\sum^{S-1} \delta_m) + ^S \delta \quad \text{Equation 4}$$

Here, in order to evaluate the limits the biomass-ratio hypothesis, we test a new hypothesis (idiosyncratic annulment) based on the idiosyncratic hypothesis of Lawton (1994), which assumes that while diversity affects ecosystem function, such changes are in an unpredictable direction, due to the complexity and variability of the roles of individual species. More specifically, we hypothesize that the size and direction of each of the possible interactions ($^x \delta_m$) in equation 4 are uncorrelated and that the distribution of these interactions is symmetrical around zero; *i.e.*, they are equally likely to be positive or negative. When there are only a few species in the mixture, then the total deviation (δ_c) from equation 2 can be substantial depending on the properties of these few species. However, since increasing the number of species in the community rapidly increases the number of potential interactions, and since each interaction is equally likely to be positive or negative, these interactions will tend to cancel one another more completely. As the total number of species in the community increases, the observed total deviation should

therefore tend towards zero and the community-weighted traits should become increasingly accurate predictors of the ecosystem property. If true, then community-weighted traits in multispecies communities would be good predictors of ecosystem properties even when the biomass-ratio hypothesis is not strictly true.

Testing the biomass-ratio and idiosyncratic hypothesis using litter decomposition

The case of mixed-species litter decomposition provides a good system to test the idiosyncratic hypothesis. There is a large literature concerning the determinants of decomposition rates, but these mainly involve experiments containing either single-species litter or only a few species in mixtures (Hättenschwiler *et al.*, 2005). Importantly, species interactions can provide a substantial source of variability in the prediction of the global rate during the decomposition of species litter mixtures (*e.g.*, Hector *et al.*, 2000; Perez-Harguindeguy *et al.*, 2008). Gartner and Cardon (2004) reviewed about 30 studies comparing leaf litter decay rates in mixtures with known decay rates of the component litters decaying alone. Most litter mixtures (108 out of 162) showed non-additive effects, *i.e.*, accelerated (synergistic) or decelerated (antagonistic) responses compared to those estimated from monocultures. Clearly, the assumption of linearity underlying the use of community-weighted trait means, as implied by equation 2, is wrong because of the ubiquity of such interactions. Despite this apparent ubiquity, the mean bias of predicted decomposition rate was often weak, as shown by Gartner and Cardon (2004). For example, Perez-Harguindeguy *et al.* (2008) found a low and non-significant effect of mixing species litters within a functionally homogenous plant composition. More recently, Pakeman *et al.* (2011) reported a strong correlation ($R^2 = 0.80$) between the observed and predicted specific rates of litter mass loss in mixtures using equation 1. One possible explanation is the hypothesis of idiosyncratic annulment.

This leads to the two working hypotheses that are tested here. (1) The observed specific decomposition rates (k -values) in mixed-species litters are equal to the community-weighted values obtained in monocultures (*i.e.*, the biomass-ratio hypothesis, equation 2).

(2) The variation in observed specific decomposition rates between mixtures having the same number of species will decrease as the number of species in the mixture increases due to idiosyncratic annulment. To test these hypotheses, we use a model based on leaf litter mixtures of tree species. The ecosystem property in our study is the actual decomposition constant (k) of a mixed-species litter, obtained from a simple Olson (1963) model of exponential litter decay. Our species-specific trait is the decomposition constant of each species in monoculture (k_i).

Methods

Design of decomposition experiments

The experiment involved a set of six tree species: sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.), gray birch (*Betula populifolia* Marsh.), northern red oak (*Quercus rubra* L.), trembling aspen (*Populus tremuoides* Michx.), eastern white pine (*Pinus strobus* L.) and jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.). These species naturally co-occur and were chosen in order to maximize the differences in leaf functional traits known to affect decomposition rate, especially leaf dry-matter content (Kazakou *et al.*, 2006; Fortunel *et al.*, 2009; Pakeman *et al.*, 2011), as provided by the TRY database (Küttge *et al.*, 2001).

Leaf litter from *ca.* 3-6 individuals of each of the six tree species were collected from the local Sherbrooke area (45°22'N, 71°55'W, and 45°20'N, 71°44'W; Quebec, Canada) every 2-3 days during the peak of litterfall in September 2009 using nets (for leaves) or landscape fabric (for needles), and avoiding direct contact with soil. All leaves were immediately air-dried at 40°C to stop decay processes before making the litter mixtures and placing them into litterbags. Sugar maple and northern red oak leaves were cut into 2-4 fragments, depending on their original size. Two grams of either single or mixed species litter (in equal mass proportions to maximize the magnitude of potential interactions between them) were gently placed in each litterbag. Litterbags were made of fibreglass fabric (~ 1 mm mesh size, which allowed the greatest litter accessibility to micro- and

mesofauna without litter losses) and measured 13 x 15 cm. After being thermo-sealed, each litterbag was weighed and placed upon the surface organic layer in a separate microcosm (described below). We tested all possible combinations of 2 (15), 3 (20), 5 (6) and 6 (1) mixed species for a total of 42 different litter mixtures. Each combination and harvest time was replicated twice.

The microcosms were based on those described in Taylor and Parkinson (1988) and consisted of a cylindrical drained pot (12 cm height, 15 cm diameter) filled, from bottom to top, with 2-3 cm gravel, 4 cm sand, and 1-2 cm of the organic layer from a forest soil (Appendix 1). This soil was collected within a single hectare from a mixed Yellow Birch-Sugar Maple forest, typical of southern Quebec. The bulk soil was passed through a 6 mm screen to remove undecomposed leaves, large roots and stones, and then thoroughly mixed before adding it to the microcosms. The microcosms, with one litterbag each, were placed randomly on shelves in a dark room under controlled temperature (18-19°C) and relative humidity (58% ± 6%) conditions; the soil was kept moist at all times by regular additions of small amounts of deionized water. At no time did the soil dry out.

Litterbags of each mixture type were destructively harvested after 1, 2, 4, 6, 10 and 18 weeks (*i.e.*, 6 incubation periods). At each harvest, litterbags were dried for 1 week at 40°C, then weighed. In total, there were 2 x 6 litterbags per mixture type and 48 different mixture types.

Statistical analysis

We modelled the dynamics of litter decomposition using the simple exponential model (Olson, 1963): $M_{ij}(t) = M_{ij}(0)e^{-k_i t + \varepsilon_{ij}}$ where $M_{ij}(t)$ is the mass of the litter mixture i in litterbag j at time t , $M_{ij}(0)$ is the initial mass of litter mixture i (2 ± 0.1 g) in litterbag j , k_i is the estimated average specific decomposition rate (d^{-1}) of litter mixture i , and $e^{\varepsilon_{ij}}$ is the deviation of litter mixture i in litterbag j from its predicted value. Because there were slight differences in the initial mass of litter between litterbags, we divided the dry mass of the

litter in a given litterbag at harvest by its initial dry mass. This ratio was then transformed

to logarithms so that Olson's exponential model was linearized: $\ln\left(\frac{M_{ij}(t)}{M_{ij}(0)}\right) = -k_i t + \varepsilon_{ij}$

***Obtaining observed monoculture and mixture decomposition rates, and
predicted community-weighted mixture decomposition rates***

We first fitted a standard linear mixed model regression separately for monocultures and litter mixtures. This was done using the `lmer` function of the *lme4* package of R (Pinheiro and Bates, 2000; Bates, 2005; Bates and Sarkar, 2006) in which the grouping factor was “species” (for monocultures) or “mixture” (for litter mixtures). We initially allowed both slopes and intercepts to vary between groups with no constraints placed on any covariance between slopes and intercepts. However, upon comparing nested models in which the intercepts were free to vary or were fixed to a common value, we found no significant variation of intercepts between groups; this was true for both monocultures and litter mixtures. Therefore, only the slopes were subsequently allowed to vary (model 1). Here, α is the common intercept across groups and k_i is the empirically estimated (*i.e.*, observed) specific decomposition rate of group i . These intergroup decomposition rates are random and follow a normal distribution with mean k and standard deviation σ_δ , while ε_{ij} are normally distributed random within-group deviations with zero mean and standard deviation σ_ε .

$$\ln\left(\frac{M_{ij}(t)}{M_{ij}(0)}\right) = \alpha - k_i t + \varepsilon_{ij}$$

$$k_i = k + \delta_i$$

$$\varepsilon_{ij} : N(0, \sigma_\varepsilon)$$

$$\delta_i : N(0, \sigma_\delta)$$

Model 1

For each litter mixture involving at least two species, we calculated the specific decomposition rates $\hat{k}_i$ that *would* occur if the mass-ratio hypothesis was strictly true, *i.e.*,

$\hat{k}_i = \sum^S p_{ij} k_j$, where $p_{ij}=1/S$ is the initial mass proportion of species j in the mixture i , and k_j is the empirically estimated (observed) specific decomposition rate of species j when measured in monoculture.

Testing the mass-ratio hypothesis

For each litterbag containing a mixture, we defined a new variable, $\hat{k}_i t$, as the product of the expected community-weighted decomposition rate $\hat{k}_i$ of that mixture multiplied by the harvest date t . We then fitted a mixed model regression (model 2) including all of the litter mixtures by regressing the natural logarithm of the mass-ratio on this new variable, so that the empirical estimate of the specific decomposition rate in mixture i became $\beta_i \hat{k}_i$. Note that $\hat{k}_i$ is not a fitted parameter in model 2 but is fixed to the predicted value given the biomass-ratio hypothesis and the observed monoculture decomposition rates. Only β_i is empirically estimated from observed values. Thus $\beta_i = 1$ means that the empirically estimated decomposition rate in mixture i is the same as that predicted by the biomass-ratio hypothesis ($k_i = \hat{k}_i$); $\beta_i < 1$ means that the empirically estimated decomposition rate in the mixture is less than that predicted by the mass-ratio hypothesis ($k_i < \hat{k}_i$); and $\beta_i > 1$ means that the empirically estimated decomposition rate is greater than that predicted by the mass-ratio hypothesis ($k_i > \hat{k}_i$).

$$\ln\left(\frac{M_{ij}(t)}{M_{ij}(0)}\right) = \alpha - \beta_i \hat{k}_i t + \varepsilon_{ij}$$

$$\beta_i = \beta + \delta_i$$

$$\varepsilon : N(0, \sigma_\varepsilon)$$

$$\delta : N(0, \sigma_\delta)$$

Model 2

If the mass-ratio hypothesis is correct, *i.e.*, the actual decomposition rate equals the community-weighted value $\hat{k}_i$ that is predicted from the monocultures, then $\beta = 1$ and

$\sigma_\delta = 0$; there is no bias on average and no bias in any given litter mixture. Any other result means that the mass-ratio hypothesis is not strictly correct. If $\beta = 1$ but $\sigma_\delta > 0$, then the relationship between observed and predicted (CWM) rates varies across litter mixtures, but the mass-ratio hypothesis is true if averaged across all mixtures. Finally, if $\beta \neq 1$ and $\sigma_\delta > 0$, then the mass-ratio hypothesis is not true either within particular litter mixtures or as an average claim. The null hypothesis that $\beta = 1$ was tested with a t -test using the estimated mean and standard error of β from the fixed term of the mixed-model regression. The null hypothesis that $\sigma_\delta > 0$ was tested by comparing the change in likelihood between model 2 and the same model in which the between-mixture slope was not random (using maximum likelihood rather than restricted maximum likelihood) and comparing this to a chi-squared distribution with 2 degrees of freedom using the `anova` function of R.

Testing the hypothesis of idiosyncratic annulment

Idiosyncratic annulment occurs when the biomass-ratio hypothesis is not strictly true, *i.e.*, that the ecosystem response (mixed-species litter decomposition) is not simply the effect contributed by each species weighted by its relative abundance, but when the differences between the two tend to cancel out more completely as the species richness of the community increases. We test this in two ways.

First, we use Monte Carlo simulations to describe the probability distribution of the standard deviation between the community-weighted decomposition rates of different mixtures having the same number of species assuming that this variation is due solely to sampling variation arising from different species compositions in the mixture. Given the same assumptions underlying the mixed-model regressions, the sampling distribution is found to be multivariate normal (Appendix 2), the dimension of which is equal to the number of unique mixtures having the same number of species. The elements in the covariance matrix are a function of (i) the variance in monoculture decomposition rates (obtained from model 1), (ii) the number of species in the mixtures, and (iii) the number of species in common between pairs of mixtures. The Monte Carlo simulation generates random draws from this multivariate normal distribution using the `mvrnorm` function of

the *mass* library of R. We then compare the measured standard deviation of mixture decomposition rates to this Monte Carlo distribution.

Second, we regress the standard deviation of the observed deviations between observed and predicted (CWM) decomposition rates and the number of species per mixture (2, 3 or 5). We then use a permutation test (Manly, 1997) to compare the slope of this regression assuming that these deviations are independent of the species richness of the mixture; details of this permutation test are given in the appendix 2. This simulation was done in R version 2.12.0 (R Development Core Team 2010).

Results

Testing the biomass-ratio hypothesis

Our first working hypothesis was that the observed specific decomposition rates in mixed-species litters are equal to the community-weighted values obtained in monocultures (the biomass-ratio hypothesis). Table 2 gives the litter decomposition rate k_i of each species in monoculture using model 1.

Table 2. Decomposition rates (k -values) of single species litters.

Species	k_i ($\text{mg}^1 \text{g}^{-1} \text{d}^{-1}$)
<i>Acer saccharum</i> Marsh.	3.41
<i>Betula populifolia</i> Marsh.	1.66
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	2.08
<i>Pinus strobus</i> L.	2.26
<i>Populus tremuoides</i> Michx.	2.86
<i>Quercus rubra</i> L.	2.69

Figure 13A shows observed decomposition rates of both the monocultures and mixtures and the predicted decomposition rates of mixtures from community-weighted means. The biomass-ratio hypothesis was tested using model 2, which was applied to the mixture litters by expressing the empirical estimate of the specific decomposition rate as the

product of the value predicted from the mass-ratio hypothesis ($\hat{k}_i$) and the bias (β_i). The average bias over all mixtures (the fixed value of β) was not significantly different from the predicted value given the null hypothesis ($H_0: \beta = 1$, estimated $\beta = 0.949$, *s.e.* = 0.031, $t_{542} = 1.61$, $p = 0.11$; *i.e.*, observed decomposition rate slower than predicted, but not significantly). However, the between-mixture variation in the estimated values of β (*i.e.*, $\sigma_\delta = 0.105$) was significantly greater than zero ($\chi^2 = 6.45$, *d.f.* = 2, $p = 0.039$), meaning that the bias was not equal to unity in all mixtures. To verify that the average decomposition rate in mixture did not vary systematically with species richness of the mixture, we added this variable to model 1 for litter mixtures. The slope associated with the number of species in the mixtures was not significantly different from zero (*slope* = 0.002, *s.e.* = 0.024, $t_{542} = 0.102$, $p = 0.919$; *i.e.*, less slower than predicted with increasing species richness, but not significantly). Therefore, the biomass-ratio hypothesis was consistent with the data on average; this was true irrespective of the species richness of the mixture, but both positive and negative deviations from the biomass-ratio hypothesis occurred in particular litter mixtures.

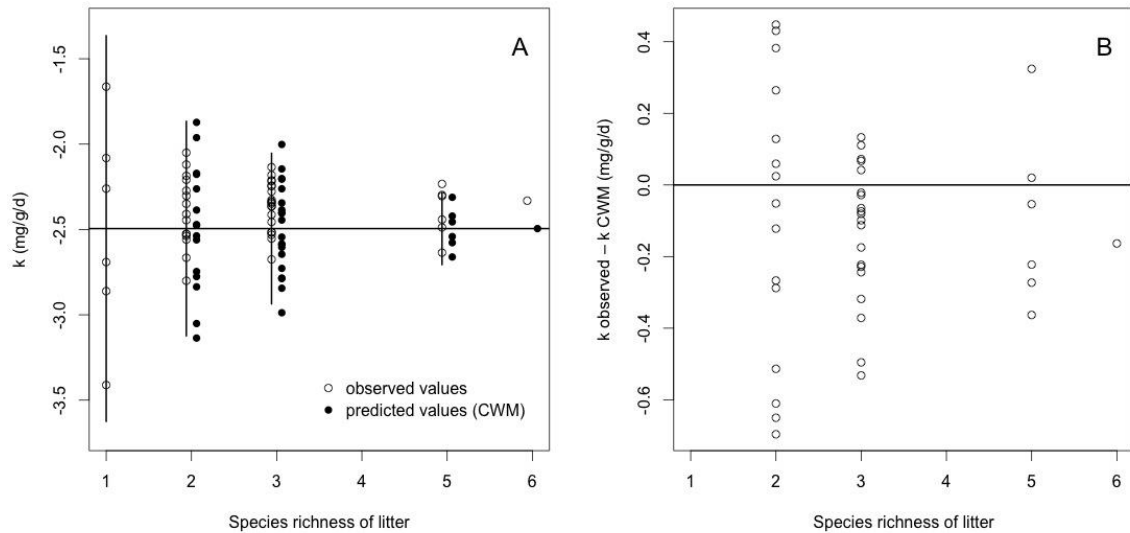


Figure 13. (A) The measured decomposition rates (open circles, $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$) and the calculated community-weighted mean (CWM) values (filled circles, $\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$) are plotted against the number of species in the litter mixture. The horizontal line is the expected value of the measured rates based on the monoculture values and the vertical lines show the expected variation ($\pm 2SD$), assuming the biomass-ratio hypothesis and normally

distributed monoculture rates. (B) Deviations from CWM values due to interactions between species.

Testing the idiosyncratic annulment hypothesis

The second working hypothesis was that variation in the observed decomposition rates would decrease as the number of species in the mixture increases due to idiosyncratic annulment. Figure 13A shows the variation in the observed and community-weighted mixture decomposition rates at each level of species richness. Both the observed and community-weighted values were much less variable in mixture than were the monoculture values and this variation decreased with an increasing species richness of the mixture.

The vertical lines in Figure 13A show the expected range of variation (± 2 SD), based on 20,000 Monte Carlo simulations. These approximate 95% confidence intervals assume that the decrease in variation is simply a mathematical consequence of community-weighted values being weighted means with overlapping groups of species (Appendix 2), rather than being due to any additional decrease caused by idiosyncratic annulment. The levels of variation in both the calculated community-weighted values ($p = 0.699, 0.700, 0.701$) and the observed values ($p = 0.544, 0.110, 0.931$) were consistent with Monte Carlo simulations for the 2-, 3- and 5-species mixtures respectively. Thus, the variability was never significantly lower than that predicted by the Monte Carlo simulations at any level of species richness, contrary to the hypothesis of idiosyncratic annulment.

Figure 13B shows the variation in the percent errors between the observed and community-weighted decomposition rates for the 2-, 3- and 5-species mixtures. Both positive (synergistic interactions) and negative (antagonistic interactions) errors were observed at each level of species richness, in about the same proportion. Note that these errors are not residuals from a regression. Rather, the community-weighted decomposition rates were calculated from independently measured monoculture decomposition rates and so there is no logical requirement that such errors be symmetrically distributed around zero. The permutation test, based on 50,000 permutations, showed that there is no significant

decrease in the variability of the prediction errors as the species richness increases ($p = 0.139$).

Discussion

The complexity of ecological systems makes it difficult to predict their processes from a knowledge of the component parts. This is certainly true concerning litter decomposition, where species interactions add an important source of variability (*e.g.*, Hector *et al.*, 2000; Perez-Harguindeguy *et al.*, 2008) and can therefore strongly change predictions of global decomposition rates.

In this paper, we were interested in exploring two aspects of the use of the biomass-ratio hypothesis, as operationalized by the notion of community-weighted trait means, in linking traits to ecosystem processes. First, do community-weighted means, based only on the value of each species in monoculture, introduce a systematic over- or under-estimation of the ecosystem process (here, litter decomposition rates in mixtures)? Second, do the deviations from the predicted community-weighted means tend to more completely cancel out as the number of species in the mixture increases (“idiosyncratic annulment”)?

Before answering these questions, we first measured the decomposition rates of the litter of each species in monoculture. Since the major factors (environmental variables, pool of decomposer species) affecting decomposition were invariant in our experiments, the observed variability in decomposition rates is predominantly due to differences in litter quality between species, *i.e.*, their various physical and chemical properties.

We found that, considering all litter mixtures, the *average* decomposition rate was equal to the rate predicted by the community-weighted value based on the monoculture values. This agrees with Grime’s biomass-ratio hypothesis, in which the contribution of each species to an ecosystem process is equal to its relative abundance in the community (Grime, 1998). However, even though the average response was equal to the community-weighted value,

there were substantial deviations between the observed and predicted values between different mixtures having the same total number of species. In other words, the biomass-ratio hypothesis did apply when considering the average response over the entire set of mixtures, but not particularly well to any single mixture. Both synergistic and antagonistic interactions occurred, depending upon the mixture, and resulted in both strong positive and negative deviations from the expected decomposition rates that were predicted by the community-weighted means. These results showing non-additive effects were consistent with the literature (Gartner and Cardon, 2004; Hättenschwiler *et al.*, 2005).

As expected (Figure 13 and appendix 2), the variability in observed and estimated (using monoculture community-weighted means) mixture decomposition rates decreased with increasing species richness of the mixture. As far as we know, this particular point has been investigated in very few articles within the decomposition literature, but the results were consistent to ours. For example, Keith *et al.* (2008) (but also Perez-Harguindeguy *et al.*, 2008) found a reduction of variability of observed mass loss with an increasing number of species in the mixtures and a greater effect of species richness on variances than on means.

In part, this result is a necessary consequence of two properties of community-weighted means. First, the variability of a weighted sum of random variables (*i.e.*, a community-weighted mean) is less than the variability of the component variables themselves (the monoculture rates) and is inversely proportional to the number of random variables (*i.e.*, species) in the sum. This is exactly the same reason why the standard error of a sample mean decreases with the square of the sample size. Second, when different mixtures contain species in common, this creates a positive covariance that further decreases the variability of the community-weighted means.

However, we had expected an additional biological effect of mixing litter species (idiosyncratic annulment), which would decrease the variability of the prediction errors below that due to these purely statistical effects. Our Monte Carlo simulations showed that the observed decrease in variability was consistent with those expected purely from these two necessary properties of community-weighted means. Furthermore, there was no

significant trend for the variability in the observed errors (observed - predicted values) to decrease with increasing species richness, based on the permutation test. Thus, we cannot accept the hypothesis of idiosyncratic annulment. If this biological effect does occur, it is too weak to be detected within our experiment.

