

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

L'EFFET DE LA DIVERSITÉ SUR LA PRODUCTIVITÉ DES COMMUNAUTÉS  
VÉGÉTALES CHANGE-T-IL AVEC LE TEMPS?  
UNE ÉTUDE BASÉE SUR UN MODÈLE EXPÉRIMENTAL SIMPLIFIÉ

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

ALEX-ANNE COUTURE

DÉCEMBRE 2022

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.04-2020). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche, prof. Alain Paquette, pour l'opportunité de réaliser une maîtrise dans son laboratoire où chaque membre fait partie d'une équipe qui priorise le partage et l'entraide. Je le remercie également pour sa confiance en mes capacités pour la réalisation de ce projet. Je tiens aussi à remercier mon co-directeur de recherche, Prof, Jacques Brisson, pour ses précieux conseils et son implication sans minuteur. Ensuite, je remercie toutes les personnes qui m'ont été d'une grande aide à la réalisation de mon projet de recherche. Parmi eux, je remercie particulièrement Nicole Papagiannakis, technicienne de laboratoire, pour son aide technique, mais surtout pour son travail assidu et son dévouement tout au long des réalisations. Je remercie également Jon Urgoiti Otazua, doctorant en biologie à l'UQAM, pour son aide à la réalisation des graphiques et des analyses statistiques et Mark Jewell, Doctorant à l'Université McGill, pour ses conseils et l'approvisionnement en matériel biologique. Finalement, je remercie parents, amis et conjoint qui ont été d'un support moral constant et primordial à travers ces montagnes russes qu'a été mon parcours à la maîtrise.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire, rédigé dans le cadre de la maîtrise en biologie, contient les résultats détaillés de mon projet de recherche portant sur la relation entre la diversité et la productivité d'organismes végétaux communément appelés lentille d'eau.

Le choix du sujet ainsi que du matériel biologique a été motivé par une expérimentation réalisée dans le cadre d'un cours de premier cycle portant sur l'écologie des populations et des communautés. Cette expérience, réalisée en 2019 et, dès lors, répétée chaque année, utilise trois espèces de lentilles d'eau dans le but d'illustrer la relation entre la diversité des communautés et leur productivité. Les caractéristiques morphologiques et physiologiques des lentilles d'eau, comme leur petite taille et leur reproduction rapide par clonage, offrent la possibilité aux étudiants de travailler avec un grand nombre d'individus et d'observer des changements dans l'abondance des espèces et la dynamique des communautés en deux semaines seulement. Mon projet de recherche consistait donc à reproduire cette expérimentation, mais à plus grande échelle, soit avec un plus grand nombre d'espèces et sur une plus longue période. L'objectif de cette recherche est d'étudier la relation diversité-productivité sur le long terme en bénéficiant des avantages que procurent les générations rapides des lentilles d'eau. Par le fait même, cette expérimentation permet également de tester l'efficacité des lentilles d'eau en tant que modèle expérimental.

Dans ce document, vous trouverez, d'abord, une revue de littérature rassemblant de nombreux articles et auteurs ayant traité de la relation diversité – productivité, mais aussi des informations d'ordre général au sujet des lentilles d'eau. Le corps du mémoire présente, ensuite, la méthodologie utilisée, les résultats obtenus et une analyse de ces résultats sous forme d'article scientifique. Cette section du document est rédigée en anglais dans le but d'une soumission future à des fins de publication. Finalement, une conclusion générale permet un retour sur les résultats obtenus et les analyses réalisées dans le cadre du projet de recherche en plus de souligner la pertinence et les limites de celui-ci.

## TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
RÉSUMÉ.....	xi
CHAPITRE I : INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	12
1.1    La relation BEF.....	12
1.2    L'évolution de l'effet de biodiversité dans le temps.....	15
1.3    L'influence de la diversité fonctionnelle.....	17
1.4    La contribution de la plasticité phénotypique.....	20
1.5    Objectifs et questions de recherche.....	23
1.6    Les lentilles d'eau en tant que modèle expérimental.....	23
CHAPITRE II : THE EFFECT OF BIODIVERSITY ON PLANT PRODUCTIVITY CHANGES OVER TIME: A STUDY BASED ON ON DUCKWED COMMUNITY AS EXPERIMENTAL MODEL ....	26
2.1    Introduction.....	26
2.2    Methods.....	30
2.2.1    Biological materials.....	30
2.2.2    Experimental design.....	30
2.2.3    Preliminary measurements.....	31
2.2.4    Calculation of biomass production and biodiversity effect.....	32
2.2.5    Measurement of traits and calculation of functional diversity.....	33
2.2.6    Statistical analysis.....	34
2.3    Results.....	36
2.3.1    Evolution of the biodiversity effect over time.....	36
2.3.2    Contribution of phenotypic plasticity to the diversity-productivity relationship.....	37
2.4    Discussion.....	38
2.4.1    Evolution of the biodiversity effect over time.....	38

2.4.2	Contribution of phenotypic plasticity to the diversity-productivity relationship .....	40
2.4.3	Usefulness of duckweed as an experimental model .....	41
2.5	Conclusion.....	42
2.6	Acknowledgements .....	43
CHAPITRE III : CONCLUSION GÉNÉRALE.....		44
ANNEXE A : COMPOSITION DU MILIEU DE CULTURE .....		48
ANNEXE B : PLANS DE RANDOMISATION DU DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL.....		49
ANNEXE C : GRAPHIQUES DE CHANGEMENTS DANS LA VALEUR DES TRAITS PHÉNOTYPIQUES DES ESPÈCES .....		67
ANNEXE D : SORTIES DU LOGICIEL R.....		70
ANNEXE E : PHOTOS DES CULTURES DE LENTILLES D’EAU.....		87
RÉFÉRENCES.....		94

## LISTE DES FIGURES

1.1	Diagramme conceptuel montrant le lien entre la théorie de coexistence et l'efficacité/productivité de la biodiversité dans l'écosystème.....	13
1.2	L'effet net de diversité, l'effet de complémentarité et l'effet de sélection pour 11 années d'observation sur des arbres d'un jeune peuplement.....	16
1.3	Illustration de la relation entre la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle / le fonctionnement de l'écosystème.....	18
1.4	La relation entre la distance entre les traits fonctionnels et l'effet net, de complémentarité et de sélection sur 5 années.....	20
1.5	Schématisation des effets possibles de la plasticité phénotypique sur la coexistence des espèces.....	21
2.1	The average net biodiversity, complementarity, and selection effect (+/- 95% confidence interval) as a function of growth days (1, 20, 40, and 60).....	36
2.2	The relative contribution of species to the average biomass (+/- standard error) of cultures on day 60 of the experiment.....	37
C.1	La différence dans la valeur de la surface foliaire moyenne (mm <sup>2</sup> ) des espèces entre le jour 60 et le jour 1 de l'expérimentation en fonction des espèces compagnes dans les cultures...	67
C.2	La différence dans la valeur de la masse individuelle moyenne (mg) des espèces entre le jour 60 et le jour 1 de l'expérimentation en fonction des espèces compagnes dans les cultures...	68
C.3	La différence dans la valeur de la surface foliaire spécifique moyenne (mm <sup>2</sup> / mg) des espèces entre le jour 60 et le jour 1 de l'expérimentation en fonction des espèces compagnes dans les cultures.....	69
D.1	Valeur de l'effet net de biodiversité en fonction des jours de croissance (1, 20, 40 et 60).....	70
D.2	Valeur de l'effet de complémentarité en fonction des jours de croissance (1, 20, 40 et 60).....	71

D.3	Valeur de l'effet de sélection en fonction des jours de croissance (1, 20, 40 et 60).....	73
D.4	Validation de l'homoscédasticité et la normalité des résidus du modèle NE en fonction des jours de croissances .....	75
D.5	Validation de l'homoscédasticité et la normalité des résidus du modèle CE en fonction des jours de croissances .....	75
D.6	Validation de l'homoscédasticité et la normalité des résidus du modèle SE en fonction des jours de croissances.....	76
D.7	Validation de l'homoscédasticité et la normalité des résidus du modèle NE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale.....	84
D.8	Validation de l'homoscédasticité et la normalité des résidus du modèle NE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale II.....	84
D.9	Validation de l'homoscédasticité et la normalité des résidus du modèle NE en fonction de la diversité fonctionnelle réalisée.....	85
D.10	Validation de l'homoscédasticité et la normalité des résidus du modèle CE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale.....	85
D.11	Validation de l'homoscédasticité et la normalité des résidus du modèle CE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale II.....	86
D.12	Validation de l'homoscédasticité et la normalité des résidus du modèle CE en fonction de la diversité fonctionnelle réalisée.....	86
E.1	Photos de <i>Lemna minor</i> au jour 1 de l'expérimentation.....	87
E.2	Photos de <i>Lemna trisulca</i> au jour 1 de l'expérimentation.....	88
E.3	Photos de <i>Spirodela polyrhiza</i> au jour 1 de l'expérimentation.....	89
E.4	Photos de <i>Wolffia columbiana</i> au jour 1 de l'expérimentation.....	90
E.5	Photos d'une polyculture de 4 espèces au jour 20 de l'expérimentation.....	91
E.6	Photos d'une polyculture de 4 espèces au jour 40 de l'expérimentation.....	92



E.7 Photos d'une polyculture de 4 espèces au jour 60 de l'expérimentation.....93

## LISTE DES TABLEAUX

2.1	Number of individuals of each species introduced in monocultures and polycultures.....	31
2.2	Results of preliminary measurements taken on day 1 of the experiment.....	32
2.3	Net biodiversity and complementarity effect at day 60 of experimentation as a function of fundamental, fundamental II, and realized functional diversity indices.....	38
A.1	Milieu de culture Hoagland 100 %.....	48
A.2	Solution de micronutriments.....	48
A.3	Solution de Fe·EDTA.....	48
B.1	Plan de tablette du bloc 1 au jour 1 de l'expérimentation.....	49
B.2	Plan de tablette du bloc 2 au jour 1 de l'expérimentation.....	50
B.3	Plan de tablette du bloc 3 au jour 1 de l'expérimentation.....	51
B.4	Plan de tablette du bloc 1 au jour 10 de l'expérimentation.....	52
B.5	Plan de tablette du bloc 2 au jour 10 de l'expérimentation.....	53
B.6	Plan de tablette du bloc 3 au jour 10 de l'expérimentation.....	54
B.7	Plan de tablette du bloc 1 au jour 20 de l'expérimentation.....	55
B.8	Plan de tablette du bloc 2 au jour 20 de l'expérimentation.....	56
B.9	Plan de tablette du bloc 3 au jour 20 de l'expérimentation.....	57
B.10	Plan de tablette du bloc 1 au jour 30 de l'expérimentation.....	58
B.11	Plan de tablette du bloc 2 au jour 30 de l'expérimentation.....	59
B.12	Plan de tablette du bloc 3 au jour 30 de l'expérimentation.....	60
B.13	Plan de tablette du bloc 1 au jour 40 de l'expérimentation.....	61
B.14	Plan de tablette du bloc 2 au jour 40 de l'expérimentation.....	62

B.15	Plan de tablette du bloc 3 au jour 40 de l'expérimentation.....	63
B.16	Plan de tablette du bloc 1 au jour 50 de l'expérimentation.....	64
B.17	Plan de tablette du bloc 2 au jour 50 de l'expérimentation.....	65
B.18	Plan de tablette du bloc 3 au jour 50 de l'expérimentation.....	66

## RÉSUMÉ

Plusieurs études ont montré qu'une biodiversité accrue entraîne une augmentation de la productivité des communautés végétales. Cette relation peut s'expliquer par un effet de sélection causé par la dominance d'une ou de quelques espèces qui déterminent la productivité, et par un effet de complémentarité dans l'utilisation des ressources par les différentes espèces. Cependant, ces effets sont susceptibles d'évoluer dans le temps, ce qui ne peut être observé dans les expériences à court terme qui constituent la majorité de la littérature sur ce sujet. Afin d'étudier l'évolution dans le temps de la relation biodiversité-productivité et de ses mécanismes sous-jacents, nous avons développé un système expérimental basé sur de très petites plantes à croissance rapide, les lentilles d'eau (Lemnaceae). Dans une chambre de croissance, nous avons cultivé quatre espèces en monocultures et polycultures de toutes les combinaisons possibles pendant 60 jours. À 20 jours d'intervalle, nous avons mesuré la biomasse de chaque espèce, ainsi que leurs traits tels que la surface foliaire, la masse individuelle et la surface foliaire spécifique. Nos résultats montrent une nette augmentation de l'effet net de la biodiversité sur la productivité au fil du temps, principalement due à une augmentation de l'effet de complémentarité. Nous montrons également qu'en présence d'autres espèces, les plantes ont montré une plasticité phénotypique, mais que ces changements n'ont pas contribué à renforcer l'effet de complémentarité. Le système expérimental que nous avons développé a montré des changements dans la relation biodiversité-productivité au fil du temps, ce qui renforce l'importance des études à long terme et souligne l'efficacité des lentilles d'eau comme modèle expérimental.

Mots clés : Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, compétition, effet de complémentarité, effet de sélection, Lemnaceae, plasticité phénotypique.

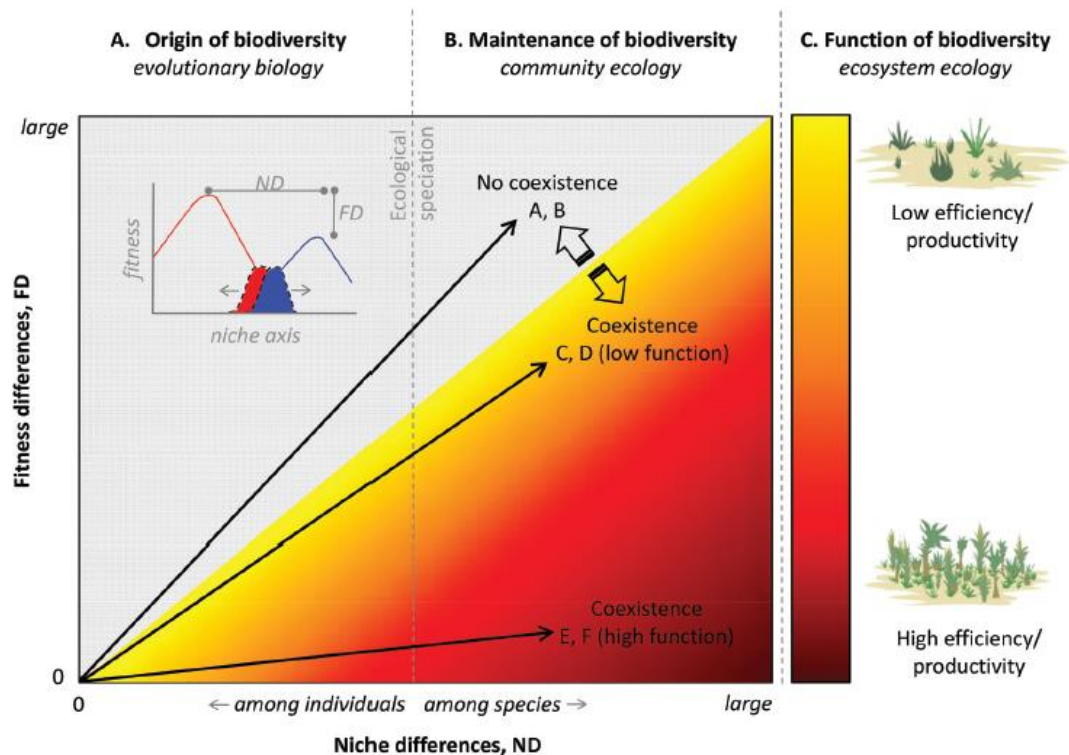
# CHAPITRE I

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

La relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (relation BEF) a fait l'objet d'une quantité considérable d'études depuis maintenant plusieurs années (Loreau, 2010 ; Cardinale, 2013 ; Tobner et al., 2014). Ces études trouvent leur pertinence dans l'éventualité des changements climatiques et anthropiques qui menacent la biodiversité. En offrant des pistes de réflexion concernant l'amélioration de la résistance, la résilience et la productivité des écosystèmes, elles contribuent à l'élaboration de stratégies d'aménagements plus adaptées à ce contexte de changements (Tobner et al., 2014).

### 1.1 La relation BEF

Il est généralement accepté que la biodiversité améliore le fonctionnement des écosystèmes (Tilman *et al.*, 1997; Hooper *et al.*, 2005). Cette relation positive serait le résultat des différences de niches au sein des communautés (Carroll *et al.*, 2011). La niche occupée par une espèce dépend de plusieurs facteurs. D'abord, la gamme de conditions théoriques dans lesquelles une espèce peut vivre détermine sa niche fondamentale (Hutchinson, 1957). Cependant, l'espace réellement occupé par cette espèce, sa niche réalisée, peut différer de sa niche fondamentale à la suite des interactions avec les autres espèces (Higashi, 1993 ; Bruno *et al.*, 2003). Pour que la coexistence entre deux espèces soit possible, la différence entre les niches qu'elles occupent doit excéder la différence entre leur fitness (Chesson, 2000). Plus les différences de niches sont importantes et surpassent les différences de fitness, plus le fonctionnement de l'écosystème est efficace (Carroll *et al.*, 2011 ; Cardinale, 2013 ; Figure 1.1). Dans le cas contraire, les différences de fitness entraînent l'exclusion compétitive d'une des espèces et donc une diminution de sa niche réalisée (Chesson, 2000).



**Figure 1.1: Diagramme conceptuel montrant le lien entre la théorie de coexistence et l'efficacité/productivité de la biodiversité dans l'écosystème.** L'efficacité et la productivité des communautés sont plus élevées lorsque les différences de niches sont plus grandes et surpassent les différences de fitness. Récupérée de Cardinale, 2013.

Lorsque la coexistence est possible, l'amélioration de l'efficacité et de la productivité d'un écosystème grâce à la biodiversité résulte de la combinaison des effets de sélection et de complémentarité (Tilman, 1999 ; Loreau et Hector, 2001). L'effet de sélection souligne que les environnements hautement diversifiés sont plus susceptibles de contenir des espèces plus compétitives et plus productives lesquelles contribuent de manière disproportionnée à l'efficacité et la productivité de leur écosystème (Aarssen, 1997 ; Loreau, 1998).

L'effet de complémentarité inclut le partage des niches (partitionnement) et les interactions de facilitation (Tilman *et al.*, 1997b; Loreau, 1998). Le partage des niches se manifeste lorsque, en utilisant des ressources différentes et/ou à des moments ou des endroits différents, les espèces ont un impact unique sur l'utilisation des ressources limitées, ce qui augmente l'utilisation globale de ces ressources et l'efficacité de l'écosystème (Hooper et Vitousek, 1997 ; Loreau, 1998 ; Hooper *et al.*, 2005 ; Gross *et al.*, 2007). Dans le même sens, les interactions de facilitation surviennent

lorsque des espèces modifient les conditions abiotiques et biotiques de manière bénéfique à d'autres espèces (Bronstein, 2009). Il en résulte un environnement hétérogène propice à la différenciation de niches et à la coexistence d'un éventail diversifié d'espèces (McIntire et Fajardo, 2014). La facilitation peut alors aussi mener à une augmentation de l'utilisation des ressources et de la productivité de l'écosystème (Mulder *et al.*, 2001). Par simplicité, je parle généralement d'effets positifs, mais à noter que des valeurs négatives d'effets de sélection et de complémentarité sont tout à fait possibles et observées.

Plusieurs équations permettent de mesurer et d'exprimer quantitativement l'effet de la biodiversité. Un effet positif de la biodiversité peut d'abord être exprimé sous forme de sur-rendement (*overyielding*) des mélanges d'espèces (Loreau, 2004). Tel que mesuré par l'équation RYT (*Relative Yield Total*), un sur-rendement survient lorsque le rendement d'une communauté surpasse le rendement moyen des espèces qui composent cette communauté (Harper, 1977 ; Hector, 1998 ; Loreau, 2004). L'équation RYT implique le calcul du rendement relatif (*Relatif Yield*) de chaque espèce d'un mélange, lequel se base sur le rendement de ces espèces en monoculture et sur la proportion qu'elles occupent au sein du mélange (RY ; De Wit 1960). Les équations RY et RYT ont ensuite mené à l'élaboration de l'équation de Loreau et Hector (2001) permettant de distinguer la contribution de l'effet de sélection et de l'effet de complémentarité sur l'effet net de la biodiversité. L'effet de sélection s'observe lorsque les espèces dont les rendements sont supérieurs en monoculture dominent les mélanges. L'effet de complémentarité s'observe plutôt lorsque le rendement moyen des espèces du mélange est plus élevé que ce qui est attendu considérant le rendement de ces espèces en monoculture (Loreau et Hector, 2001).

L'effet de la biodiversité a été étudié sur différentes fonctions des écosystèmes telles que l'absorption de nutriments, la séquestration de carbone, la production de biomasse racinaire et aérienne, la résistance aux espèces invasives, la décomposition, etc. (Hector et Bagchi, 2007 ; Kirby et Potvin, 2007 ; Gamfeld *et al.*, 2008 ; Zavaleta *et al.*, 2010 ; Isbell *et al.*, 2011). Parmi ces fonctions, la productivité a fait l'objet d'un grand nombre d'études regroupant différents écosystèmes comme les écosystèmes bactériens et aquatiques, les prairies et les forêts (Jiang, 2007 ; Weis *et al.*, 2007 ; Isbell *et al.*, 2008 ; Paquette et Messier, 2011 ; Mori *et al.*, 2021). Cependant, l'ensemble de la littérature révèle des conclusions mitigées. Alors que plusieurs études ont montré un effet positif de la diversité sur la productivité (Naeem *et al.*, 1995 ; Paquette

et Messier, 2011 ; Zhang *et al.*, 2012 ; Liang *et al.*, 2016 ; Duffy *et al.*, 2017 ; Stefan *et al.*, 2021), d'autres montrent des effets négligeables (Vilà *et al.*, 2003 ; Li *et al.*, 2014 ; Pan *et al.*, 2022) et même négatifs (Edgar et Burk, 2001 ; Jacob *et al.*, 2010 ; Baach *et al.*, 2022). De plus, bien que la relation diversité - productivité ait été étudiée à plusieurs reprises, les connaissances concernant la dynamique temporelle de cette relation restent encore limitées (Grossman *et al.*, 2018 ; Taylor *et al.*, 2020). Cette lacune pourrait d'ailleurs expliquer, en partie, la variation observée dans la force et la direction de la relation (Taylor *et al.*, 2020).