Even if idiosyncratic annulment does not occur, the mathematically necessary decrease in the variability of community-weighted means with increasing species richness has important biological consequences that are scale-dependent. Consider first a spatial scale in a forest that is small enough so that leaves of only a few different species are found in mixtures (for instance 100 cm², a common size of litterbags). At this scale, we could predict the *average* decomposition rate using monoculture rates and the biomass-ratio hypothesis, but not the direction or magnitude of actual rates in any particular 100 cm² patch of forest due to the complexity and the variability of the roles of individual component species. Thus, at this scale, our results confirm those of Wardle *et al.* (1997, p. 254), who found that “the effects did not work in easily predictable directions, and both positive and negative effects of litter mixing occurred depending upon the component species.” This should be true irrespective of the species richness of the entire forest since, at such small scales, one would rarely find the litter of more than only a few species co-occurring. However, at a spatial scale large enough to include many different species, the variance around the average rate predicted by the biomass-ratio hypothesis would be much lower and the accuracy of the prediction, therefore, would be greater (Figure 13). If one considers a forest with many different mixtures of litter on the forest floor, then this result means that the biomass-ratio hypothesis could be a reasonable approximation at this larger spatial scale, even if it is not very accurate at the very small scales at which individual leaves mix. Furthermore, this increase in accuracy with increasing spatial scale should be more pronounced in species-rich forests.

Certainly, our results must be replicated under variable environmental conditions before we can know if this pattern exists in the more variable environment of a real forest. If so, then we should also be able to use existing databases (*e.g.*, Kattge *et al.*, 2011) to produce aggregated versions of those leaf morphological and chemical traits that cause decomposition rates.

Supplementary data in appendix 2

Supplementary data consist of further details for: the variance of a single community-weighted mean decomposition rate (K_M); covariances; the distribution of K_M in the experiment; and testing the significance of the observed decrease in the prediction errors with increasing species richness of the litter mixture.

Aknowledgements

We thank Justine Nault, Catherine Routhier, David Shipley, Benoît Lapointe and Dr. Bill Parsons for technical assistance. Drs. Sophie Calmé, Robert van Hulst, Bill Parsons and Jean-François Soussana commented on previous versions of the manuscript. We thank the Centre for Forest Studies (CEF) in Quebec, Canada, and INRA Grassland Ecosystem Research Unit (UREP), France, for their collaboration. This research was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada.

Literature cited

- Bates D. 2005.** Fitting linear mixed models in R. *R News* **5**: 27-30.
- Bates D, Sarkar D. 2006.** lme4: Linear Mixed-Effects Models Using S4 Classes, URL <http://CRAN.R-project.org>, R package version 0.99875-8.
- Diaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM. 2007.** Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings National Academy Sciences* **104**: 20684–20689.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R et al. 2009.** Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* **90**: 598-611.
- Garnier E, Cortez J, Billes G et al. 2004.** Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85**: 2630-2637.
- Garnier E, Lavorel S, Ansquer P et al. 2007.** Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany* **99**: 967-985.
- Gartner TB, Cardon ZG. 2004.** Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* **104**: 230-246.
- Grime JP. 1998.** Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**: 902-910.
- Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S. 2005.** Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review Ecology Evolution & Systematics* **36**: 191–218.
- Hector A, Beale AJ, Minns A, Otway SJ, Lawton JH. 2000.** Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos* **90**: 357-371.
- Hodgson JG, Montserrat-Martí G, Charles M et al. 2011.** Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany* **108**: 1337-1345.
- Kattge J, Díaz S, Lavorel S et al. 2011.** TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* **17**: 2905-2935.

- Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E. 2006.** Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* **20**: 21-30.
- Keddy PA. 1990.** The use of functional as opposed to phylogenetic systematics: a first step in predictive community ecology. In: Kawano S ed. *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. London, Academic Press.
- Keddy PA. 1992.** A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* **6**: 621-626.
- Keith AM, van der Wal R, Brooker RW. 2008.** Increasing litter species richness reduces variability in a terrestrial decomposer system. *Ecology* **89**: 2657-2664.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA. 1997.** Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* **12**: 474-478.
- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre, S et al. 2007.** Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* **22**: 134-147.
- Lawton JH. 1994.** What do species do in ecosystems? *Oikos* **71**: 367-374.
- Manly BFJ. 1997.** *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology, second edition*, London, Chapman and Hall.
- Olson JS. 1963.** Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* **44**: 322-331.
- Pakeman RJ, Eastwood A, Scobie A. 2011.** Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the 'mass ratio hypothesis'. *Plant Soil* **342**: 49–57.
- Perez-Harguindeguy N, Blundo CM, Gurvich DE, Díaz S, Cuevas E. 2008.** More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant Soil* **303**: 151–159.
- Pinheiro JC, Bates DM. 2000.** *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer.
- R Development Core Team. 2010.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Suding KN, Lavorel S, Chapin FS et al. 2008.** Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* **14**: 1125-1140.

- Taylor B, Parkinson D. 1988.** A new microcosm approach to litter decomposition studies. *Canadian Journal of Botany* **66**: 1933-1939.
- Vile D, Shipley B, Garnier E. 2006.** Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters* **9**: 1061–1067.
- Violle C, Navas ML, Vile D et al. 2007.** Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882-892.
- Wardle DA, Bonner KI, Nicholson KS. 1997.** Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* **79**: 247-258.
- Weiher E, van der Werf A, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O. 1999.** Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* **10**: 609-620.

LE *BIOMASS-RATIO* DE GRIME PEUT-IL
PRÉDIRE LES TAUX DE DÉCOMPOSITION DE
LITIÈRES PLURISPÉCIFIQUES LE LONG D'UN
GRADIENT CLIMATIQUE ?

Avant-propos

Ce troisième chapitre a pour objectif de prédire les taux de décomposition de litières végétales plurispécifiques par la méthode des taux agrégés, le long d'un gradient climatique. Comme dans le premier article, je teste le *biomass-ratio* de Grime et l'hypothèse de l'annulation idiosyncratique. L'originalité de ce travail est maintenant de tester ces hypothèses en conditions environnementales variables, et en particulier sous l'effet d'un double gradient de réchauffement et d'assèchement, tel que prévu par le GIEC pour la région considérée dans les prochaines décennies. La question principale que l'on se pose est : est-ce que la variabilité des taux entre mélanges diminue quand les conditions abiotiques du site deviennent plus limitantes à la décomposition ?

Ce chapitre rassemble les résultats d'une étude effectuée dans le cadre de la cotutelle de thèse avec l'unité de recherche sur l'écosystème prairial (UREP) de l'INRA de Clermont-Ferrand (France). L'expérience de décomposition implique quatre espèces herbacées et a été réalisée d'avril à octobre 2010, sur trois sites proches de Clermont-Ferrand (Massif Central français), le long d'un double gradient de précipitations et de température.

Le manuscrit est intitulé « Can the biomass-ratio hypothesis predict mixed-species litter decomposition along a climatic gradient? » et a été soumis le 26 juillet 2013 à la revue *Annals of Botany* et accepté le 5 décembre 2013. J'ai effectué toutes les analyses statistiques et j'ai rédigé l'ensemble du manuscrit. Ce travail a été révisé par mes directeurs de thèse, Bill Shipley et Jean-François Soussana, ainsi que par Juliette M.G. Bloor et Katja Klumpp (INRA de Clermont-Ferrand).

Can the biomass-ratio hypothesis predict mixed-species litter decomposition along a climatic gradient?

Antoine Tardif^{1,2} (antoine.tardif@usherbrooke.ca)

Bill Shipley^{1*} (bill.shipley@usherbrooke.ca)

Juliette M.G. Bloor² (juliette.bloor@clermont.inra.fr)

Jean-François Soussana² (Jean-Francois.Soussana@paris.inra.fr)

¹Département de Biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, QC, J1K 2R1, Canada

²INRA, UR874, Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial, F-63100 Clermont-Ferrand, France

*To whom reprint requests should be addressed.

KEY WORDS:

Biomass-ratio hypothesis, climatic gradient, community-aggregated traits, community-weighted means, *Festuca rubra*, litter decomposition, *Lolium perenne*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*.

Article original soumis à *Annals of Botany* le 26 juillet et accepté le 5 décembre 2013.

Abstract

- *Background and Aims* We tested the biomass-ratio hypothesis (BMRH), operationalized as community-weighted means (CWM) of monoculture values, for predicting the decomposition of multispecies litter mixtures under field conditions.
- *Methods* We measured decomposition rates ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$) of litter from 4 herb species using an *in-situ* litterbag experiment at 3 sites in central France along a climatic gradient of warming-drying. All possible combinations from 1 to 4 species mixtures were tested during 28 weeks of incubation. Observed mixture decomposition rates were compared with those predicted by the BMRH. Variability of the prediction errors were compared to the species richness of the mixtures, across sites, and within sites over time.
- *Key Results* Both positive and negative prediction errors occurred. Despite this, the BMRH was true as an average claim for all sites ($r = 0.91$) and for each site separately, except for the climatically intermediate site, which showed mainly synergistic deviations. Variability decreased with increasing species richness and in less favourable climatic conditions for decomposition.
- *Conclusions* CWM values provided good predictions of mixed-species litter decomposition in the field, converging to the predicted values with increasing species richness and in climates less favourable to decomposition. Under a context of climate change, abiotic variability would be important to take into account when predicting ecosystem processes.

Introduction

Predicting ecosystem function in a changing environment is a fundamental challenge for ecologists. Ecosystems are characterized by complex interactions, both between component species and between these species and abiotic conditions. Consequently, ecosystem processes reflect the combined properties and performances of the constituent species; this complexity makes their study and prediction difficult in a general context.

One way to link the aggregated response of an ecosystem or a community property with the effects of each species is provided by Grime's "biomass-ratio hypothesis" (Grime, 1998). This hypothesis states that ecosystem properties are driven by the characteristics of dominant species in the community. This has been shown in various ecosystem processes (*e.g.*, Mokany *et al.*, 2008). The biomass-ratio hypothesis was further operationalized by Garnier *et al.* (2004) via community-weighted (or "aggregated") means. This is formalized in equation 1, in which e_{ic} is the average per capita effect of species i in community c , p_{ic} is the relative abundance of species i and E_c is the community-weighted effect on the ecosystem summed over all S species present. The average per capita effects of each species (e_{ic}) can be further decomposed into the contributions of different functional traits possessed by each species.

$$E_c = \sum_{i=1}^S p_{ic} e_{ic} \quad \text{Equation 1}$$

As required by Garnier's version of the biomass-ratio hypothesis, this equation calculates the overall ecosystem response (E) as an additive function of individual species effects ($p_i e_i$). If synergistic or antagonistic interactions are present, then the biomass-ratio may not be an accurate predictor of the observed responses.

If so, the biomass-ratio hypothesis would not hold because the effect of a particular species on the ecosystem would not only depend on its relative abundance, but also on the combination of species in the community.

Some studies have shown that litter decomposition rates can be correlated to functional traits such as leaf carbon and nitrogen content or leaf dry matter content (*e.g.*, Kazakou *et al.*, 2006 ; Santiago, 2007 ; Fortunel *et al.*, 2009). In this context, Suding *et al.* (2008) proposed a framework which differentiates between environmental responses (response traits) and effects of environmental change on ecosystem processes (effect traits). Our article refers to decomposition rate as a single synthetic effect trait.

The decomposition of mixed species plant litter, the subject of our study, provides an interesting model in this context because it constitutes an important part of the nutrient cycle and because there is already a large literature on this topic, although relatively few of these studies concern interspecific mixtures of litter (Wardle *et al.*, 1997, and reviews of Gartner and Cardon, 2004, and Hättenschwiler *et al.*, 2005). Since litter decomposes in mixtures in most ecosystems, and since interactions occur frequently within communities, interspecific litter mixtures often show synergistic or antagonistic effects. Among the possible mechanisms for interspecific interactions, the review by Hättenschwiler *et al.* (2005) identified nutrient transfer, the effects of specific secondary compounds, interactions across trophic levels and improved microenvironmental conditions. Such non-additive effects have been reported in many decomposition experiments involving species mixtures (Gartner and Cardon, 2004). These non-additive interactions should therefore induce a bias in the prediction of mixed species decomposition rates based on monoculture values (*e.g.*, Hector *et al.*, 2000; Perez-Harguindeguy *et al.*, 2008).

Considering this potential source of error, one could expect that predictions based on biomass-ratio hypothesis would be incorrect since they implicitly assume that there are no interactions between species. However, some studies have reported that the use of the biomass-ratio can still be accurate (Perez-Harguindeguy *et al.*, 2008; Pakeman *et al.*, 2011). How can a hypothesis that assumes the absence of interspecific interactions provide

accurate predictions of a phenomenon in which such interactions are common? Our study aims to explain such an apparent paradox.

Based on the “idiosyncratic hypothesis” of Lawton (1994), an “idiosyncratic annulment” hypothesis (Tardif and Shipley, 2013) was recently proposed to explain why the biomass-ratio hypothesis often provides good predictions of mixed-species litter decomposition despite the common presence of interactions between species. It assumes that interactions exist but, being equally likely to be both positive or negative, they cancel out each other leading to a global average rate around the predicted value. Furthermore, increasing the number of species increases the number of potential interactions which more fully cancel each other out, leading to a better prediction, *i.e.*, through a decrease of the variation in observed decomposition rates between mixtures having the same number of species (Tardif and Shipley, 2013). However, Tardif and Shipley’s (2013) empirical demonstration was conducted for tree species under controlled conditions, and so might not be applicable to ecosystems or communities *in situ*. Indeed, many environmental factors (temperature, humidity, soil pH, differing decomposer communities) affect litter decomposition rates (*e.g.*, Berg *et al.*, 1993; Aerts, 1997; Murphy *et al.*, 1998; Cornwell *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2008; Bontti *et al.*, 2009), environmental variability could strongly affect species interactions in mixture.

In particular, if the abiotic conditions drive deviations in a particular direction (synergistic or antagonistic), and thus unbalance the equilibrium between positive and negative deviations, then the assumption of symmetrical bias around zero required by idiosyncratic annulment would be false. Moreover, as more limiting abiotic conditions reduce the overall rate of decomposition, a reduction of the variability between mixtures would be expected.

Among the abiotic conditions known to affect decomposition rates, mean annual temperature (MAT) and mean annual precipitations (MAP) are often used in litter decomposition experiments (*e.g.*, Epstein *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2008; Bontti *et al.*, 2009). We therefore concentrate on variation in MAT and MAP. Thus, under natural conditions, the effects of abiotic environmental variability (*i.e.*, climate) represent a second

source of error in the prediction of decomposition rates, especially in species mixtures. We expect that abiotic conditions limiting to decomposition will reduce the potential variability of decomposition rates between species. In our study, we tested the “idiosyncratic annulment” hypothesis on abiotic variability, applied to the decomposition of grassland litter. We measured both within- and between-site variability in decomposition, the latter based on a double gradient of both warming and drying.

Here, we report an *in-situ* litterbag experiment along a climatic gradient to examine the effects of the species richness and the abiotic conditions on litter decomposition. Specifically, we tested (1) whether the observed specific decomposition rates in mixed-species litters are equal to the community-weighted values obtained in monocultures (*i.e.*, the biomass-ratio hypothesis); (2) whether the variation in observed specific decomposition rates between mixtures having the same number of species will decrease as the number of species in the mixture increases due to idiosyncratic annulment; (3) whether the variation of decomposition rates between litter mixtures decrease as the abiotic conditions of the site become more limiting to decomposition, *i.e.*, with lower measured average decomposition rates.

Methods

Study sites

The experiment was conducted in three sites distributed along correlated altitudinal-climatic gradient near Clermont-Ferrand in central France: Laqueuille (45°38'33"N, 2°44'11"E, 1045 m a.s.l.), Theix (45°43'22"N, 3°1'21"E, 880 m a.s.l.) and Crouël (45°46'32"N, 3°8'48"E, 340 m a.s.l.). These sites have a contrasted climate (Appendix 3). Laqueuille is the coolest (MAT = 8.0°C) and wettest (MAP = 1100 mm), Theix is intermediate (MAT = 8.7°C and MAP = 830 mm) and Crouël is hottest (MAT = 12.0°C) and driest (MAP = 570 mm, with a drought in august). The climatic data were provided by CLIMATIK, an agroclimatic database (MétéoFrance and INRA convention). However,

this experimental design was not made to test a single climatic factor such as temperature or precipitation, but rather to test a gradient from more favourable to more limiting abiotic conditions for decomposition.

Construction of litter bags

The experiment involved a set of four herb species: common dandelion (*Taraxacum officinale* F.H. Wigg), white clover (*Trifolium repens* L.), perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) and red fescue (*Festuca rubra* L.). The species were chosen in order to maximize the differences in leaf functional traits known to affect decomposition rates, especially leaf dry matter content (Kazakou *et al.*, 2006; Fortunel *et al.*, 2009; Pakeman *et al.*, 2011) among the species present in our sites. Litter of the four herbaceous species was gathered in autumn 2009 by cutting the senescent leaves of several individuals from monocultures grown in a field collection at Crouël (all species except red fescue) and Laqueuille (red fescue). All leaf litter was air-dried at 40°C and then 1.5 g was gently placed in each litterbag with equal proportions for the mixed species litters. Litterbags (10 x 11 cm) were made of fibreglass fabric (~ 1 mm mesh size). After being thermosealed, each litterbag was weighed.

Experimental design

Litterbags were placed upon the soil surface, then covered and held down by chicken wire (~ 25 mm mesh size). The same organic superficial layer of soil from Theix was placed into a 20 cm deep pit (4.6 x 4 m) in each site, after removing rocks and weeds. During the entire experiment, the ground was kept bare by manual weeding, to avoid interactions between vegetation and decomposition.

We used each litter monoculture and all possible combinations of 2, 3, and 4 species, giving 15 different species compositions. Each species composition and harvest time was replicated in three blocks per site. Litterbags were randomly chosen within each block and

destructively harvested after 15, 28, 42, 70, 126, 196 days (*i.e.*, 6 decomposition periods). At each harvest, litterbags were dried for 1 week at 40°C, gently cleaned to remove dirt, and weighed. Thus the full experiment consisted of 3 sites x 3 replicates (blocks) per site x 6 litterbags per mixture type and 15 different mixture types.

Statistical analysis

Modelling the dynamics of litter decomposition

To model the dynamics of litter decomposition, we applied statistical analysis according to Tardif and Shipley (2013). Main points are provided here.

We first plotted $\ln\left(\frac{M_{ij}(t)}{M_{ij}(0)}\right)$ as a function of time, where $M_{ij}(t)$ is the mass of the litter mixture i in litterbag j at time t , $M_{ij}(0)$ is the initial mass of litter mixture i (1.5 ± 0.1 g) in litterbag j . As we observed non-linear trends, we did not use the simple negative exponential model of Olson (1963) but instead we modelled the ln-transformed proportional mass loss as a quadratic function of time (Equation 2), where a_i , b_i , c_i are coefficients of the equation for mixture i , t is the harvest date (days) and ε_{ij} is the deviation of mixture i in litterbag j from its predicted value.

$$\ln\left(\frac{M_{ij}(t)}{M_{ij}(0)}\right) = a_i + b_i t + c_i t^2 + \varepsilon_{ij} \quad \text{Equation 2}$$

As in Tardif and Shipley (2013), we used mixed models, because the mass loss depends on both fixed (time) and random (the error between litterbags of a given mixture) effects.

Obtaining observed decomposition rates, and those predicted by the biomass-ratio hypothesis

A first derivative as a function of time of equation 2 provided $k_i(t)$, i.e., the observed decomposition rates of mixture i at each time t (Equation 3).

$$k_i(t) = b_i + 2c_it \quad \text{Equation 3}$$

A standard linear mixed model regression was fit separately for monocultures and litter mixtures and each study site. We used the `lmer` function of the *lme4* package of R (Pinheiro and Bates, 2000; Bates, 2005; Bates and Sarkar, 2006) in which the grouping factor was “species” and “mixture”, for monocultures and mixtures respectively. The mixed model regression provided coefficients b_i and c_i of equations 2 and 3, allowing us to determine observed k -values for each monoculture and mixture at each harvest date, as decomposition rate varies with time.

For each litter mixture involving at least two species, the specific decomposition rates $\hat{k}_i$ that *would* occur in that given mixture was calculated, assuming that the mass-ratio hypothesis is strictly true. Accordingly, $\hat{k}_i(t) = \sum_{n=1}^S p_{in} k_n(t)$, where $p_{nj}=1/S$ is the initial mass proportion of species n in the mixture i , and k_n is the empirically estimated (observed) specific decomposition rate of species n in mixture i when measured in monoculture at time t . These values were obtained by calculating the community-weighted values of b_i and c_i for mixture i , i.e., $\hat{b}_i = \sum_{n=1}^S p_{in} b_n$ and $\hat{c}_i = \sum_{n=1}^S p_{in} c_n$ and substituting these into equation 3. We thus obtained equation 4, with the predicted decomposition rate of mixture i at time t .

$$\hat{k}_i(t) = \hat{b}_i + 2\hat{c}_i t \quad \text{Equation 4}$$

Testing the mass-ratio hypothesis

The biomass-ratio hypothesis assumes that the mean observed decomposition of a mixture within a site is equal to the values predicted from community-weighted approach (Equation 5a) with ε_{ij} representing the residual variation around a single mixture.

$$\ln\left(\frac{M_{ij}(t)}{M_{ij}(0)}\right) = \hat{a}_i + \hat{b}_i t + \hat{c}_i t^2 + \varepsilon_{ij}$$

$$\ln\left(\frac{M_{ij}(t)}{M_{ij}(0)}\right) = \alpha_i + \beta_i (\hat{b}_i t) + \gamma_i (\hat{c}_i t^2) + \varepsilon_{ij}$$

Equation 5 a, b

To test this hypothesis, two new variables were created for each mixture by multiplying the community-weighted values of each $\hat{b}_i$ and $\hat{c}_i$ to time and its square, respectively. For each site, we then fit a mixed model regression following equation 5b but also including the litter mixtures as the between-group random variable. If the biomass-ratio hypothesis is strictly true, then the estimated coefficients of β and γ are both equal to 1 and there will be no significant between-mixture variation associated with these parameters. If the biomass-ratio hypothesis is true on average, but not for every mixture, then the estimated coefficients of β and γ are both equal to 1 but there will be significant between-mixture variation associated with these parameters. If the biomass-ratio hypothesis is not true even on average, then one or both of β and γ will be significantly different from 1.

Testing the hypothesis of idiosyncratic annulment

Idiosyncratic annulment occurs when the biomass-ratio hypothesis is not strictly true, *i.e.*, when the ecosystem response (mixed-species litter decomposition) is not simply the effect contributed by each species weighted by its relative abundance, but when the differences between the observed effect and that predicted by the biomass-ratio hypothesis tend to cancel out more completely as the species richness of the community increases. We tested this in two ways.