## 1.2 L'évolution de l'effet de biodiversité dans le temps

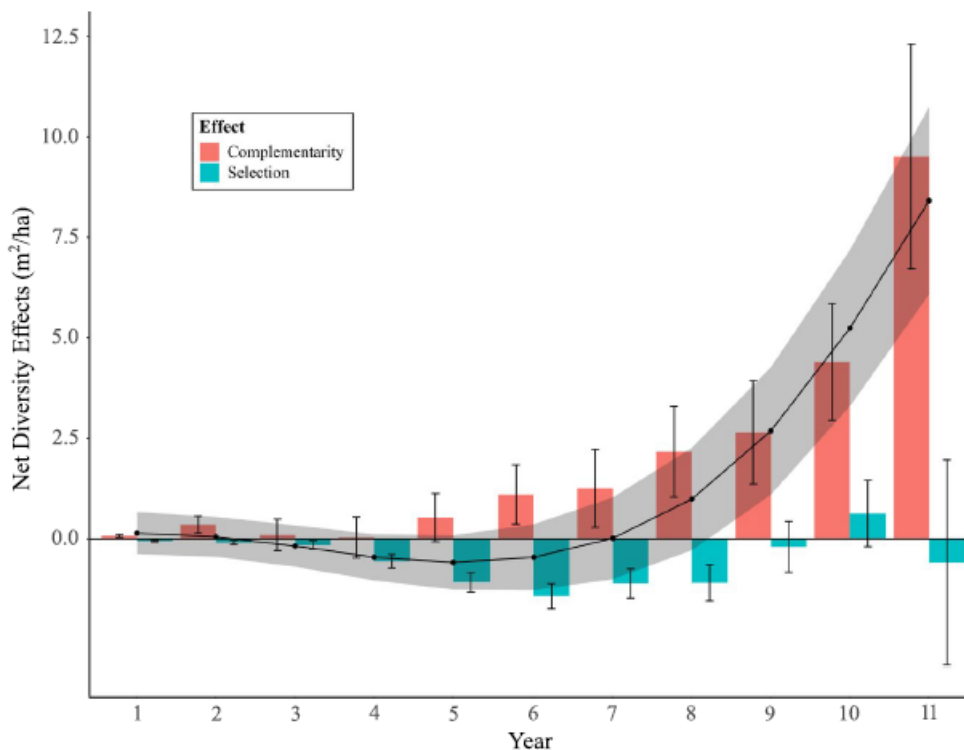
De manière générale, les expérimentations réalisées sur plus long terme ont montré que l'effet de la biodiversité sur la productivité deviendrait plus fort avec le temps (Tilman *et al.*, 2001 ; Cardinale *et al.*, 2007 ; Reich *et al.*, 2012 ; Tilman *et al.*, 2014 ; Shovon *et al.*, 2022 ; Uργοiti *et al.*, 2022). Par exemple, une étude a montré que la biomasse racinaire élevée des communautés diversifiées entraînerait une augmentation de la concentration d'azote dans le sol qui, au fil du temps, contribuant rétroactivement à la diversité et la productivité (Mueller *et al.* 2013). Une autre étude a même montré un effet négatif de la diversité sur la croissance des arbres dans les premières années de développement, lequel devenait positif avec le temps (Jucker *et al.*, 2020)

Plusieurs études soutiennent qu'un renforcement de la relation biodiversité – productivité avec le temps résulterait d'une augmentation de l'effet de complémentarité (Cardinale *et al.*, 2007 ; Fargione *et al.*, 2007 ; Reich *et al.*, 2012 ; Huang *et al.*, 2018 ; Uργοiti *et al.*, 2022). En fait, la diversité serait pratiquement sans influence sur la production de biomasse dans les premiers stades de succession alors que la croissance des populations est encore indépendante de la densité (Cardinale *et al.*, 2004 ; Weis *et al.*, 2007). À l'approche de la capacité de charge, les espèces présentent une hiérarchie compétitive et l'effet positif de la diversité sur la productivité s'expliquerait principalement par l'effet de sélection (Cardinale *et al.*, 2004). L'effet de complémentarité, pour sa part, augmenterait avec le temps et son importance sur la productivité serait davantage perceptible au cours d'expérimentation à long terme ou comprenant des communautés matures (Cardinale *et al.*, 2007 ; Reich *et al.*, 2012 ; Uργοiti *et al.*, 2022). L'augmentation de l'effet de complémentarité peut être causée par l'augmentation de la diversité



fonctionnelle dans les communautés et/ou le remplacement d'espèces par d'autres espèces plus distinctes au niveau de la niche qu'elles occupent (Reich *et al.*, 2012).

Une expérimentation réalisée sur des jeunes arbres et totalisant 11 années d'observations a montré une augmentation de l'effet net de diversité sur la productivité causée par l'augmentation graduelle de l'effet de complémentarité (Urgoiti *et al.*, 2022 ; Figure 1.2). L'augmentation de l'effet de complémentarité semblait liée au stade de fermeture de la canopée dans le développement du peuplement, lequel est associé à une augmentation de la compétition pour les ressources (Urgoiti *et al.*, 2022). Ce synchronisme entre l'augmentation de l'effet de complémentarité et la compétition associée à la fermeture de la canopée a d'ailleurs été documenté à plusieurs reprises (Zhang *et al.*, 2012 ; Pretzsch, 2014 ; Jucker *et al.*, 2015 ; Jucker *et al.*, 2020). À ce stade, la compétition peut avoir été réduite dans les communautés diversifiées, car les probabilités que deux individus soient en compétition pour la même niche y sont moindres que dans les communautés moins diversifiées. Par conséquent, il a été possible d'observer un renforcement de l'effet de complémentarité et de l'effet net de diversité (Urgoiti *et al.*, 2022).



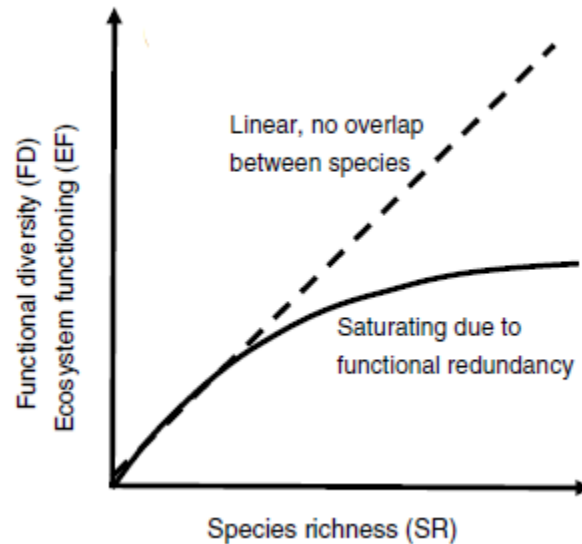
**Figure 1.2. L'effet net de diversité, l'effet de complémentarité et l'effet de sélection pour 11 années d'observation sur des arbres d'un jeune peuplement.** L'effet de net diversité augmente à mesure que l'effet de complémentarité augmente, lequel est plus élevé à la 11<sup>e</sup> année. Récupérée de Uργοiti *et al.*, 2022.

En somme, plusieurs variables sont susceptibles de changer dans les environnements hautement diversifiés et ces changements ne peuvent être observés dans les expérimentations à court terme (Tilman *et al.*, 2014), lesquelles regroupent toutefois la majorité de la littérature concernant la BEF (Symstad *et al.*, 2003 ; Cardinale *et al.* 2006 ; Grossman *et al.*, 2018).

### 1.3 L'influence de la diversité fonctionnelle

Plusieurs indices de diversité peuvent être utilisés pour témoigner de la relation biodiversité-fonctionnement écosystémique. Des études ont cependant mis l'emphase sur les indices de diversité fonctionnelle (functional diversity, FD, Hector *et al.*, 1999 ; Díaz *et al.*, 2007 ; Paquette et Messier, 2011; Tobner *et al.*, 2016, Huang *et al.*, 2018). Ces indices sont estimés à partir de mesures sur des traits, appelés traits fonctionnels, qui relient les espèces aux fonctions qu'elles occupent dans l'écosystème. Il peut s'agir de traits physiologiques, morphologiques ou phénologiques qui impactent le fitness des espèces en agissant sur leur survie, leur croissance ou leur reproduction (Violle *et al.*, 2007).

Les indices de diversité fonctionnelle se basent directement sur l'hypothèse de la complémentarité des niches en reconnaissant que certaines combinaisons d'espèces présentent une plus grande diversité de traits leur permettant d'utiliser plus largement les ressources disponibles (Loreau *et al.*, 2001 ; Petchey, 2003 ; Roscher *et al.*, 2012 ; Tobner *et al.*, 2014 ; Tobner *et al.*, 2016). D'autres combinaisons peuvent au contraire comprendre des espèces qui se chevauchent dans les fonctions qu'elles occupent entraînant une redondance fonctionnelle et une plus grande compétition entre-elles (Loreau, 2004). Dans le cas d'une communauté composée d'un grand nombre d'espèces, la redondance fonctionnelle entraîne une saturation de la diversité fonctionnelle et du fonctionnement de l'écosystème (Tobner *et al.*, 2014 ; Figure 1.3). En somme, les indices de diversité fonctionnelle permettent de mesurer la diversité d'une communauté en considérant la diversité ou la redondance des traits fonctionnels des espèces qui composent cette communauté.



**Figure 1.3 : Illustration de la relation entre la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle / le fonctionnement de l'écosystème.** La relation est linéaire lorsqu'il n'y a pas de chevauchement dans les fonctions des espèces, alors qu'elle montre une saturation en cas de redondance fonctionnelle. Adaptée de Tobner *et al.*, 2014.

Plusieurs études ont d'ailleurs montré une relation positive entre la diversité fonctionnelle et la productivité des communautés, et ce, dans différents écosystèmes (Tilman *et al.*, 1997a ; Paquette et Messier, 2011 ; Vallina *et al.*, 2017). Ces études se sont basées sur différents traits afin d'estimer la diversité fonctionnelle des communautés. Par exemple, la diversité fonctionnelle des communautés végétales peut résulter de traits tels que le taux de croissance, la hauteur maximale, la densité du bois, la masse des graines, la taille, la distribution et la concentration en azote des feuilles, la tolérance à l'ombre et bien d'autres (Paquette et Messier, 2011 ; Roscher *et al.*, 2012 ; Urgoiti *et al.*, 2022).

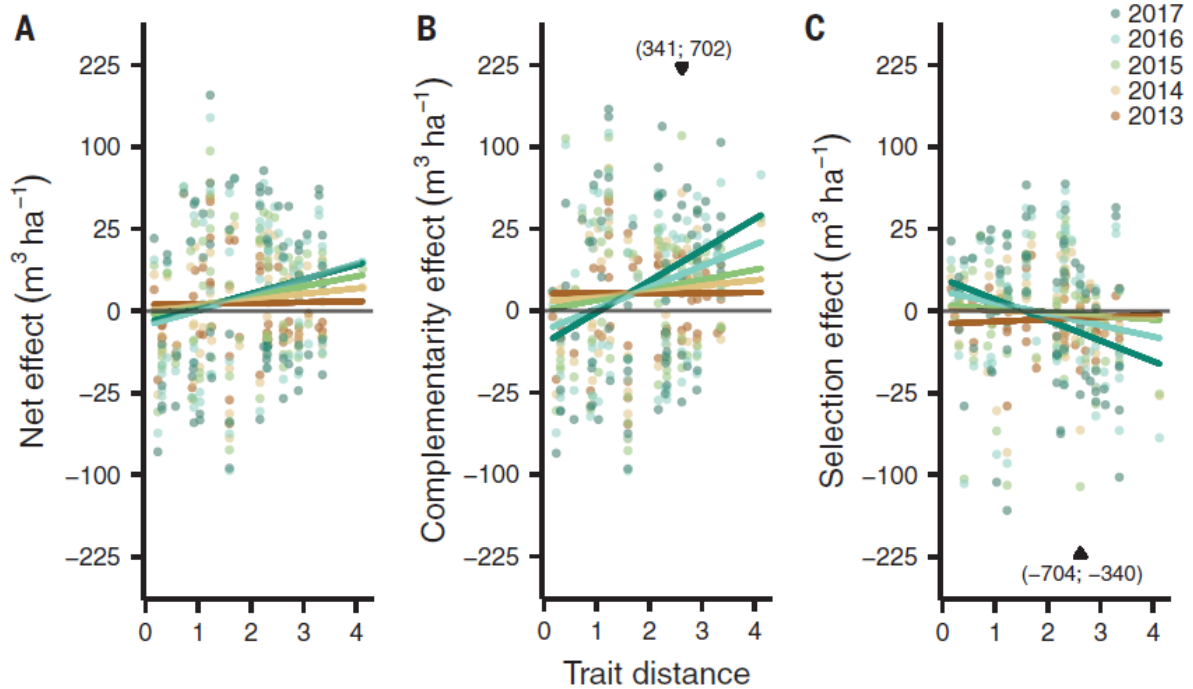
Un des traits fonctionnels particulièrement documenté est la surface foliaire spécifique (*Specific leaf area*, SLA) faisant référence à l'aire de la feuille par unité de masse (Westoby, 1998 ; Wilson *et al.*, 1999). Ce trait reflète la façon dont les espèces utilisent les ressources. Plus précisément, les études ont montré que les espèces présentant une SLA élevée seraient les plus productives et à croissance rapide, mais que leurs feuilles vivraient moins longtemps (Poorter et Remkes, 1990 ; Lambers et Poorter, 1992 ; Wilson *et al.*, 1999). Elles seraient aussi plus adaptées aux environnements riches en ressources (Poorter et Remkes, 1990 ; Westoby, 1998 ; Wilson *et al.*,

1999). Au contraire, les espèces dont la SLA serait plus faible présenteraient de meilleurs rendements dans les environnements plus pauvres en ayant une plus grande capacité de rétention des ressources (Poorter et Remkes, 1990 ; Wilson et al., 1999), une croissance plus lente (Lambers et Poorter, 1992) et des feuilles dont la durée de vie serait plus longue (Reich *et al.*, 1992). La SLA est ainsi reconnue comme étant un bon prédicteur concernant les différentes stratégies de capture des ressources des espèces et permettrait de lier celles-ci à certaines fonctions comme le taux photosynthétique et la productivité (Westoby, 1998 ; Wilson et al., 1999).

Quoi qu'il en soit, une fois le ou les traits fonctionnels sélectionnés, plusieurs méthodes permettent de quantifier la diversité fonctionnelle d'une communauté. Par exemple, plusieurs études ont estimé la diversité fonctionnelle d'une communauté à partir de la mesure de la dispersion fonctionnelle (Paquette et Messier, 2011 ; Roscher *et al.*, 2012 ; Schellenberger Costa *et al.*, 2017 ; Williams *et al.*, 2017; Bongers *et al.*, 2021 ; Uργοiti *et al.*, 2022). Cet indice de diversité fonctionnelle représente la distance moyenne dans l'espace des traits multidimensionnels d'espèce individuelle jusqu'au centroïde de toutes les espèces. La dispersion fonctionnelle considère l'abondance des espèces en déplaçant le centroïde vers les espèces les plus abondantes et en pondérant les distances des espèces en fonction de leur abondance relative (Laliberté et Legendre, 2010).

Outre la diversité fonctionnelle, les traits fonctionnels peuvent permettre de calculer la moyenne pondérée des traits d'une communauté (community-weighted mean, CWM, Mokany et al. 2008 ; Roscher et al. 2012). Contrairement à la FD, la CWM se base sur l'hypothèse de ratio de masse (mass-ratio) selon laquelle les traits fonctionnels des espèces dominantes d'une communauté déterminent le fonctionnement de l'écosystème (Grime 1998). La CWM permet donc de mesurer l'identité fonctionnelle dans une communauté laquelle est principalement liée à l'effet de sélection (Roscher et al. 2012 ; Tobner *et al.*, 2016). Conformément aux dynamiques temporelles observées entre les effets de sélection et de complémentarité, l'identité fonctionnelle (CWM) semble impacter davantage la productivité des jeunes communautés (Tobner *et al.*, 2016), alors que l'importance de la diversité fonctionnelle (FD) augmente avec le temps (Huang et al, 2018 ; Figure 1.4). De plus, il semble même que cette augmentation de l'importance de FD soit

synchronisée avec le renforcement de l'effet de complémentarité (Bongers, et al., 2021 ; Urgoiti et al., 2022).

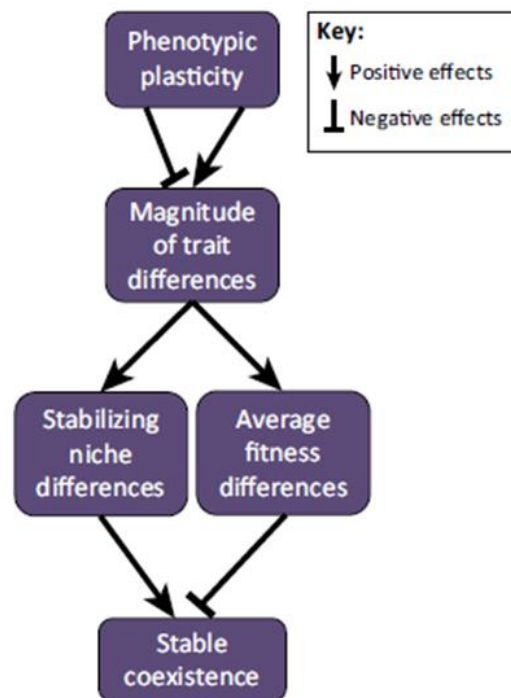


**Figure 1.4 : La relation entre la distance entre les traits fonctionnels et l'effet net (A), de complémentarité (B) et de sélection (C) sur 5 années.** La distance fonctionnelle a été calculée à l'aide de la distance euclidienne dans des communautés de deux espèces. L'impact de la distance fonctionnelle sur l'effet de complémentarité et l'effet net devient plus important avec le temps. Récupérée de Huang et al, 2018.

#### 1.4 La contribution de la plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique se produit lorsqu'un génotype exprime différents phénotypes dans différents environnements (Bradshaw, 1965). Il peut s'agir de différences au niveau du comportement, de la physiologie, morphologie, croissance, phénologie et/ou démographie des espèces permettant à ces dernières de mieux répondre à leur environnement abiotique et biotique (Sultan, 2000). Par exemple, il a été montré que des espèces végétales avaient la capacité d'altérer leur structure racinaire afin de répondre à différentes concentrations de nutriments et de maximiser la recherche de nutriments dans le sol (Hodge, 2003). Une autre étude a montré que l'ombrage occasionné par les plantes voisines engendrait une élévation des tiges des plantes afin qu'elles puissent atteindre des environnements plus riches en lumière (Donohue, 2003).

Puisque la plasticité phénotype peut modifier les interactions entre les individus et leur environnement, elle a également le potentiel d'affecter divers processus écologiques tel que la dynamique des populations et des communautés (Miner *et al.*, 2005 ; Abakumova *et al.*, 2016). Cependant, la littérature demeure partagée concernant les conséquences écologiques possibles de la plasticité phénotypique (Turcotte et Levine, 2016 ; Figure 1.5). Certaines études ont suggéré que la plasticité phénotypique permettrait aux espèces d'amplifier la différence entre leurs traits ce qui renforcerait la différenciation de niches et favoriserait la coexistence (Lepik *et al.*, 2005). D'autres études suggèrent, au contraire, que la plasticité phénotypique permettrait aux espèces d'exagérer leurs avantages compétitifs et donc de renforcer les différences de fitness et ainsi leur dominance (Bret-Harte *et al.*, 2001). Finalement, il a aussi été suggéré que la plasticité serait sans influence sur la coexistence des espèces (Milberg *et al.*, 2014).



**Figure 1.5 : Schématisation des effets possibles de la plasticité phénotypique sur la coexistence des espèces.** La plasticité phénotypique peut soit augmenter ou diminuer les différences entre les traits des espèces. L'augmentation des différences entre espèces favoriserait les différences de niches et donc la coexistence, alors que la diminution des différences entre espèces favoriserait les différences de fitness et nuirait à la coexistence. Récupérée de Turcotte et Levine, 2016.

Quoi qu'il en soit, l'exagération des différences de niches et de fitness potentiellement causée par la plasticité phénotypique des espèces pourrait, à son tour, entraîner des conséquences sur la relation entre la biodiversité et les fonctions de l'écosystème. Il est jusqu'à présent reconnu que la complémentarité dans l'utilisation des ressources par différentes espèces résulte des différences dans la niche fondamentale de ces espèces. Toutefois, il faut considérer que les variations dans les traits des espèces causées par plasticité phénotypique influencent la niche réalisée de ces espèces et, en conséquence, la complémentarité qui en résulte (Ashton *et al.*, 2010). Plusieurs études ont d'ailleurs montré un renforcement des effets de complémentarité causé par la plasticité des traits (Vieilledent *et al.*, 2010 ; Pretzsch et Dieler, 2012 ; Zuppinger-Dingley *et al.*, 2014 ; Jucker *et al.*, 2015 ; Zhu *et al.*, 2015 ; Williams *et al.*, 2017). Par exemple, une étude réalisée sur des arbres a montré que la complémentarité observée au niveau de la couronne provenait presque également de la variation interspécifique que de la variation intraspécifique due à la plasticité. Les changements dans la complémentarité causés par la plasticité étaient aussi positivement corrélés au sur-rendement au niveau de la production de biomasse (Williams *et al.*, 2017).

Conséquemment, la diversité fonctionnelle réellement obtenue dans une communauté, que l'on peut traduire en FD réalisée, pourrait différer de la diversité fonctionnelle attendue, ou FD fondamentale, mesurée à partir des traits des individus en monoculture (Tobner *et al.*, 2014). Puisque la FD réalisée considère la variation des traits des espèces par plasticité phénotypique, il serait attendu à ce qu'elle explique plus fortement le fonctionnement de l'écosystème que la FD fondamentale (Tobner *et al.*, 2014).

La plasticité phénotypique représente cependant un concept particulièrement complexe à vérifier, car ses effets peuvent être confondus avec des changements d'ordre génétique et évolutif (Turcotte et Levine, 2016). En d'autres termes, il devient difficile d'attribuer une différenciation de niche directement à la plasticité sans que celle-ci ait été testée dans un environnement suffisamment contrôlé (Turcotte et Levine, 2016). L'utilisation de populations clonales serait une manière efficace de pallier cette difficulté en permettant l'observation de différents phénotypes exempts des effets des changements évolutifs (Turcotte et Levine, 2016).

De plus, il faut considérer que la plasticité phénotypique peut agir sur différentes échelles de temps. Bien qu'elle puisse être vécue par un organisme adulte dans un temps fixe, il a aussi été

montré que la plasticité peut affecter le phénotype de la progéniture de cet organisme, et ce, sur plusieurs générations (Agrawal *et al.*, 1999 ; Dyer *et al.*, 2010). Il s'agit d'un phénomène appelé plasticité transgénérationnelle (Agrawal *et al.*, 1999). Conséquemment, l'environnement expérimenté par un organisme peut avoir d'importants effets sur le succès de sa progéniture, ce qui devrait préférentiellement être considéré dans l'étude de la plasticité phénotypique.

## 1.5 Objectifs et questions de recherche

Le premier objectif de cette recherche est d'étudier l'évolution dans le temps de la relation biodiversité-productivité et de ses mécanismes sous-jacents. Pour ce faire, j'ai développé un système expérimental basé sur des organismes végétaux à générations rapides communément appelés lentilles d'eau.

La première question de recherche étant : l'effet de la diversité sur la productivité des communautés végétales change-t-il dans le temps ? En cohérence avec la majorité de la littérature à ce sujet, je suppose que l'effet de la biodiversité sur la productivité augmente avec le temps en raison d'une augmentation de l'effet de complémentarité.

Je me questionne également sur la contribution de la plasticité phénotypique à la relation biodiversité – productivité, ce qui correspond à une deuxième question de recherche. Je suppose que le renforcement de l'effet de complémentarité dans le temps peut s'expliquer par la diversification des traits des espèces par plasticité phénotypique. En d'autres termes, je crois que les traits des espèces changent avec le temps de manière à renforcer la complémentarité des niches et donc à augmenter l'effet de la biodiversité sur la productivité.

Finalement, l'étude a pour second objectif de tester l'efficacité du système expérimental développé pour répondre à des questions relatives aux théories de biodiversité et fonctionnement des écosystèmes.

## 1.6 Les lentilles d'eau en tant que modèle expérimental

Les lentilles d'eau représentent le matériel biologique qui sera utilisé au cours de cette étude. L'appellation « lentilles d'eau » regroupe 37 espèces de cinq genres de la sous-famille des



Lemnoideae dans la famille des Araceae. Certains auteurs leur attribuent une famille propre soit celle des Lemnaceae (Appenroth et al., 2013 ; Laird et Barks, 2018). Elles se trouvent dans une vaste gamme d'habitats aquatiques, principalement dans des eaux stagnantes ou peu mouvementées, où la température se situe entre 20 ° C et 30 ° C (Hillman, 1961). Elles sont abondantes et accessibles partout à travers le monde (Ziegler et al., 2015 ; Laird et Barks, 2018)

Les Lemnaceae sont des monocotylédones aquatiques définies comme étant les plantes le plus petites et simples parmi les angiospermes (Les et al., 2002), ce qui en facilite la collecte, le transport et la culture (Laird et Barks, 2018). Un individu consiste en une fronde et entre aucune et plusieurs racines disposées sur sa face inférieure (Landolt, 1998 ; Laird et Barks, 2018). La taille, la longévité ainsi que le taux de reproduction peuvent tout de même varier entre les espèces (Lemon et al., 2001). En général, les plantes présentant les tailles les plus grandes connaissent plus de succès compétitif (Glenn-Lewin et al., 1992 ; Vasseur et al., 1995).

Contrairement à la plupart des angiospermes, les Lemnaceae se reproduisent majoritairement de manière asexuée à l'aide de poches méristématiques desquelles les frondes filles bourgeonnent et se détachent (Laird et Barks, 2018). Ces organismes sont également dotés d'un taux de croissance plus rapide que les autres angiospermes et d'une courte durée de vie renforçant l'intérêt de leur utilisation en recherche (Ziegler et al., 2015 ; Laird et Barks, 2018). La courte durée de vie et la croissance rapide offrent la possibilité de construire un vaste échantillon sur une courte durée de temps permettant la réalisation d'études longitudinales et multigénérationnelles. La reproduction par clonage permet, quant à elle, de contrôler la variation génétique dans les expérimentations (Laird et Barks, 2018). Il s'agit d'ailleurs d'une caractéristique importante pour l'étude de la plasticité phénotypique telle que soulevée par Turcotte et Levine (2016).

Malgré les nombreux avantages que procurent l'anatomie, la distribution, l'abondance, la longévité et la reproduction des lentilles d'eau, leur utilisation dans le domaine de l'écologie et l'évolution demeurent encore limitées (Laird et Barks, 2018). Cependant, la présence des lentilles d'eau dans d'autres domaines d'études est considérable. Elles ont été particulièrement utilisées dans les domaines de l'écotoxicologie (Wang, 1990), du développement des plantes (Hillman, 1961), de la production de biocarburant (Cheng et Stomp, 2009) et de la bioremédiation (Ziegler et al., 2016).

Dans le cadre de cette expérience, quatre espèces de lentilles d'eau ont été sélectionnées parmi lesquelles différentes morphologies (au niveau du nombre de racines et de la taille des frondes) et différentes stratégies (au niveau du taux de reproduction et de la niche occupée, par exemple) sont représentées. Il s'agit de *Lemna minor* (Lm), *Spirodela polyrhiza* (Sp), *Wolffia columbiana* (Wc) et *Lemna trisulca* (Lt). Ces espèces sont originaires des mêmes régions géographiques de sorte qu'elles puissent survivre sous les mêmes conditions environnementales. De plus, dans le but d'exclure les processus génétiques et évolutifs en tant que causes des changements phénotypiques observés, les populations de Lemnaceae proviennent d'un seul génotype cloné dans des conditions stériles. Les mutations génétiques entraînant une diversité intraspécifique sont considérées comme négligeables. Toutes les espèces, à l'exception de *L. trisulca*, ont été offertes par Mark Jewell du laboratoire de Graham Bell de l'université McGill. Elles avaient été préalablement recueillies sur le site du campus McDonald de l'Université McGill à Saint-Anne-de-Bellevue. Pour sa part, *L. trisulca*, provient du Centre canadien de culture phycologique de l'Université de Waterloo.

Des essais préliminaires ont également été réalisés à l'été 2021 afin de tester la coexistence des différentes espèces sous différentes concentrations de nutriments de même que la méthodologie de prises de mesures. En plus d'offrir l'opportunité de pratiquer les prises de mesures, les essais préliminaires avaient pour but de cibler la concentration de nutriments du milieu de culture, sous des conditions de 20 ° C et 16 heures de lumière par jour à une intensité de 100µmol en chambre de croissance, qui permet la survie de toutes les espèces tout en réduisant la vitesse de croissance des populations de manière à observer des changements selon des laps de temps raisonnables. Une concentration de 20% a été sélectionnée pour des prises de données tous les 20 jours pendant 60 jours.

## CHAPITRE II

### THE EFFECT OF BIODIVERSITY ON PLANT PRODUCTIVITY CHANGES OVER TIME: A STUDY BASED ON DUCKWEED COMMUNITY AS EXPERIMENTAL MODEL

Alex-Anne COUTURE<sup>1</sup>, Jacques BRISSON<sup>2</sup> and Alain PAQUETTE<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Centre d'étude de la forêt, Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal

<sup>2</sup>Institut de recherche en biologie végétale, Département des sciences biologiques, Université de Montréal

Several studies have shown that increased biodiversity leads to increased productivity in plant communities. This relationship can be explained by a selection effect caused by the dominance of one or a few species that determine productivity, and by a complementarity effect in the use of resources by the different species. However, these effects are likely to change over time, which cannot be observed in short-term experiments that make up the majority of the literature on this topic. To study the evolution over time of the biodiversity-productivity relationship and its underlying mechanisms, we developed an experimental system based on fast-generating very small plants, duckweed (Lemnaceae). In a growth chamber, we grew four species in monocultures and polycultures of all possible combinations for 60 days. At 20-day intervals, we measured the biomass of each species, as well as their traits such as leaf area, individual mass and specific leaf area. Our results show a clear increase in the net effect of biodiversity on productivity over time, mainly caused by an increase in the complementarity effect. We also show that in the presence of other species, the plants showed phenotypic plasticity; however these changes did not contribute to an enhancement of the complementarity effect. The experimental system we developed showed changes in the biodiversity-productivity relationship over time, which reinforces the importance of long-term studies and underscores the effectiveness of duckweed as an experimental model.

Key words: Biodiversity and Ecosystem Functioning, Competition, Complementarity effect, Lemnaceae, Phenotypic plasticity, Selection effect.

#### 2.1 Introduction

The relationship between biodiversity and ecosystem functioning has been the subject of numerous studies in recent decades (Loreau, 2010; Cardinale, 2013; Tobner et al., 2014). By offering avenues of reflection regarding the improvement of ecosystem resistance, resilience and productivity, these studies allow for the development of management strategies that are more adapted to the context of climate and anthropogenic changes that threaten biodiversity (Tobner et

al., 2014). Within this field of research, the relationship between diversity and productivity (DPR) has been particularly documented (Jiang, 2007; Weis et al., 2007; Isbell et al., 2008; Paquette and Messier, 2011; Mori *et al.*, 2021). However, the body of literature reveals mixed findings often showing a positive (Naeem et al., 1995; Paquette and Messier, 2011; Zhang et al., 2012; Liang et al., 2016; Duffy et al., 2017; Stefan *et al.*, 2021), but sometimes negligible (Vilà et al., 2003; Li et al., 2014; Pan *et al.*, 2022) and even negative (Edgar and Burk, 2001; Jacob et al., 2010; Baach *et al.*, 2022) relationship. Moreover, knowledge regarding the temporal dynamics of this relationship is still limited (Grossman et al., 2018; Taylor et al., 2020), which may indeed explain, in part, the observed variation in the strength and direction of the relationship (Taylor et al., 2020).

A positive effect of diversity on productivity can be observed through an over-yielding of species mixtures, which occurs when the yield of a community exceeds the average yield of its component species (Harper, 1977; Hector, 1998; Loreau, 2004). Two well-known mechanisms are thought to be responsible for the positive effect of biodiversity on productivity (Tilman, 1999; Loreau and Hector, 2001). These are the selection effect caused by the dominance of one or more particularly productive species (Aarssen, 1997; Loreau, 1998) and the complementarity effect, which includes niche sharing and facilitative interactions (Tilman et al., 1997b; Loreau, 1998). Some studies have shown that the complementarity effect would increase with time, thus reinforcing the DPR (Cardinale et al., 2007; Fargione et al., 2007; Reich et al., 2012; Urgoiti et al., 2022). In fact, diversity would be nearly unaffected by productivity in the early stages of community development while population growth is still independent of density (Cardinale et al., 2004; Weis et al., 2007). As carrying capacity is approached, species show a competitive hierarchy and the positive effect of diversity on productivity would be explained mainly by the selection effect (Cardinale et al., 2004). The complementarity effect, on the other hand, would increase with time and its importance on productivity would be more noticeable during long-term experiments or in mature communities (Cardinale et al., 2007; Reich et al., 2012). This increase in the complementarity effect could be the result of the strengthening of niche differences over time, which would possibly be caused by the replacement of species by others that are more distinct in terms of the niche they occupy and/or by the increase in the diversity of functional traits of species (Reich et al., 2012).

However, diversity can of course be defined in many ways other than species counts (richness). Functional traits, in particular, link species to their functions in the ecosystem. They can be physiological, morphological or phenological traits that impact the fitness of species by affecting their survival, growth or reproduction (Violle et al., 2007). These traits allow an estimation of the functional diversity of communities. Functional diversity indices are based directly on the complementarity hypothesis by recognizing that certain combinations of species have a greater diversity of traits that allow them to make greater use of available resources, decrease competition, and improve overall ecosystem functioning (Loreau et al., 2001; Petchey, 2003; Roscher et al., 2012; Tobner et al., 2014; Tobner et al., 2016). Indeed, functional diversity indices have been used many times in the study of DPR (Tilman et al., 1997a; Paquette and Messier, 2011; Vallina et al., 2017).

The traits of species in a community are likely to change in response to the biotic and abiotic environment and these changes can impact niche differences (Miner et al., 2005; Abakumova et al., 2016; Turcotte and Levine, 2016). For example, some studies have shown enhanced complementarity and biodiversity effects caused by phenotypic plasticity (Zuppinge-Dingley et al., 2014; Jucker et al., 2015; Zhu et al., 2015; Williams et al., 2017). If this is the case, it would be expected that the functional diversity obtained in a community, which can be translated into realized FD, would differ from the expected functional diversity, or fundamental FD, measured from the traits of individuals in a monoculture (Tobner et al., 2014). Since realized FD considers variation in species traits through phenotypic plasticity, it would be expected to more strongly explain ecosystem functioning or productivity than fundamental FD (Tobner et al., 2014).

However, the literature remains divided regarding the potential ecological consequences of phenotypic plasticity (Turcotte and Levine, 2016). While the mentioned studies report an increase in niche differences, other studies suggest, on the contrary, that phenotypic plasticity would allow species to exaggerate their competitive advantages in a way that enhances fitness differences and their dominance (Bret-Harte et al., 2001). Finally, it has also been suggested that plasticity would be unimportant for species coexistence (Milberg et al., 2014). Phenotypic plasticity can also be particularly complex to verify, as its effects can be confounded by genetic and evolutionary changes (Turcotte and Levine, 2016). In other words, it becomes difficult to attribute niche differentiation directly to plasticity without testing it in a sufficiently controlled environment

(Turcotte and Levine, 2016). In order to study the evolution over time of DPR and its underlying mechanisms, we therefore developed an experimental system based on clonal and fast-generating organisms called duckweed.

The name "duckweed" includes 37 species from five genera in the subfamily Lemnoideae in the family Araceae. Some authors assign them a family of their own that is the Lemnaceae (Appenroth et al., 2013; Laird and Barks, 2018). They are aquatic monocots defined as the smallest and simplest plants among the angiosperms (Les et al., 2002), making them easy to collect, transport, and grow (Laird and Barks, 2018). An individual consists of a frond and between zero and several roots disposed on its underside (Landolt, 1998; Laird and Barks, 2018). Unlike most angiosperms, Lemnaceae reproduce predominantly asexually (Laird and Barks, 2018). These organisms also have a faster growth rate than other angiosperms and a short lifespan reinforcing their interest in research use (Ziegler et al., 2015; Laird and Barks, 2018). The short lifespan and rapid growth offer the possibility of building a large sample over a short period of time allowing for longitudinal and multigenerational studies. Clonal breeding, on the other hand, allows for control of genetic variation in experiments (Laird and Barks, 2018). Due to the many advantages of duckweed anatomy, distribution, abundance, longevity, and reproduction, their presence, particularly *Lemna sp.*, is considerable in many fields of study such as ecotoxicology (Wang, 1990), plant development (Hillman, 1961), biofuel production (Cheng and Stomp, 2009), and bioremediation (Ziegler et al., 2016). However, their use in ecology and evolution remains limited (Laird and Barks, 2018).

The primary objective of this research is to study the evolution of the DPR relationship through time. We ask: (1) does the effect of biodiversity on plant community productivity change over time? (2) does phenotypic plasticity contribute to the DPR relationship? We hypothesize that the effect of biodiversity on productivity increases over time due to an increase in the complementarity effect. We also hypothesize that the strengthening of the complementarity effect over time can be explained by the further reduction of niche overlap among species through phenotypic plasticity, measured using traits. Finally, the second objective of the study is to test the effectiveness of the experimental system developed to answer questions related to DPR.

## 2.2 Methods

### 2.2.1 Biological materials

Four duckweed species were selected among which different morphologies (in terms of number of roots and size of fronds) and different strategies (in terms of reproduction rate and occupied niche) are represented. These were *Lemna minor* (Lm), *Spirodela polyrhiza* (Sp), *Wolffia columbiana* (Wc) and *Lemna trisulca* (Lt) (Appendix E). These species are native to the same geographical regions, can survive under the same environmental conditions, and indeed frequently cohabit. Furthermore, to exclude genetic and evolutionary processes as causes of possible phenotypic changes, all four populations of Lemnaceae originated from a single genotype cloned under sterile conditions. Genetic mutations leading to intraspecific diversity are considered negligible. All species, except *L. trisulca*, were donated by Graham Bell's laboratory at McGill University. They had been previously collected at the McDonald campus of McGill University in Saint-Anne-de-Bellevue. *L. trisulca* was provided by the Canadian Centre for Phycological Culture at the University of Waterloo.

### 2.2.2 Experimental design

The experiment lasted 60 days during which we took (destructive) measurements on days 20, 40 and 60 (from hereon "sampling dates"). For each of these time periods, we assembled the four species in monoculture (4 cultures) and polycultures of all possible combinations of 2, 3 and 4 species (11 cultures), for a total of 15 cultures per sampling date. Each complete set (for a given sampling date) was replicated 3 times (3 blocks), for a total of 135 cultures. These 135 cultures were assembled on day 1 of the experiment and all the manipulations took place under sterile conditions in a laminar flow hood.

In each culture, we introduced a fixed number of individuals of each species to obtain an equivalent biomass for each of them, and ~ 75 mg in total (Table 2.1). The species were contained in 500 ml canning jars containing 150 ml of 20% Hoagland culture medium (Appendix A). The jars were then sealed to preserve the sterile environment. An opening in the center of the lids, closed with cheesecloth, allowed air exchange between the inside and outside of the pots. The jars were installed in a growth chamber at 20 ° C and a light intensity of 100

$\mu\text{mol}/\text{seconde}/\text{m}^2$ , 16 hours per day. Inside the growth chamber, we positioned the cultures on three shelves. Each shelf contained one block, i.e. one complete set of 15 cultures for a given sampling date. The position of the cultures within the blocks was determined randomly and changed every 10 days. The randomization schemes can be found in Appendix B. The distance between cultures was maintained at 3.5 cm throughout the experiment. At 10-day intervals, we also renewed 100 ml of medium in each culture so that the nutrient concentration remained more or less constant throughout the experiment.

**Table 2.1. Number of individuals of each species introduced in monocultures and polycultures, to obtain the same starting biomass).**

Species	Monoculture	Polycultures		
		2 species	3 species	4 species
<b>Lm</b>	40	20	14	10
<b>Sp</b>	14	7	5	4
<b>Wc</b>	600	300	200	150
<b>Lt</b>	28	14	9	7

The number of individuals introduced per species was determined based on the average individual mass of the species previously measured to obtain an initial biomass of approximately 75 mg in all monocultures.

### 2.2.3 Preliminary measurements

On the first day of experimentation, we assembled and sampled three additional monocultures of each species to determine the average biomass introduced into the cultures as well as the average trait values of the species (Table 2.2). These data were used as references for the rest of the experiment.



**Table 2.2. Results of preliminary measurements taken on day 1 of the experiment**

Species	Number of individuals introduced	Average biomass introduced (mg) +/- sd	Average individual mass (mg) +/- sd	Average frond area (mm <sup>2</sup> ) +/- sd	Average specific leaf area (mm <sup>2</sup> /mg) +/- sd
<b>Lm</b>	40	86.37 +/- 1.55	1.44 +/- 0.14	11.15 +/- 0.85	7.74 +/- 0.60
<b>Sp</b>	14	67.93 +/- 4.11	3.62 +/- 0.41	25.93 +/- 2.52	7.17 +/- 0.52
<b>Wc</b>	600	77.63 +/- 4.55	0.14 +/- 0.02	0.35 +/- 0.02	2.56 +/- 0.27
<b>Lt</b>	28	64.00 +/- 7.81	1.64 +/- 0.59	11.46 +/- 1.28	6.99 +/- 2.23

These values were obtained from three additional monocultures per species assembled on day 1 of the experiment. Biomass measurements were made using a 0.0001 g precision balance. Individual leaf area was measured using Image J software and photos of individuals on petri dishes. Averages were calculated from 10 individuals per species per culture.

#### 2.2.4 Calculation of biomass production and biodiversity effect

On days 20, 40, and 60, we weighed the corresponding 15 combinations from each block (Fig. 2.1). To do this, we drained and wrung out each of the cultures, and then weighed each species separately using a 0.0001 g precision balance. We then obtained the biomass in mg per species for each culture, with which we were able to calculate the net diversity effect (NE), complementarity effect (CE), and selection effect (SE) of each culture using the equation of Loreau and Hector (2001),

$$(Éq. 1) NE = Y_O - Y_E = CE + SE = N\overline{DRY} \bar{M} + N_{cov}(\Delta RY, M)$$

Where  $Y_O$  represents the total yield of the mixture and  $Y_E$  represents the expected total yield of the mixture (Loreau and Hector, 2001). Calculations of complementarity and selection effects are based on the relative yield equation (RY; De Wit, 1960):

$$(Éq. 2) \Delta RY A = \frac{Yield A (mixture)}{Yield A (monoculture)} - PA$$

where P represents the proportion occupied by species (A) in the mixture. We obtained this value by referring to the average biomass introduced by species in the preliminary measurements and the numbers of individuals introduced in the polycultures (Tables 2.1 and 2.2). In equation 1, CE is the average of the observed changes in relative species yield (DRY) multiplied by the average

of the yields of the species in monoculture ( $M$ ) and the number of species in mixture ( $N$ ) (Loreau and Hector, 2001).  $CE$  is the average of the positive and negative diversity effects of all species in the mixture.  $SE$  is the covariance between the yield of the species in the mixture ( $DRY$ ) and in the monoculture ( $M$ ) multiplied by the number of species in the mixture ( $N$ ) (Loreau and Hector, 2001). A positive  $SE$  indicates that the most productive species in monoculture has a higher yield in the mixture, while a negative  $SE$  indicates that the least productive species has a higher yield in the mixture. When the most and least productive species have a higher yield in the mixture,  $SE$  can be positive or negative depending on which effect is stronger.

### 2.2.5 Measurement of traits and calculation of functional diversity

In this study, specific leaf area ( $SLA$ ) and its components (individual mass and leaf area) were used to calculate functional diversity. Specific leaf area, referring to the area of the leaf per unit mass, has been used repeatedly in functional diversity studies (Westoby, 1998; Wilson et al., 1999). This trait reflects how species use resources. Specifically, studies have shown that species with high  $SLA$  would be the most productive and fastest growing than species with lower  $SLA$ , but their leaves would have a shorter life span and be more prone to damage from water stress. (Poorter and Remkes, 1990; Lambers and Poorter, 1992; Wilson et al., 1999). The  $SLA$  is thus recognized as a good predictor of the different resource capture strategies of the species and could be linked to certain functions such as photosynthetic rate and productivity (Westoby, 1998; Wilson et al., 1999).

On days 20, 40 and 60, we measured these 3 phenotypic traits on 10 mature individuals per species per culture. The 10 individuals were selected randomly using a grid pattern. In order to measure the frond (or leaf) area, the individuals were spread out on petri dishes and photographed. The area of each was then measured using Image J software and an average was calculated. The same individuals were also wrung out and then weighed using a 0.0001 g precision balance to obtain their average individual mass. Finally, the average specific leaf area was obtained by dividing the average frond area by the average individual mass. This procedure provided a value for each trait by species, culture, and sampling date.

These values were used to calculate functional diversity indices for each polyculture at each sampling date. Functional diversity was estimated from the functional dispersion (FDis) calculated with the FD package (Laliberté and Legendre, 2010). Functional dispersion represents the average Euclidean distance of individual species traits in multidimensional space to the centroid of all species. The FDis index considers species abundance by shifting the centroid to the most abundant species and weighting species distances according to their relative abundance (Laliberté and Legendre, 2010).

In this experiment, different functional dispersion indices were calculated. First, a functional dispersion index was calculated using the trait values of the species measured on the additional monocultures on day 1 of the experiment. This index corresponds to the expected functional diversity of polycultures, or the fundamental FD (FFD). Second, we measured an index of functional dispersion based on trait values of species in monocultures on day 60. This index, named fundamental FD II (FFD2), represents the expected functional diversity of polycultures after 60 days of exposure to growing conditions, and thus accounts for variation that may have occurred through time (e.g. with increased competition) without interaction with other species. Finally, a last functional dispersion index was calculated using the trait values obtained in each polyculture at 60 days, i.e. the realized FD (RFD). This last index considers the additional impact of interspecific interactions on the trait values of the species after 60 Days. We selected data related to the 60th day of experimentation to allow maximum time for phenotypic plasticity to operate. The value of the measured traits did change during the experiment and these changes are presented in Appendix E.

### 2.2.6 Statistical analysis

Since initial biomass at day 1 was equal in all cases, it was used as a reference point where net (NE), complementarity (CE) and selection (SE) effects were zero. Thus, in a single modelling exercise we could test whether i) those effects were significant (different than 0) at any sampling date and ii) whether they changed through time, by comparing values among sampling date. Therefore, we first performed an analysis of variance (ANOVA) for each of the effects as a function of growth days (1, 20, 40 and 60) ( $\alpha < 0.05$ ). Because homoscedasticity of variances was not met for any of the models (Appendix D), we performed these using the nlme package, which

allows for inequality of variances (Pinheiro et al., 2017). We then used the emmeans package to perform a post-hoc comparison between days of growth for each effect (Length et al., 2019) ( $\alpha < 0.05$ ). All models consider block and culture composition as random effects.

1. lme (NE ~ Days, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Block-1)))), weights = varIdent(form = ~1 | Days)
2. lme (CE ~ Days, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Block-1)))), weights = varIdent(form = ~1 | Days)
3. lme (SE ~ Days, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Block-1)))), weights = varIdent(form = ~1 | Days)

In order to test for the contribution of phenotypic plasticity to the net and complementarity effects, we performed different linear regressions relating NE, CE and the different functional diversity indices (FFD, FFD2 and RFD). Each of the models considers blocks and culture composition as a random effect.

1. lme (NE ~ FFD, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1)))), data=J60)
2. lme (NE ~ FFD2, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1)))), data=J60)
3. lme (NE ~ RFD, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1)))), data=J60)
4. lme (CE ~ FFD, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1)))), data=J60)
5. lme (CE ~ FFD2, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1)))), data=J60)
6. lme (CE ~ RFD, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1)))), data=J60)

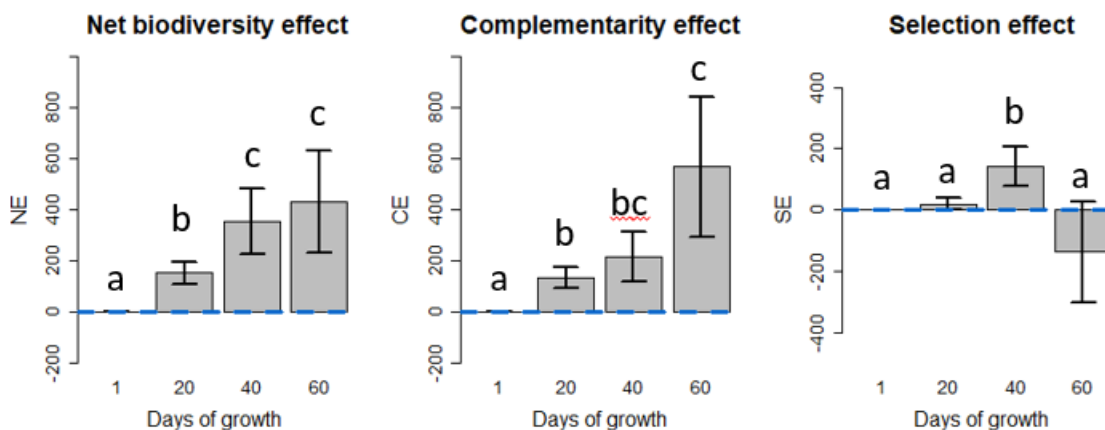
We consider that an increase in the proportion of variance of net and complementarity effects explained by realized FD compared to any index of fundamental FD indicates a contribution of phenotypic plasticity to the relationship between diversity and productivity.

All statistical analyses and figures were performed using R software (R Core Team, 2021). The respect of the application conditions was verified for all analyses (Appendix D).