To test this hypothesis, we first used Monte Carlo simulations to describe the probability distribution of the standard deviation between the community-weighted decomposition rates of different mixtures having the same number of species, by assuming that this variation is due solely to sampling variation arising from different species compositions in the mixture; see supplementary data of Tardif and Shipley (2013). This is necessary because a decreasing variance with increasing species richness is not necessarily due to an idiosyncratic annulment, but could be a mathematical consequence of community-weighted means being sums of random variables. Given the same assumptions underlying the mixed-model regressions, the sampling distribution is found to be multivariate normal, the dimension of which is equal to the number of unique mixtures having the same number of species. The elements in the covariance matrix are a function of (i) the variance in monoculture decomposition rates, (ii) the number of species in the mixtures, and (iii) the number of species in common between pairs of mixtures. The Monte Carlo simulation generates random draws from this multivariate normal distribution using the `mvrnorm` function of the *mass* library of R (for details see supplementary data of Tardif and Shipley, 2013). This Monte Carlo distribution was then compared with the measured standard deviation of mixture decomposition rates. Next, the standard deviation of the observed deviations between observed and predicted (CWM) decomposition rates was regressed on the number of species per mixture (2, 3 or 5), and a permutation test was used (Manly, 1997) to compare slopes, which were assumed to be independent of the species richness of the mixture. Simulations were done in R version 2.12.0 (R Development Core Team 2010, see also Tardif and Shipley, 2013).

In the third part of this article, we report the observed means and standard deviations of litter mixture decomposition rates for each site.

Results

A quadratic function for modelling the dynamics of litter decomposition

Visual inspection of $\ln(\text{mass loss})$ over time suggested a nonlinear response. We therefore fitted a linear mixed model regressing the natural logarithm of observed mass ratio (remaining mass divided by initial mass) as a function of "site", "time", "time²" and interactions (as fixed factors), and "species mixture" nested in "time" and "time²" (as random terms). An anova identified highly significant ($p < 0.001$) effects associated with all fixed effects factors: sites, harvest times, squared time and interactions with site. In particular, adding a quadratic term for time significantly improved the model ($F\text{-value} = 127.72$, $p\text{-value} < 0.001$). As significant differences between sites were also found, we thus used a quadratic model to model the dynamic of decomposition, for each site separately. This implies a varying decomposition rate over time.

Empirical patterns of mass loss

Mass loss during the experimental period ranged from 16 % to 86 % across treatments (Figure 14). There was an initial rapid rate of mass loss, which then decreased with time (Figure 14). An initial examination of the data also showed a much stronger variability in the site of Laqueuille (the coolest and wettest site) than in Theix (intermediate site) and Crouël (the hottest and driest site).

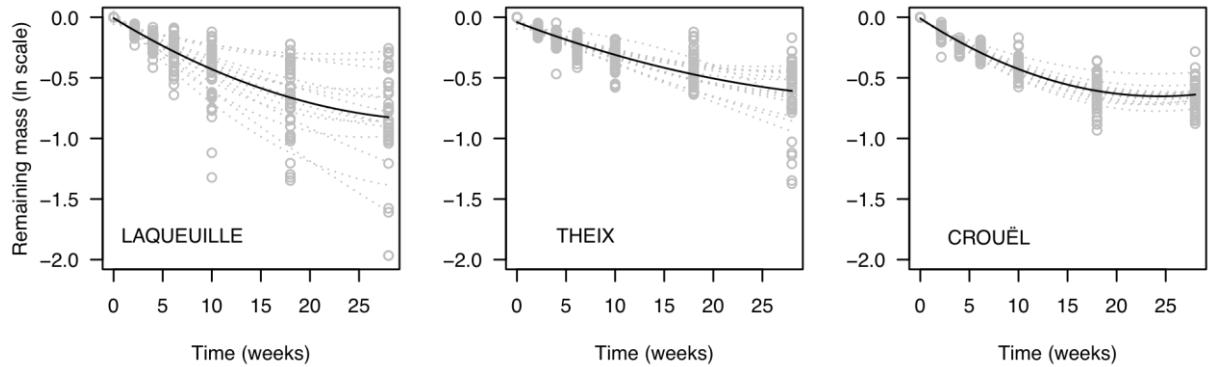


Figure 14. The natural logarithm of observed remaining mass of leaf litter as a proportion of initial mass, plotted against time (weeks) from the beginning of the experiment, for each litterbag and each of three sites (open circles). Dotted gray and solid black lines represent the quadratic function of each mixture (mono- and polycultures) and their mean estimate, respectively.

The biomass-ratio hypothesis

Our first hypothesis was that the observed specific decomposition rates in mixed-species litter mixtures were equal to the community-weighted values (k CWM) obtained from monocultures (*i.e.*, the biomass-ratio hypothesis), within each site. For a given site, the biomass-ratio hypothesis is *strictly true* if neither of the slope coefficients β and γ (Equation 5b) differ significantly from 1 and if there is also no significant between-mixture variance associated with them. The biomass-ratio hypothesis is *true as an average claim* but not true in every litter mixture if there is a significant between-mixture variance associated with either β or γ . Our results showed a significant between-mixture variance of the two fixed slopes β and γ for each of the tested sites in any site ($p = 0.002, < 0.001, < 0.001$ for respectively Crouël, Theix and Laqueuille). Notably, the fixed slopes estimates did not differ from unity in both Laqueuille and Crouël (Figure 15), supporting the biomass-ratio hypothesis on average but not in every mixture. However, in Theix, β and γ were both different from unity. In this site, the biomass-ratio hypothesis was therefore rejected (Figure 15).

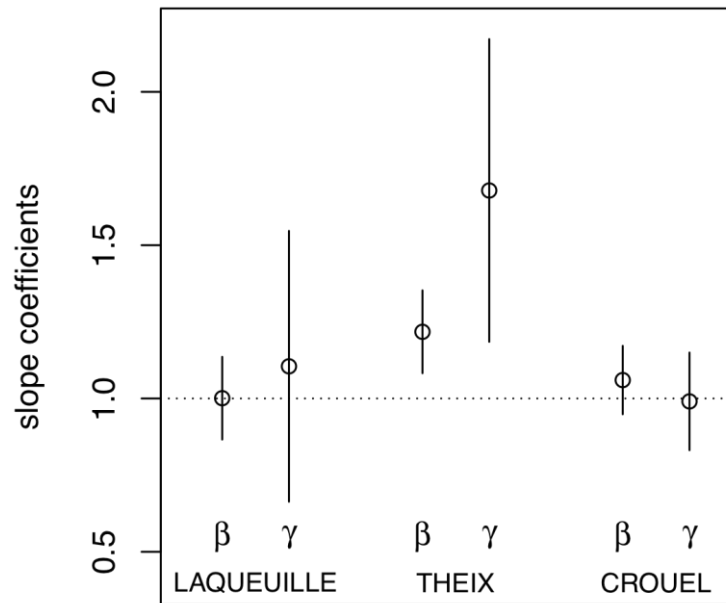


Figure 15. Open circles represent the estimated slope coefficients β and γ from the mixed-model regression testing the biomass-ratio tests for each site; the vertical lines show the variation (± 2 SE). The horizontal broken line indicates the predicted values of given the biomass-ratio hypothesis.

At the Laqueuille and Crouël sites, the measured decomposition rates in mixtures showed no systematic bias and good correlations with respect to the predicted values based on the independently measured monoculture values and the biomass-ratio hypothesis (Figure 16). Both positive and negative deviations were observed relative to the predicted rates, but a general 1:1 relationship exists even though there is no statistical necessity for this relationship. However, the site of Theix showed mainly synergistic deviations (decomposition rates with higher absolute values than those predicted by the CWM) which contradict the biomass-ratio hypothesis, even as an average claim.

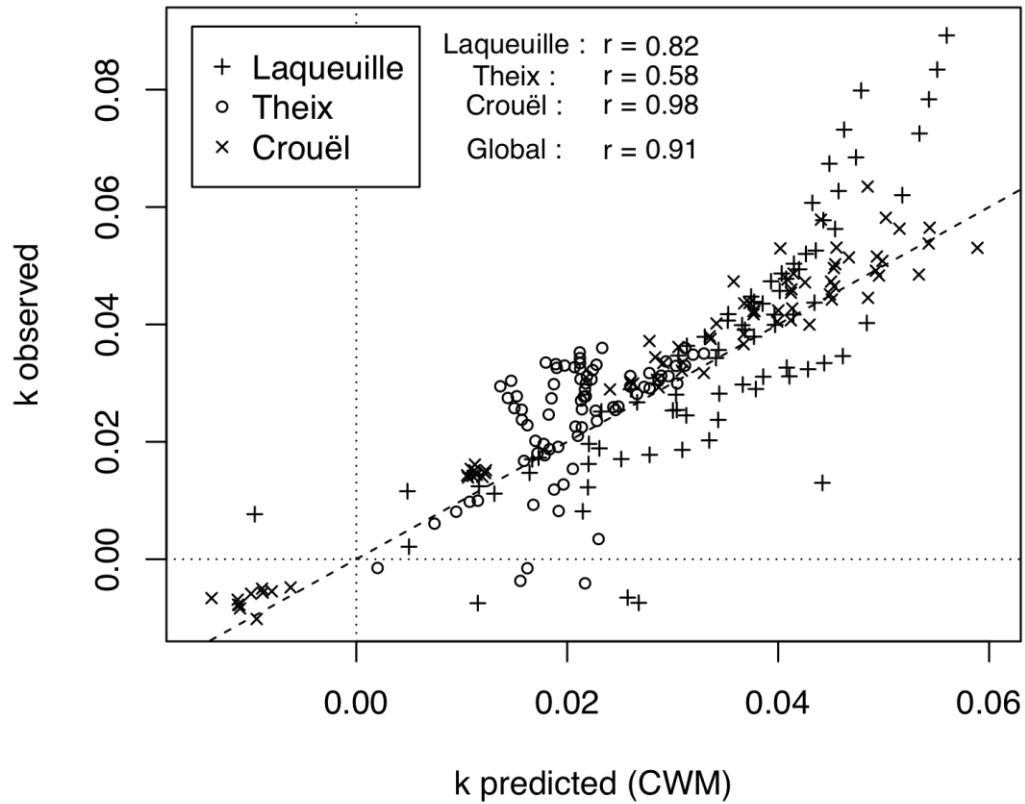


Figure 16. The observed decomposition rates ($\text{g g}^{-1} \text{ week}^{-1}$) of multi-species litter mixtures are plotted against the predicted decomposition rates based on monoculture decomposition rates weighted by relative abundance, for each site (CWM, in $\text{g g}^{-1} \text{ week}^{-1}$). The dashed line represents the 1:1 relationship, i.e., absence of deviation. Pearson's correlation coefficient (r) was calculated for each site and globally.

The « idiosyncratic annulment » hypothesis

Observed decomposition rates, measured as the standard deviation in k-values between mixtures having the same number of species, showed decreasing variability with increasing number of species in the mixture (from 1 to 3 species, Figure 17). Although results at Theix and Crouël showed similar variability with 2- and 3-species mixtures, the decreasing variability was very clear for the coolest and wettest site (Laqueuille), at all levels of species richness.

We then used Monte Carlo simulations to determine if the observed variability of the k-values were less than expected based purely on the fact that community-weighted means are sums of random variables. Using 20,000 Monte Carlo simulations for each, we compared the measured to the expected range of variation from the standard deviation and the mean of monoculture decomposition rates, in 2- and 3-species mixtures. In both Laqueuille and Theix, for 2- and 3-species mixtures and at all times, the levels of variation of observed values were consistent with the values of Monte Carlo simulations (*e.g.*, at 18 weeks, Laqueuille: $p = 0.813, 0.177$; Theix: $p = 0.440, 0.785$ for the 2- and 3-species mixtures respectively). In Crouël, however, at 18 weeks for both 2- and 3- species mixtures and 28 weeks for 2-species mixtures, the variation of observed values were significantly lower than the values of Monte Carlo simulations (*e.g.*, $p = 0.001, 0.012$ for the 2- and 3-species mixtures respectively at 18 weeks). Thus, the decrease in variability of decomposition rates between mixtures having the same number of species was consistent with mathematical expectations across sites and harvest dates except at two harvest dates at Crouël; here the significantly lower variability indicates a biological effect.

To further test the idiosyncratic annulment *sensu stricto*, permutation tests were applied to determine if the observed variability significantly decreases as the number of species in the mixtures increases, at a given time. Analyses based on 50,000 permutations could not detect a significant decrease in the variability of the prediction errors with increase of species richness (*e.g.*, at 18 weeks, $p = 0.538, 0.462, 0.621$, respectively for Laqueuille, Theix and Crouel).

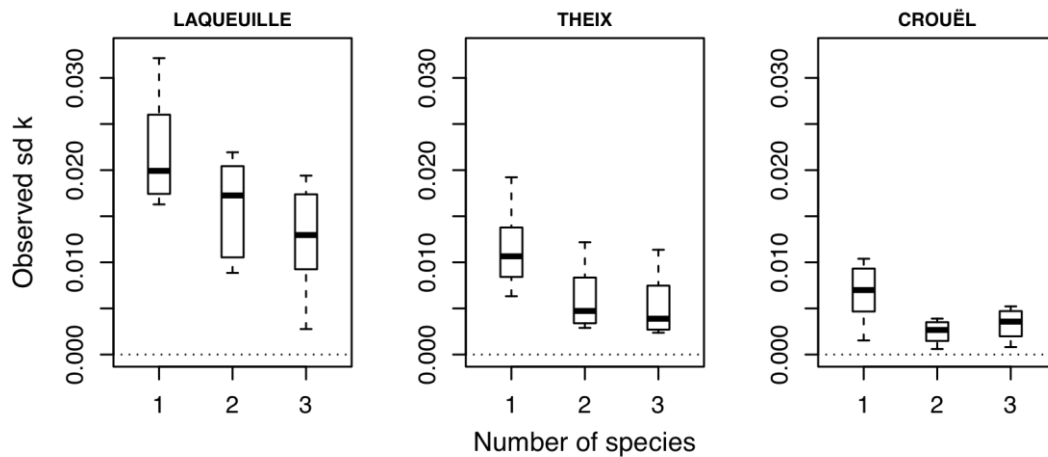


Figure 17. Standard deviation ($g\ g^{-1}\ week^{-1}$) of observed decomposition rates (k -values) against the number of species, at each site and for monocultures, 2- and 3-species mixtures. Boxes, horizontal bold line and whiskers represent respectively the 25th - 75th percentiles, the median and the maximum values.

The climate effect

The mean decomposition rates of Laqueuille (the coldest and wettest site) and Crouël (the hottest and driest site) were similar at the beginning of the experiment, then diverged (Figure 18 A). The site of Laqueuille showed the most favorable conditions for decomposition on average, with the highest mean k -values calculated over mixtures and dates. The climatically intermediate site of Theix had the slowest mean decomposition rate at the beginning of the experiment, but then increased to reach a rate similar to Laqueuille at the end of the experiment.

Figure 18 B showed that the variability of observed decomposition rates was largest at the coolest and wettest site (Laqueuille) and lowest at the warmest and driest site (Crouël) at all times during the experiment. Within each site, we observed a U-shaped curve with two distinct and opposite patterns centered around 10-18 weeks (*i.e.*, the 4th and the 5th harvest time; respectively June 22nd and August 17th). During the first part of the experiment (from 0 to 10-18 weeks), the variability (standard deviation of the observed k between mixtures at each site) decreased to reach a minimum in July-August, then increased during the

second part of the experiment (from 10-18 to 28 weeks). Before this shift, observed variability of decomposition rates between mixtures (within sites) decreased with slowing rates of over time. After the shift, observed variability increased even as decomposition rates continued to decrease. The fastest decomposing site (Laqueuille, the coolest and wettest site) then showed the highest level of variability and the slowest decomposing site (Crouël, the hottest and driest site) showed the lowest variability.

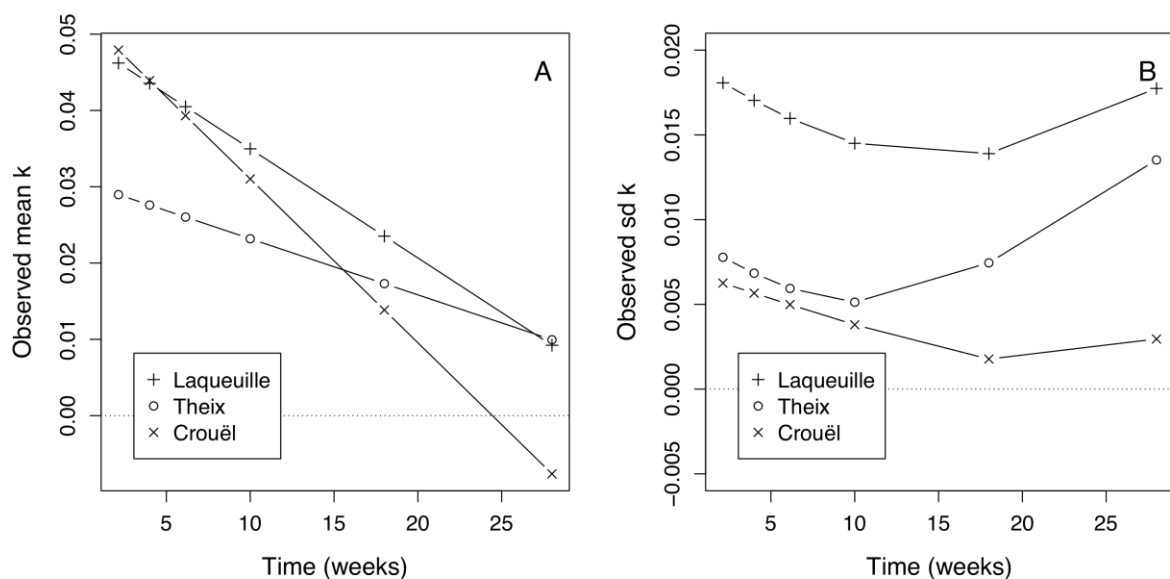


Figure 18. (A) Observed mean decomposition rate (litter mass loss, $g\ g^{-1}\ week^{-1}$) and (B) observed standard deviation of decomposition rate ($g\ g^{-1}\ week^{-1}$) against the time for each site.

Discussion

The complexity of ecosystems makes it difficult to predict their process rates from information on their component parts. One suggested way of linking the properties of component species to ecosystem processes is to use community-weighted values of species-level traits (Garnier *et al.*, 2004), a proposal derived from Grime's (Grime, 1998) biomass-ratio hypothesis. Our main objective was to determine to what degree community-weighted mean values provide accurate predictions of ecosystem processes. Specifically,

can monoculture decomposition rates, weighted by the relative abundance of each species in a mixed-species litter, be used to predict mixed-species decomposition rates in the field? Here, we focused on two of the main sources of errors occurring in such predictions: interactions between species causing deviations from the linear sums predicted by community-weighted values and temporal variation in the abiotic environment (climate) causing correlated responses in such deviations.

Specifically, we tested the following hypotheses: (1) the decomposition rates of mixed-species litter agrees with Grime's biomass ratio hypothesis, (2) deviations from the predicted community-weighted means tend to cancel out as the number of species in the mixture increases (*i.e.*, idiosyncratic annulment); and (3) the variation of decomposition rates between litter mixtures decreases as the abiotic conditions of the site become more limiting.

This study reveals contrasting results within and across sites. All sites considered, the CWM values of mixture decomposition rates based on abundance-weighted monoculture values predicted the actual mixture decomposition rates quite well ($r = 0.91$) and with no bias (Figure 16). Thus, at this scale, the biomass-ratio hypothesis provides a good quantitative description of the mixed-species response. However, the results differ between sites. In the two climatically extreme sites (Laqueuille, coolest and wettest and Theix, the hottest and driest), good support was found for the biomass-ratio hypothesis on average even though this was not true in every mixture. Furthermore, there was no statistical difference (Figure 15) between values predicted by the biomass-ratio hypothesis and the one actually observed. Indeed, we found abundant evidence of both positive and negative deviations in litter mixtures from the expected decomposition rates using community-weighted means but such deviations were symmetrically distributed around zero. As a result, the average differences between observed and predicted rates of mixtures were approximately zero. This is consistent with results conducted under constant environmental conditions (Tardif and Shipley, 2013).

However, in the climatically intermediate site (Theix), the biomass-ratio hypothesis was not true, even on average (Figure 15), and only 34% of the variance in the observed

decomposition rates was explained by the community-weighted values in this site. The equilibrium between positive and negative deviations from predictions that we found in Laqueuille and Crouël was not present in Theix, where most interactions were synergistic (Figure 16).

Considering the similarity of the responses of the comparable experiments in the two other sites and under controlled conditions, this result from the intermediate site is surprising. Given that our experiment under variable environmental conditions involved only three sites, it is difficult to identify a causal explanation for this contrasted behaviour in Theix. The same soil, species mixtures and sources of litter were used at all three sites. The same decomposer community existed in all three sites at the beginning of the experiment, although this likely changed over the course of the experiment. The most obvious difference between the sites was in the climate.

Our results show that the biomass-ratio hypothesis can lead to biased predictions within particular sites due to correlated responses between mixtures in a particular direction, but still produce unbiased and relatively accurate predictions at a larger scale involving different sites. This is similar to what was found in Tardif and Shipley (2013): community-weighted means can both over- and under-estimate observed rates within a given species mixture but, taken over many mixtures, they provide unbiased predictions. Therefore it is essential to consider the scale of the study when using community-weighted means to predict decomposition rates.

The species richness of a mixture is also an important factor when predicting the global decomposition rate. As already found for example in Keith *et al.* (2008), Perez-Harguindeguy *et al.* (2008) and Tardif and Shipley (2013), the variability of observed decomposition rates in mixtures decreased as the number of species increased (Figure 17). However, the magnitude of this decrease varied between sites. A part of this effect is a necessary mathematical consequence of (1) the reduction of variation of weighted random variables compared to the values of the component variables and (2) the covariance occurring when different mixtures contain species in common (Tardif and Shipley, 2013). However, beyond this purely statistical effect, we had expected a biological one, caused by

a combinatorial increase in the number of possible species interactions with an increasing species richness of the litter (Tardif and Shipley, 2013), which we called “idiosyncratic annulment”. This biological effect would decrease the variability of the prediction errors even below that expected due to purely statistical reasons. We did not observe this except for Crouël (the hottest and driest site) after 10-18 weeks of decomposition experiment. Using permutation tests to test the idiosyncratic annulment *sensu stricto*, we could not detect any additional decrease in variance with increasing species richness of the litter mixture. This is consistent with our previous results in Tardif and Shipley (2013), observed under controlled conditions. Either the idiosyncratic annulment effect, as a biological effect, does not exist or it is too weak to be detected. Despite the absence of a biological effect, the decreasing variability of observed decomposition rates with increasing species richness due to purely statistical effects still makes the predictions using community-weighted means more accurate in litter mixtures containing more species.