## 2.3 Results

### 2.3.1 Evolution of the biodiversity effects over time

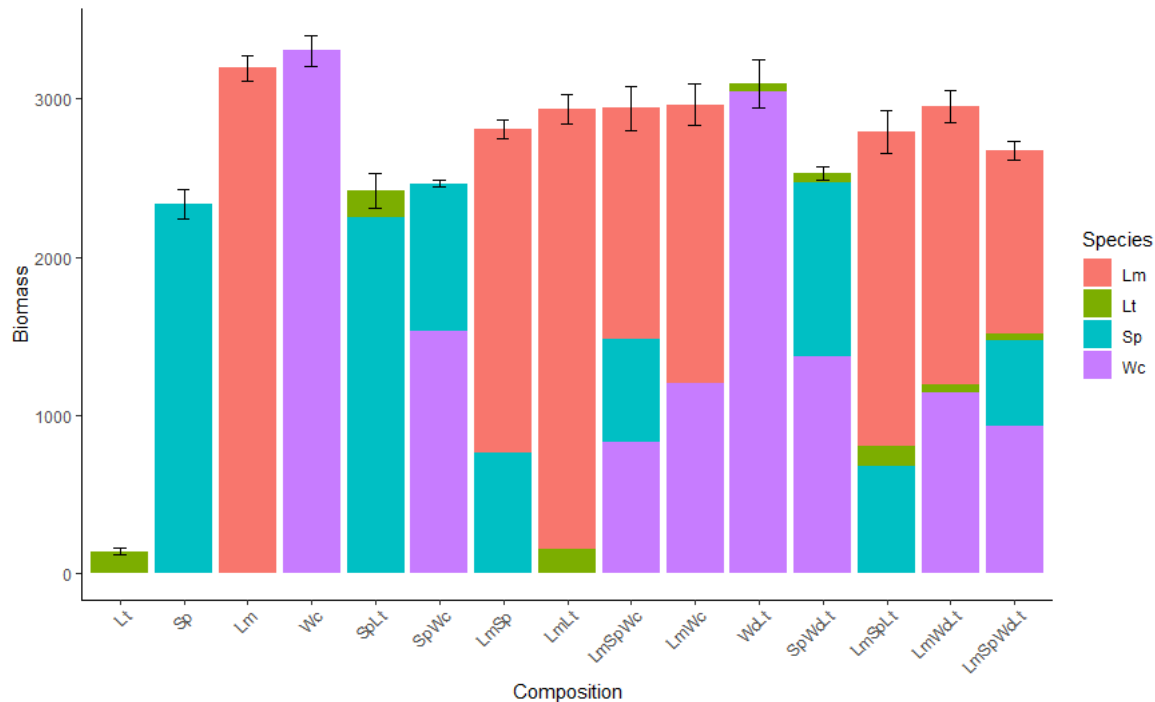
The ANOVAs, shown in Figure 2.1, show significant and positive net and complementarity effects occurring as early as day 20 of the experiment and these effects increase over time reaching their significant maximum at day 40 of the experiment. The selection effect also initially increases with time to become significant and positive at day 40, but then becomes negative at day 60. However, the large variance between cultures at day 60 does not allow to conclude that it is significantly different than zero.



**Figure 2.1. Average net biodiversity (NE), complementarity (CE), and selection (SE) effects (+/- 95% confidence interval) as a function of growth days (1, 20, 40, and 60).** NE, CE, and SE values result from the equation of Loreau and Hector (2001) calculated from biomass (mg) per species per culture on days 20, 40, and 60 of the experiment and preliminary measurements on day 1 of the experiment. An ANOVA and contrast comparison were performed for each effect to extract significant differences between days of growth. Bars with the same letters do not differ significantly ( $\alpha < 0.05$ ). Detailed ANOVA results are available in Appendix D.

It was also possible to observe the biomass yield of each species in all possible combinations. The yield on day 60 of the experiment is shown in Figure 2.2, where it is possible to notice the low yield of *Lemna trisulca* (Lt) compared to the other species. However, its yield is often little affected by the presence of other species and its presence does not seem to affect the yield of other species either. In other words, cultures containing it seem to be characterized by a positive

complementarity effect, which is observed when the species in the mixture outperform the expected yield proportionally to their monoculture. *Lemna minor* (Lm) and *Wolffia columbiana* (Wc) are the most productive species in monoculture and polyculture. Figure 2.3 shows a dominance of Lm in cultures containing it, as it meets or exceeds its expected yield in the majority of cases. Finally, *Spirodela polyrhiza* (Sp) shows intermediate productivity in monocultures, which is mirrored within polycultures. It only exceeds its expected yield when combined with Lt.



**Figure 2.2. The relative contribution of species to the average biomass (+/- standard error) of cultures on day 60 of the experiment.** Biomass (mg) by species was measured for each culture on day 60 of the experiment and then averaged by species for each combination. The total biomass of the species combinations results from the addition of the biomasses of the component species. The species are *Lemna minor* (Lm), *Lemna trisulca* (Lt), *Spirodela polyrhiza* (Sp) and *Wolffia columbiana* (Wc).

### 2.3.2 Contribution of functional diversity and phenotypic plasticity to the diversity-productivity relationship

Of the linear regressions presented in Table 2.3, only those involving either of the two fundamental functional diversity indices show P-values smaller than  $\alpha = 0.05$ , suggesting a causal relationship between fundamental FD and the net (NE) or complementarity (CE) effects.

However, this link is always negative, indicating that NE and CE increase as FD decreases. Linear regressions involving the realized functional diversity index are not significant.

Of the two Fundamental FD indices, FFD performs best at explaining the net and complementarity effects with a marginal  $R^2$  of 0.27 and 0.26 respectively. Therefore, the trait value of monoculture species at day 1 would explain diversity effects better than the trait value of species in monoculture or polycultures at day 60. Although species traits have changed over time and with the presence of other species (Appendix E), these changes do not strengthen the relationship between functional diversity and biodiversity effects. Thus, the results do not support a positive effect of plasticity on the diversity-productivity relationship.

**Table 2.3. Net biodiversity (NE) and complementarity (CE) effects at day 60 of experimentation as a function of fundamental (FFD), fundamental II (FFD2), and realized functional diversity (RFD) indices.**

Models	Function	Marginal $R^2$	Conditional $R^2$	p-value
1. NE ~ FFD	$Y = -104.6 + 1175.7$	0.27	0.93	0.0426
2. NE ~ FFD2	$Y = -73.1 + 1045.0$	0.21	0.93	0.0089
3. NE ~ RFD	$Y = 2.2 + 415.6$	0.00	0.93	0.9458
4. CE ~ FFD	$Y = -140.1 + 1565.2$	0.26	0.87	0.0434
5. CE ~ FFD2	$Y = -86.3 + 1294.1$	0.16	0.86	0.0549
6. CE ~ RFD	$Y = 60.0 + 138.9$	0.04	0.90	0.2083

The NE and CE values result from the equation of Loreau and Hector (2001) calculated from the biomass (mg) per species per culture on day 60 of the experiment. The FFD considers the value of the traits on day 1 of the experiment (preliminary measurements). The FFD2 considers the value of the traits of the monocultures at day 60 of the experiment. The RFD considers the value of the polyculture traits at day 60 of the experiment. The marginal  $R^2$  provides the variance explained by the fixed effect, here the functional diversity indices, while the conditional  $R^2$  provides the variance explained by the whole model involving also the random effects (the blocks and the composition). Detailed results of the linear regressions are available in Appendix D.

## 2.4 Discussion

### 2.4.1 Evolution of the biodiversity effect over time

As hypothesized, the results show an increase in the net biodiversity effect over time, most of it due to an increase in the complementarity effect. Several studies have shown that at the time of

community establishment, ample resource availability reduced the impact of complementarity on productivity (Paquette and Messier, 2011; Forrester, 2014; Taylor et al., 2020; Uργοiti et al., 2022). It is only around the time of reaching carrying capacity, when competition intensifies, that the complementarity effect generates a significant impact on productivity. For example, the emergence of the complementarity effect in young tree communities has been shown to coincide with the canopy closure and stem exclusion phase associated with intensified competition (Zhang et al., 2012; Jucker et al., 2020; Uργοiti et al., 2022). At this point, the impact of competition may have been reduced in more diverse communities, as the probabilities of two individuals competing for the same niche are lower. The emergence of complementarity and thus of a positive effect of diversity are then favored (Uργοiti et al., 2022). More diverse communities would thus be able to occupy canopy space more efficiently, reducing competition for light; and promoting over-yield compared to monocultures (Pretzsch, 2014; Jucker et al., 2015; Jucker et al., 2020).

Similarly, in our experiment, the emergence of complementarity does seem to coincide with the filling of the available surface in the cultures, which was completed by day 40 (Appendix E). As competition for space intensified, the diversified and complementary communities were able to reduce the impact of competition on productivity and overyielded compared to monocultures. The relative impacts of the different species on complementarity and selection effects must however be considered in the interpretation of our results. On day 60 of the experiment, the complementarity effect, which then reached the maximum observed, was mainly the result of *Lemna trisulca* (Lt) being present in the mixture. This species differs from the other species according to two main characteristics: its lower growth rate under the conditions of the experiment and its positioning in the whole water column (Appendix E) rather than strictly at the surface like the others. Thus, this species interfered less with the growth of the other species, and the cultures that contained it benefited from better niche partitioning for space. The presence of Lt could therefore be the cause of the overall strengthening of the complementarity effect as competition for space increased.

This underscores the importance of the contribution of individual species in the relationship between diversity and ecosystem functioning. Indeed, Bakker et al (2021) showed that taking an individual perspective could elucidate the species interactions that drive a positive diversity



effect. According to them, species with deeper roots would perform better in mixtures than species with shallow roots, impacting community performance (Bakker et al., 2021). Conducting more studies at the species and individual level would likely improve our understanding of DPR and its underlying mechanisms.

#### 2.4.2 Contribution of functional diversity and phenotypic plasticity to the diversity-productivity relationship

The results show, firstly, the occurrence of a negative relationship between functional diversity and net and complementarity effects. In contrast, several studies have shown a positive effect of functional diversity on productivity (Tilman et al., 1997a; Paquette and Messier, 2011; Vallina et al., 2017) and that this effect increased over time (Huang et al., 2018; Bongers, et al., 2021; Urgoiti et al., 2022). On the other hand, a null or negative effect of functional diversity on NE was also raised by other studies but occurred mainly in the early stages of community development, while the complementarity effect only explained very little of the net diversity effect (Tobner et al., 2016). At this point, the net diversity effect is often more caused by the selection effect (Fargione et al., 2012; Tobner et al., 2016). Functional identity, often estimated by the community-weighted mean (CWM) index, is then a better predictor of NE than functional diversity (Tobner et al., 2016; Bongers et al., 2021). Unlike FD, CWM is based on the mass-ratio hypothesis that the functional traits of the dominant species in a community determine the functioning of the ecosystem (Grime 1998). CWM is therefore primarily related to the selection effect (Roscher et al. 2012; Tobner et al. 2016). However, since our results show that the net diversity effect is mainly caused by the complementarity effect at day 60, a positive impact of functional diversity on net and complementarity effects was expected, but not found. A plausible explanation for this negative result probably lies in the methodological choices of the study. The traits selected for functional diversity calculations may be only weak predictors of productivity in duckweed. Considering that the complementarity effect could be due mainly to the growth rate and position of *Lemna trisulca* in the water column, the impact of the traits may have been concealed. Future studies using duckweed as a model would benefit from testing the impact of different traits on different functions to improve the selection of functional traits for these organisms. Physiological traits rather than only morphological traits could also be considered.

The hypothesis raised in this study was that the increase in the complementarity effect could be due to an increase in the diversity of species traits through phenotypic plasticity. In this experiment, species traits did change over time and in relation to neighboring species (Appendix C), but these changes did not appear to strengthen the biodiversity-productivity relationship. The results show that realized functional diversity (RFD), estimated from the trait values of species in polycultures at day 60, is not a better predictor of net and complementarity effects than fundamental functional diversities (FFD and FFDII) measured from trait values in monocultures. The positive influence of phenotypic plasticity on complementarity within communities had previously been documented (Zuppinge-Dingley et al., 2014; Jucker et al., 2015; Zhu et al., 2015; Williams et al., 2017). For example, trees have been shown to be able to alter their crown size and shape in response to their competitive environment in ways that enhance complementarity with other trees and thus optimize space use in the canopy (Vieilledent et al., 2010; Pretzsch and Dieler, 2012; Jucker et al., 2015). This plasticity at the tree crown level may also allow for increased light capture (Zhu et al., 2015). Intraspecific variability in the crown of species caused by plasticity has also been shown to contribute to the complementarity effect as much as interspecific viability, and this plasticity was positively correlated with overyielding in biomass production (Williams et al., 2017).

In contrast, null or negative effects of phenotypic plasticity on the niche differentiation responsible for the complementarity effect have also been documented (Bret-Harte et al., 2001; Milberg et al., 2014). In our study, it is possible that the observed changes in species trait values had slightly negative or zero effects on the complementarity effect and, therefore, on the net effect. However, the surprising direction of the relationship between functional diversity and biodiversity effects makes it impossible to draw conclusions about the contribution of plasticity. It is possible that other traits, such as position in the water column, had more impact on biodiversity effects than the measured traits, explaining why changes in the values of the latter had little impact on the diversity-productivity relationship.

#### 2.4.3 Usefulness of duckweed as an experimental model

Duckweeds prove to be a useful model for observing changes in DPR over time. Indeed, our model was able to detect changes in the strength and nature of diversity effects within a duration

of only 60 days. These organisms also allow us to observe changes in their phenotypic traits depending on the conditions of their growth (Appendix C). Therefore, the characteristics of duckweeds make them useful organisms to study questions related to phenotypic plasticity as well. Their asexual mode of reproduction produces clonal populations that allow the observation of phenotypic changes that are not a consequence of genetic variation. Moreover, their rapid generations allow the observation of changes over several generations in a short period of time. However, it would be relevant to broaden the selection of traits measured for studies related to functional diversity. We found that other traits than leaf area, individual mass and specific leaf area may be more responsible for the observed complementarity effect. More research would then be needed to determine what traits and strategies are important in duckweed and how to measure them.

One species, *Lemna trisulca* (Lt), developed more slowly than the other species. Its lower final biomass may have contributed to the complementarity effect, its presence being less constraining for the other species. Assuming that the low yield of Lt is explained by the experimental conditions, it would be possible, for future experiments, to adjust these conditions to i) obtain an equivalent yield for all species, as well as ii) test DPR over a wide range of conditions. Of course, adding more species of Lemnaceae or even liverwort would also be a good idea for future research. Liverworts are small bryophytes that also reproduce asexually and can share the same habitats as duckweed.

## 2.5 Conclusion

Consistent with previous studies, our results showed that the relationship between diversity and productivity changed over time mainly due to an increase in the complementarity effect. This could be associated with the complete filling of the available space by the species as previously demonstrated. This increase could also be favored by the presence of a particular species that occupies space differently, reducing competition. In sum, the experimental system developed allowed us to observe these changes in the diversity - productivity relationship which reinforce the importance of long-term studies on this subject. On the other hand, our study highlights the effectiveness of duckweed as a new experimental model to answer questions regarding the relationship between diversity and productivity in plant communities. However, we were not able

to conclude on the contribution of trait plasticity to the diversity-productivity relationship, potentially because we did not measure the traits involved in niche partitioning in duckweed communities.

## 2.6 Acknowledgements

We thank all the people who helped in this project, starting with Mark Jewell (McGill) for his advice and supply of plants, Nicky Papagiannakis for her help with lab work, and Jon Uργοiti for statistics and figures.

## CHAPITRE III

### CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette recherche avait pour principal objectif d'étudier l'évolution de la relation biodiversité-productivité (DPR) et de ses mécanismes sous-jacents. Pour ce faire, j'ai développé un système expérimental basé sur des organismes végétaux à générations rapides de la famille des Lemnaceae communément appelés lentilles d'eau. Bien que la relation diversité-productivité ait déjà fait l'objet de plusieurs études, encore peu se sont questionnés sur la dynamique temporelle de cette relation (Grossman et al., 2018 ; Taylor et al., 2020). Les études l'ayant fait rassemblent souvent des données qui s'étendent sur plusieurs années (Tilman *et al.*, 2001 ; Reich *et al.*, 2012 ; Huang *et al.*, 2018 ; Jucker et al., 2020 ; Shovon *et al.*, 2022 ; Urgoiti *et al.*, 2022). Les organismes à générations rapides permettent d'observer l'évolution de la PDR dans un court laps de temps. Pour cette même raison, les lentilles d'eau sont de plus en plus utilisées en science notamment dans les domaines de l'écotoxicologie, la bioremédiation et, plus récemment, dans le domaine de l'écologie et de l'évolution (Wang, 1990 ; Ziegler *et al.*, 2016 ; Laird et Barks, 2018). À ma connaissance, cette étude demeure toutefois la seule ayant utilisé les lentilles d'eau dans le but d'étudier la DPR.

Mon étude a rassemblé quatre espèces de lentilles d'eau (*Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, *Wolffia columbiana* et *Lemna trisulca*) sous toutes les combinaisons possibles, soit 15 combinaisons. Ces espèces ont été cultivées dans un milieu de culture liquide pendant 60 jours et des données ont été prises aux jours 20, 40 et 60 de l'expérimentation. Chaque culture a été répliquée 9 fois, soit 3 réplicats par jour de prise de mesures, pour un total de 135 cultures. L'expérimentation s'est déroulée en chambre de croissance et en conditions stériles. À l'intérieur de chaque culture et pour chaque espèce, nous avons mesuré la biomasse totale, la surface foliaire moyenne, la masse individuelle moyenne et la surface foliaire spécifique moyenne. Ces données nous ont permis d'estimer l'effet net de diversité et ses composantes, la complémentarité et la sélection, de même que la diversité fonctionnelle à l'intérieur des différentes cultures.

Une première hypothèse de recherche était que l'effet de diversité sur la productivité augmente avec le temps en raison d'une augmentation de l'effet de complémentarité. Mes résultats permettent de confirmer cette hypothèse. En effet, l'effet de complémentarité semble augmenter avec le temps, atteignant son maximum significatif au jour 40 de l'expérience. Cette tendance a d'ailleurs été observée plusieurs fois auparavant (Cardinale *et al.*, 2007 ; Fargione *et al.*, 2007 ; Reich *et al.*, 2012 ; Huang *et al.*, 2018 ; Uργοiti *et al.*, 2022). Certaines études ont montré que l'augmentation de l'effet de complémentarité concordait avec l'occupation complète de la canopée dans le développement des jeunes forêts (Zhang *et al.*, 2012 ; Pretzsch, 2014 ; Jucker *et al.*, 2015 ; Jucker *et al.*, 2020 ; Uργοiti *et al.*, 2022). L'occupation complète de l'espace dans nos cultures pourrait aussi concorder avec l'émergence de l'effet de complémentarité. Cette étape dans le développement des communautés est associée à une augmentation de la compétition. C'est alors que les communautés diversifiées sont en mesure de réduire l'impact de la compétition par complémentarité des niches et ainsi présenter un effet de diversité plus élevé que les communautés moins diversifiées (Uργοiti *et al.*, 2022). En observant la contribution des espèces individuelles dans chacune des cultures au jour 60, il est possible d'y remarquer un rendement plus faible de *Lemna Trisulca* en comparaison aux autres espèces. Cette espèce occupe également l'ensemble de la colonne d'eau, ce qui la distingue d'autant plus des autres espèces qui n'occupent que la surface. Au moment où la surface était pleinement occupée par les différentes espèces, les cultures comprenant *Lemna trisulca* ont ainsi pu montrer plus de complémentarité dans l'occupation de l'espace. De plus, ayant une croissance plus lente, *Lemna trisulca* laissait d'autant plus d'espace à ses espèces voisines afin qu'elles atteignent une biomasse se rapprochant de leur monoculture. Par conséquent, au jour 60 de l'expérimentation, l'effet de complémentarité s'observe principalement dans les cultures qui contenaient *Lemna trisulca*. Ces résultats soulignent l'importance du rendement des espèces individuelles dans les études de la DPR. Dans certains cas, comme dans cette étude, certaines espèces peuvent être les principales responsables d'un effet positif de la diversité soit en causant un effet de sélection, mais peut-être aussi en permettant un effet de complémentarité. Des études futures concernant l'impact des espèces individuelles sur l'effet de biodiversité pourraient améliorer notre compréhension à ce sujet (Bakker *et al.*, 2021).

Une seconde hypothèse de recherche était que le renforcement de l'effet de complémentarité dans le temps pouvait s'expliquer, en partie, par la diversification des traits des espèces par plasticité phénotypique. En d'autres termes, je supposais que les traits des espèces pouvaient changer avec le temps de manière à renforcer la complémentarité des niches et augmenter l'effet de diversité sur la productivité. Afin de vérifier cette hypothèse, j'ai estimé la diversité fonctionnelle des communautés basée sur la moyenne des traits des espèces en monoculture et la diversité fonctionnelle basée sur la moyenne des traits des espèces dans chacune des polycultures au jour 60, puis j'ai comparé la force des relations entre ces indices et les effets net et de complémentarité. Nos résultats ne me permettent toutefois pas de confirmer cette hypothèse. Les traits des espèces ont bel et bien changé au cours des 60 jours d'expérimentation, mais ces changements n'améliorent pas la relation entre la diversité fonctionnelle et les effets net et de complémentarité. Bien que la contribution de la plasticité phénotypique à la complémentarité des niches ait été démontrée dans le passé (Zuppinge-Dingley *et al.*, 2014 ; Jucker *et al.*, 2015 ; Zhu *et al.*, 2015 ; Williams *et al.*, 2017), il est aussi possible que la plasticité ait eu un impact neutre ou négatif sur la complémentarité. Par exemple, il a été montré que la plasticité pouvait renforcer les différences de fitness entre des espèces et, par le fait même, augmenter la compétition (Bret-Harte *et al.*, 2001). Cependant, dans mon étude, les effets net et de complémentarité atteignent leur maximum observé au jour 60 de l'expérience, mais ces effets ne sont pas dus à la diversité des traits mesurés. Les traits sélectionnés ne permettent pas d'établir de relation positive entre la diversité fonctionnelle et l'effet de diversité tel qu'il était attendu en fonction de la littérature (Tilman *et al.*, 1997a ; Paquette et Messier, 2011 ; Tobner *et al.*, 2014 ; Vallina *et al.*, 2017 ; Urgoiti *et al.*, 2022). La direction surprenante de la relation entre la diversité fonctionnelle et les effets de diversité impose un doute quant à la possibilité de tirer des conclusions concernant la contribution de la plasticité. D'autres traits seraient probablement de meilleurs explicateurs des effets de diversité observés chez les lentilles d'eau, mais ces traits restent à identifier.

Finalement, l'étude avait pour second objectif de tester l'efficacité du système expérimental développé pour répondre à des questions relatives aux théories de biodiversité. De manière générale, le système expérimental développé a permis d'observer des changements dans la DPR, ce qui renforce, d'une part, l'importance des études à long terme à ce sujet. Ces études offrent la possibilité d'élaborer des stratégies d'aménagement afin d'améliorer la résistance, la résilience et

la productivité des écosystèmes, ce qui s'avère particulièrement important dans le contexte actuel des changements climatiques qui menacent la biodiversité (Tobner et al., 2014). Une meilleure compréhension de la dynamique temporelle de la relation diversité-productivité ne peut qu'accroître notre compétence en matière de conservation et d'aménagement des écosystèmes. D'autre part, mon étude souligne l'efficacité des lentilles d'eau en tant que nouveau modèle expérimental pour répondre à des questions concernant la relation entre la diversité et la productivité des communautés végétales. Ces organismes peuvent s'avérer avantageux pour observer des changements dans la DPR ou dans la valeur de traits phénotypiques dans un court laps de temps. Des modifications quant à la sélection des traits pour des études incluant les traits fonctionnels devraient cependant être envisagées pour des réalisations futures.



## ANNEXE A

### COMPOSITION DU MILIEU DE CULTURE

**Tableau A.1 : Milieu de culture Hoagland 100 %**

<b>Composition</b>	<b>Solution mère</b>	<b>Mettre mL/L</b>
MgSO <sub>4</sub> ·7H <sub>2</sub> O	24.6 g/100mL	1.0 mL
Ca(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> ·4H <sub>2</sub> O	23.6 g/100mL	2.3 mL
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	13.6 g/100mL	0.5 mL
KNO <sub>3</sub>	10.1 g/100mL	2.5 mL
Micronutriments	Solution de micronutriment	0.5 mL
Fe·EDTA	Solution de Fe·EDTA	20.0 mL

**Tableau A.2 : Solution de micronutriments**

<b>Composition</b>	<b>Solution mère</b>
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	2.86 g/L
MnCl <sub>2</sub> ·4H <sub>2</sub> O	1.82 g/L
ZnSO <sub>4</sub> ·7H <sub>2</sub> O	0.22 g/L
Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> ·2H <sub>2</sub> O	0.09 g/L
CuSO <sub>4</sub> ·5H <sub>2</sub> O	0.09 g/L

**Tableau A.3 : Solution de Fe·EDTA**

<b>Composition</b>	<b>Solution mère</b>
FeCl <sub>3</sub> ·6H <sub>2</sub> O	0.121 g/250 mL
EDTA	0.375 g/250 mL

## ANNEXE B

### PLANS DE RANDOMISATION DU DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

**Tableau B.1 : Plan de tablette du bloc 1 au jour 1 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	J60B1LmSpLt	J60B1LmWcLt	J60B1LmLt	J20B1LmSpWc	J20B1LmSpWcLt	J20B1SpLt	J40B1SpLt	J40B1Wc	J40B1WcLt	B
B	J60B1SpWcLt	J60B1SpWc	J60B1LmSpWc	J20B1LmWcLt	J20B1LmLt	J20B1Sp	J40B1LmSp	J40B1LmSpLt	J40B1Sp	B
B	J60B1LmSp	J60B1Lm	J60B1WcLt	J20B1WcLt	J20B1SpWcLt	J20B1Lt	J40B1SpWcLt	J40B1LmLt	J40B1LmSpWcLt	B
B	J60B1LT	J60B1SpLt	J60B1LmWc	J20B1Lm	J20B1LmWc	J20B1LmSp	J40B1LmWc	J40B1LT	J40B1SpWc	B
B	J60B1Sp	J60B1Wc	J60B1LmSpWcLt	J20B1LmSpLt	J20B1Wc	J20B1SpWc	J40B1LmSpWc	J40B1Lm	J40B1LmWcLt	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.2 : Plan de tablette du bloc 2 au jour 1 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	J20B2LmSpLt	J20B2WcLt	J20B2LmSpWc	J40B2LmSpWcLt	J40B2SpWc	J40B2Lt	J60B2Lm	J60B2LmSp	J60B2LmSpWcLt	B
B	J20B2Sp	J20B2LmWcLt	J20B2LmWc	J40B2SpWcLt	J40B2Wc	J40B2LmSpWc	J60B2LmWc	J60B2LmSpWc	J60B2SpLt	B
B	J20B2LmSp	J20B2LmLt	J20B2Lt	J40B2LmWcLt	J40B2WcLt	J40B2Lm	J60B2SpWc	J60B2Sp	J60B2SpWcLt	B
B	J20B2SpWc	J20B2LmSpWcLt	J20B2SpWcLt	J40B2LmSp	J40B2LmLt	J40B2LmWc	J60B2WcLt	J60B2LmWcLt	J60B2LmSpLt	B
B	J20B2SpLt	J20B2Wc	J20B2Lm	J40B2LmSpLt	J40B2SpLt	J40B2Sp	J60B2Lt	J60B2Wc	J60B2LmLt	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.3 : Plan de tablette du bloc 3 au jour 1 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	J60B3LmSp	J60B3SpWc	J60B3LmSpLt	J40B3Lm	J40B3LmSpWcLt	J40B3Wc	J20B3LmWc	J20B3Lt	J20B3LmLt	B
B	J60B3WcLt	J60B3SpWcLt	J60B3Wc	J40B3LmSp	J40B3LmSpWc	J40B3LmWcLt	J20B3SpWcLt	J20B3SpLt	J20B3LmSpWcLt	B
B	J60B3SpLt	J60B3LmSpWc	J60B3LmSpWcLt	J40B3LmLt	J40B3Lt	J40B3SpWc	J20B3SpWc	J20B3Wc	J20B3Lm	B
B	J60B3Lt	J60B3LmLt	J60B3LmWc	J40B3Sp	J40B3SpWcLt	J40B3SpLt	J20B3WcLt	J20B3LmWcLt	J20B3LmSpWc	B
B	J60B3Lm	J60B3LmWcLt	J60B3Sp	J40B3WcLt	J40B3LmWc	J40B3LmSpLt	J20B3LmSp	J20B3LmSpLt	J20B3Sp	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.4 : Plan de tablette du bloc 1 au jour 10 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	J40B1Lm	J40B1SpWc	J40B1Lt	J20B1Lm	J20B1SpWcLt	J20B1Sp	J60B1Lm	J60B1LmWcLt	J60B1LmSpWcLt	B
B	J40B1WcLt	J40B1LmSpLt	J40B1LmWcLt	J20B1WcLt	J20B1LmLt	J20B1LmSp	J60B1LmWc	J60B1Wc	J60B1Lt	B
B	J40B1LmWc	J40B1LmLt	J40B1SpLt	J20B1LmSpLt	J20B1LmWc	J20B1Lt	J60B1LmSpLt	J60B1LmLt	J60B1SpLt	B
B	J40B1Wc	J40B1LmSpWc	J40B1LmSp	J20B1LmSpWcLt	J20B1LmSpWc	J20B1SpWc	J60B1SpWc	J60B1SpWcLt	J60B1LmSp	B
B	J40B1Sp	J40B1SpWcLt	J40B1LmSpWcLt	J20B1Wc	J20B1LmWcLt	J20B1SpLt	J60B1WcLt	J60B1LmSpWc	J60B1Sp	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.5 : Plan de tablette du bloc 2 au jour 10 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	J20B2LmLt	J20B2Sp	J20B2LmSpLt	J40B2LmLt	J40B2SpWcLt	J40B2Lt	J60B2LmSpWc	J60B2SpLt	J60B2LmSpWcLt	B
B	J20B2SpLt	J20B2Wc	J20B2SpWcLt	J40B2LmSpLt	J40B2SpWc	J40B2Sp	J60B2Lm	J60B2LmLt	J60B2Sp	B
B	J20B2SpWc	J20B2Lt	J20B2LmSp	J40B2LmWcLt	J40B2LmSpWcLt	J40B2LmSp	J60B2SpWc	J60B2LmSp	J60B2LmWcLt	B
B	J20B2LmSpWc	J20B2Lm	J20B2LmSpWcLt	J40B2Lm	J40B2WcLt	J40B2LmSpWc	J60B2Wc	J60B2LmWc	J60B2SpWcLt	B
B	J20B2WcLt	J20B2LmWcLt	J20B2LmWc	J40B2LmWc	J40B2Wc	J40B2SpLt	J60B2LmSpLt	J60B2Lt	J60B2WcLt	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.6 : Plan de tablette du bloc 3 au jour 10 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	J60B3Lt	J60B3LmSpLt	J60B3SpLt	J40B3WcLt	J40B3LmLt	J40B3SpLt	J20B3LmWc	J20B3Lt	J20B3Sp	B
B	J60B3Wc	J60B3WcLt	J60B3LmWc	J40B3Wc	J40B3LmSpWcLt	J40B3SpWc	J20B3LmSp	J20B3LmSpWcLt	J20B3SpLt	B
B	J60B3LmSpWc	J60B3SpWcLt	J60B3LmSpWcLt	J40B3LmWcLt	J40B3LmSpWc	J40B3Sp	J20B3SpWc	J20B3LmSpWc	J20B3SpWcLt	B
B	J60B3LmWcLt	J60B3LmSp	J60B3SpWc	J40B3SpWcLt	J40B3Lt	J40B3LmSp	J20B3Lm	J20B3LmSpLt	J20B3LmWcLt	B
B	J60B3Sp	J60B3LmLt	J60B3Lm	J40B3Lm	J40B3LmSpLt	J40B3LmWc	J20B3Wc	J20B3WcLt	J20B3LmLt	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.7 : Plan de tablette du bloc 1 au jour 20 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	J40B1SpWcLt	J40B1LmWc	J40B1LmSp	B		B	J60B1Lm	J60B1SpWc	J60B1LmLt	B
B	J40B1Sp	J40B1Lm	J40B1WcLt	B		B	J60B1SpLt	J60BSpWcLt	J60B1LmSpWc	B
B	J40B1LmSpWcLt	J40B1Lt	J40B1LmSpWc	B		B	J60B1Sp	J60B1Lt	J60B1WcLt	B
B	J40B1LmSpLt	J40B1SpWc	J40B1SpLt	B		B	J60B1LmWcLt	J60B1LmSpLt	J60B1LmSpWcLt	B
B	J40B1LmWcLt	J40B1LmLt	J40B1Wc	B		B	J60B1LmWc	J60B1LmSp	J60B1Wc	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.



**Tableau B.8 : Plan de tablette du bloc 2 au jour 20 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B			B	J60B2WcLt	J60B2LmWcLt	J60B2LmSpWc	J40B2LmWc	J40B2Sp	J40B2Wc	B
B			B	J60B2SpWcLt	J60B2SpWc	J60B2LmWc	J40B2LmSpWcLt	J40B2SpLt	J40B2SpWcLt	B
B			B	J60B2Lm	J60B2Lt	J60B2LmSpWcLt	J40B2LmWcLt	J40B2LmSpLt	J40B2SpWc	B
B			B	J60B2LmSpLt	J60B2Wc	J60B2LmLt	J40B2Lt	J40B2LmSpWc	J40B2LmSp	B
B			B	J60B2LmSp	J60B2Sp	J60B2SpLt	J40B2LmLt	J40B2Lm	J40B2WcLt	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.9 : Plan de tablette du bloc 3 au jour 20 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	J60B3SpWc	J60B3Lt	J60B3LmWcLt	J40B3WcLt	J40B3LmLt	J40B3LmWc	B			B
B	J60B3Sp	J60B3LmSpLt	J60B3LmWc	J40B3Lt	J40B3LmWcLt	J40B3Lm	B			B
B	J60B3Lm	J60B3LmSp	J60B3LmSpWc	J40B3LmSpWc	J40B3LmSp	J40B3Wc	B			B
B	J60B3SpLt	J60B3SpWcLt	J60B3LmLt	J40B3SpWc	J40B3SpWcLt	J40B3LmSpLt	B			B
B	J60B3Wc	J60B3LmSpWcLt	J60B3WcLt	J40B3SpLt	J40B3Sp	J40B3LmSpWcLt	B			B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.10 : Plan de tablette du bloc 1 au jour 30 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B			B	J60B1SpWc	J60B1WcLt	J60B1SpLt	J40B1Wc	J40B1WcLt	J40B1SpWc	B
B			B	J60B1LmLt	J60B1Lm	J60B1Lt	J40B1LmSpWc	J40B1LmWcLt	J40B1LmLt	B
B			B	J60B1LmWcLt	J60B1LmSp	J60B1LmSpLt	J40B1Lm	J40B1LmSpWcLt	J40B1LmSpLt	B
B			B	J60B1SpWcLt	J60B1Sp	J60B1LmSpWcLt	J40B1Lt	J40B1LmWc	J40B1LmSp	B
B			B	J60B1LmSpWc	J60B1Wc	J60B1LmWc	J40B1SpWcLt	J40B1SpLt	J40B1Sp	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.11 : Plan de tablette du bloc 2 au jour 30 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	J60B2LmWcLt	J60B2LmWc	J60B2LmSp	B		B	J40B2LmSpWcLt	J40B2Lm	J40B2Sp	B
B	J60B2LmSpLt	J60B2WcLt	J60B2Wc	B		B	J40B2WcLt	J40BSpWc	J40B2Wc	B
B	J60B2Sp	J60B2LmLt	J60B2SpWcLt	B		B	J40B2LmLt	J40B2SpWcLt	J40B2LmSpLt	B
B	J60B2Lm	J60B2SpWc	J60B2SpLt	B		B	J40B2LmSp	J40B2LmWcLt	J40B2LmWc	B
B	J60B2LmSpWcLt	J60B2Lt	J60B2LmSpWc	B		B	J40B2LmSpWc	J40B2Lt	J40B2SpLt	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.12 : Plan de tablette du bloc 3 au jour 30 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B			B	J40B3Wc	J40B3Lm	J40B3SpWc	J60B3Wc	J60B3SpWc	J60B3Sp	B
B			B	J40B3SpLt	J40B3LmSp	J40B3LmSpLt	J60B3Lt	J60B3LmWcLt	J60B3WcLt	B
B			B	J40B3LmWcLt	J40B3LmSpWcLt	J40B3LmLt	J60B3SpLt	J60B3LmSpWcLt	J60B3LmSp	B
B			B	J40B3LmSpWc	J40B3SpWcLt	J40B3WcLt	J60B3LmWc	J60B3LmLt	J60B3LmSpLt	B
B			B	J40B3LmWc	J40B3Lt	J40B3Sp	J60B3LmSpWc	J60B3Lm	J60B3SpWcLt	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.13 : Plan de tablette du bloc 1 au jour 40 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	J60B1Sp	J60B1LmWcLt	J60B1SpWc	B						B
B	J60B1Lt	J60B1LmLt	J60B1Lm	B						B
B	J60B1LmSp	J60B1SpWcLt	J60B1LmSpWcLt	B						B
B	J60B1WcLt	J60B1Wc	J60B1SpLt	B						B
B	J60B1LmSpLt	J60B1LmWc	J60B1LmSpWc	B						B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.14 : Plan de tablette du bloc 2 au jour 40 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B						B	J60B2LmSp	J60B2Lm	J60B2Sp	B
B						B	J60B2LmSpWc	J60B2LmWcLt	J60B2SpWc	B
B						B	J60B2LmSpLt	J60B2Lt	J60B2SpLt	B
B						B	J60B2WcLt	J60B2Wc	J60B2LmLt	B
B						B	J60B2SpWcLt	J60B2LmWc	J60B2LmSpWcLt	B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.15 : Plan de tablette du bloc 3 au jour 40 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B	J60B3SpLt	J60B3LmSpWc	J60B3SpWcLt	B						B
B	J60B3Lm	J60B3LmWc	J60B3SpWc	B						B
B	J60B3Sp	J60B3LmSp	J60B3Wc	B						B
B	J60B3LmSpLt	J60B3WcLt	J60B3LmWcLt	B						B
B	J60B3LmLt	J60B3Lt	J60B3LmSpWcLt	B						B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.



**Tableau B.16 : Plan de tablette du bloc 1 au jour 50 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B			B	J60B1LmLt	J60B1SpWc	J60B1Sp	B			B
B			B	J60B1Wc	J60B1LmSpWcLt	J60B1WcLt	B			B
B			B	J60B1LmSpLt	J60B1LmSp	J60B1LmWc	B			B
B			B	J60B1SpLt	J60B1Lm	J60B1SpWcLt	B			B
B			B	J60B1Lt	J60B1LmSpWc	J60B1LmWcLt	B			B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

**Tableau B.17 : Plan de tablette du bloc 2 au jour 50 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B			B	J60B2SpWcLt	J60B2LmWc	J60B2LmSpWc	B			B
B			B	J60BLmWcLt	J60B2LmSp	J60B2SpWc	B			B
B			B	J60B2Lt	J60B2SpLt	J60B2Wc	B			B
B			B	J60B2LmLt	J60B2Sp	J60B2LmSpLt	B			B
B			B	J60B2LmSpWcLt	J60B2Lm	J60B2WcLt	B			B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

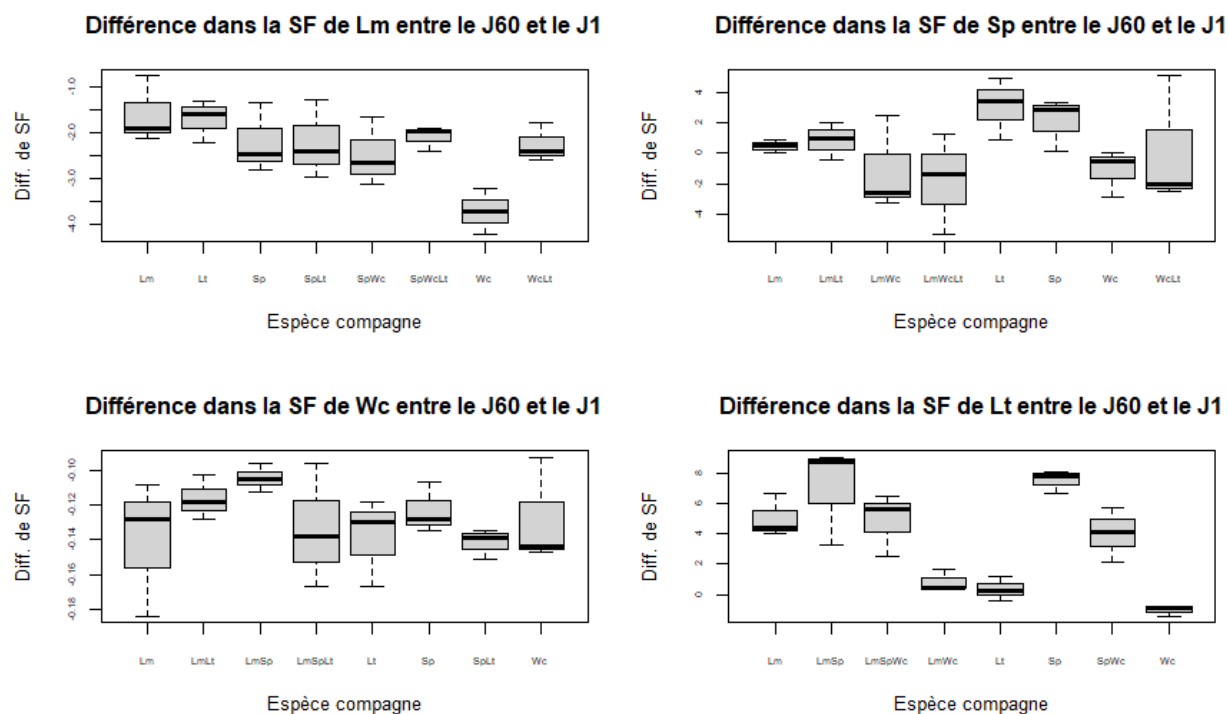
**Tableau B.18 : Plan de tablette du bloc 3 au jour 50 de l'expérimentation**

B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
B			B	J60B3WcLt	J60B3Wc	J60B3LmSp	B			B
B			B	J60B3Lt	J60B3LmSpWcLt	J60B3LmLt	B			B
B			B	J60B3SpWc	J60B3LmSpWc	J60B3SpWcLt	B			B
B			B	J60B3SpLt	J60B3LmWcLt	J60B3LmSpLt	B			B
B			B	J60B3LmWc	J60B3Lm	J60B3Sp	B			B
B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B

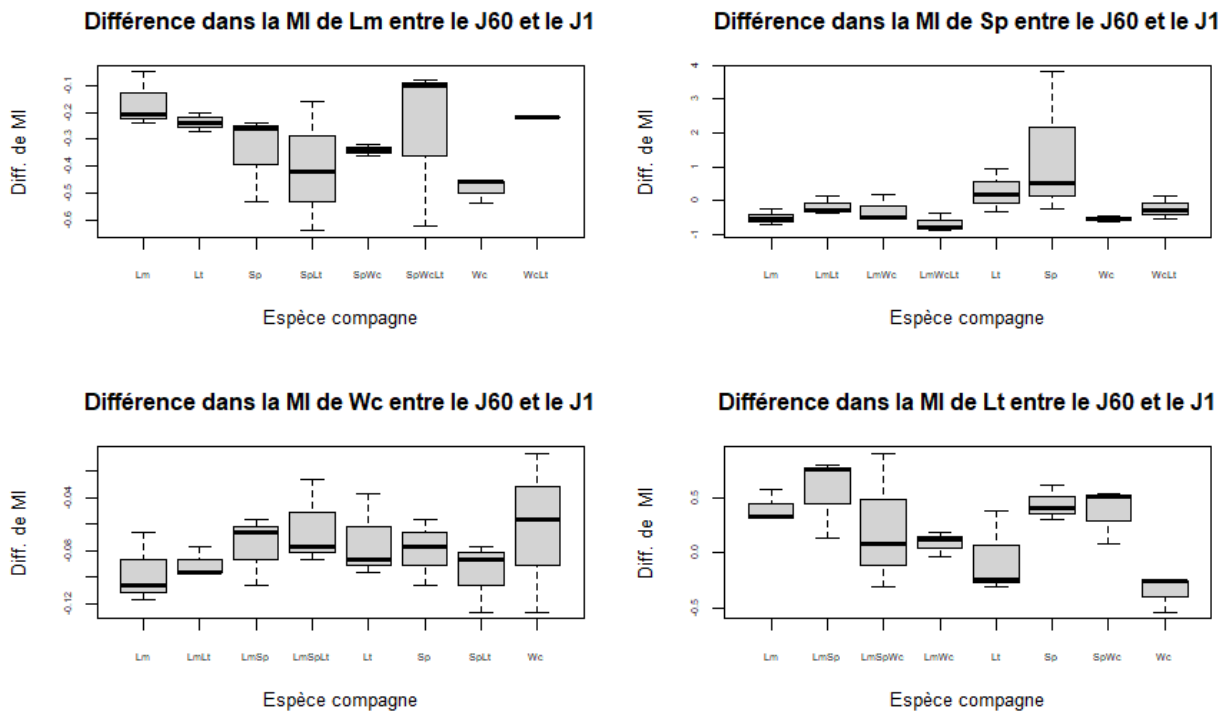
Le nom des cultures est composé du jour de prise de mesure (ex. : J20), du bloc (ex. : B1) et de la composition (ex. : Lm). La lettre B délimite la bordure de la tablette comblée par des cultures de lentilles d'eau qui ne sont pas incluses dans l'expérimentation. Les cultures mesurées le même jour sont rassemblées en sous blocs représentés par les couleurs. La position des sous blocs et des cultures à l'intérieur de chaque sous bloc a été déterminée aléatoirement à l'aide du logiciel R. Le positionnement des cultures a été modifié tous les 10 jours.

## ANNEXE C

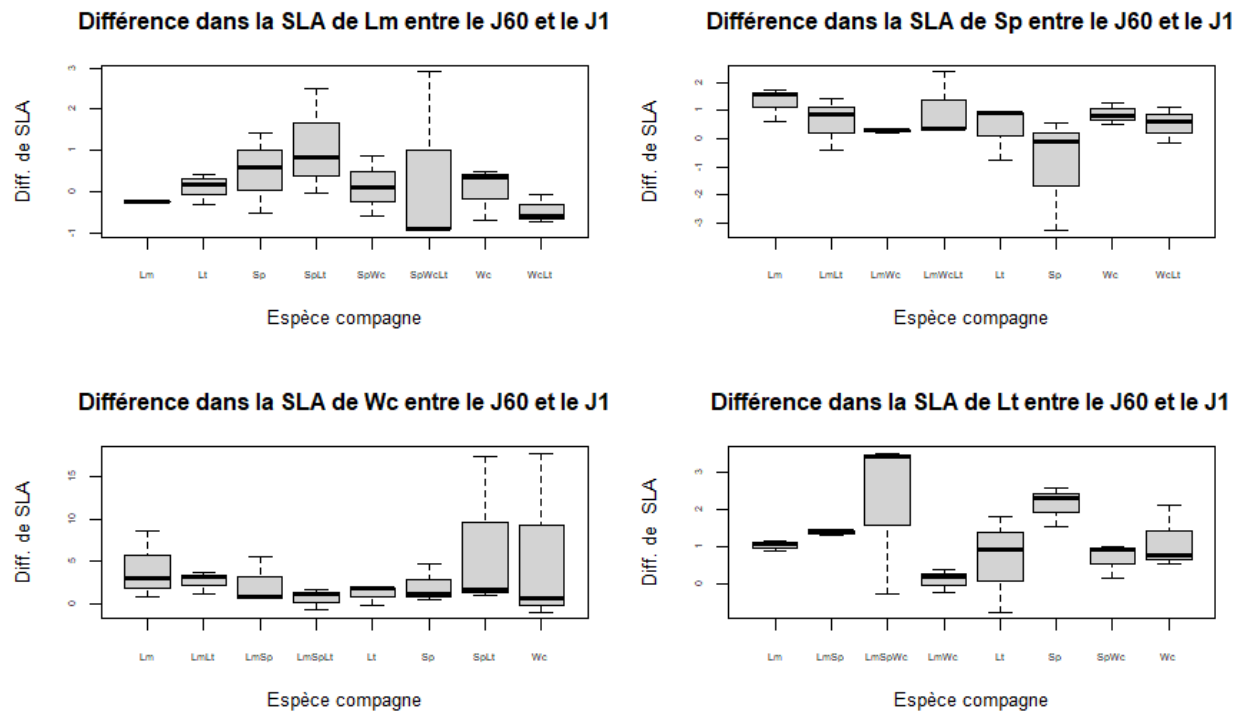
### GRAPHIQUES DE CHANGEMENTS DANS LA VALEUR DES TRAITS PHÉNOTYPIQUES DES ESPÈCES



**Figure C.1 : La différence dans la valeur de la surface foliaire moyenne ( $\text{mm}^2$ ) des espèces entre le jour 60 et le jour 1 de l'expérimentation en fonction des espèces compagnes dans les cultures.** Ces figures montrent que la surface foliaire des espèces a changé entre le jour 1 et 60 de l'expérimentation et selon les espèces avec lesquelles elles sont associées. La surface foliaire a été mesurée à l'aide du logiciel Image J sur 10 individus par espèce par culture. Ces données ont permis d'obtenir une moyenne par espèces par culture pour chaque bloc. Les figures proviennent du logiciel R.