Our third hypothesis was that the variation between the decomposition rates measured in the litter mixtures decreases as the abiotic conditions of the site become more limiting to decomposition, *i.e.*, when the average measured decomposition rates at the site are lower. Our results supported this hypothesis, both when comparing the responses (1) across the sites differing in average conditions of temperature and precipitations and (2) within each site as the conditions became more or less favourable to decomposition (*cf.* Figure of temperatures and precipitations in appendix 3).

First, the coldest and wettest site (Laqueuille) showed the most favourable conditions for litter decomposition along the gradient (Figure 18 A), with the highest mean k -values across the whole experiment (all mixtures considered) and also having the greatest variability in decomposition rates between litter mixtures. In contrast, the hottest and driest site (Crouel) had the poorest conditions for litter decomposition, the lowest mean k -values across the whole experiment (all mixtures considered) and also the least variability in decomposition rates between litter mixtures.

Then, as shown in figure 18 B, we also found a clear effect of the climate on the variability of the observed k -values within sites: the variability decreased with the hotter and drier

climate occurring in July-August, especially for the site of Crouël (*cf.* Figure of temperatures and precipitations in appendix 3). Increased precipitation and/or decreasing temperatures during the fall were associated with a rise in variability of decomposition rates between litter mixtures (especially in Theix and Laqueuille). This reduction in the variability of decomposition rates between litter mixtures at a given site and time that was induced by a hotter and drier climate was presumably due to a reduction in the activity of decomposers under such conditions which may have reduced magnitude of the interactions between the species in the litter.

A consequence of our results is that we can expect better predictions using the CWM under a climate less favourable to decomposition, presumably because the more limiting abiotic conditions more strongly restrict the strength of interactions between litter species in mixtures. As proposed in Tardif and Shipley (2013), the spatial scale will also be a determinant in the prediction of species-mixture decomposition rates because increasing spatial scales have higher species richness which would decrease the variability between different species mixtures in the litter. However, even at larger spatial scales, community-weighted means of monoculture decomposition rates would be expected to have lower predictive accuracy in climates more favourable to decomposition.

Our results are also important in the current context of climate change and should be included in the predictive ecosystem models. Indeed, IPCC predictions for the next decades of this study area (central France region) implies warming and summer droughts (IPCC 2001). If our results are more generally true then such warmer and drier conditions would result in better predictions of litter decomposition rates using the CWM.

Beyond the example of litter decomposition and as previously suggested in Tardif and Shipley (2013), these results support the idea that the biomass-ratio hypothesis, operationalized as community-weighted means, could offer the opportunity to predict ecosystems processes at larger spatial scales and in a changing environment. These initial results are encouraging but other studies must be achieved to extrapolate to other plant types and climates.

Supplementary data in appendix 3

Appendix 3 provide further details concerning the climatic data of the 3 sites (Laqueuille, Theix and Crouël) with a figure showing the variation of daily mean temperature and daily cumulated precipitations during the experiment.

Acknowledgements

We thank David Shipley, Alexandre Salcedo and the technical staff of Crouël, Theix and Laqueuille for technical assistance, and Dr. Katja Klumpp for revisions and helpful comments. We also thank the Centre for Forest Studies (CEF) in Quebec, Canada, and INRA Grassland Ecosystem Research Unit (UREP), France, for their collaboration. This research was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada.

Literature cited

- Aerts R. 1997.** Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems : a triangular relationship. *Oikos* **79**: 439-449.
- Bates D. 2005.** Fitting linear mixed models in R. *R News* **5**: 27-30.
- Bates D, Sarkar D. 2006.** lme4: Linear Mixed-Effects Models Using S4 Classes, URL <http://CRAN.R-project.org>, R package version 0.99875-8.
- Berg B, Berg MP, Bottner P et al. 1993.** Litter mass-loss rates in pine forests of Europe and eastern United States – some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry* **20**: 127–159.
- Bontti EE, Decant, JP, Munson, SM et al. 2009.** Litter decomposition in grasslands of Central North America (US Great Plains). *Global Change Biology* **15**: 1356-1363.
- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K et al. 2008.** Plant species traits are the

predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* **11**: 1065–1071.

Epstein HE, Burke IC, Lauenroth WK. 2002. Regional patterns of decomposition and primary production rates in the US Great Plains. *Ecology* **83**: 320-327.

Fortunel C, Garnier E, Joffre R et al. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* **90**: 598-611.

Garnier E, Cortez J, Billes G et al. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85**: 2630-2637.

Gartner TB, Cardon ZG. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* **104**: 230-246.

Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**: 902-910.

Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review Ecology Evolution & Systematics* **36**: 191–218.

Hector A, Beale AJ, Minns A, Otway SJ, Lawton JH. 2000. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos* **90**: 357-371.

IPCC. 2001. In: McCarthy JJ, Canzani OF, Leary NA, Dokken DJ, White KS, Eds. Climate change 2001: contribution of the working group II to the third assessment report of the inter- governmental panel on climate change. Cambridge, United Kingdom, New York, NY, USA: Cambridge University Press. 1032 p.

Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E. 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* **20**: 21-30.

Keith AM, van der Wal R, Brooker RW. 2008. Increasing litter species richness reduces variability in a terrestrial decomposer system. *Ecology* **89**: 2657-2664.

Lawton JH. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* **71**: 367-374.

Manly BFJ. 1997. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*, second edition, London, Chapman and Hall.

Mokany K, Ash J, Roxburgh S. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of*

Ecology **96**: 884–893.

Murphy KL, Klopatek JM, Klopatek CC. 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* **8**: 1061-1071.

Olson JS. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* **44**: 322-331.

Pakeman RJ, Eastwood A, Scobie A. 2011. Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the 'mass ratio hypothesis'. *Plant Soil* **342**: 49–57.

Perez-Harguindeguy N, Blundo CM, Gurvich DE, Díaz S, Cuevas E. 2008. More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant Soil* **303**: 151–159.

Pinheiro JC, Bates DM. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer.

R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Santiago LS. 2007. Extending the leaf economics spectrum to decomposition: Evidence from a tropical forest. *Ecology* **88**: 1126-1131.

Suding KN, Lavorel S, Chapin FS et al. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* **14**: 1125-1140.

Tardif A, Shipley B. 2013. Using the biomass-ratio and idiosyncratic hypotheses to predict mixed-species litter decomposition. *Annals of Botany* **111**: 135-141.

Wardle DA, Bonner KI, Nicholson KS. 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* **79**: 247-258.

Zhang D, Hui D, Luo Y, Zhou G. 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* **1**: 85-93.

ETUDE DES RELATIONS ENTRE DISPERSION FONCTIONNELLE ET INTERACTIONS ENTRE ESPÈCES EN MÉLANGES DE LITIÈRES PLURISPÉCIFIQUES

Avant-propos

Ce quatrième chapitre a pour objectif d'étudier les relations entre dispersion fonctionnelle (ou contraste fonctionnel, une des composantes de la diversité fonctionnelle) et prédiction des taux de décomposition par la méthode des traits agrégés. J'ai testé l'hypothèse que les interactions entre espèces lors de la décomposition de litières plurispécifiques augmentent avec la dispersion fonctionnelle des mélanges. Plus précisément : Est-ce que les mélanges à faible dispersion fonctionnelle (incluant des espèces plus semblables) développent moins d'interactions et permettent une meilleure prédiction ? Est-ce que la déviation à la prédiction augmente avec la dispersion fonctionnelle des mélanges ? Autrement dit, la qualité de la prédiction des mélanges se dégrade-t-elle dans des mélanges incluant des litières plus contrastées ?

Ce chapitre reprend les données expérimentales des deux premières parties (collectées en 2009 et 2010), c'est-à-dire l'expérience de décomposition réalisée à Sherbrooke (QC, Canada) en conditions contrôlées et l'expérience de décomposition menée *in situ* dans la région de Clermont-Ferrand (France).

Le manuscrit est intitulé « The relationship between functional dispersion of mixed-species leaf litter mixtures and species' interactions during decomposition ». J'ai réalisé l'ensemble des analyses statistiques et du travail de rédaction, avec les révisions de mon directeur de thèse, Bill Shipley. Le manuscrit est prêt à être soumis à un journal scientifique à comité de lecture.

The relationship between functional dispersion of mixed-species leaf litter mixtures and species' interactions during decomposition

Antoine Tardif^{1,2} (antoine.tardif@usherbrooke.ca)

Bill Shipley^{1*} (bill.shipley@usherbrooke.ca)

¹Département de Biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, QC, J1K 2R1, Canada

²INRA, UR874, Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial, F-63100 Clermont-Ferrand, France

*To whom reprint requests should be addressed.

KEY WORDS:

Acer saccharum, *Betula populifolia*, biomass-ratio hypothesis, community-aggregated traits, community-weighted means, *Festuca rubra*, functional dispersion, functional traits, litter decomposition, *Lolium perenne*, *Pinus banksiana*, *Pinus strobus*, *Populus tremuloides*, *Quercus rubra*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*.

Abstract

- *Background and Aims* We test the hypothesis that interactions between species during the process of mixed-species leaf litter decomposition increases with increasing functional diversity within the mixtures.
- *Methods* We measured decomposition rates ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$) of mixed-species leaf litter from 2 experimental designs: (1) a microcosm experiment with litterbags of species mixtures combining six tree species, alone and in some possible combinations, and (2) an *in-situ* litterbag experiment with all possible mixture combinations of 4 herb species (from 1 to 4 species). Interaction strengths and directions were measured as deviations from community-weighted means (CWM) of monoculture decomposition values, following the biomass-ratio hypothesis (BRH). Functional diversity was measured as Laliberté and Legendre's Functional dispersion (FDis), using leaf dry matter content, nitrogen and carbon contents and proportions of water soluble compounds, cellulose, hemicellulose and lignin.
- *Key Results* The correlations between FDis and deviations from BRH varied strongly depending on the combination of functional traits, the plant type, and the way the prediction error was expressed (absolute or actual deviation). For tree species, FDis based on a combination of water soluble compounds, hemicellulose concentration and LDMC was negatively correlated with the actual deviation but positively with the absolute deviation. For herbs, we found a decreasing deviation (absolute or actual) as the FDis of the mixtures increased, based on cellulose and lignin contents.
- *Conclusions* Although there was a relationship between litter interactions and functional divergence, this relationship was not generalizable. Our initial hypothesis of a positive correlation between functional dispersion and the deviations from Grime's biomass-ratio hypothesis, with a null intercept, was rejected. Other functional traits, missing in our study, might have played an important role.

Introduction

The complexity of ecosystems makes it difficult to predict their functioning. One way to attain this important goal was proposed by Grime (1998) through his biomass-ratio hypothesis (BRH), which states that the contribution of each species in a community to an ecosystem-level response is proportional to its relative abundance. Assuming that plants affect ecosystem responses via certain functional traits, Garnier (Garnier *et al.* 2004) modified Grime's hypothesis to state that an ecosystem response (E) can be predicted by the community weighted means (CWM, $\bar{t}_j$) of such traits, *i.e.* from the trait values of each species weighted by the relative abundance of each species. Thus $\bar{t}_j = p_1 t_{1j} + \dots + p_S t_{Sj}$ where p_i is the relative abundance of species i and t_{ij} is the trait value of the j^{th} trait in species i in a mixture of S species and $E \sim f(\bar{t}_1, \dots, \bar{t}_T)$. Using such community-weighted means assumes either the absence of any interactions (synergistic and/or antagonistic) or else that any positive and negative deviations largely cancel out so that one can simply sum the abundance-weighted effect of each species. In the context of multispecies litter decomposition, this latter possibility is more likely than a simple absence of interactions, considering that interactions between species have been found in most of the previous decomposition experiments (Gartner and Cardon 2004, Hättenschwiler *et al.* 2005, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2008, and others). The strength and direction of any overall interactions between species during the ecosystem process can be quantified by the deviation between the actual value of the ecosystem process and the value calculated using the BRH.

In previous work from controlled microcosm experiments and using the same species as in this paper, (Tardif and Shipley 2013), we indeed showed that (i) decomposition rates of various mixed-species litters showed both synergistic and antagonistic interactions, the strength and direction of the interaction strength depending on the species composition of the litter, that (ii) the average interaction strength was approximately zero (*i.e.*, that positive and negative deviations largely cancelled out), and that (iii) the variation of interaction strengths around zero decreased as the species richness of the litter increased.

These general conclusions were also largely found, with some exceptions, in a field experiment conducted along a correlated temperature-precipitation gradient (Tardif *et al.* accepted). Thus, the biomass-ratio hypothesis was not true for specific litter mixtures but was true on average and became more predictively accurate as the number of species in the litter mixture increased. However, these conclusions were based on average trends. Better predictions could be obtained if one could predict the degree to which any particular mixture should deviate from the biomass-ratio hypothesis. This article aims to explain such deviations.

Although studied for a long time (Gustafson 1943), relatively few articles have investigated species-mixture effects (Gartner and Cardon 2004) and the underlying mechanisms are still not well known. Hättenschwiler *et al.* (2005) reviewed four main groups of mechanisms which may exist:

- (i) synergistic interactions caused by nutrient transfer from nutrient-rich litter to nutrient-poor litter (Wardle *et al.* 1997; Quested *et al.* 2002). This translocation is supposedly a diffusion through a water film and/or an active transport through the hyphae of fungi connecting two different litter types (McTiernan *et al.* 1997).
- (ii) synergistic or antagonistic effects of chemical compounds in litters. *E.g.*, polyphenols from a more recalcitrant species can complex nutrients in tissues of a less recalcitrant species, rendering them unavailable to decomposer organisms and thus slowing down the overall decomposition (Hättenschwiler and Vitousek 2000).
- (iii) synergistic effects of differing micro-climate and habitat structures in litters. For example, Makkonen *et al.* (2012) found that a difference in water-holding capacity between litters increased synergistic effects in litter mixtures under limiting moisture conditions.
- (iv) positive or negative effects from interactions across trophic levels; these include mechanical action, the production of macro-fauna feces, regulation of fungal and bacterial populations (see review by Hättenschwiler *et al.* 2005), consumption rates (Hättenschwiler and Bretscher 2001), food selection (Vos *et al.* 2011).

Despite the variety of mechanisms, the common origin of these effects comes from the chemical or structural differences of the leaves in the litter mixtures (*i.e.*, functional leaf

traits) not by the taxonomic identity of the species. Therefore, species mixtures including species having more contrasted chemical or structural differences affecting decomposition rates, thus mixtures having greater functional diversity, may be more likely to develop interactions (Heemsbergen *et al.* 2004). The degree of variation of functional diversity within mixtures could therefore be an important source of error in the prediction of mixture decomposition rates. We quantify the functional diversity within mixtures using functional dispersion (FDis), a component of the functional diversity recently proposed by Laliberté and Legendre (2010) and described as "the mean distance in multidimensional trait space of individual species to the centroid [of the trait values] of all species" (Laliberté and Legendre 2010).

Assuming that interactions (*i.e.*, deviations from the BRH) may be mediated by functional traits, we should expect that a mixture involving different species, but ones having exactly the same values of traits affecting decomposition, would not express any interactions and so would functionally be equivalent to a single species litter. If so, then the BRH would then be exact with no deviations from the expected decomposition rate. We therefore expect an accurate prediction of the decomposition rate of mixtures involving species with low functional dispersion and an increasing deviation (positively or negatively) from the expected decomposition rate as the functional dispersion of the mixed litter increases. If true then one should find a better prediction using the BRH with mixtures composed of species sharing more similar trait values. In this paper, we therefore test the hypothesis that there is a positive relationship, with a zero intercept, between the functional dispersion of a leaf litter mixture and the absolute value of the deviation between the observed and predicted decomposition rate given the biomass-ratio hypothesis.

Methods

Design of decomposition experiments

The observed and predicted litter decomposition rates come from (1) an experiment of tree species decomposition under controlled conditions (Tardif and Shipley 2013), and (2) an experiment of herb species decomposition *in situ* under variable environmental conditions (Tardif *et al.* accepted). The 2 experimental designs will only be summarized here:

(1) We chose six tree species representing a spectrum of naturally co-occurring species that maximize the differences in leaf functional traits known to affect decomposition rate (especially leaf dry matter content): Sugar Maple (*Acer saccharum* March.), Gray Birch (*Betula populifolia* Marsh.), Northern Red Oak (*Quercus rubra* L.), Trembling Aspen (*Populus tremuloides* Michx.), Eastern White Pine (*Pinus strobus* L.) and Jack Pine (*Pinus banksiana* Lamb.). The leaf litter of the six tree species was collected from the local Sherbrooke area (45° 22' N, 71° 55' W, and 45° 20' N, 71° 44' W; Quebec, Canada) in September 2009 and was placed into 13 x 15 cm litterbags (made of fibreglass fabric, with c. 1 mm mesh size). Each litterbag contained 2 g of either single or mixed species litter (in equal mass proportions), and was placed upon the surface of an organic forest soil in a separate microcosm. We tested all possible combinations of two (15), three (20), five (6) and six (1) species mixtures for a total of 42 different litter mixtures. Each combination and harvest time was replicated twice. The microcosms were in a dark room under controlled temperature (18-19°C) and relative humidity (58 ± 6 %) conditions, and the soil was kept moist at all times. Litterbags of each mixture type were destructively harvested after 1, 2, 4, 6, 10 and 18 weeks (*i.e.*, six incubation periods). At each harvest, litterbags were dried for 1 week at 40°C then weighed. In total, there were 2 × 6 litterbags per mixture type and 48 different mixture types.

(2) The second experiment was conducted in three climatically contrasted sites, distributed along an altitudinal gradient near Clermont-Ferrand in central France: Laqueuille (45°38'33"N, 2°44'11"E, 1045 m a.s.l.), Theix (45°43'22"N, 3°1'21"E, 880 m a.s.l.) and Crouël (45°46'32"N, 3°8'48"E, 340 m a.s.l.). We choose four herb species, maximizing a

functional contrast (especially for leaf dry matter content) among the species present in our sites: Common Dandelion (*Taraxacum officinale* F.H. Wigg), White Clover (*Trifolium repens* L.), Perennial Ryegrass (*Lolium perenne* L.) and Red Fescue (*Festuca rubra* L.). Litter of the four herbaceous species was gathered in autumn 2009, by cutting the senescent leaves of several individuals from monocultures in field collections. Treatment of the litter after harvest and litterbag design were similar to Tardif *et al.* (accepted). The experimental design was the same on the three sites using soil from a common origin and kept bare by manual weeding, to avoid interactions between standing vegetation and decomposition. All litter monocultures, all possible combinations of 2, 3, and 4 species, and all harvest times were replicated in three blocks per site. Litterbags were randomly chosen within each block and destructively harvested after 15, 28, 42, 70, 126, 196 days (*i.e.*, 6 decomposition periods). Thus the full experiment consisted of 3 sites x 3 replicates (blocks) per site x 6 litterbags per mixture type and 15 different mixture types.

Trait measurements

From litter of each species, we measured: (1) total carbon and nitrogen (mg.g^{-1}), (2) 5 fiber fractions (in mass %): neutral detergent extractables (simple sugars, amino acids, peptides, water-soluble phenolics, henceforth “water solubles”), acid detergent extractables (henceforth “hemicelluloses”), acid-hydrolysable carbohydrates (henceforth “cellulose”), acid-unhydrolysable residues (mostly lignin, and less soluble condensed tannins, henceforth “lignin”) while recognizing that these terms are approximate, and (3) ash content after 3 hours at 525°C (in mass %). In some litterbags, the measured values of ash content were much higher than expected as intrinsic mineral content. This additional inorganic matter in the litter was due to soil contamination of the litterbags during the field experiment. We therefore corrected the remaining mass of litter by subtracting this additional amount of ashes from the measured dry mass of litter. The fiber fractions for the calibration and validation samples (proximate analyses) were determined with a fiber analyser (Fibersac 24; Ankom, Macedon, NJ, USA), according to the extraction protocol of Van Soest (1963). Total carbon and nitrogen concentrations of the calibration and

validation samples were obtained with an Elementar Vario Macro Analyzer (Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany).

We also measured a fresh leaf trait considered as a good predictor of decomposition litter (Kazakou *et al.* 2009, Pakeman *et al.* 2011) : the leaf dry matter content (LDMC, in g.g^{-1}), *i.e.* the ratio of leaf dry mass to saturated fresh mass, which is used as a surrogate for leaf tissue density.

We measured the chemical traits with a Fourier-transformed near-infrared spectrophotometry (FT-NIRS; Antaris II, FT-NIR Analyzer, Thermo Fisher Scientific Inc., MA, USA) after obtaining calibration curves of each trait from the proximate analyses. The main advantage of this method is a better time efficiency, allowing chemical analyses with only c. 200 samples (for calibration and for the validation of the model) among more than 1700. For each trait, the prediction accuracy was acceptable, with high correlation coefficients: carbon: 0.97; nitrogen: 0.95; water solubles: 0.88; hemicellulose: 0.92; cellulose: 0.93; lignins: 0.95; ash: 0.92. The software TQ Analyst randomly chose the samples for calibration and validation using statistical guidelines from the sample space model.

Statistical analysis

Obtaining observed and predicted specific decomposition rates (k-values)

For tree species, observed and predicted litter decomposition rates (*k*-values, proportional mass loss per day, $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$) were obtained by fitting the simple exponential model of Olson (1963) using a standard linear mixed model regression separately for monocultures and litter mixtures in which the grouping factor was either “species” (for monocultures) or “mixture” (for litter mixtures). These values, and further details of statistical fitting, are reported in Tardif and Shipley (2013). For herbs species, as we found a non-linear trend, we instead modelled a ln-transformed proportional mass loss as a quadratic function of time (Tardif *et al.*, accepted).

Then, for both plant types and for each litter mixture involving at least two species, we calculated the specific decomposition rates $\hat{k}_i$ that *would* occur if the biomass-ratio hypothesis was strictly true, i.e., $\hat{k}_i = \sum_j^S p_{ij} k_j$ which assumes no nonlinear interactions between the species, where $p_{ij}=1/S$ is the initial mass proportion of species j in the mixture i , and k_j is the empirically estimated specific decomposition rate of species j when measured in monoculture. Deviations ($k_i - \hat{k}_i$) between the estimated (k_i) and predicted ($\hat{k}_i$) decomposition rates based on the biomass-ratio hypothesis quantify the strength of the species interactions in the litter mixture. Since deviations given the biomass-ratio hypothesis can be either positive or negative, we considered both the absolute size of these errors (absolute prediction errors) and the actual values of these prediction errors.

Calculating functional dispersion (FDis) of mixtures

We calculated the functional dispersion index (FDisp) (Laliberté and Legendre 2010) of each species mixture tested in this experiment. This was done using the “dbFD” function of the *FD* package of R (Laliberté and Legendre 2010), based on a matrix of functional traits of all single species and a presence-absence matrix of the species. The FDisp index provides an intuitive and valuable index of functional contrast between species in trait space which measures the average abundance-weighted distance of each species from the average value of the mixture in trait space. Since all species had equal abundances in the mixtures, the FDisp value is equivalent to the original multivariate dispersion of Anderson (2006). A value of zero means that the species in the litter mixture were identical in terms of the values of the traits used in the calculation and larger values quantify greater differences between the species in terms of the values of the traits used in the calculation. The trait values for each species were based on the monoculture values. We calculated a functional dispersion value of each species mixture and for many different combinations of the functional traits listed above.

Testing the biological hypothesis

Our biological hypothesis states that there is a positive relationship, with a zero intercept, between the functional dispersion of a leaf litter mixture and the deviation between the estimated and predicted decomposition rate given the biomass-ratio hypothesis. However, the calculated functional dispersion of a leaf litter will change depending on the functional traits included in its formulation and we had no strong *a priori* expectations of which combination of traits to include. We therefore initially calculated the FDisp using the traits we judged to be most closely associated with litter decomposition (nitrogen, water solubles and lignin contents) and regressed this version of FDisp on the deviation between the observed and predicted decomposition rates, with no constraints on the intercept. From this initial combination of traits, we successively added or removed traits (LDMC, carbon and nitrogen contents, water solubles, cellulose, hemicellulose, lignin) until reaching the best combination of traits, *i.e.* with the strongest correlation between the functional dispersion of the mixtures and the bias to the prediction. Ash content was not included because this was mostly determined by soil contamination.

Results

Functional dispersion of tree litter and the prediction error of litter decomposition rates in controlled conditions given the mass-ratio hypothesis

The prediction errors (deviation from the biomass-ratio hypothesis) in the tree litters were rather small (Figure 19), ranging from –25.4% (antagonistic) to +23.0% (synergistic). The absolute value of these prediction errors increased with more functional divergence but the strength of the relationship depended greatly on the combination of litter traits used in the calculation. The best correlation ($r = 0.52$, $p = 0.0004$) was obtained when using a combination of water soluble compounds, hemicellulose concentration and LDMC. This result was consistent with our main hypothesis, which proposed a positive relationship,

with an intercept not significantly different of zero ($p = 0.50$), between the functional dispersion of a leaf litter mixture and the prediction error. Stronger (negative) relationships were observed when regressing the actual percentage deviations on the functional divergence. The functional divergence based on a combination of water soluble compounds, hemicellulose concentration and LDMC was negatively correlated with the percentage deviation ($r = -0.58$) but a slightly stronger relationship was found using the combination of leaf nitrogen, water-soluble compounds, lignin and LDMC ($r = -0.67$, $p = 1.3 \cdot 10^{-6}$). However, this pattern did not agree with our main hypothesis since the least functionally divergent litter mixtures had significantly positive (synergistic) prediction errors (H_0 : intercept = 0, estimated intercept = 0.25, $p = 1.61 \times 10^{-5}$).

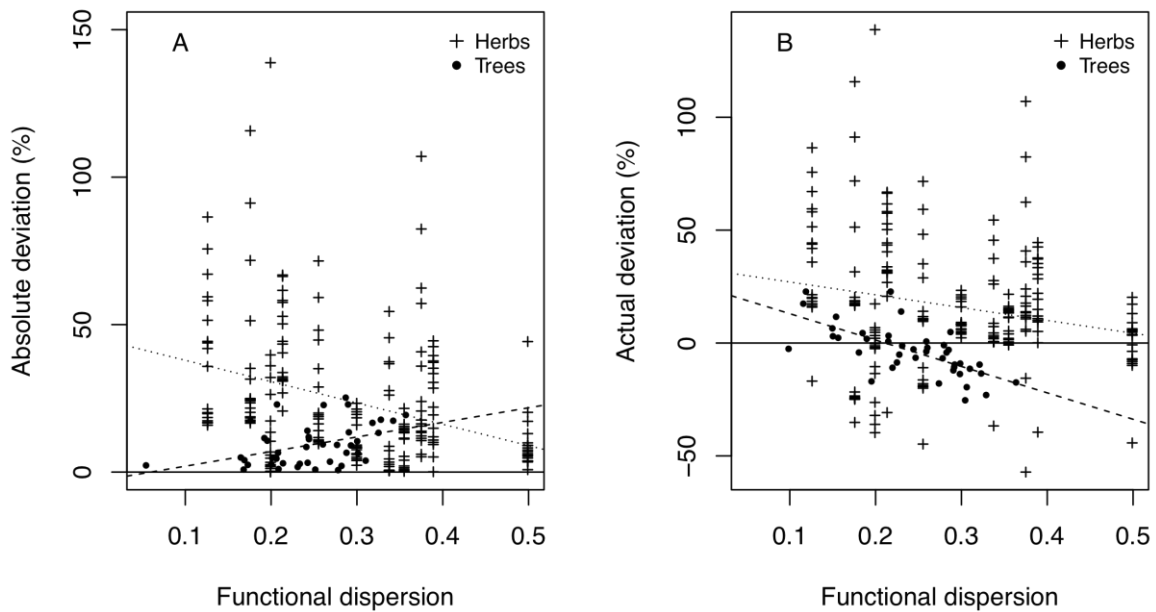


Figure 19. The absolute (A) and actual (B) deviation of observed litter decomposition rates from the values predicted from the biomass-ratio hypothesis plotted against their functional dispersion. The models were based on the following combination of traits: CEL+LIG for herbs; respectively WS+HEM+LDMC and N+WS+LIG+LDMC for trees in A and B. The dotted line and dashed lines are regressions obtained using data from herbs and the trees species respectively. In (B), positive actual deviation means interactions were mostly synergistic and negative actual deviation means interactions were mostly antagonistic.

Because our main hypothesis was rejected, we examined the species identity of the mixtures. *Acer saccharum* (As) and *Betula populifolia* (Bp) showed a particular pattern

among the 6 tree species tested (Figure 20). When decomposing in monoculture, *A. saccharum* had the fastest rate and *B. populifolia* the lowest rate. However, litter mixtures involving *A. saccharum* tended to decompose less rapidly than predicted (antagonistic interactions) given the biomass-ratio hypothesis while litter mixtures involving *B. populifolia* tended to decompose more rapidly than predicted (synergistic interactions).

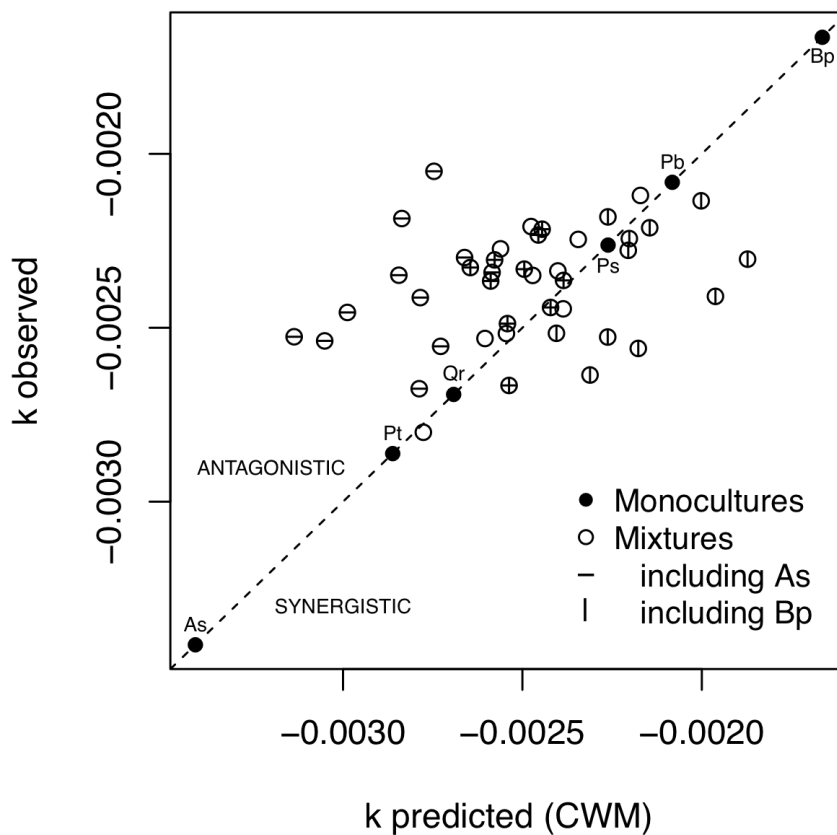


Figure 20. For tree species litter, the observed decomposition rates ($\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$) of monocultures and multi-species mixtures are plotted against the predicted decomposition rates (CWM, in $\text{g g}^{-1} \text{ day}^{-1}$), based on monoculture decomposition rates weighted by relative abundance. The dashed line represents the 1:1 relationship, i.e. absence of deviation. Horizontal and vertical dashes respectively show the presence of *Acer saccharum* and *Betula populifolia* in the mixtures. As: Sugar Maple (*Acer saccharum*); Bp: Gray Birch (*Betula populifolia*); Qr: Northern Red Oak (*Quercus rubra*); Pt: Trembling Aspen (*Populus tremuloides*); Ps: Eastern White Pine (*Pinus strobus*); Pb: Jack Pine (*Pinus banksiana*).

This pattern was also found in figure 21. Tree mixtures with positive deviation and low functional dispersion mostly included *A. saccharum* and those with negative deviation and high functional dispersion mostly included *B. populifolia*.

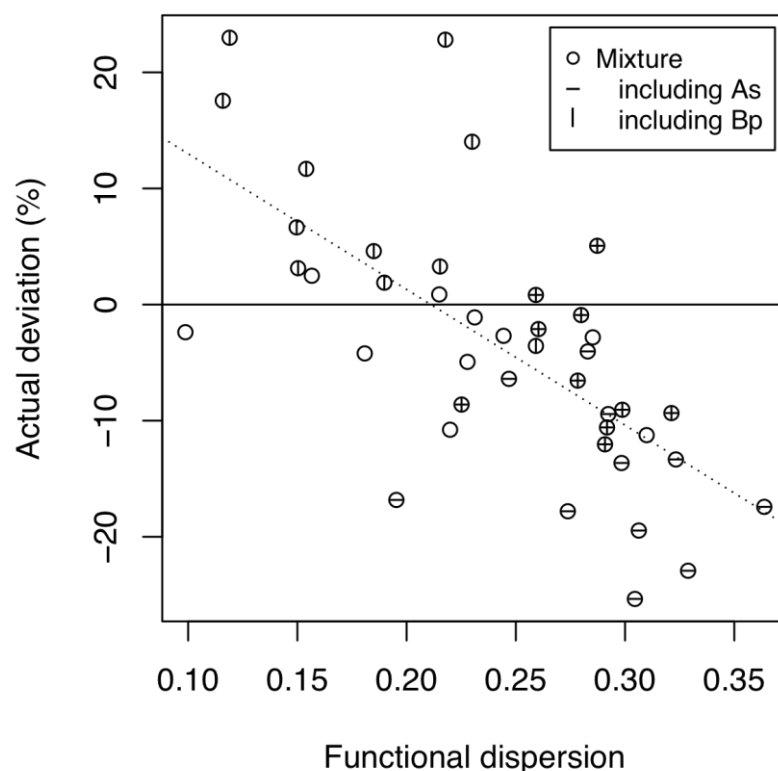


Figure 21. Percentage of actual deviation to prediction of multi-species mixtures of tree litter are plotted against their functional dispersion based on $N+WS+LIG+LDMC$. The dotted line represents the trend of the relationship. Horizontal and vertical dashes respectively show the presence of *Acer saccharum* (As) and *Betula populifolia* (Bp) in the mixtures. Positive actual deviation means interactions mostly synergistic and negative actual deviation means interactions mostly antagonistic.

Table 3 gives the trait values of the litter of each species. Consistent with the monoculture decomposition rates, *A. saccharum* has the lowest values of those traits that slow down decomposition (lignin, LDMC) and among the highest values of those traits that speed up decomposition (water solubles, leaf nitrogen) while *B. populifolia* has the highest mass percentage of lignin. Since litter mixtures involving *A. saccharum* tended to have high functional dispersion and displayed antagonistic interactions, while litter mixtures

involving *B. populifolia* tended to have low functional dispersion and to display synergistic interactions, this produced the result contrary to the main hypothesis (Figure 21).

Table 3. Functional trait values of leaf litter in tree species monocultures. As: Sugar Maple (Acer saccharum); Bp: Gray Birch (Betula populifolia); Qr: Northern Red Oak (Quercus rubra); Pt: Trembling Aspen (Populus tremuloides); Ps: Eastern White Pine (Pinus strobus); Pb: Jack Pine (Pinus banksiana); C: carbon ; N: nitrogen ; WS: water solubles ; HEM: hemicellulose ; CEL: cellulose ; LIG: lignins ; LDMC: leaf dry matter content.

	As	Bp	Pb	Ps	Pt	Qr
C (mg g ⁻¹)	460.03	506.80	510.99	507.31	487.38	458.47
N (mg g ⁻¹)	11.29	8.62	7.59	4.11	12.46	7.82
WS (mass %)	65.54	56.03	48.04	46.61	55.50	56.11
CEL (mass %)	13.97	14.76	20.85	20.13	13.05	17.68
HEM (mass %)	12.24	12.29	14.69	15.10	14.84	16.49
LIG (mass %)	9.56	18.18	16.86	15.64	16.29	11.61
LDMC (mg g ⁻¹)	354.97	400.92	376.36	361.32	451.59	394.70

Functional dispersion of herb litter and the prediction error of litter decomposition rates under natural conditions given the biomass-ratio hypothesis

As with tree species, the correlation strengths for the herbaceous species changed strikingly depending of the combination of functional traits.

When we considered all sites together and each site apart, the combination of functional traits showing the highest correlations consisted in cellulose and lignin mass percentages (Table 4).

Table 4. Correlation between prediction error and functional dispersion in herb species mixtures, with cellulose and lignin mass percentages as functional traits included in the models.

sites	prediction error		prediction error	
	<i>p</i> -value	<i>r</i>	<i>p</i> -value	<i>r</i>
all sites	9.22e-08	-0.368	0.004	0.201
Laqueuille	1.17e-04	-0.457	NS	NS
Theix	8.72e-04	-0.400	0.008	0.322
Crouël	0.006	-0.337	2.16e-06	0.546

In figure 19 B, a plot of the percentage deviation against the functional dispersion showed the same trend in both experiments, *i.e.* the deviation decreased as the functional dispersion of the mixtures increased. This was contrary to our main hypothesis. More precisely, litter mixtures that were most similar in their percentages of cellulose and lignin (low functional dispersion) decomposed significantly faster ($p = 0.0034$) than predicted given the biomass-ratio hypothesis. Increasing levels of functional divergence resulted in lower prediction errors. As a result, the relationship between the absolute value of the prediction error given the biomass-ratio hypothesis and functional divergence showed the opposite trend from that seen for the tree litters.

Among the four herbaceous species we studied, *Festuca rubra* and *Trifolium repens* showed the strongest contrast for cellulose and lignin (Table 5). The combination of these two species in a litter mixture provided the highest value of functional dispersion (FDis = 0.499).

Table 5. Functional trait values of herb species monocultures. To: Common Dandelion (*Taraxacum officinale* F.H. Wigg) ; Tr: White Clover (*Trifolium repens* L.) ; Lp: Perennial Ryegrass (*Lolium perenne* L.) ; Fr: Red Fescue (*Festuca rubra* L.) ; C: carbon ; N: nitrogen ; WS: water solubles ; HEM: hemicellulose ; CEL: cellulose ; LIG: lignins ; MIN: minerals ; LDMC: leaf dry matter content.

	Fr	Lp	To	Tr
C (mg g ⁻¹)	416.50	390.11	392.40	417.20
N (mg g ⁻¹)	12.45	15.48	11.44	27.79
WS (mass %)	36.98	44.63	61.89	53.42
HEM (mass %)	28.60	25.84	11.60	14.90
CEL (mass %)	28.44	22.28	16.15	16.19
LIG (mass %)	1.74	4.67	6.69	11.63
MIN (mass %)	0.01	0.03	0.02	0.02

Discussion

In previous work (Tardif & Shipley 2013, Tardif *et al.* accepted), we tested Grime's biomass-ratio hypothesis for predicting decomposition rates of species mixtures based on weighted single species rates. We observed many interactions (both synergistic and

antagonistic) which caused errors of prediction although these positive and negative interactions cancelled out on average. In this study, we aimed to determine if such deviations could be explained by the functional contrast due to the species composition of the mixtures.

The amount of functional dispersion in a leaf litter mixture did affect the error of prediction that was generated using the biomass-ratio hypothesis. We found strong correlations between the error of prediction and the functional dispersion for both tree and herb species. However, the strength of the correlation depended both on the functional traits involved in the model and also if the error of prediction is expressed as absolute value or actual value. Certainly, the traits that gave the best correlations were those often implicated in decomposition but there is still a degree of subjectivity in determining which traits are most relevant. This is a weakness of the notion of “functional” diversity.

Despite an effect of the functional dispersion on the prediction error using the biomass-ratio hypothesis, our reported results were not consistent with our expectations. According to our main hypothesis, we expected a positive correlation between the absolute value of the functional dispersion and the error from Grime’s biomass-ratio hypothesis, with a null intercept. The null intercept is required because a mixture containing species that are functionally identical would behave as if it was a monoculture, which implies a zero prediction error.

If we consider the absolute deviations, the data do not contradict our hypothesis for tree species (*i.e.*, positive correlation between prediction error and functional dispersion, with a null intercept), but the herb species showed the opposite trend (*i.e.*, decreasing deviation as the functional dispersion increases). Our results further contradicted our main hypothesis when considering the actual deviation instead of the absolute one, for which the correlation was negative for both tree and herb species. For instance, for the tree species, the lowest prediction error was found at an intermediate level of functional dispersion, *i.e.*, with species moderately dissimilar, not at the lowest level of functional divergence. Similar species in mixtures generated small synergistic interactions while dissimilar species generated larger antagonistic interactions. For herb species, similar species in mixtures also

generated small synergistic interactions and the trend was similar to the one of the trees, but the slope of the decreasing deviation was lower with herbaceous species than with tree species under controlled conditions. As a result, the smallest prediction errors were found in the mixtures with high functional dispersion.

Thus, our results suggest that although the degree of functional dispersion in a litter mixture does affect the degree to which Grime's biomass-ratio hypothesis can predict mixed-species litter mixtures, this affect depends upon the plant type, the way in which the prediction error is expressed (absolute or actual deviation) and on the plant traits that are used. Unlike the community-weighted means, which do have some generalizable relationships to decomposition rates in mixture, it is difficult to use the functional dispersion for this purpose.

In hindsight, this non-generalized pattern is not surprising. For example, Hoorens *et al.* (2003) found that interactions were equally likely to occur when the species of a mixture were chemically similar as when they were very different. Wardle *et al.* (1997) found enhanced litter mass loss in mixtures of dicotyledonous cropping herbs and trees that had more dissimilar litter types based on initial nitrogen content. Smith and Bradford (2003) found negative (antagonistic) interactions when litters of the same species but with different initial nitrogen concentrations were mixed. In their study, Chapman and Koch (2007) observed strong synergistic interactions of mixing functionally similar tree species (conifers), but no synergistic effects with more functionally diverse mixtures of litter. However, only one very different species (Aspen) was tested. These latter results were consistent with ours. Thus, it seems that the current literature concerning the relationship between the size and direction of interactions and the degree of functional diversity of species in the litter mixture is not generalizable.

Two main theoretical hypotheses have been proposed to explain synergistic interactions in contrasted litters: the priming hypothesis (Chapman *et al.* 1988; Wardle *et al.* 1997) and the niche complementarity hypothesis (Hector *et al.* 1999). The priming hypothesis proposed that, though a « fertilization effect », high quality litter will increase population sizes in the decomposer community and therefore the decomposition rates of lower quality

litter. The niche complementarity hypothesis is based on the idea that a functionally diverse litter mixture is more efficiently decomposed by a diverse community of micro-organisms because different micro-organisms will specialize on different chemical fractions.

Our results were not consistent with either of these hypotheses. We did not find any fertilization effect with mixtures involving the species with the most nitrogen and soluble carbohydrates (*Acer saccharum*), which showed more antagonistic interactions. Similarly, our data were not consistent with the niche complementarity hypothesis because we found antagonistic, not synergistic, effects in the most contrasted mixtures.

However, Chapman and Koch (2007) speculated on the possibility that litter mixtures composed of similar species enhance decomposition of each litter species, because a more homogeneous substrate provides better possibilities of adaptation of the microbial communities, even for specialized decomposers. This might be particularly true for the complex structures of carbon-based polymers such as lignins which are known to be very diverse between litter types. Thus, microbial communities and their enzymatic capacities might allow them to more rapidly decay similar litters than dissimilar ones. This could explain synergistic interactions in low functional dispersion mixtures, but not the antagonistic effects found in higher functional dispersion mixtures.

A more detailed comparison of the measured chemical composition of the species did not result in a more generalized result. For instance, among each plant type of this study (herb and tree species), the two species (*A. saccharum* and *B. populifolia* for the trees ; *T. repens* and *F. rubra* for the herbs) with the highest level of functional dispersion also showed the strongest contrast for lignin (and also cellulose for herb species). However, the effect of this contrast on the deviation to prediction using the biomass-ratio hypothesis was opposite between plant types; a high contrast of cellulose and lignin for herbs were correlated to the minimum of deviation and for tree species to the maximum of antagonistic deviation. Until more species and traits (for instance, concentrations of secondary compounds) are studied, it is premature to speculate on how the diversity of such compounds might affect general trends in the strength and direction of deviations from the biomass-ratio hypothesis.

To conclude, although we found significant correlations between the error of prediction in mixtures from the biomass-ratio hypothesis and the functional dispersion of their constitutive species, these results varied strongly depending on (1) the combination of functional traits used in the model, (2) the plant type tested, and (3) the way the prediction error was expressed (absolute or actual deviation to the biomass-ratio). Our hypothesis of a positive correlation between the degree of functional dispersion and the error to Grime's biomass-ratio hypothesis, with a null intercept, was not true in our experiment. Either important functional traits were missing in our study (perhaps certain secondary compounds) or else the relationship between functional divergence and the strength and direction of litter interactions is not generalizable.

Literature cited

Anderson MJ. 2006. Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics*, **62**: 245-253.