**Figure C.2 : La différence dans la valeur de la masse individuelle moyenne (mg) des espèces entre le jour 60 et le jour 1 de l'expérimentation en fonction des espèces compagnes dans les cultures.** Ces figures montrent que la masse individuelle des espèces a changé entre le jour 1 et 60 de l'expérimentation et selon les espèces avec lesquelles elles sont associées. La masse individuelle a été mesurée à l'aide d'une balance de précision 0.000 g sur 10 individus par espèce par culture. Ces données ont permis d'obtenir une moyenne par espèces par culture pour chaque bloc. Les figures proviennent du logiciel R.

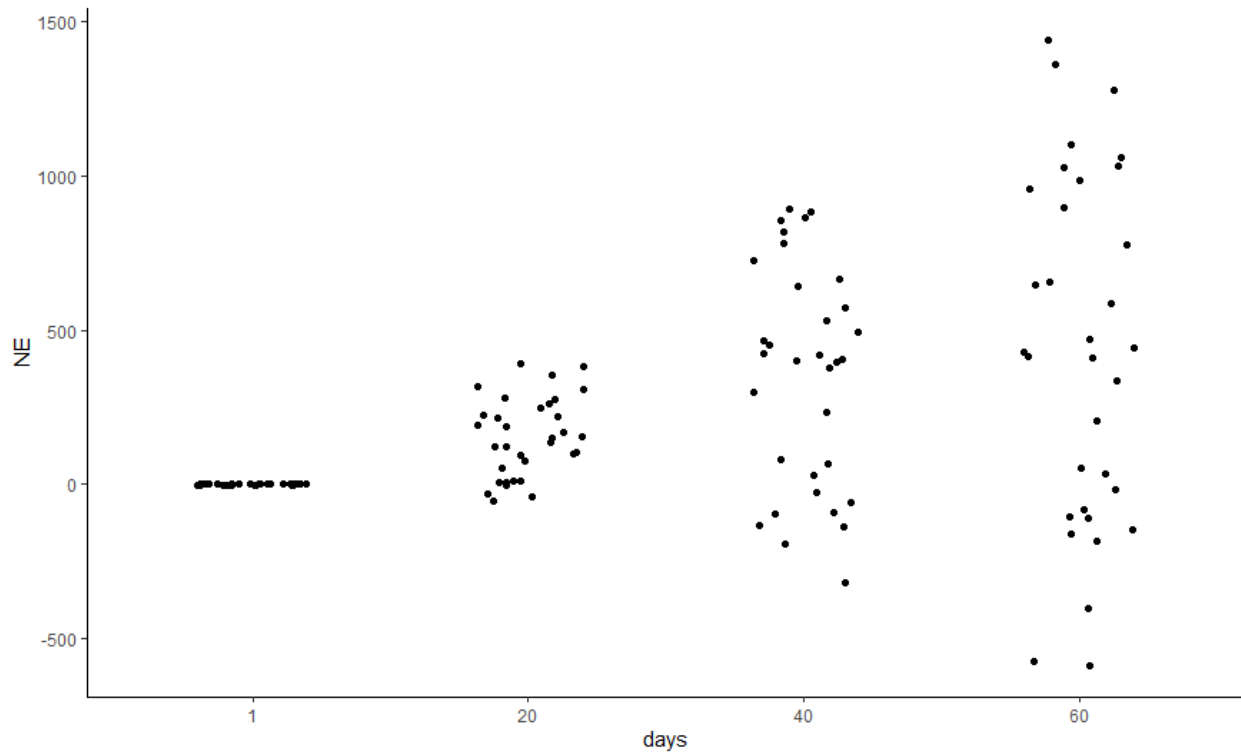


**Figure C.3 : La différence dans la valeur de la surface foliaire spécifique moyenne ( $\text{mm}^2 / \text{mg}$ ) des espèces entre le jour 60 et le jour 1 de l'expérimentation en fonction des espèces compagnes dans les cultures.** Ces figures montrent que la surface foliaire spécifique des espèces a changé entre le jour 1 et 60 de l'expérimentation et selon les espèces avec lesquelles elles sont associées. La surface foliaire spécifique résulte de la division de la surface foliaire moyenne et de la masse individuelle moyenne de 10 individus par espèce par culture. Ces données ont permis d'obtenir une moyenne par espèces par culture pour chaque bloc. Les figures proviennent du logiciel R.

## ANNEXE D

### SORTIES DU LOGICIEL R

#### D.1 Analyses variances et comparaisons de contrastes



**Figure D.1 : Valeur de l'effet net de biodiversité (NE) en fonction des jours de croissance (1, 20, 40 et 60).** Les valeurs de NE résultent de l'équation de Loreau et Hector (2001) calculée à partir de la biomasse (mg) par espèce par culture au jours 20, 40 et 60 de l'expérimentation et des données préliminaires mesurées au jour 1 de l'expérimentation.

```
> #NE en fonction des jours de croissance
> modNE = lme (NE ~ Jours,
+   random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1),
+                                       pdIdent(~Bloc-1))),
+   data=data,
+   weights = varIdent(form = ~1 | Jours),method="REML",control
+   =list(msMaxIter = 1000, msMaxEval = 1000))

> anova(modNE)
              numFD denFD  F-value p-value
(Intercept)      1   128  0.00909  0.9242
```

```
Jours          3    128 32.54603 <.0001
```

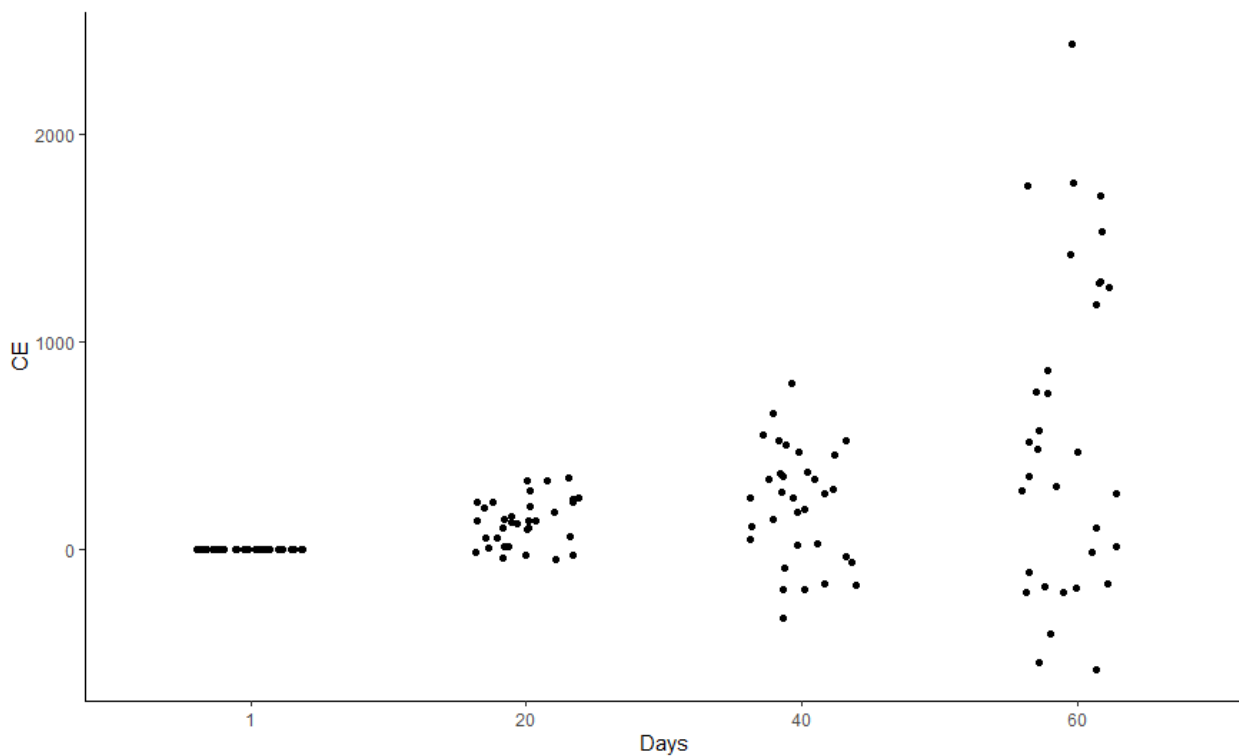
```
> contrast <- emmeans(modNE, "Jours")
```

```
> pairs(contrast)
```

contrast	estimate	SE	FD	t.ratio	p.value
Jours1 - Jours20	-152	22.2	128	-6.848	<.0001
Jours1 - Jours40	-355	62.8	128	-5.649	<.0001
Jours1 - Jours60	-431	99.3	128	-4.339	0.0002
Jours20 - Jours40	-203	66.7	128	-3.042	0.0149
Jours20 - Jours60	-279	101.8	128	-2.739	0.0351
Jours40 - Jours60	-76	117.5	128	-0.647	0.9166

Degrees-of-freedom method: containment

P value adjustment: tukey method for comparing a family of 4 estimates



**Figure D.2 : Valeur de l'effet de complémentarité (CE) en fonction des jours de croissance (1, 20, 40 et 60).** Les valeurs de CE résultent de l'équation de Loreau et Hector (2001) calculée à partir de la biomasse (mg) par espèce par culture au jours 20, 40 et 60 de l'expérimentation et des données préliminaires mesurées au jour 1 de l'expérimentation.



```

> #CE en fonction des jours de croissance
> modCE = lme (CE ~ Jours,
+   random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1),
+                                       pdIdent(~Bloc-1))),
+   data=data,
+   weights = varIdent(form = ~1 | Jours),method="REML",control
+   =list(msMaxIter = 1000, msMaxEval = 1000))

```

```

> anova(modCE)

```

	numFD	denFD	F-value	p-value
(Intercept)	1	128	5.127947	0.0252
Jours	3	128	27.354685	<.0001

```

> contrast <- emmeans(modCE, "Jours")

```

```

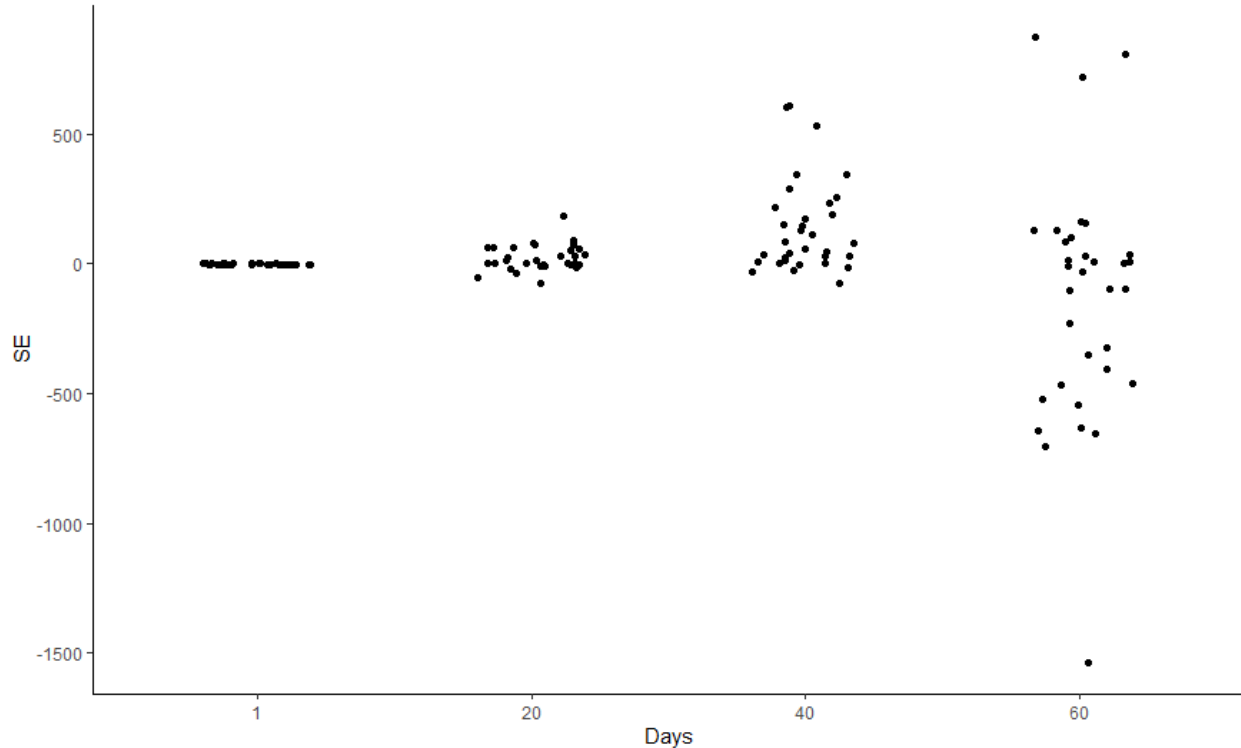
> pairs(contrast)

```

contrast	estimate	SE	FD	t.ratio	p.value
Jours1 - Jours20	-132.0	19.8	128	-6.679	<.0001
Jours1 - Jours40	-213.3	48.0	128	-4.449	0.0001
Jours1 - Jours60	-567.8	135.1	128	-4.202	0.0003
Jours20 - Jours40	-81.3	51.9	128	-1.567	0.4010
Jours20 - Jours60	-435.8	136.6	128	-3.191	0.0095
Jours40 - Jours60	-354.5	143.4	128	-2.472	0.0692

Degrees-of-freedom method: containment

P value adjustment: tukey method for comparing a family of 4 estimates



**Figure D.3 : Valeur de l'effet de sélection (SE) en fonction des jours de croissance (1, 20, 40 et 60).** Les valeurs de SE résultent de l'équation de Loreau et Hector (2001) calculée à partir de la biomasse (mg) par espèce par culture au jours 20, 40 et 60 de l'expérimentation et des données préliminaires mesurées au jour 1 de l'expérimentation.

```
> #SE en fonction des jours de croissance
> modSE = lme (SE ~ Jours,
+   random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1),
+   pdIdent(~Bloc-1))),
+   data=data,
+   weights = varIdent(form = ~1 | Jours),method="REML",control
+   =list(msMaxIter = 1000, msMaxEval = 1000))

> anova(modSE)
              numFD denFD   F-value p-value
(Intercept)      1   128 18.915587 <.0001
Jours              3   128  9.535597 <.0001

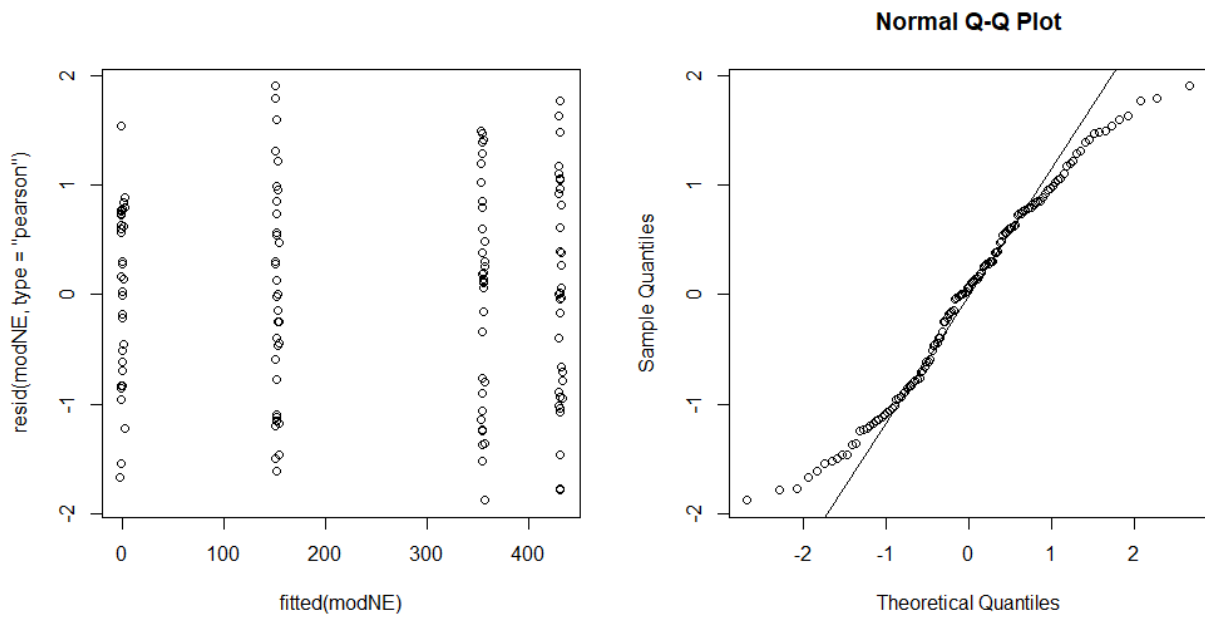
> contrast <- emmeans(modSE, "Jours")
> pairs(contrast)
contrast          estimate      SE  FD t.ratio p.value
Jours1 - Jours20     -20.2   8.95 128  -2.254 0.1146
Jours1 - Jours40    -141.6  31.13 128  -4.549 0.0001
Jours1 - Jours60     136.9  81.32 128   1.683 0.3370
Jours20 - Jours40   -121.5  32.39 128  -3.750 0.0015
```

Jours20 - Jours60	157.0	81.81	128	1.919	0.2251
Jours40 - Jours60	278.5	87.08	128	3.198	0.0093

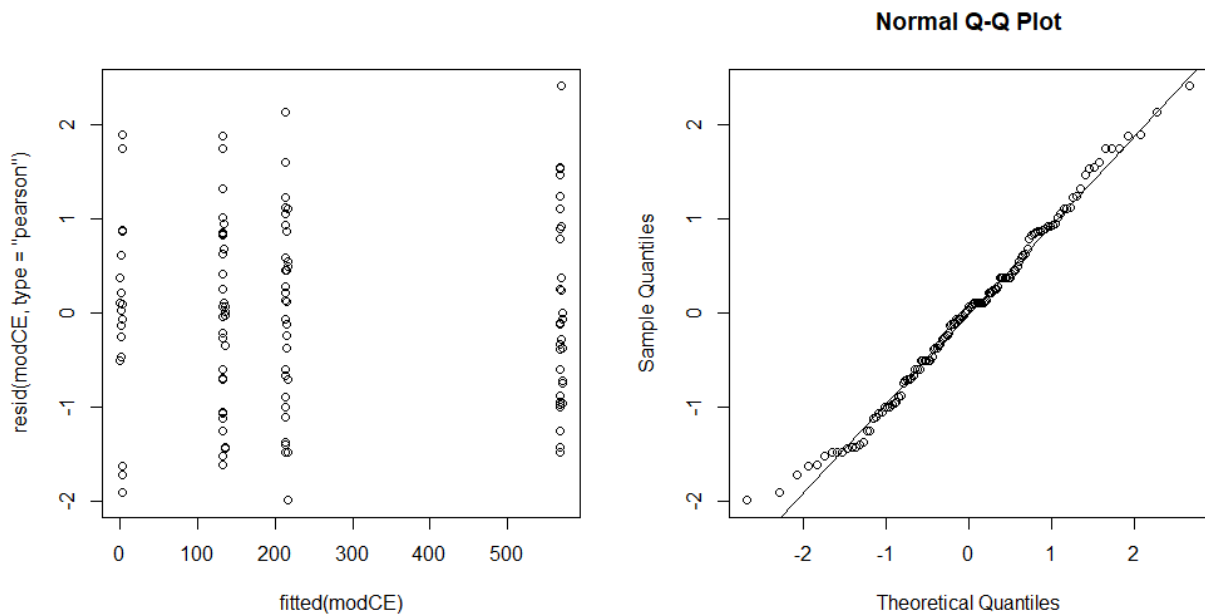
Degrees-of-freedom method: containment

P value adjustment: tukey method for comparing a family of 4 estimates

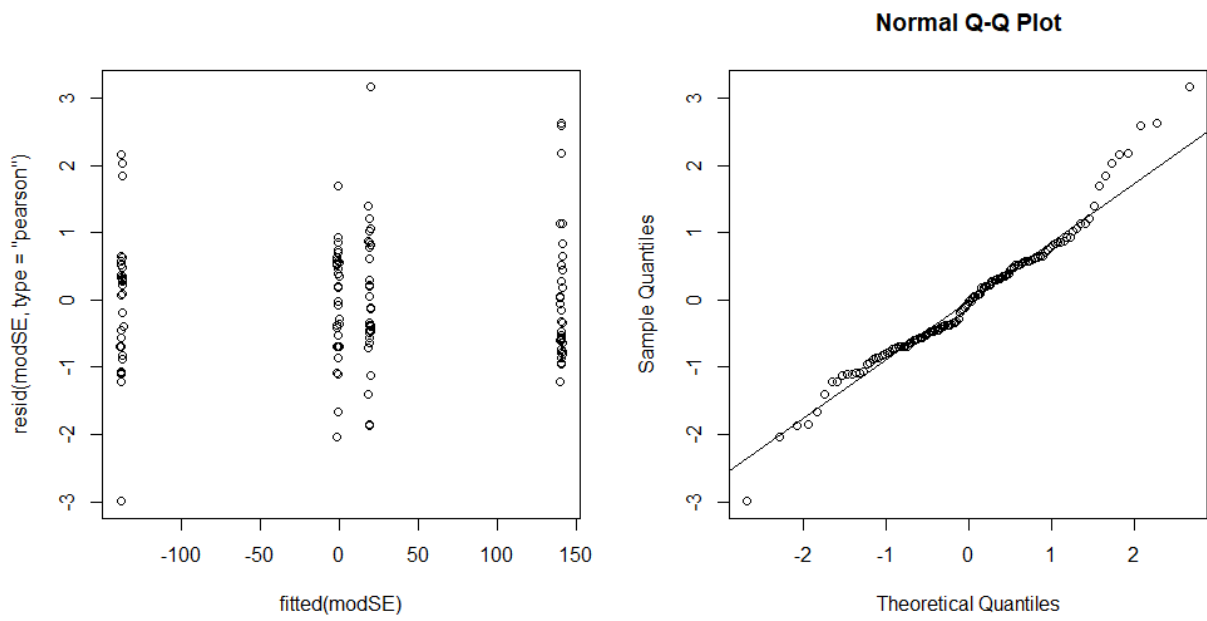
## D.2 Validation des modèles



**Figure D.4 : Validation de l'homoscédasticité (gauche) et la normalité (droite) des résidus du modèle NE en fonction des jours de croissance.**



**Figure D.5 : Validation de l'homoscédasticité (gauche) et la normalité (droite) des résidus du modèle CE en fonction des jours de croissance.**



**Figure D.6 : Validation de l'homoscédasticité (gauche) et la normalité (droite) des résidus du modèle SE en fonction des jours de croissance.**

### D.3 Régressions linéaires

```
> #NE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale
```

```
> modNEFFD = lme (NE ~ FFD, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1))))), data=J60)
```

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: J60

	AIC	BIC	logLik
	454.0369	461.2068	-222.0184

Random effects:

Composite Structure: Blocked

Block 1: CompositionLmLt, CompositionLmSp, CompositionLmSpLt, CompositionLmSpWc, CompositionLmSpWcLt, CompositionLmWc, CompositionLmWcLt, CompositionSpLt, CompositionSpWc, CompositionSpWcLt, CompositionWcLt

Formula: ~Composition - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

	CompositionLmLt	CompositionLmSp	CompositionLmSpLt
CompositionLmSpWc			
CompositionLmSpWcLt			
CompositionLmWc			
StdDev:	479.4639	479.4639	479.4639
479.4639	479.4639	479.4639	
CompositionLmWcLt		CompositionSpLt	CompositionSpWc
CompositionSpWcLt	CompositionWcLt		
StdDev:	479.4639	479.4639	479.4639
479.4639	479.4639		