Chapman K, Whittaker JB, Heal OW. 1988. Metabolic and Faunal Activity in Litters of Tree Mixtures Compared with Pure Stands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **24**: 33-40.

Chapman SK, Koch GW. 2007. What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem? *Plant Soil*, **299**: 153-162.

Garnier E, Cortez, J., Billes, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J. P., . 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**: 2630-2637.

Gartner TB, Cardon, Z. G. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, **104**: 230-246.

Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**: 902-910.

Gustafson FG. 1943. Decomposition of the leaves of some forest trees under field conditions. *Plant Physiology*, **18**: 704-707.

Hättenschwiler S, Bretscher D. 2001. Isopod effects on decomposition of litter produced under elevated CO₂, N deposition and different soil types. *Global Change Biology*, **7**: 565-579.

Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **36**: 191-218.

Hättenschwiler S, Vitousek PM. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**: 238-243.

Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris R, Högberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CPH, O'Donovan G, Otway SJ, Pereira JS, Prinz A, Read DJ, Scherer-Lorenzen M, Schulze E-D, Siamantziouras A-SD, Spehn EM, Terry AC, Troumbis AY, Woodward

- FI, Yachi S, Lawton JH. 1999.** Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, **286**: 1123-1127.
- Heemsbergen DA, Berg MP, Loreau M, van Hal JR, Faber JH, Verhoef HA. 2004.** Biodiversity Effects on Soil Processes Explained by Interspecific Functional Dissimilarity. *Science*, **306**: 1019-1020.
- Hoorens B, Aerts R., Stroetenga, M. 2003.** Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia*, **137**: 578-586.
- Kazakou E, Violle, C., Roumet, C., Pintor, C., Gimenez, O., Garnier, E. 2009.** Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of Botany*, **104**: 1151-1161.
- Laliberté E, Legendre P. 2010.** A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**: 299-305.
- Makkonen M, Berg MP, van Logtestijn RSP, van Hal JR, Aerts R. 2012.** Do physical plant litter traits explain non-additivity in litter mixtures? A test of the improved microenvironmental conditions theory. *Oikos*, **122**: 987-997.
- McTiernan KB, Ineson P, Coward PA. 1997.** Respiration and nutrient release from tree leaf litter mixture. *Oikos*, **78**: 527-538.
- Olson JS. 1963.** Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, **44**: 322-331.
- Pakeman RJ, Eastwood A, Scobie A. 2011.** Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the ‘mass ratio hypothesis’. *Plant Soil*, **342**: 49-57.
- Pérez Harguindeguy N, Blundo, C.M., Gurvich, D.E., Díaz S., Cuevas E. 2008.** More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant Soil*, **303**: 151-159.
- Quested H, Press M, Callaghan T, Cornelissen J. 2002.** The hemiparasitic angiosperm *Bartsia alpina* has the potential to accelerate decomposition in sub-arctic communities. *Oecologia*, **130**: 88-95.
- Smith VC, Bradford MA. 2003.** Do Non-Additive Effects on Decomposition in Litter-Mix Experiments Result from Differences in Resource Quality between Litters? *Oikos*, **102**: 235-242.
- Tardif A, Shipley B. 2013.** Using the biomass-ratio and idiosyncratic hypotheses to predict mixed-species litter decomposition. *Annals of Botany*, **111**: 135-141.

- Tardif A, Shipley B, Bloor J, Soussana JF.** Can the biomass-ratio hypothesis predict mixed-species litter decomposition along a climatic gradient? *Annals of Botany* (accepted).
- Van Soest PJ. 1963.** Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists* **46**: 829-835.
- Vos VCA, Ruijven Jv, Berg MP, Peeters ETHM, Berendse F. 2011.** Macro-detritivore identity drives leaf litter diversity effects. *Oikos*, **120**: 1092-1098.
- Wardle DA, Bonner, K.I., Nicholson, K.S. 1997.** Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, **79**: 247-258.

Chapitre 5 : Conclusion générale

Mon projet de doctorat visait à tester l'utilisation du *biomass-ratio* de Grime pour prédire un processus écosystémique impliquant plusieurs espèces en mélange, par la méthode des traits fonctionnels agrégés. Pour cela, j'ai choisi comme modèle d'étude la décomposition des litières végétales car il se prêtait bien aux analyses envisagées. Quand des litières d'espèces différentes se décomposent ensemble, elles sont susceptibles de développer des interactions capables d'affecter le taux de décomposition global (*e.g.*, revues de Gartner & Cardon 2004 et de Hättenschwiller *et al.* 2005). Les prédictions basées sur les taux agrégés des espèces seules peuvent donc être biaisées. Les trois parties qui structurent cette étude s'intéressent successivement à différents facteurs pouvant limiter l'effet des biais des interactions sur la prédiction des taux de décomposition en mélanges d'espèces.

Dans une première partie, j'ai testé cette hypothèse du *biomass-ratio* de Grime à différents niveaux de richesse spécifique. L'idée était de déterminer si une meilleure prédiction pouvait être obtenue dans un système avec une plus grande richesse spécifique, par annulation des effets des interactions : c'est ce que j'ai testé sous le nom d'hypothèse d'annulation idiosyncratique.

Tout d'abord, en considérant les mélanges dans leur ensemble, j'ai constaté que le taux de décomposition moyen était égal au taux de décomposition prédit par les taux agrégés des espèces seules. Cette observation confirme l'hypothèse du *biomass-ratio* de Grime, pour laquelle la contribution de chaque espèce dans un processus écosystémique est proportionnelle à son abondance relative dans la communauté (Grime 1998). Pourtant, quand on s'intéresse aux mélanges à chaque niveau de richesse spécifique ou à l'échelle individuelle, on constate la présence de déviations positives et négatives aux prédictions, dues à des interactions antagonistes et synergiques entre espèces. Confirmant les résultats de Keith *et al.* (2008) et Pérez-Harguindeguy *et al.* (2008), j'ai bien montré une réduction de la variabilité des taux de décomposition observés avec l'augmentation de la richesse spécifique des mélanges. Mais après des tests de Monte-Carlo, il s'est avéré que cette diminution de variabilité des taux observés ne pouvait être attribuée qu'à un effet purement statistique (moyenne de variables aléatoires et covariance) ; c'est-à-dire sans effet biologique additionnel par compensation d'interactions opposées. Il est possible qu'il y ait un effet biologique, mais il devait être trop faible pour être détecté dans cette expérience.

Par ailleurs, les tests de permutation n'ont pas révélé de diminution significative des erreurs de prédiction (écart entre les taux de décomposition observés et prédits) entre les mélanges ayant un même nombre d'espèces, en fonction de l'augmentation de la richesse spécifique. Bien que l'hypothèse de l'annulation idiosyncratique ait été réfutée par les analyses statistiques, la baisse de la variabilité des taux observés de décomposition avec l'augmentation du nombre d'espèces assure néanmoins une amélioration de la qualité de la prédiction. Ces résultats prennent toute leur importance si on considère l'échelle spatiale de l'étude. Dans une forêt, une petite surface (comme celle d'un sachet à litière par exemple) n'inclura qu'un faible nombre d'espèces en mélanges. Nos résultats montrent qu'à cette échelle, il est difficile de réaliser une bonne prédiction en utilisant le *biomass-ratio* et les taux de décomposition monospécifiques. Il est possible de prédire un taux de décomposition moyen, mais pas la direction et l'amplitude des interactions, dû à la complexité et à la variabilité des effets des espèces constituantes du mélange. Cela confirme, à cette échelle, les conclusions de Wardle *et al.* (1997). Cependant, à mesure que l'on augmente la surface d'étude dans la forêt, on augmente aussi le nombre d'espèces, et la variance autour du taux de décomposition moyen prédit par le *biomass-ratio* diminue. À cette échelle, le *biomass-ratio* de Grime fournit une meilleure approximation des taux de décomposition de la communauté. Enfin, si la richesse spécifique de la forêt n'aura que peu d'impact sur la qualité de la prédiction à l'échelle d'une petite surface (il n'y aura guère plus que quelques espèces en mélange à cette échelle), elle devrait augmenter si on considère une plus grande surface.

Ces conclusions sont construites à partir d'une expérience réalisée en conditions contrôlées. Il est maintenant nécessaire de l'appliquer dans un environnement variable afin de déterminer si ces résultats peuvent être extrapolés en conditions naturelles. Si c'est le cas, cela ouvrirait des perspectives intéressantes car le développement de bases de données de traits fonctionnels (*e.g.*, base de données TRY, Kättge *et al.* 2011) nous permettrait de mieux prédire le fonctionnement de communautés ou des processus écosystémiques à grande échelle.

Après avoir testé le *biomass-ratio* de Grime en conditions contrôlées, la deuxième étape était d'étudier l'impact des conditions environnementales, et en particulier du climat, sur la capacité à prédire un processus écosystémique. Outre les déviations aux prédictions causées par les interactions interspécifiques, la variabilité environnementale constitue une autre source d'erreur. En particulier, l'objectif de la seconde partie était de déterminer si la variation des taux de décomposition entre mélanges de litières diminuait en conditions climatiques limitantes (*i.e.*, moins favorables à la décomposition). Les conditions d'expérience étaient différentes de la première expérience avec des litières espèces herbacées comme modèle d'étude (et non arborescentes) et des dispositifs sur trois sites, le long d'un double gradient de température et précipitations (de frais et humide à chaud et sec).

Les résultats de cette expérience ont à nouveau montré l'importance de l'échelle d'étude pour la validation de l'hypothèse du *biomass-ratio* de Grime. Tous sites considérés ensemble, les taux agrégés du *biomass-ratio* fournissent une bonne description quantitative de la réponse des espèces en mélanges. Cependant, considérés individuellement, les sites présentent des résultats contrastés. Sur les deux sites aux extrémités du gradient climatique, l'hypothèse du *biomass-ratio* est confirmée en moyenne, avec la présence de nombreuses déviations positives et négatives mais dont la résultante est approximativement nulle. En revanche, le site intermédiaire du gradient climatique présente surtout des mélanges avec des interactions synergiques, ce qui invalide l'hypothèse du *biomass-ratio*. Ces résultats sont surprenants et difficiles à interpréter compte tenu du faible nombre de sites (seulement trois) prévus dans l'étude et parce que le climat est le seul facteur important qui varie entre les sites : j'ai utilisé le même sol avec les mêmes communautés de décomposeurs (au moins au début de l'expérience), les mêmes mélanges d'espèces et les litières provenaient du même endroit.

La méthode des traits agrégés peut sur- ou sous-estimer les taux de décomposition des mélanges en particulier, mais à une échelle qui intègre les mélanges et plus encore les sites, elle fournit de meilleures prédictions. Cela corrobore les résultats de la première partie, en conditions contrôlées.

Les résultats de la première partie ont également été confirmés concernant l'hypothèse de l'annulation idiosyncratique. À l'exception du site de Crouël (le site le plus chaud et sec du gradient) après 10-18 semaines de décomposition, les taux de décomposition observés entre mélanges n'ont montré aucune diminution de variance liée à un effet non statistique (*i.e.*, biologique) avec l'augmentation du nombre d'espèces en mélange. L'annulation idiosyncratique peut donc être considérée comme inexistante ou trop faible pour être détectée. Malgré cela, cette baisse de variabilité avec l'augmentation du nombre d'espèces, même si elle est due à un effet purement statistique, permet une prédiction plus précise par les taux agrégés pour les mélanges incluant plus d'espèces.

Enfin, qu'ils soient entre sites (dans l'espace) ou au sein de chaque site (dans le temps), les résultats ont montré que les conditions plus chaudes et sèches (site de Crouël et/ou période de chaleur et sécheresse estivale sur tous les sites ; cf. annexes 3) correspondaient clairement aux conditions plus limitantes pour la décomposition, avec des moyennes et des variances réduites des taux de décomposition observés. Cette réponse constatée en conditions de chaleur/sécheresse est probablement due à une baisse de l'activité des décomposeurs, induisant une réduction de l'amplitude des interactions entre espèces dans les litières. Le potentiel des espèces à interagir en mélange semble donc fortement contraint en conditions limitantes pour la décomposition. Sous de telles conditions, on peut s'attendre à de meilleures prédictions par les taux agrégés. Compte tenu du double gradient de ce dispositif, il n'est malheureusement pas possible de distinguer l'effet de la température de celui de l'humidité. Il faut donc considérer l'effet de réchauffement/assèchement comme un facteur combiné limitant la vitesse de décomposition.

Cet effet des conditions abiotiques pourrait jouer un rôle déterminant sur la prédiction des taux de décomposition des mélanges, quelque soit l'échelle d'étude. En effet, même si l'échelle d'étude comprend une grande surface (permettant donc potentiellement une meilleure prédiction, d'après le chapitre 2), des conditions plus favorables à la décomposition pourraient réduire la qualité de la prédiction par les taux agrégés en augmentant l'amplitude des interactions interspécifiques.

Mes résultats revêtent une certaine importance dans le contexte actuel des changements climatiques et pourraient être incorporés à des modèles prédictifs du fonctionnement des écosystèmes. En effet, les prédictions du GIEC des prochaines décennies pour la région de cette étude prévoient notamment un réchauffement / assèchement estival (IPCC 2001) équivalent au gradient testé. Je m'attends donc à ce que de telles conditions de réchauffement et d'assèchement nous permettent de mieux prédire les taux de décomposition par le *biomass-ratio* de Grime. D'autres études sont cependant nécessaires pour confirmer ces résultats pour d'autres types de plantes, de sols et de climats.

Dans la troisième partie, l'objectif était de déterminer si les déviations observées dans les mélanges des deux précédentes expériences pouvaient s'expliquer par le contraste fonctionnel (ou dispersion fonctionnelle) des espèces constitutives des mélanges.

Qu'ils soient de litières d'herbacées ou d'arbres, les mélanges ont montré de fortes corrélations entre erreurs de prédiction par le *biomass-ratio* de Grime et leur dispersion fonctionnelle. Mais la force de ces corrélations varie beaucoup selon (1) le type de plantes (résultats différents pour les herbacées et pour les arbres), (2) le choix des traits fonctionnels inclus dans le modèle et (3) si l'erreur de prédiction est exprimée en valeur absolue ou en valeur relative.

Le raisonnement à priori était que des espèces très semblables en mélanges devaient développer très peu d'interactions et se comporter presque comme s'il s'agissait de la même espèce. Je m'attendais donc à trouver une erreur de prédiction presque nulle pour les mélanges à très faible dispersion fonctionnelle et une augmentation de cette erreur avec l'augmentation de la dispersion fonctionnelle. Or ce n'est pas ce qui a été trouvé. En considérant les déviations absolues, la corrélation entre l'erreur de prédiction et la dispersion fonctionnelle donne des résultats opposés selon le type de plante : corrélation positive pour les arbres et négative pour les herbacées. En considérant les déviations absolues, en revanche, la corrélation est négative pour les arbres comme pour les herbacées. C'est-à-dire que les espèces semblables présentent des interactions synergiques et qu'à mesure que la dissemblance augmente, l'erreur de prédiction diminue. Les

mélanges d'espèces d'arbres très dissemblables présentent même des interactions antagonistes.

Mes résultats montrent que, malgré un effet du degré de dispersion fonctionnelle sur la capacité du *biomass-ratio* de Grime à prédire le taux de décomposition d'un mélange d'espèces, cet effet ne semble pas généralisable. Ce n'est pas surprenant quand on compare avec la littérature. Les études portant sur le sujet sont contradictoires selon les conditions des expériences et les modèles utilisés (Hoorens *et al.* 2003, Wardle *et al.* 1997, Smith & Bradford 2003, *etc.*). Néanmoins, Chapman & Koch (2007) ont proposé une explication concernant la présence d'interactions synergiques entre espèces similaires. Un substrat plus homogène pourrait fournir de meilleures possibilités d'adaptation des communautés microbiennes, et même les décomposeurs spécialisés. Cela pourrait être particulièrement vrai pour les structures carbonées complexes connues pour leur structure très variable entre les types de litière. Les communautés microbiennes et leurs capacités enzymatiques seraient plus susceptibles de dégrader plus rapidement des litières semblables que différentes parce que l'effort d'adaptation à fournir est plus faible.

La comparaison détaillée des compositions chimiques des espèces n'a pas apporté plus de résultats généralisables. Ainsi, les espèces présentant le plus fort contraste fonctionnel (*A. saccharum* et *B. populifolia* pour les arbres ; *T. repens* et *F. rubra* pour les herbacées) ont aussi montré la plus forte différence de teneur en lignine. Mais l'effet de ce contraste sur l'erreur de prédiction est opposé suivant le type de plante : un fort contraste en cellulose et lignine est corrélé à un minimum de déviation pour les herbacées et à un maximum de déviation antagoniste pour les espèces d'arbres.

L'hypothèse testée, d'une corrélation positive entre le degré de dispersion fonctionnelle et l'erreur de prédiction par le *biomass-ratio* de Grime, avec un intercepte nul, s'est avérée fausse. Il est possible que ce soit dû à l'absence de certains traits fonctionnels importants dans l'étude (*e.g.*, teneur en composés secondaires tels que les polyphénols). Une autre explication peut résider dans la non-généralisation possible des relations entre divergence fonctionnelle et interactions entre litières. D'autres études portant sur plus d'espèces et de traits fonctionnels sont nécessaires afin de mieux comprendre comment la diversité

fonctionnelle pourrait affecter l'amplitude et la direction des erreurs de prédiction des taux de décomposition des litières en mélange d'espèces, selon l'hypothèse du *biomass-ratio* de Grime.

L'hypothèse du *biomass-ratio* de Grime, et son application par les traits agrégés en communauté, ouvrent de grandes perspectives dans la compréhension des processus écosystémiques. En employant une approche fonctionnelle, on tente de se dégager des structures taxonomiques classiques pour être au plus près des propriétés et les fonctions des organismes, tout en bénéficiant d'une grande puissance de généralisation. Le *biomass-ratio* fournit un cadre théorique simple et précis, dans les limites présentées par mon étude. Cette méthode, conjuguée avec le développement récent de grandes bases de données de traits fonctionnels à une échelle internationale, ouvre des perspectives passionnantes pour prédire les propriétés et le fonctionnement des écosystèmes.

Bibliographie

- Aber JD, Melillo JM, McClaugherty CA. 1990.** Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. *Canadian Journal of Botany*, **68**:2201-2208.
- Aber JD, Melillo JM. 1991.** Terrestrial ecosystems. - Saunders College Publishing, Philadelphia, PA.
- Aerts R, Bakker C, Decaluwe H. 1992.** Root turnover as determinant of the cycling of C, N and P in a dry heathland ecosystem. *Biogeochemistry*, **15**: 175-190.
- Aerts R. 1997.** Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, **79**: 439-449.
- Aerts R, Decaluwe H. 1997.** Initial litter respiration as indicator for long-term leaf litter decomposition of *Carex* species. *Oikos*, **80**: 353-361.
- Aerts R. 2006.** The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, **94**: 713-724.
- Anderson MJ. 2006.** Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics*, **62**: 245-253.
- Arrouays D, Deslais W, Daroussin J, Balesdent J, Gaillard J, Dupouey JL, Nys C, Badeau V, Belkacem S. 1999.** Carbon stocks in french soils : which estimates ? *C.R. Acad. Agric. Fr.*, **85**(6): 278-292.
- Balvanera P, Pfisterer, AB, Buchmann N, He J, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B. 2006.** Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, **9**: 1146-1156.
- Bardgett RD. 2005.** The Biology of Soil: A Community and Ecosystem Approach. Oxford: Oxford Univ. Press. 253 p.
- Bates D. 2005.** Fitting linear mixed models in R. *R News* **5**: 27-30.

Bates D, Sarkar D. 2006. lme4: Linear Mixed-Effects Models Using S4 Classes, URL <http://CRAN.R-project.org>, R package version 0.99875-8.

Begon M, et al. 2005. An introduction to the ecological relations between organisms and their environments at the ecosystem and community levels of organization. Topics include primary production and decomposition, migration and dispersal across landscapes, and food webs. *Blackwell Publishers*, Oxford UK.

Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. Ecology : from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing Ltd. 4th ed. 738 p.

Berg B, Staaf H. 1980. Decomposition rate and chemical changes of Scots pine needle litter. II. Influence of chemical composition. - In: **Persson T.** (ed.), Structure and Function of Northern Coniferous Forests. *An Ecosystem Study. Ecol. Bull.*, **32**: 373-390.

Berg B, Berg MP, Bottner P, et al. 1993. Litter mass-loss rates in pine forests of Europe and eastern United States – some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry*, **20**: 127-159.

Berg B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, **133**: 13-22.

Berg B, McClaugherty C. 2008. Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration. *Berlin and Heidelberg*: Springer. 2nd ed. 338 p.

Blair JM. 1988. Nitrogen, sulfur and phosphorus dynamics in decomposing deciduous leaf litter in the southern appalachians. *Soil Biology and Biochemistry*, **20**: 693-701.

Bontti EE, Decant JP, Munson SM, et al. 2009. Litter decomposition in grasslands of Central North America (US Great Plains). *Global Change Biology*, **15**: 1356-1363.

Bontti EE, Decant JP, Munson SM, Gathany MA, Przeszlowska A, Haddix ML, Owens S, Burke IC, Parton WJ, Harmon ME. 2009. Litter decomposition in grasslands of Central North America (US Great Plains). *Global Change Biology*, **15**(5): 1356-1363.

- Bray JR, Gorham E. 1964.** Litter production in forests of the world, *Advances in ecological research*, **2**: 101-157.
- Briones MJJ, Ineson P. 1996.** Decomposition of eucalyptus leaves in litter mixtures. *Soil Biology and Biochemistry*, **28**: 1381-1388.
- Cadish G, Giller KE. 1997.** Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition. Wallingford: CAB Int. 432 pp.
- Canadell JG, Le Quere C, Raupach MR, Field CB, Buitenhuis ET, Ciais P., et al. 2007.** *Proceedings National Academy Sciences*, **104**: 18866-18870.
- Carreiro MM, Howe K, Parkhurst DF, et al. 1999.** Variation in quality and decomposability of red oak leaf litter along an urban-rural gradient. *Biology and Fertility of Soils*, **30**: 258-268.
- Chabot BF, Hicks DJ. 1982.** The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 229-259.
- Chapin FS III, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL. et al. 2000.** Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**: 234-242.
- Chapin FS, et al. 2002.** Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer-Verlag, New York.
- Chapman K, Whittaker JB, Heal OW. 1988.** Metabolic and Faunal Activity in Litters of Tree Mixtures Compared with Pure Stands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **24**: 33-40.
- Chapman SK, Koch GW. 2007.** What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem? *Plant Soil*, **299**: 153-162.
- Coleman K, Jenkinson DS. 1996.** ROTHC-26.3 -a model for the turnover of carbon in soil. In Powlson DS, Smith P and Smith JU, editors, Evaluation of soil organic matter models: using existing long-term datasets, *Berlin and Heidelberg: Springer-Verlag*, 237-46.

Conn C, Dighton J. 2000. Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biology and Biochemistry*, **32**: 489-496.

Cornelissen JHC, 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, **84**: 573-582.

Cornelissen JHC, et al. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*, **143**: 191-200.

Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, et al. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, **11**: 1065-1071.

Coûteaux MM, Bottner P, Berg B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**: 63-66

Crawley MJ. 1997. Plant Ecology. 2nd ed. Blackwell Science, Cambridge.

Diaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 646-655.

Diaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings National Academy Sciences*, **104**: 20684–20689.

Dimitrakopoulos PG. 2010. Influence of evenness on the litter-species richness-decomposition relationship in Mediterranean grasslands. *Journal of Plant Ecology*, **3**: 71-78

Ehrlich PR, Ehrlich AH. 1981. Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species.-Random House, New York.

Epstein HE, Burke IC, Lauenroth WK. 2002. Regional patterns of decomposition and primary production rates in the US Great Plains. *Ecology*, **83**: 320-327.

- Eviner VT, Chapin FS III. 2003.** Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review Ecology Evolution & Systematics*, **34**: 487-515.
- Facelli JM. 1991.** Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, **57**: 1-32.
- Field C, Mooney HA. 1986.** The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: *On the economy of plant form and function* (ed. Givnish T.J.), pp. 25-55
- Fitter A. 2003.** « Nutrient Acquisition ». pp. 51-52. in Crawley MJ. *et al.* 2003. *Plant Ecology*. Blackwell Publishing.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, et al. 2009.** Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, **90**: 598-611.
- Freund JE. 1962.** *Mathematical statistics*, Englewood Cliffs, NJ, Prentice-Hall.
- Garnier E, Cortez J, Billes G, et al. 2004.** Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**: 2630-2637.
- Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, et al. 2007.** Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany*, **99**: 967-985.
- Gartner TB, Cardon ZG. 2004.** Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, **104**: 230-246.
- Gessner MO, Swan CM, Dang CK, McKie BG, Bardgett RD, Wall DH, Hättenschwiler S. 2010.** Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**: 372-380
- Girard MC, et al. 2005.** *Sols et Environnement*, Ed. Dunod.

Grime JP, Cornelissen JHC, Thompson K, Hodgson JG. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos*, **77**: 489-94.

Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**: 902-910.

Grime JP. 2001. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties, Second edition. *Chichester: John Wiley and Sons*.

Gustafson FG. 1943. Decomposition of the leaves of some forest trees under field conditions. *Plant Physiology*, **18**: 704-707.

Hättenschwiler S, Vitousek PM. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 238-243.

Hättenschwiler S, Bretscher D. 2001. Isopod effects on decomposition of litter produced under elevated CO₂, N deposition and different soil types. *Global Change Biology*, **7**: 565-579.

Hättenschwiler S, Gasser P. 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings National Academy Sciences*, **102**: 1519-1524.

Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review Ecology Evolution & Systematics*, **36**: 191-218.

Heal OW, Perkins DF. 1976. The Ecology of some British Moors and Montane Grasslands. *Springer-Verlag*, Berlin in association with Chapman & Hall, London.

Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, et al. 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science*, **286**: 1123-1127.

Hector A, Beale AJ, Minns A, Otway SJ, Lawton JH. 2000. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos*, **90**: 357-371.

- Heemsbergen DA, Berg MP, Loreau M, van Hal JR, Faber JH, Verhoef HA. 2004.** Biodiversity Effects on Soil Processes Explained by Interspecific Functional Dissimilarity. *Science*, **306**: 1019-1020.
- Hobbie, SE. 1992.** Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**: 336-39.
- Hobbie SE. 1996.** Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs*, **66**: 503-522.
- Hobbie SE, Nadelhoffer K, Högberg P. 2002.** A synthesis: The role of nutrients as constraints on carbon balances in boreal and arctic regions. *Plant and Soil*, **242**: 163-170.
- Hodgson JG, Wilson PJ, Hunt R, Grime JP, Thompson K. 1999.** Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, **85**: 282-294.
- Hodgson JG, Montserrat-Martí G, Charles M, et al. 2011.** Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, **108**: 1337-1345.
- Hooper DU, Vitousek PM. 1998.** Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, **68**: 121-149. Sciences, USA.
- Hooper DU, Chapin FS III, Ewel JJ, et al. 2005.** Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**: 3-35.
- Hoorens B, Aerts R, Stroetenga M. 2003.** Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia*, **137**: 578-586.
- Hoorens B, Coomes D, Aerts R. 2010.** Neighbour identity hardly affects litter-mixture effects on decomposition rates of New Zealand forest species. *Oecologia*, **162**: 479-489.
- Hui DF, Jackson R. 2009.** Assessing interactive responses in litter decomposition in mixed species litter. *Plant and Soil*, **314**: 263-271
- IPCC. 2001.** In: McCarthy JJ, Canzani OF, Leary NA, Dokken DJ, White KS, Eds. Climate change 2001: contribution of the working group II to the third assessment report

of the inter- governmental panel on climate change. Cambridge, United Kingdom, New York, NY, USA: Cambridge University Press. 1032 p.

Jackson BG, Peltzer DA, Wardle DA. 2013. The within-species leaf economic spectrum does not predict leaf litter decomposability at either the within-species or whole community levels. *Journal of Ecology*, **101**: 1409-1419.

Johnson KH, Vogt KA, Clark HJ, Schmitz OJ, Vogt DJ. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**: 372-377.

Kattge J, Díaz S, Lavorel S, et al. 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* **17**: 2905-2935.

Kazakou E. 2006. Vie, mort et décomposition des feuilles d'espèces de succession secondaire méditerranéenne : vers une intégration de la gestion des éléments minéraux par les végétaux. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CNRS)-UMR 5175. Montpellier, France, Université de Montpellier II. PhD: 166.

Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E. 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, **20**: 21-30.

Kazakou E, Violle, C, Roumet C, Pintor C, Gimenez O, Garnier E. 2009. Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of Botany*, **104**: 1151-1161.

Keddy PA. 1990. The use of functional as opposed to phylogenetic systematics: a first step in predictive community ecology. In: Kawano S ed. *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. London, Academic Press.

Keddy PA. 1992. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, **6**: 621-626.

Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**: 157-164.

- Keith AM, van der Wal R, Brooker RW, Osler GHR, Chapman SJ, Burslem DFRP, Elston DA. 2008.** Increasing litter species richness reduces variability in a terrestrial decomposer system. *Ecology*, **89**: 2657-2664
- Kikuzawa K, Ackerly D. 1999.** Significance of leaf longevity in plants. *Plant Species Biology*, **14**: 39-45.
- Killham K. 1994.** *Soil ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Körner C. 1993.** Scaling from species to vegetation : the usefulness of functional groups. In « Biodiversity and ecosystem function. Ecological studies ». (Eds ED Schulze, HA Mooney) pp. 116-140. (Springer-Verlag : Berlin).
- Laliberté E, Legendre P. 2010.** A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**: 299-305.
- Lavelle P, Blanchart E, Martin A, Martin S, Spain A. 1993.** A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica*, **25**: 130-150.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA. 1997.** Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**: 474-478.
- Lavorel S, Garnier E. 2002.** Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**: 545-556.
- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, et al. 2007.** Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, **22**: 134-147.
- Lawton JH, Brown VK. 1993.** Redundancy in ecosystems.-In: Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (eds), Biodiversity and ecosystem function. Springer, Berlin, pp. 255- 270.
- Lawton JH. 1994.** What do species do in ecosystems? *Oikos*, **71**: 367-374.
- Lebret M, Nys C, Forgeard F. 2001.** Litter production in an Atlantic beech (*Fagus*

sylvatica L.) time sequence. *Annals of Forest Science*, **58**: 755-768.

Lecerf A, Risnoveanu G, Popescu C, Gessner MO, Chauvet E. 2007. Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology*, **88**: 219-227.

Loreau M, Naeem S, Inchausti P, et al. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, **294**: 804-808.

MacArthur RH. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**: 533-536.

Makkonen M, Berg MP, Handa IT, Hättenschwiler S, van Ruijven J, van Bodegom PM, Aerts R. 2012. Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecology Letters*, **15**: 1033-1041.

Makkonen M, Berg MP, van Logtestijn RSP, van Hal JR, Aerts R. 2012. Do physical plant litter traits explain non-additivity in litter mixtures? A test of the improved microenvironmental conditions theory. *Oikos*, **122**: 987-997.

Manly BFJ. 1997. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology, second edition*, London, Chapman and Hall.

McClaugherty CA, Berg B. 1987. Holocellulose, lignin and nitrogen levels as rate-regulating factors in late stages of forest litter decomposition. *Pedobiologia*, **30**: 101-112.

McTiernan KB, Ineson P, Coward PA. 1997. Respiration and nutrient release from tree leaf litter mixture. *Oikos*, **78**: 527-538.

Meentemeyer V. 1978. Macroclimate and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, **59**: 465-472.

Meentemeyer V. 1984. The Geography of Organic Decomposition Rates. *Annals of the Association of American Geographers*, **74**: 551-560.

Melillo JM, Aber J, Muratore J. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, **63**: 621-626.

- Melillo JM, et al. 1989.** Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum-Plant litter to soil organic matter. *Plant and Soil* **115**: 189-198.
- Meurk CD. 1978.** Alpine phytomass and primary productivity in central Otago, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, **1**: 27-50.
- Meziane D, Shipley B. 2001.** Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf grass exchange. Effects of irradiance and nitrogen supply. *Annals of Botany*, **88**: 915-927.
- Mokany K, Ash J, Roxburgh S. 2008.** Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, **96**: 884-893.
- Moore TR, Trofymow JA, Taylor B, et al. 1999.** Litter decomposition rates in Canadian forests. *Global Change Biology*, **5**: 75-82.
- Moorhead DL, Sinsabaugh RL, Linkins AE, Reynolds JF. 1996.** Decomposition processes: modelling approaches and applications. *Science of The Total Environment*, **183**: 137-149.
- Murphy KL, Klopatek JM, Klopatek CC. 1998.** The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications*, **8**: 1061-1071.
- Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, Lawton JH, Woodfin RM. 1994.** Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**: 734-737.
- Naeem N, Tjossem SF, Byers D, Bristow C, Li S. 1999.** Plant neighborhood diversity and production. *Ecoscience*, **6**: 355-365.
- Naeem S, Wright JP. 2003.** Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning : deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, **6**: 567-579.
- Neher DA, Barbercheck ME, El-Allaf SM, Anas O. 2003.** Effects of disturbance and ecosystem on decomposition. *Applied Soil Ecology*, **23**: 165-79.
- Nystrom M, Folke C. 2001.** Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems*, **4**: 406-417.

Olson JS. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, **44**: 322-331.

Ostrofsky ML. 2007. A comment on the use of exponential decay models to test non-additive processing hypotheses in multispecies mixtures of litter. *Journal of North American Benthological Society*, **26**: 23-27

Pakeman RJ, Eastwood A, Scobie A. 2011. Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: a test of the 'mass ratio hypothesis'. *Plant Soil*, **342**: 49-57.

Panikov NS. 1999. Understanding and prediction of soil microbial community dynamics under global change. *Applied Soil Ecology*, **11**: 161-176.

Paul EA, Clark FE. 1996. Soil microbiology and biochemistry, Academic Press, San Diego, CA, 340 p.

Pérez-Harguindeguy N, et al. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil*, **218**: 21-30.

Pérez-Harguindeguy N, Blundo CM, Gurvich DE, Díaz S, Cuevas E. 2008. More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant Soil*, **303**: 151-159.

Personeni E. 2004. Dynamique du Carbone et de l'Azote lors de la décomposition in situ de litières racinaires de graminées prairiales. Thèse de doctorat. Univ. Paris VI. 170p.

Persson T, Bååth E, Clarholm M, Lundkvist H, Söderström B, Sohlenius B. 1980. Trophic structure, biomass dynamics and carbon metabolism of soil organisms in a Scots pine forest. *Ecol Bull* (Stockholm) **32**: 419-462

Petersen RC, Cummins KW. 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology*, **4**: 343-368.

Pinheiro JC, Bates DM. 2000. Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. *Springer*.

Post WM, King AW, Wullschleger SD. 1996. Soil organic matter models and global

estimates of soil organic matter. In Powlson, D.S., Smith, P. & Smith, J.U., editors, Evaluation of soil organic matter models: using existing long-term datasets, *Berlin and Heidelberg: Springer-Verlag*, 201-22.

Prentice IC, Farquhar GD, Fasham MJR, et al. 2001. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: Houghton, J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguer, M., Van der Linden, J. P., Dai, X., Maskell, K., Johnson, C. A. (eds) Climate change 2001: the scientific basis. *Cambridge University Press*, Cambridge, UK

Prescott CE, Zabek LM, Staley CL, Kabzerns R. 2000. Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**: 1742-1750.

Quested H, Press M, Callaghan T, Cornelissen J. 2002. The hemiparasitic angiosperm *Bartsia alpina* has the potential to accelerate decomposition in sub-arctic communities. *Oecologia*, **130**: 88-95.

Quested HM, et al. 2003. Litter of the hemiparasite *Bartsia alpina* enhances plant growth: evidence for a functional role in nutrient cycling. *Oecologia*, **135**: 606-614.

Quétier F. 2006. Vulnérabilité des écosystèmes semi-naturels européens aux changements d'utilisation des terres, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier.

R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Raunkiaer C. 1934. The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. *Oxford: Oxford University Press*.

Reich PB, et al. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings National Academy Sciences*, **94**: 13730-13734.

Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Vollin JC, Bowman WD. 1999. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, **80**: 1955-1969.

Rixen C, Huovinen C, Huovinen K, Stockli V, Schmid B. 2008. A plant diversity*water chemistry experiment in subalpine grassland. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **10**: 51-61.

Robinson CH. 2002. Controls on decomposition and soil nitrogen availability at high latitudes. *Plant and Soil*, **242**: 65-81.

Rousk J, Brookes PC, Bååtha E. 2010. Investigating the mechanisms for the opposing pH relationships of fungal and bacterial growth in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, **42**: 926-934

Sabine CL, et al. 2004. Current status and past trends of the global carbon cycle. pp. 17-44 in Christopher B. Field & Michael R. Raupach (eds.) *The Global carbon Cycle : Integrating Humans, Climate, and the Natural World*. *Island Press*.

Sala OE, Chapin FS III, Armesto JJ, et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**: 1770-1774.

Salamanca EF, Kaneko N, Katagiri S. 1998. Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of *Quercus serrata* and *Pinus densiflora* using field and laboratory microcosm methods. *Ecological Engineering*, **10**(1): 53-73.

Santiago LS. 2007. Extending the leaf economics spectrum to decomposition: Evidence from a tropical forest. *Ecology*, **88**: 1126-1131.

Satchell JE. 1974. Litter-interface of animate/inanimate matter. In Dickinson, C.H. and Pugh, G.J.H., editors, *Biology of plant litter decomposition*, *London: Academic Press*, xiv-xliv.

Schädler M, Brandl R. 2005. Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures? *Soil Biology & Biochemistry*, **37**: 329-337

Schlesinger WH. 1997. Biogeochemistry: an analysis of global change, 2nd ed, *Academic Press*.

- Silver W, Miya R. 2001.** Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia*, **129**: 407-419.
- Smith VC, Bradford MA. 2003.** Do Non-Additive Effects on Decomposition in Litter-Mix Experiments Result from Differences in Resource Quality between Litters? *Oikos*, **102**: 235-242.
- Stump LM, Binkley D. 1993.** Relationships between litter quality and nitrogen availability in Rocky Mountain forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **23**: 492-502.
- Suding KN, Lavorel S, Chapin FS, et al. 2008.** Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, **14**: 1125-1140.
- Sundqvist MK, Giesler R, Wardle DA. 2011.** Within- and Across-Species Responses of Plant Traits and Litter Decomposition to Elevation across Contrasting Vegetation Types in Subarctic Tundra. *PLoS ONE*, **6**(10), e27056.
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM. 1979.** Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Blackwell Scientific*, Oxford, UK.
- Tardif A, Shipley B, Bloor J, Soussana JF.** Can the biomass-ratio hypothesis predict mixed-species litter decomposition along a climatic gradient? *Annals of Botany* (In press).
- Tardif A, Shipley B. 2013.** Using the biomass-ratio and idiosyncratic hypotheses to predict mixed-species litter decomposition. *Annals of Botany*, **111**: 135-141.
- Taylor B, Parkinson D. 1988.** A new microcosm approach to litter decomposition studies. *Canadian Journal of Botany*, **66**: 1933-1939.
- Taylor BR, et al. 1989.** Decomposition of *Populus tremuloides* leaf litter accelerated by addition of *Alnus crispa* litter. *Canadian Journal of Forest Research*, **19**: 674-679.
- The Millenium Ecosystem Assessment. 2000.** <http://www.millenniumassessment.org>

Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1300-1302.

Trofymow JA, Moore TR, Titus B, et al. 2002. Rates of litter decomposition over 6 years in Canadian forests: influence of litter quality and climate. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**: 789-804.

Van Kessel C, Horwath WR, Hartwig U, Harris D, Lüscher A. 2000. Net soil carbon input under ambient and elevated CO₂ concentrations: isotopic evidence after 4 years. *Global Change Biology*, **6**: 435-444.

Van Soest PJ. 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists*, **46**: 829-835.

Vile D, Shipley B, Garnier E. 2006. Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance. *Ecology Letters*, **9**: 1061-1067.

Violle C, Navas ML, Vile D, et al. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**(5): 882-892.

Vitousek PM, Hättenschwiler S, Olander L, Allison S. 2002. Nitrogen and nature. *Ambio*, **31**: 97-101.

Vos VCA, Ruijven Jv, Berg MP, Peeters ETHM, Berendse F. 2011. Macro-detritivore identity drives leaf litter diversity effects. *Oikos*, **120**: 1092-1098.

Walker BH. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Biological Conservation*, **6**: 18-23.

Wardle DA, Bonner KI, Nicholson KS. 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, **79**: 247-258.

Wardle DA, et al. 1997. The influence of island area on ecosystem properties. *Science*, **277**: 1296-1299.

- Wardle DA. 2002.** Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Below-ground Components. Princeton, NJ: *Princeton Univ. Press*. 392 pp.
- Wardle DA, Bonner KI, Barker GM. 2002.** Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology*, **16**: 585-595.
- Wardle DA, Nilsson MC, Zackrisson O. et al. 2003.** Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology & Biochemistry*, **35**: 827-835.
- Weiher E, van der Werf A, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O. 1999.** Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 609-620.
- Westoby M, Falster, DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. 2002.** Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 125-159.
- Whittaker RH. 1975.** *Communities and Ecosystems*, Macmillan.
- Williams ST, Gray TRG. 1974.** Decomposition of litter on the soil surface. In Dickinson, C.H. and Pugh, G.J.H., editors, *Biology of plant litter decomposition*, London: Academic Press, 611-32.
- Williamson P. 1976.** Above-ground primary production of chalk grassland allowing for leaf death, *Journal of Ecology*, **64**: 1059-1075.
- Woodward FI, Diament AD. 1991.** Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology*, **5**: 202-212.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, et al. 2004.** The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**: 821-827.
- Yadav V, Malanson G. 2007.** Progress in soil organic matter research: litter decomposition, modelling, monitoring and sequestration. *Progress in Physical Geography*, **31**: 131-154.

Zhang D, Hui D, Luo Y, Zhou G. 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, **1**: 85-93.

Zhang Q, Zak JC. 1995. Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest. *Ecology*, **76**: 2196-2204.

Annexes / Appendix

Annexe 1 / Appendix 1 – Microcosmes

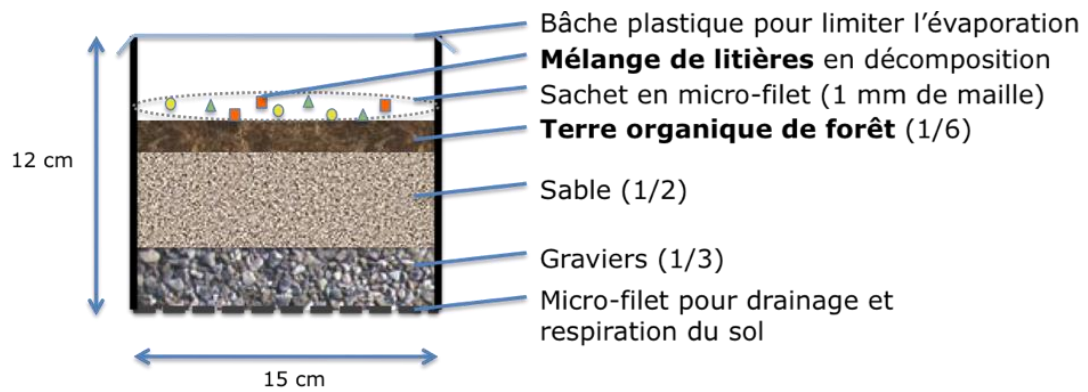


Figure 22. Schéma type (vue de profil) et photos des microcosmes utilisés pour l'expérience de décomposition en conditions contrôlées.

Annexe 2 / Appendix 2 – Complementary statistics

Variance of a single community-weighted mean decomposition rate (K_M)

We begin with the same distributional assumption as the mixed-model regression (model 1), namely that the decomposition rates of the species in this study are drawn from a normally-distributed statistical population consisting of a large set of species in which each species has a particular monoculture decomposition rate, k_i ; i.e., $k \sim N(\mu, \sigma_\delta)$. The population mean (μ) and standard deviation (σ_δ) of decomposition rates, estimated in the mixed-model monoculture regression, were $-2.49 \cdot 10^{-3}$ and $6.80 \cdot 10^{-4}$, respectively. We randomly choose S (here, 6) species from this statistical population and then construct a subset M of these S species, consisting of a total of S_M species from this larger set; the subset M represents the subset of species forming a particular litter mixture. We calculate a weighted mean (a “community-weighted mean”) of the resulting S_M values of k_i . In other words, let $K_M = \sum_{i \in M}^{S_M} p_i k_i$ be the community weighted mean of the mixture decomposition rate in the set of species belonging to a particular mixture M . Here, $p = \{p_1, p_2, \dots, p_{S_M}\}$ are the proportions of each species in the mixture.