Block 2: Bloc1, Bloc2, Bloc3

Formula: ~Bloc - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

	Bloc1	Bloc2	Bloc3	Residual
StdDev:	109.6124	109.6124	109.6124	154.7486

Fixed effects: NE ~ FFD

	Value	Std.Error	FD	t-value	p-value
(Intercept)	1175.7000	386.8933	31	3.038823	0.0048
FFD	-104.6337	49.4863	31	-2.114397	0.0426

Correlation:

(Intr)

FFD -0.91

Standardized Within-Group Residuals:

	Min	Q1	Med	Q3	Max
	-1.4467118	-0.6494070	-0.1651099	0.6905236	1.9551926

Number of Observations: 33

Number of Groups: 1

```
> r.squaredGLMM(modNEFFD)
```

```

          R2m          R2c
[1,] 0.2727347 0.9344891

```

> #NE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale II

```

> modNEFFD2 = lme (NE ~ FFD2, random=list(dummy =
pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1))))), data=J60)

```

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: J60

```

      AIC      BIC    logLik
452.4811 459.6511 -221.2406

```

Random effects:

Composite Structure: Blocked

```

Block 1:  CompositionLmLt,  CompositionLmSp,  CompositionLmSpLt,
CompositionLmSpWc,          CompositionLmSpWcLt,          CompositionLmWc,
CompositionLmWcLt, CompositionSpLt, CompositionSpWc, CompositionSpWcLt,
CompositionWcLt

```

Formula: ~Composition - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

```

      CompositionLmLt      CompositionLmSp      CompositionLmSpLt
CompositionLmSpWc CompositionLmSpWcLt CompositionLmWc
StdDev:           476.4773           476.4773           476.4773
476.4773           476.4773           476.4773
      CompositionLmWcLt      CompositionSpLt      CompositionSpWc
CompositionSpWcLt CompositionWcLt
StdDev:           476.4773           476.4773           476.4773
476.4773           476.4773

```

Block 2: Bloc1, Bloc2, Bloc3

Formula: ~Bloc - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

```

      Bloc1      Bloc2      Bloc3 Residual
StdDev: 78.05102 78.05102 78.05102 148.8152

```

Fixed effects: NE ~ FFD2

```

      Value Std.Error FD    t-value p-value
(Intercept) 1044.9832 267.74796 31  3.902862 0.0005
FFD2         -73.0552  26.16163 31 -2.792455 0.0089

```

Correlation:

(Intr)

```

FFD2 -0.821

```

Standardized Within-Group Residuals:

```

      Min      Q1      Med      Q3      Max

```

-1.19842293 -0.63201124 -0.00759377 0.63382319 1.84223933

Number of Observations: 33

Number of Groups: 1

> r.squaredGLMM(modNEFFD2)

          R2m      R2c  
[1,] 0.2114168 0.931586

> #NE en fonction de la diversité fonctionnelle réalisée

> modNERFD = lme (NE ~ RFD, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1))))), data=J60)

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: J60

          AIC      BIC     logLik  
458.9368 466.1068 -224.4684

Random effects:

Composite Structure: Blocked

Block 1: CompositionLmLt, CompositionLmSp, CompositionLmSpLt,  
CompositionLmSpWc, CompositionLmSpWcLt, CompositionLmWc,  
CompositionLmWcLt, CompositionSpLt, CompositionSpWc, CompositionSpWcLt,  
CompositionWcLt

Formula: ~Composition - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

	CompositionLmLt	CompositionLmSp	CompositionLmSpLt
CompositionLmSpWc			
CompositionLmSpWcLt			
CompositionLmWc			
StdDev:	569.3709	569.3709	569.3709
569.3709	569.3709	569.3709	
	CompositionLmWcLt	CompositionSpLt	CompositionSpWc
CompositionSpWcLt			
CompositionWcLt			
StdDev:	569.3709	569.3709	569.3709
569.3709	569.3709		

Block 2: Bloc1, Bloc2, Bloc3

Formula: ~Bloc - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

	Bloc1	Bloc2	Bloc3	Residual
StdDev:	112.6178	112.6178	112.6178	156.8723

Fixed effects: NE ~ RFD

	Value	Std.Error	FD	t-value	p-value
(Intercept)	415.5611	291.59936	31	1.4251096	0.1641
RFD	2.1526	31.41367	31	0.0685231	0.9458

Correlation:

(Intr)  
RFD -0.771



Standardized Within-Group Residuals:

	Min	Q1	Med	Q3	Max
	-1.3426351	-0.6232178	-0.1150251	0.6905254	1.9269003

Number of Observations: 33

Number of Groups: 1

```
> r.squaredGLMM(modNERFD)
              R2m      R2c
[1,] 0.0001106477 0.9319284
```

**> #CE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale**

```
> modCEFFD = lme (CE ~ FFD, random=list(dummy =
pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1))))), data=J60)
```

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: J60

	AIC	BIC	logLik
	484.6512	491.8211	-237.3256

Random effects:

Composite Structure: Blocked

Block 1: CompositionLmLt, CompositionLmSp, CompositionLmSpLt,  
CompositionLmSpWc, CompositionLmSpWcLt, CompositionLmWc,  
CompositionLmWcLt, CompositionSpLt, CompositionSpWc, CompositionSpWcLt,  
CompositionWcLt

Formula: ~Composition - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

	CompositionLmLt	CompositionLmSp	CompositionLmSpLt
CompositionLmSpWc			
CompositionLmSpWcLt			
CompositionLmWc			
StdDev:	632.0466	632.0466	632.0466
632.0466	632.0466	632.0466	
CompositionLmWcLt		CompositionSpLt	CompositionSpWc
CompositionSpWcLt	CompositionWcLt		
StdDev:	632.0466	632.0466	632.0466
632.0466	632.0466		

Block 2: Bloc1, Bloc2, Bloc3

Formula: ~Bloc - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

	Bloc1	Bloc2	Bloc3	Residual
StdDev:	0.02684217	0.02684217	0.02684217	299.4621

Fixed effects: CE ~ FFD

	Value	Std.Error	FD	t-value	p-value
(Intercept)	1565.1509	512.8055	31	3.052134	0.0046
FFD	-140.0128	66.4869	31	-2.105872	0.0434

Correlation:

(Intr)

FFD -0.923

Standardized Within-Group Residuals:

	Min	Q1	Med	Q3	Max
	-1.58370648	-0.54853717	0.09797755	0.36655352	2.79709439

Number of Observations: 33

Number of Groups: 1

> r.squaredGLMM(modCEFFD)

	R2m	R2c
[1,]	0.2673668	0.8656867

> #CE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale II

> modCEFFD2 = lme (CE ~ FFD2, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1))))), data=J60)

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: J60

	AIC	BIC	logLik
	487.3453	494.5152	-238.6726

Random effects:

Composite Structure: Blocked

Block 1: CompositionLmLt, CompositionLmSp, CompositionLmSpLt, CompositionLmSpWc, CompositionLmSpWcLt, CompositionLmWc, CompositionLmWcLt, CompositionSpLt, CompositionSpWc, CompositionSpWcLt, CompositionWcLt

Formula: ~Composition - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

	CompositionLmLt	CompositionLmSp	CompositionLmSpLt
CompositionLmSpWc			
CompositionLmSpWcLt			
CompositionLmWc			
StdDev:	642.5101	642.5101	642.5101
642.5101	642.5101	642.5101	
	CompositionLmWcLt	CompositionSpLt	CompositionSpWc
CompositionSpWcLt			
CompositionWcLt			
StdDev:	642.5101	642.5101	642.5101
642.5101	642.5101		

Block 2: Bloc1, Bloc2, Bloc3

Formula: ~Bloc - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

	Bloc1	Bloc2	Bloc3	Residual
StdDev:	135.4983	135.4983	135.4983	293.6824

Fixed effects: CE ~ FFD2

	Value	Std.Error	FD	t-value	p-value
(Intercept)	1294.1217	422.5717	31	3.062490	0.0045

FFD2 -86.3211 43.2775 31 -1.994596 0.0549

Correlation:

(Intr)

FFD2 -0.861

Standardized Within-Group Residuals:

	Min	Q1	Med	Q3	Max
	-1.368333208	-0.605407559	-0.007632204	0.427973099	2.670038854

Number of Observations: 33

Number of Groups: 1

> r.squaredGLMM(modCEFFD2)

	R2m	R2c
[1,]	0.1558754	0.8592941

> #CE en fonction de la diversité fonctionnelle réalisée

> modCERFD = lme (CE ~ RFD, random=list(dummy = pdBlocked(list(pdIdent(~Composition-1), pdIdent(~Bloc-1))))), data=J60)

Linear mixed-effects model fit by REML

Data: J60

	AIC	BIC	logLik
	488.1465	495.3164	-239.0733

Random effects:

Composite Structure: Blocked

Block 1: CompositionLmLt, CompositionLmSp, CompositionLmSpLt, CompositionLmSpWc, CompositionLmSpWcLt, CompositionLmWc, CompositionLmWcLt, CompositionSpLt, CompositionSpWc, CompositionSpWcLt, CompositionWcLt

Formula: ~Composition - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

	CompositionLmLt	CompositionLmSp	CompositionLmSpLt
CompositionLmSpWc			
CompositionLmSpWcLt			
CompositionLmWc			
StdDev:	849.142	849.142	849.142
849.142	849.142	849.142	
CompositionLmWcLt			
CompositionSpLt			
CompositionSpWc			
StdDev:	849.142	849.142	849.142
849.142	849.142		

Block 2: Bloc1, Bloc2, Bloc3

Formula: ~Bloc - 1 | dummy

Structure: Multiple of an Identity

	Bloc1	Bloc2	Bloc3	Residual
StdDev:	0.0164377	0.0164377	0.0164377	281.2954

Fixed effects: CE ~ RFD

	Value	Std.Error	FD	t-value	p-value
(Intercept)	138.85066	424.0204	31	0.3274622	0.7455
RFD	60.02532	46.7106	31	1.2850467	0.2083

Correlation:  
(Intr)  
RFD -0.789

Standardized Within-Group Residuals:

Min	Q1	Med	Q3	Max
-1.6299108	-0.4203540	-0.0219567	0.3891718	2.6832313

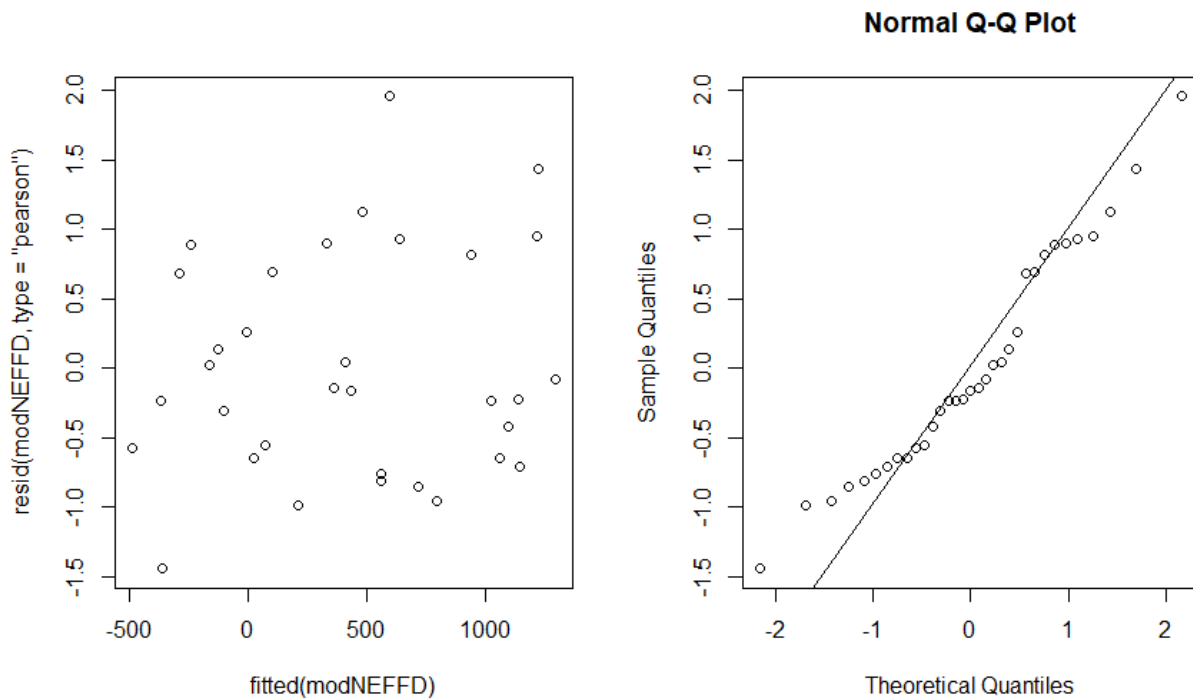
Number of Observations: 33

Number of Groups: 1

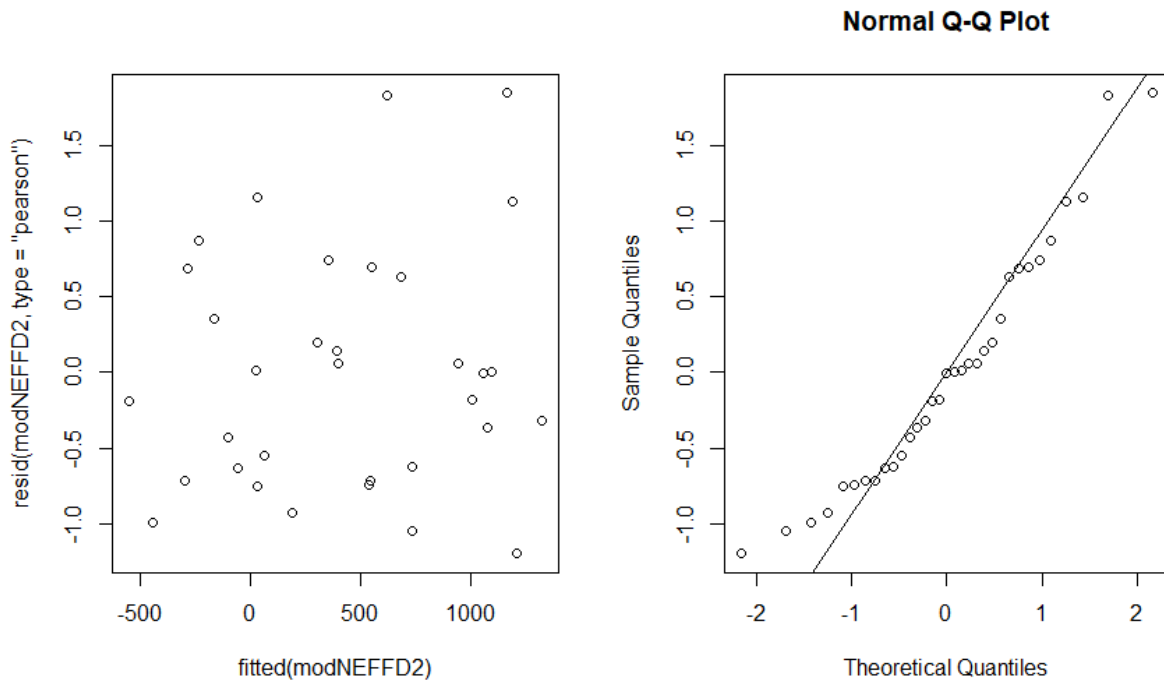
> r.squaredGLMM(modCERFD)

	R2m	R2c
[1,]	0.03741813	0.9048122

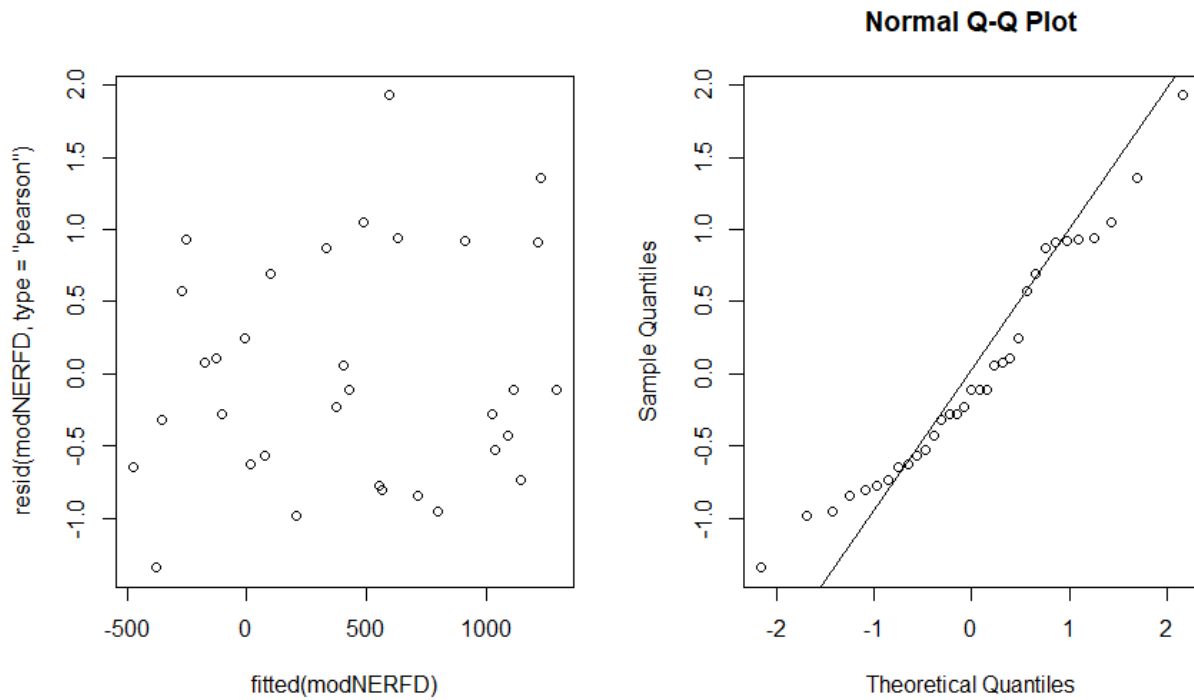
#### D.4 Validation des modèles



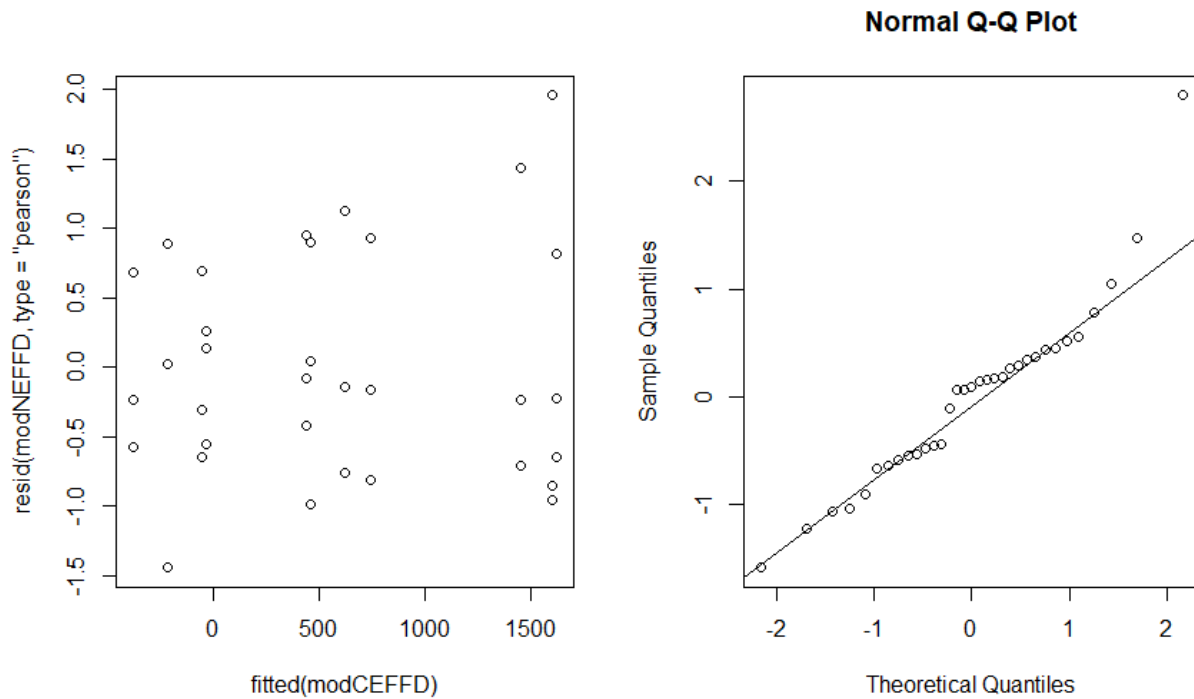
**Figure D.7 : Validation de l'homoscédasticité (gauche) et la normalité (droite) des résidus du modèle NE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale.**



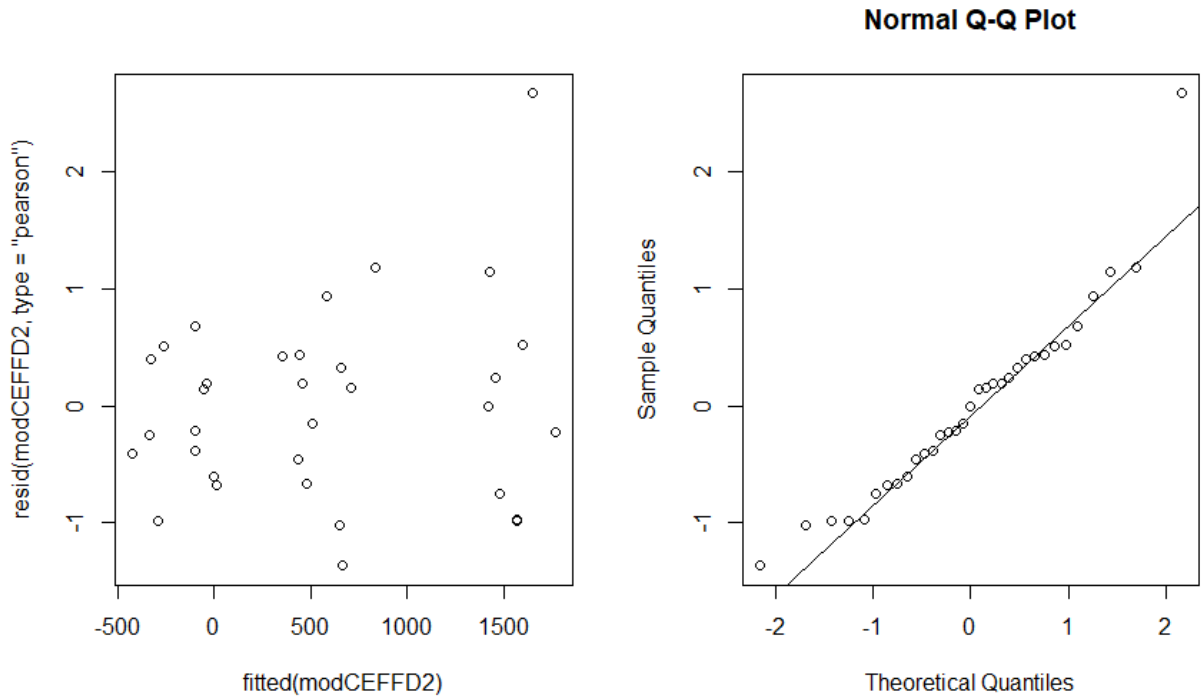
**Figure D.8 : Validation de l'homoscédasticité (gauche) et la normalité (droite) des résidus du modèle NE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale II.**