A community-weighted mean (CWM) as defined here is a weighted sum of the random variables k_i . The general formula for the variance of a weighted sum of random variables is given in equation 1 (for example, Freund, 1962).

$$Var(K_M) = \sum_{i \in M}^{S_M} p_i^2 Var(k_i) + 2 \sum_{i \in M}^{S_M} \sum_{j \in M \& j > i}^{S_M} p_i p_j Cov(k_i, k_j) \quad \text{Equation 1}$$

However, in our case all of the k_i come from the same distribution and so $\text{Var}(k_i) = \sigma_\delta^2$ and the first term on the RHS of equation 1 in our experiment is

$$\left(\frac{1}{S_M^2}\right) \sum_{i=1}^{S_M} \text{Var}(k_i) = \left(\frac{1}{S_M^2}\right) S_M \sigma_\delta^2 = \frac{\sigma_\delta^2}{S_M}. \text{ Since the litter mixtures were formed for all}$$

possible unique combinations of each species irrespective of the decomposition rates of each (k_i), the probability of species j being a member of the mixture is the same whether or not species i has already been chosen or not, and so $\text{Cov}(k_i, k_j) = 0$. This would not be true in a sample of naturally occurring litter because the presence/absence of species can be

$$\text{correlated. Therefore, in our experiment: } \text{Var}(K_M) = \sum_{i=1}^{i \in M} p_i^2 \text{Var}(k_i) = \frac{\sigma_\delta^2}{S_M} = \frac{0.00057^2}{S_M}$$

Covariances

The different mixtures having the same total number of species formed different, but overlapping pools of these subsets. For instance, given a set of 3 species (species 1, 2, 3), one can form a total of three different subsets (*i.e.*, mixed-species litters) of two species $\{(1,2), (1,3), (2,3)\}$ and calculate three different CWM (K_{12}, K_{13}, K_{23}). Each CWM is a new random variable. However, each pair of subsets in this example shares one species in common and this will generate a positive covariance between each pair of CWM. The general formula for the covariance between two random variables that are each weighted sums (*i.e.*, CWM) is given in equation 2 (*e.g.*, Freund, 1962).

$$\text{Cov}(K_{M_1}, K_{M_2}) = \sum_{i \in M_1} \sum_{j \in M_2} p_i p_j \text{Cov}(k_i, k_j) = \sum_{i \in \{M_1 \cup M_2\}} p_i^2 \text{Var}(k_i) + \sum_{i \notin \{M_1 \cup M_2\}} \sum_{j \notin \{M_1 \cup M_2\}} p_i p_j \text{Cov}(k_i, k_j)$$

Equation 2

The first term on the RHS of equation 2 follows from the fact that the covariance of a random variable with itself is the variance of this random variable, summed over all species that are present in both mixtures M_1 and M_2 . The second term on the RHS sums over all species that are not present in both mixtures M_1 and M_2 .

For instance, using the above CWM values,

$$Cov(K_{12}, K_{13}) = p_1^2 Var(k_1) + p_1 p_3 Cov(k_1, k_3) + p_2 p_1 Cov(k_2, k_1) + p_2 p_3 Cov(k_2, k_3) \quad \text{since}$$

species 1 is present in both mixtures, while species 2 and 3 are not present in both mixtures. Again, the covariances between the monoculture k values will be zero in our experiment, and so $Cov(K_{12}, K_{13}) = p_1^2 Var(k_1)$. In general, if there are no species in common between the two mixtures, then the covariance between their CWMs will be zero.

Every time the same species appears in two different mixtures, this generates a non-zero covariance. Given any pair (M_1, M_2) of mixtures, each containing the same total number

(S_M) of species, $Cov(K_{M_1}, K_{M_2}) = \sum_{a=1}^C p_a^2 Var(k_a)$ where C is the number of species in

common between mixtures M_1 and M_2 . Since the litter mixtures always had the same

initial amount of litter per species, in our experiment $Cov(K_{M_1}, K_{M_2}) = \frac{CVar(k)}{S_M^2}$.

Given a total of N different mixtures, each possessing a total of S_M species, we can now specify the variance-covariance matrix, Σ , of our N unique K values, where C_{ij} is the number of species in common between mixtures i and j , and σ_δ^2 (here, $(6.80 \cdot 10^{-4})^2$) is the interspecific variance of the monoculture decomposition rates:

$$\Sigma = \begin{bmatrix} \frac{\sigma_\delta^2}{S_M} & \frac{C_{12}\sigma_\delta^2}{S_M^2} & \dots & \frac{C_{1N}\sigma_\delta^2}{S_M^2} \\ \frac{C_{21}\sigma_\delta^2}{S_M^2} & \frac{\sigma_\delta^2}{S_M} & \dots & \frac{C_{2S}\sigma_\delta^2}{S_M^2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \frac{C_{N1}\sigma_\delta^2}{S_M^2} & \frac{C_{N2}\sigma_\delta^2}{S_M^2} & \dots & \frac{\sigma_\delta^2}{S_M} \end{bmatrix} \quad \text{Equation 3}$$

Clearly, Σ tends towards a diagonal matrix with diagonal values of σ_δ^2/S_M as the number of species in common in mixtures i and j decreases. As the number of species in common (C_{ij}) increases, the strength of the positive covariances between the K values also increases and the differences between these K values will decrease.

The distribution of K_M values in our experiment

Given the assumption that, in common with the mixed-model regression, the monoculture decomposition values (k) are approximately normally distributed, the CWM (K_M) values will follow an N -dimensional multivariate normal distribution the covariance matrix of which is Σ .

The expected value of K_M is $E[K_M] = E\left[\sum_{i=1}^{i \in P_M} p_i k_i\right] = \sum_{i=1} p_i E[k_i]$. In our

experiment, this reduces to $\frac{1}{S} \sum_{i=1}^{i \in P_M} E[k_i]$. However, the k_i values are random draws from the

same interspecific population of decomposition rates and so the expected values of k_i are simply the mean of this interspecific population, *i.e.*, μ (here, $-2.49 \cdot 10^{-3}$). Therefore, the distribution of the K_M values is multivariate normal with mean vector $\{\mu, \mu, \dots, \mu\}$ and covariance matrix Σ . The `mvrnorm` function in the *MASS* library of R generates random multivariate vectors given the mean vector and the covariance matrix. A single draw from

this multivariate normal distribution represents a vector of CWMs for each unique set of mixtures having the chosen number of species and the standard deviation of these values quantifies the degree of variation between them. By generating a large number of independent draws from this multivariate normal distribution and calculating the standard deviation of the values in each independent vector, one can approximate the sampling distribution of these standard deviations. The vertical lines in Figure 13A show the 95% confidence intervals of this sampling distribution. By comparing the standard deviation of the actual CWM with this sampling distribution, one can estimate the probability that the observed standard deviation comes from this sampling distribution. This is repeated for mixtures having 2, 3 or 5 species per mixture. This Monte Carlo procedure is implemented in the R function “simulate.mixtures” :

```
function (mean.k, var.k, total.number.species, species.per.mixture,
  n.sim = 20000, simulate.infinite.species.pool = T, measured.sd.k)
{
  # This function takes the mean and variance of the monoculture decomposition
  rates, as estimated by a mixed model regression, and calculates the covariance
  matrix of CWM decomposition rates of each possible mixture of size
  "species.per.mixture" given a total of "total.number.species" in the pool,
  assuming biomass-ratio hypothesis (BMRH). "n.sim" : number of independant
  simulations used to estimate the distribution of these mixture decomposition
  rates.
  # The test statistic is the SD of the k-values between mixtures having the save
  species.per.mixture
  # "measured.sd.k" : estimate the probability that the SD of your measured values.
  H0 : the measured values comes from the simulated distribution. H1 : the SD of
  the measured values is smaller than expected from the simulated distribution.
  if (total.number.species <= species.per.mixture)
    stop("Error. species per mixture\n must be less than the total number of
  species")
}
```

```
combos <- combn(total.number.species, species.per.mixture)

ncombos <- dim(combos)[2]

# Cs : covariance matrix of mixtures
# diagonals : var.k/species.per.mixtures
# off-diagonals : species.in.common*var.k/(species.per.mixture)^2

Cs <- matrix(0, ncombos, ncombos)

for (i in 1:ncombos)
{
  for (j in i:ncombos)
  {
    # when i=j (i.e. a diagonal), unique.species=# species in the mixture
    unique.species <- length(unique(c(combos[, i], combos[, j])))
    species.in.common <- 2 * species.per.mixture - unique.species
    Cs[i, j] <- Cs[j, i] <- var.k *
species.in.common/(species.per.mixture^2)
  }
}

if (simulate.infinite.species.pool)
{
  Cs2 <- matrix(0, ncombos, ncombos)
  diag(Cs2) <- var.k/species.per.mixture
}

library(MASS)

x <- mvrnorm(n = n.sim, mu = rep(mean.k, ncombos), Sigma = Cs)

if (!simulate.infinite.species.pool)
{
  min.K <- apply(x, 1, min)
  max.K <- apply(x, 1, max)
  mean.K <- apply(x, 1, mean)
  sd.K <- apply(x, 1, sd)

  null.prob <- sum(measured.sd.k >= sd.K)/n.sim

  out <- list(median.min.K = median(min.K), median.max.K = median(max.K),
    median.sd.K = median(sd.K), quantiles.sd.K = quantile(sd.K,
```

```

        probs = c(0.025, 0.5, 0.975)), prob.SD.LE.simulation = null.prob)
hist(sd.K, xlab = "SD(K)", main = paste("N=", as.character(n.sim),
        "simulations", "p=", as.character(round(null.prob, 3))))
limits <- quantile(sd.K, probs = c(0.025, 0.975))
lines(x = rep(limits[1], 2), y = c(0, 0.25 * length(sd.K)))
lines(x = rep(limits[2], 2), y = c(0, 0.25 * length(sd.K)))
if (!is.na(measured.sd.k))
    lines(x = rep(measured.sd.k, 2), y = c(0, 0.25 *
        length(sd.K)), lwd = 2)
}
if (simulate.infinite.species.pool) {
    x.inf <- mvrnorm(n = n.sim, mu = rep(mean.k, ncombos),
        Sigma = Cs2)
    min.K <- apply(x, 1, min)
    max.K <- apply(x, 1, max)
    mean.K <- apply(x, 1, mean)
    sd.K <- apply(x, 1, sd)
    null.prob <- sum(measured.sd.k >= sd.K)/n.sim
    sd.K.inf <- apply(x.inf, 1, sd)
    out <- list(median.min.K = median(min.K), median.max.K = median(max.K),
        median.sd.K = median(sd.K), quantiles.sd.K = quantile(sd.K,
        probs = c(0.025, 0.5, 0.975)), median.sd.K.infinite.pool =
        median(sd.K.inf), quantiles.sd.K.inf = quantile(sd.K.inf,
        probs = c(0.025, 0.5, 0.975)), prob.SD.LE.simulation = null.prob)
    par(mfrow = c(2, 1))
    hist(sd.K, xlab = "SD(K)", main = paste("N=", as.character(n.sim),
        "simulations", "p=", as.character(round(null.prob, 3))))
    limits <- quantile(sd.K, probs = c(0.025, 0.975))
    lines(x = rep(limits[1], 2), y = c(0, 0.25 * length(sd.K)))
    lines(x = rep(limits[2], 2), y = c(0, 0.25 * length(sd.K)))
    if (!is.na(measured.sd.k))
        lines(x = rep(measured.sd.k, 2), y = c(0, 0.25 * length(sd.K)), lwd =

```

2)

```

hist(sd.K.inf, xlab = "SD(K)", main = "assuming infinite species
pool")

limits <- quantile(sd.K.inf, probs = c(0.025, 0.975))

lines(x = rep(limits[1], 2), y = c(0, 0.25 * length(sd.K.inf)))

lines(x = rep(limits[2], 2), y = c(0, 0.25 * length(sd.K.inf)))

if (!is.na(measured.sd.k))

  lines(x = rep(measured.sd.k, 2), y = c(0, 0.25 * length(sd.K)), lwd =
2)

par(mfrow = c(1, 1))

}

out

}

```

Testing the significance of the observed decrease in the prediction errors with increasing species richness of the litter mixture

Figure 13B shows the observations of the deviation (d_{ij}) between the observed and predicted (community-weighted) decomposition rates of mixture i in the set of mixtures having a total of $j=2,3,5$ species. The alternative hypothesis is that the variability of these prediction errors decreases as the number of species in the mixture increases. The null hypothesis is the contrary. Given this null hypothesis that the variability of the prediction errors is independent of the species richness of the mixture, we can test the null hypothesis using a permutation test (Manly, 1997) as follows.

1. We calculate the standard deviation (S_j) of the observed d_{ij} values between the different combinations of mixtures for each fixed number (j) of species.
2. We regress S_j on j in a simple linear regression and obtain the slope that describes by how much the variation in the prediction errors decreases with each unit increase in species richness.

3. We randomly permute the d_{ij} values between the three levels of species richness while maintaining the same number of values per level as in the original data set.
4. We repeat steps 1 - 3 many (N) times.
5. We count the number (n) of times that the slope of these permuted values is more negative than the observed value.

The 1-tailed null probability of observing at least the observed amount of decrease in the variability of the prediction errors by chance, given the null hypothesis, is estimated by $1-p$, where $p = n/N$. If $p < 0.05$ then the null hypothesis is rejected and the alternative is accepted (*i.e.*, the values of d_{ij} decrease with increasing j). The R function “permute.errors” implements this permutation test :

```
function (percent.error = T, n.perms = 1000)
{
  datas<-read.table("../datas.txt", header = T)
  datas_t_temp<-Tk_dec_2009_4[datas$type==1,]
  datas_t<-Tk_dec_2009_4_t_temp[datas_t_temp$nb_sp!=1,]
  if (!percent.error)
    error.k <- 1000 * (datas_t$k_obs - datas_t$k_CWM)
  if (percent.error)
    error.k <- 100 * (datas_t$k_obs - datas_t$k_CWM) / datas_t$k_obs
  Nspecies <- datas_t$nb_sp
  Nobs.per.Nspecies <- rep(NA, 3)
  x <- c(2, 3, 5)
  for (i in 1:3)
  {
    Nobs.per.Nspecies[i] <-
length(Tk_dec_2009_4_t$nb_sp[Tk_dec_2009_4_t$nb_sp == x[i]])
  }
  sd.data <- matrix(NA, nrow = 20, ncol = 3)
```

```
for (i in 1:3) sd.data[1:Nobs.per.Nspecies[i], i] <- error.k[Nspecies ==
x[i]]

slope.sd <- coef(lm(apply(sd.data, 2, sd, na.rm = T) ~ x[1:3]))[2]

perm.slopes <- rep(NA, n.perms + 1)

for (p in 1:n.perms) #boucle pour les permutations
{
  for (i in 1:3) sd.data[1:Nobs.per.Nspecies[i], i] <-
sample(error.k)[Nspecies == x[i]]

  perm.slopes[p] <- coef(lm(apply(sd.data, 2, sd, na.rm = T) ~ x[1:3]))[2]
}

perm.slopes[n.perms + 1] <- slope.sd

par(mfrow = c(1, 1))

hist(perm.slopes, xlab = "Slope SD~Nspecies")

prob <- sum(perm.slopes <= slope.sd)/n.perms

ci95<-1.95*sqrt(prob*(1-prob)/n.perms)

lines(x = c(slope.sd, slope.sd), y = c(0, 0.25 * n.perms), lwd = 2)

list(observed.slope = slope.sd, null.prob = prob, ci95=c(prob-
ci95,prob+ci95))
}
```

LITERATURE CITED

- Freund JE. 1962.** *Mathematical statistics*, Englewood Cliffs, NJ, Prentice-Hall.
- Manly BFJ. 1997.** *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*, second edition, London, Chapman and Hall.

Annexe 3 / Appendix 3 – Climatic data of the three sites

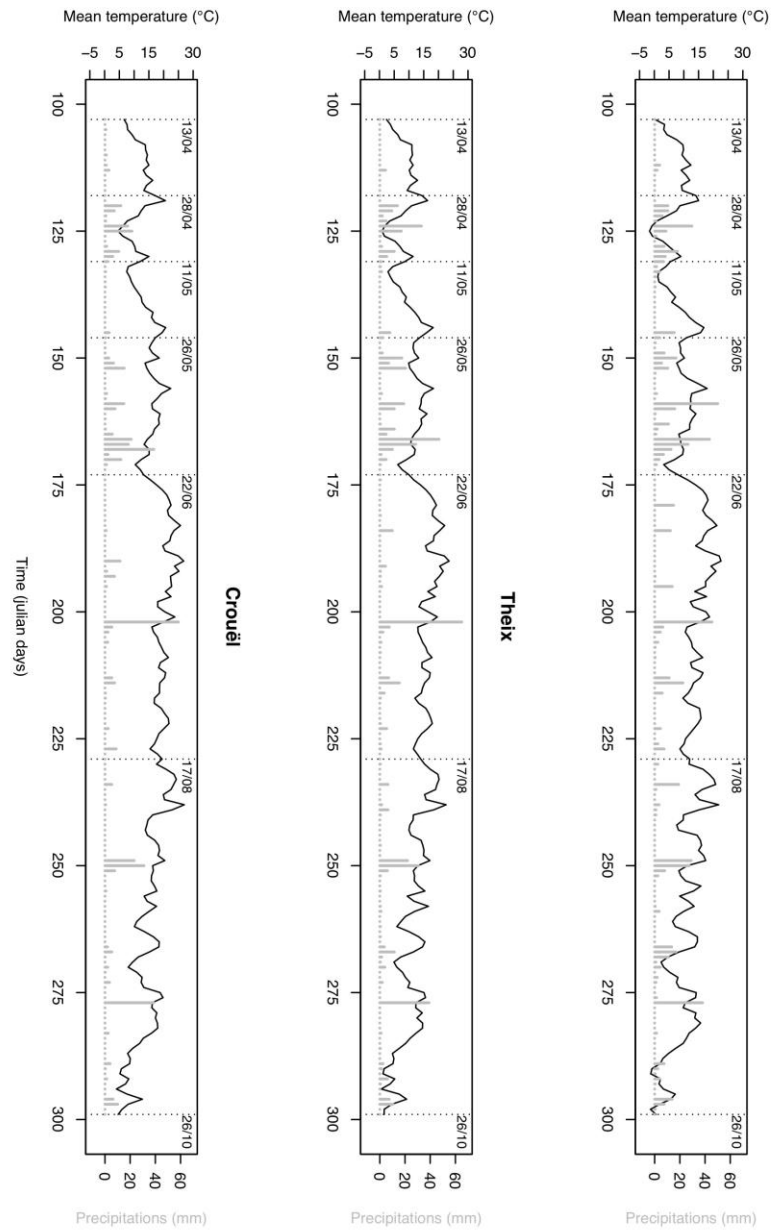


Figure 23. Daily mean temperature (°C) and daily cumulated precipitation (mm) plotted against time (Julian days) during the experiment, for each site. The solid black lines and the vertical bars represent respectively the variations in temperature and precipitation. Vertical broken lines indicate the litterbag harvest days .

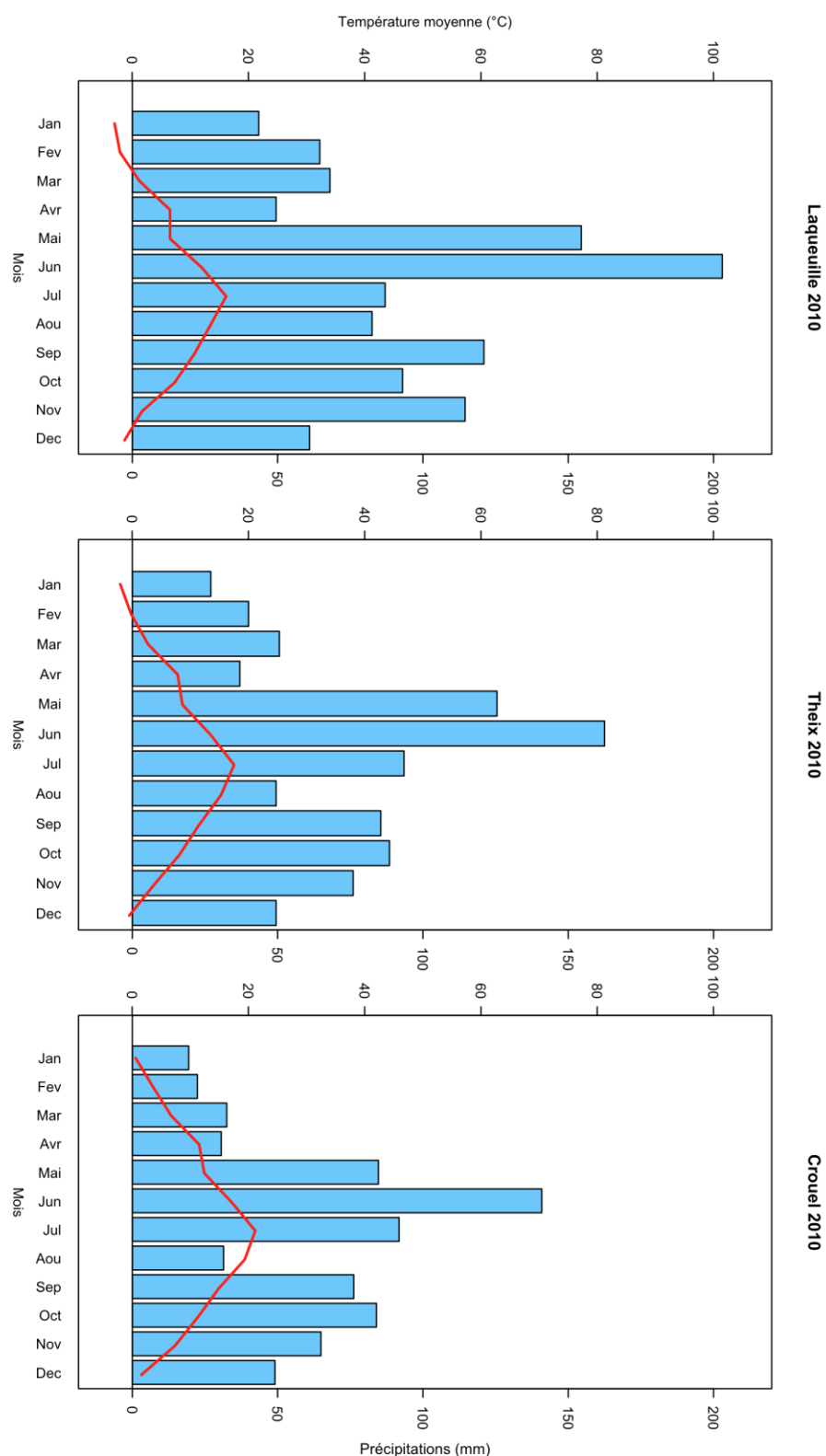


Figure 24. Diagrammes ombrothermiques des trois sites (Laqueuille, Theix et Crouël) en 2010. Les courbes expriment les températures mensuelles moyennes (en °C) et les barres représentent les précipitations mensuelles cumulées (en mm).