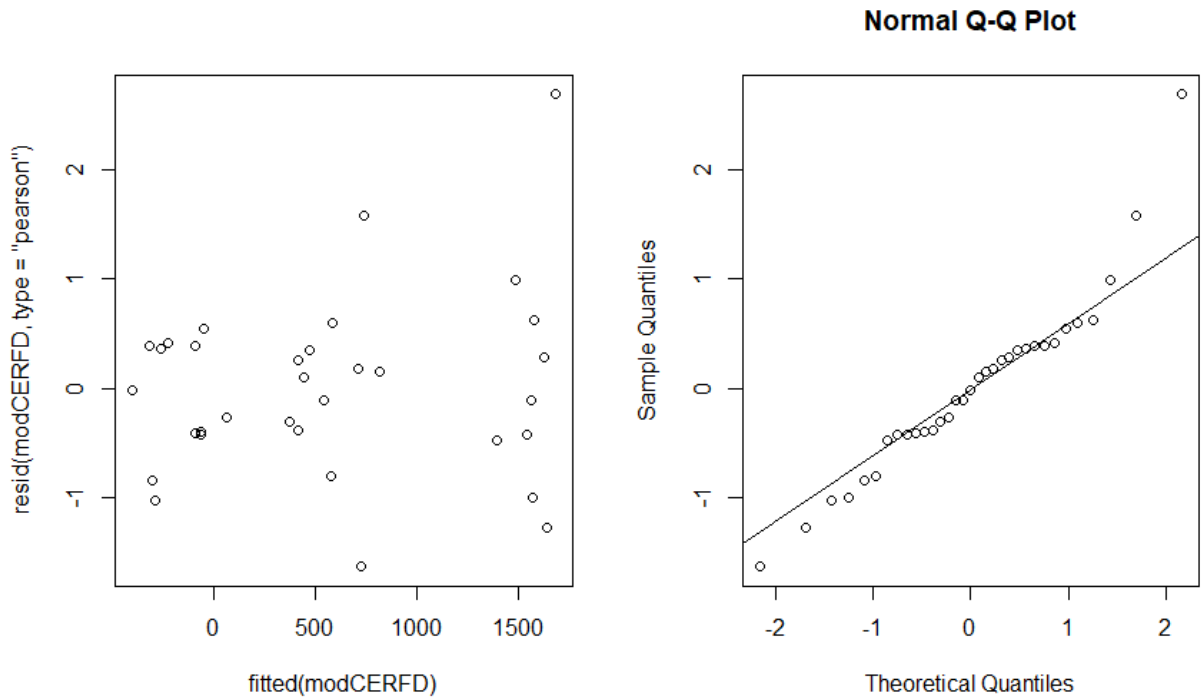
**Figure D.9 : Validation de l’homoscédasticité (gauche) et la normalité (droite) des résidus du modèle NE en fonction de la diversité fonctionnelle réalisée.**



**Figure D.10 : Validation de l’homoscédasticité (gauche) et la normalité (droite) des résidus du modèle CE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale.**



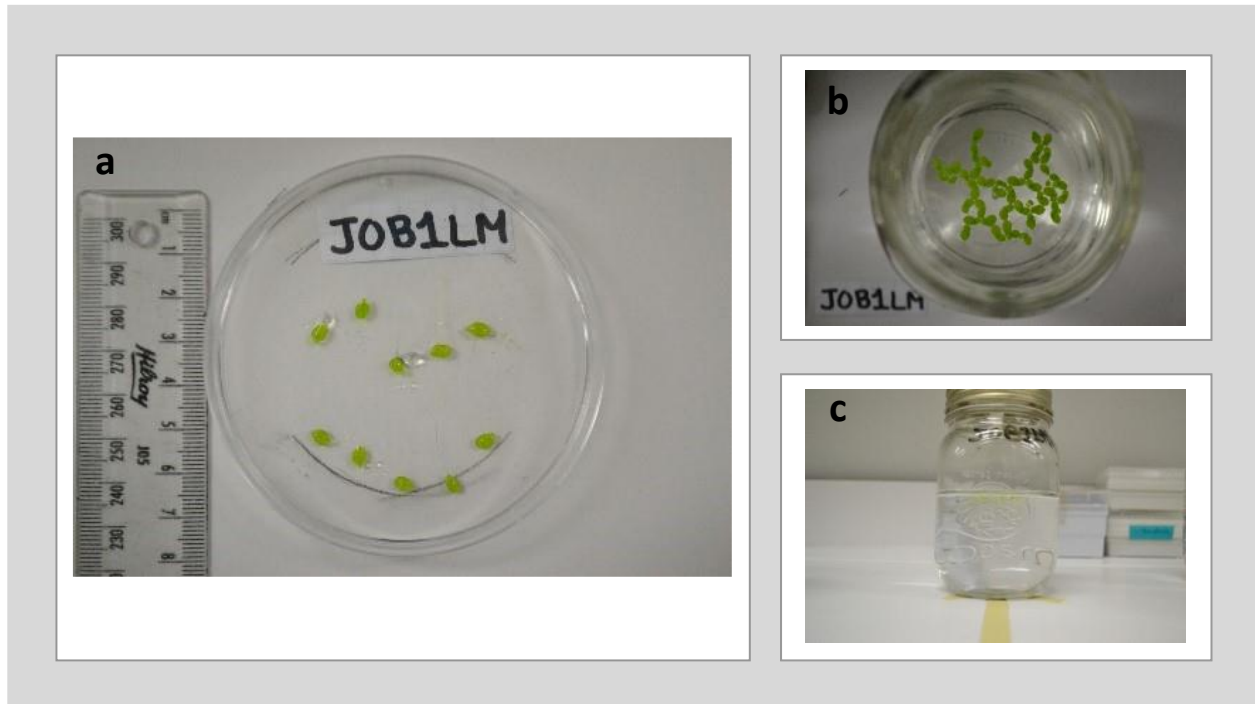
**Figure D.11 : Validation de l'homoscédasticité (gauche) et la normalité (droite) des résidus du modèle CE en fonction de la diversité fonctionnelle fondamentale II.**



**Figure D.12 : Validation de l'homoscédasticité (gauche) et la normalité (droite) des résidus du modèle CE en fonction de la diversité fonctionnelle réalisée.**

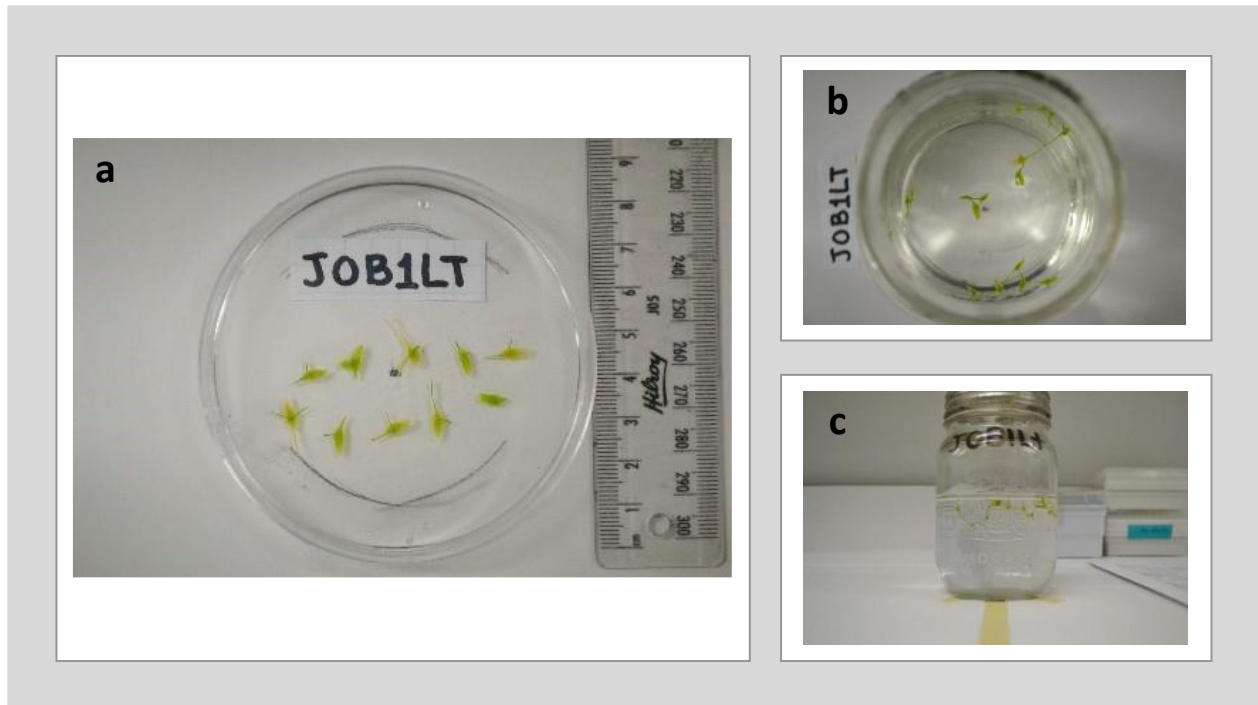
## ANNEXE E

### PHOTOS DES CULTURES DE LENTILLES D'EAU

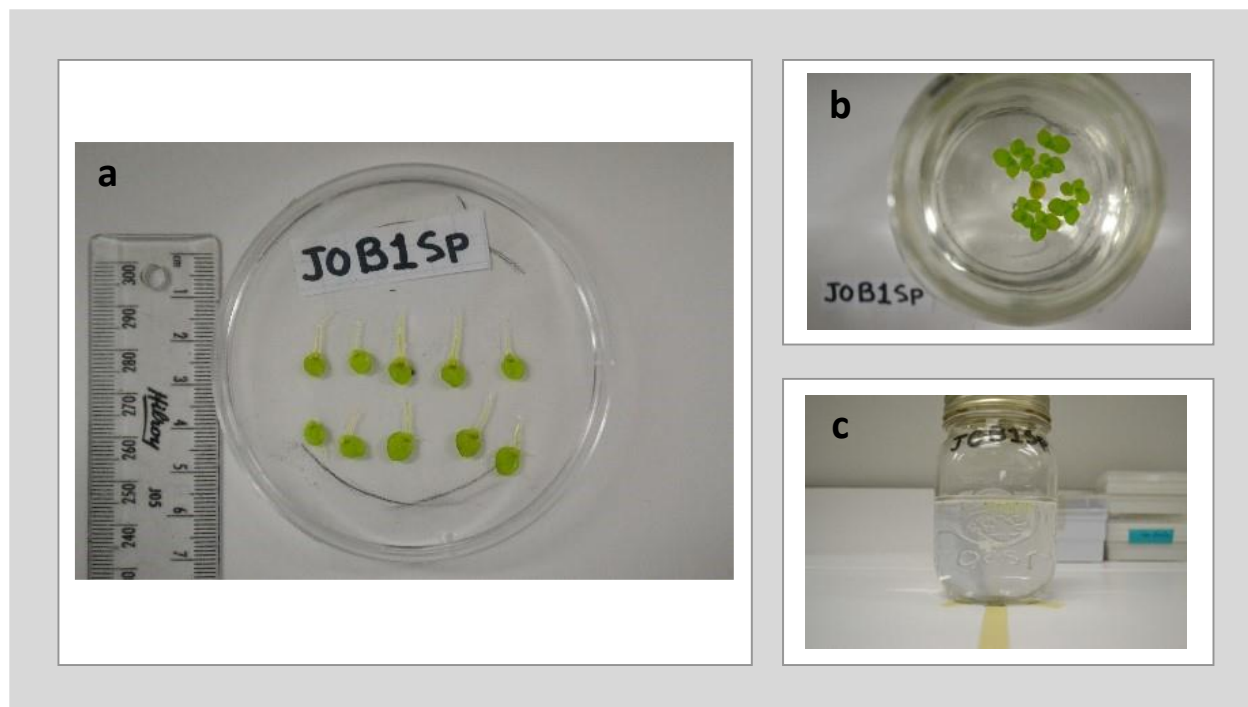


**Figure E.1 : Photos de *Lemna minor* au jour 1 de l'expérimentation.** En a, photo de 10 individus déposés sur pétri. En b, photo vue du dessus d'une monoculture. En c, photo vue du côté d'une monoculture.

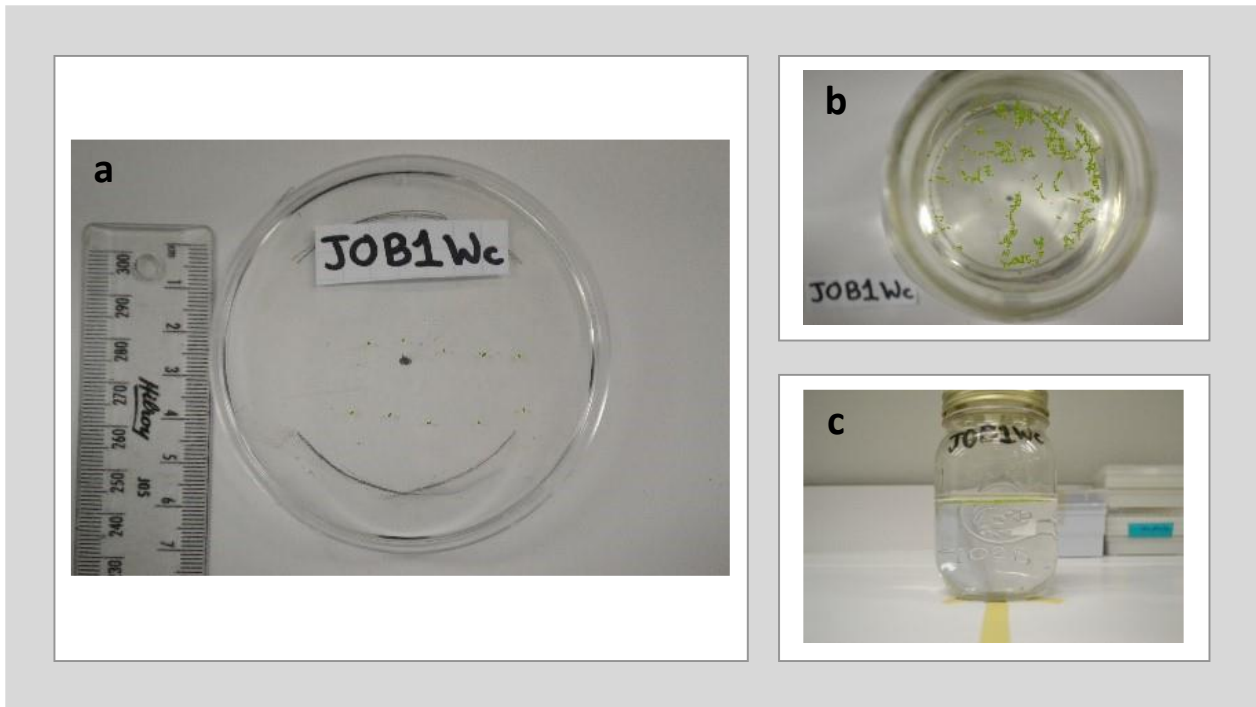




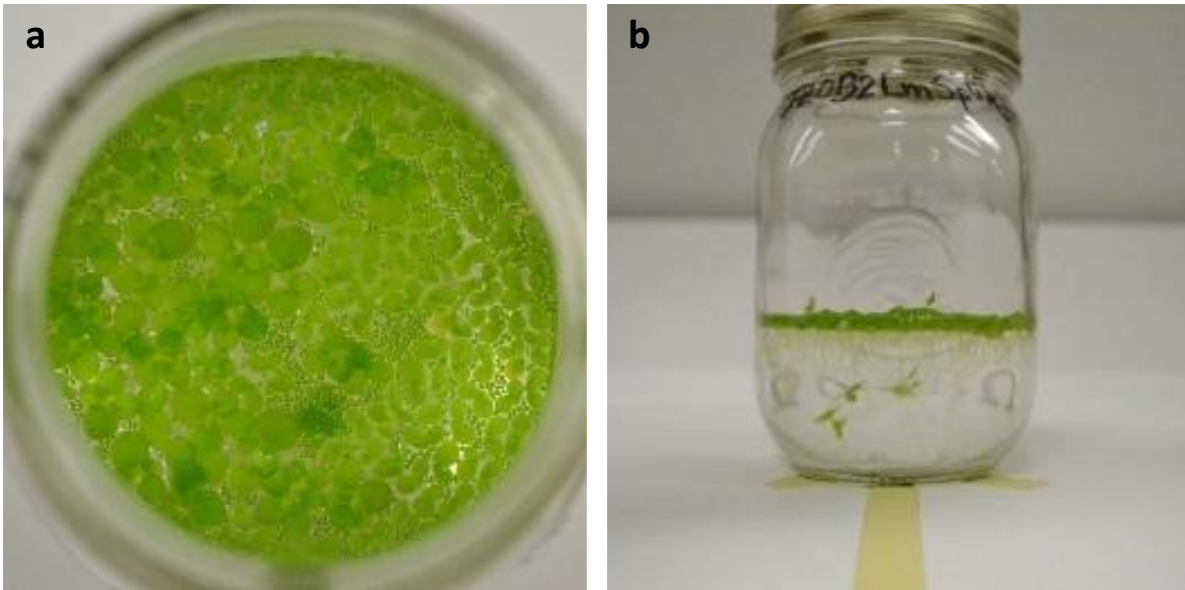
**Figure E.2 : Photos de *Lemna trisulca* au jour 1 de l'expérimentation.** En a, photo de 10 individus déposés sur pétri. En b, photo vue du dessus d'une monoculture. En c, photo vue du côté d'une monoculture.



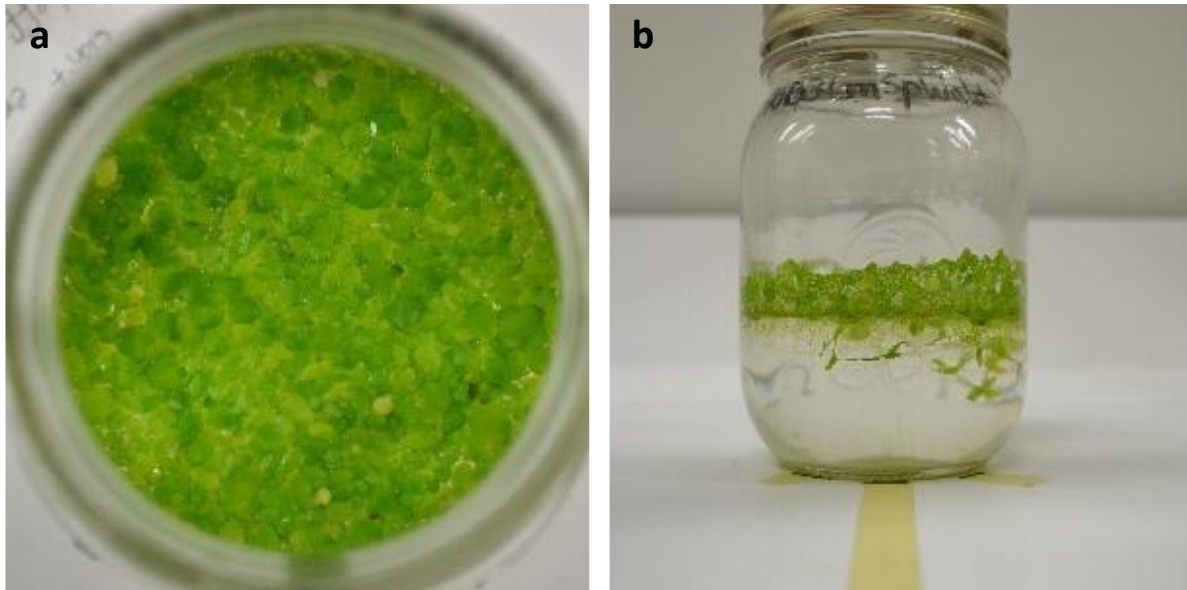
**Figure E.3 : Photos de *Spirodela polyrhiza* au jour 1 de l'expérimentation.** En a, photo de 10 individus déposés sur pétri. En b, photo vue du dessus d'une monoculture. En c, photo vue du côté d'une monoculture.



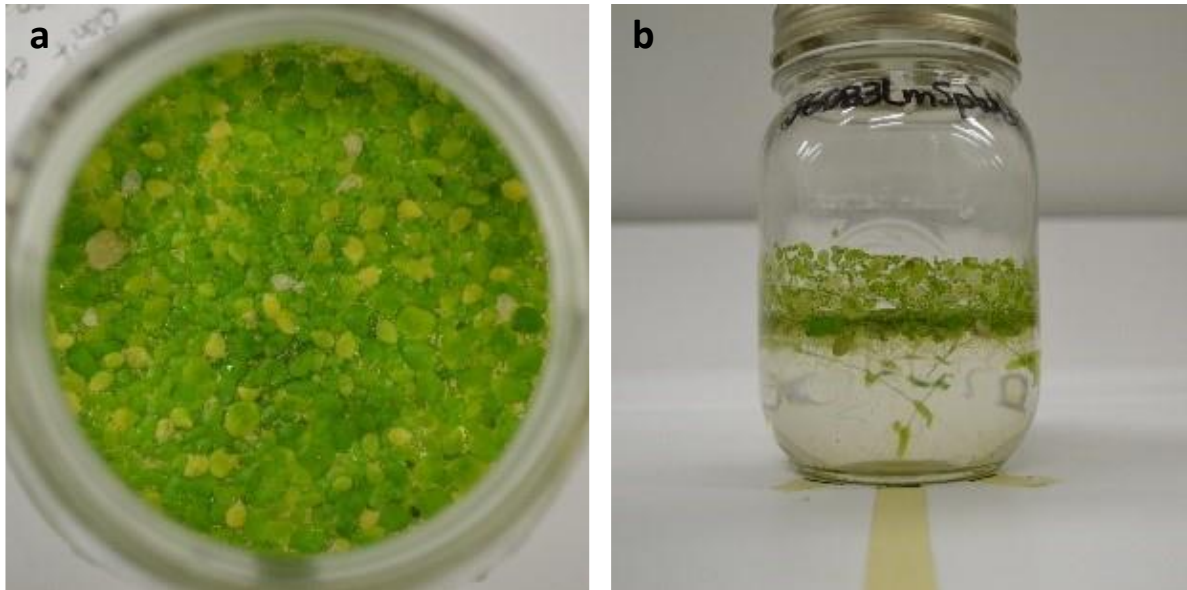
**Figure E.4 : Photos de *Wolffia columbiana* au jour 1 de l'expérimentation.** En a, photo de 10 individus déposés sur pétri. En b, photo vue du dessus d'une monoculture. En c, photo vue du côté d'une monoculture.



**Figure E.5 : Photos d'une polyculture de 4 espèces au jour 20 de l'expérimentation.** La polyculture est composée de *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza* et *Wolffia columbiana*. Les espèces ont été introduites en proportion équivalentes au jour 1 de l'expérimentation et la culture a été maintenue en conditions stériles en chambre de croissance les 20 jours suivants. En a, la polyculture vue du dessus. En b, la polyculture vue de côté.



**Figure E.6 : Photos d'une polyculture de 4 espèces au jour 40 de l'expérimentation.** La polyculture est composée de *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza* et *Wolffia columbiana*. Les espèces ont été introduites en proportion équivalentes au jour 1 de l'expérimentation et la culture a été maintenue en conditions stériles en chambre de croissance les 40 jours suivants. En a, la polyculture vue du dessus. En b, la polyculture vue de côté.



**Figure E.7 : Photos d'une polyculture de 4 espèces au jour 60 de l'expérimentation.** La polyculture est composée de *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza* et *Wolffia columbiana*. Les espèces ont été introduites en proportion équivalentes au jour 1 de l'expérimentation et la culture a été maintenue en conditions stériles en chambre de croissance les 60 jours suivants. En a, la polyculture vue du dessus. En b, la polyculture vue de côté.

## RÉFÉRENCES

- Aarssen, L. W. (1997). High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species. *Oikos*, 80, 183-184.
- Abakumova, M., Zobel, K., Lepik, A., & Semchenko, M. (2016). Plasticity in plant functional traits is shaped by variability in neighbourhood species composition. *New Phytologist*, 211(2), 455-463.
- Agrawal, A. A., Laforsch, C., & Tollrian, R. (1999). Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature*, 401(6748), 60-63.
- Appenroth K.J., Borisjuk N., Lam E. (2013) Telling duckweed apart: genotyping technologies for the Lemnaceae. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 19, 1–10.
- Ashton, I. W., Miller, A. E., Bowman, W. D., & Suding, K. N. (2010). Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. *Ecology*, 91(11), 3252-3260.
- Bakker, L. M., Barry, K. E., Mommer, L., & van Ruijven, J. (2021). Focusing on individual plants to understand community scale biodiversity effects: the case of root distribution in grasslands. *Oikos*, 130(11), 1954-1966.
- Bongers, F. J., Schmid, B., Bruelheide, H., Bongers, F., Li, S., von Oheimb, G., ... & Liu, X. (2021). Functional diversity effects on productivity increase with age in a forest biodiversity experiment. *Nature Ecology & Evolution*, 5(12), 1594-1603.
- Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*, 13(1), 115-155.
- Bret-Harte, M. S., Shaver, G. R., Zoerner, J. P., Johnstone, J. F., Wagner, J. L., Chavez, A. S., ... & Laundre, J. A. (2001). Developmental plasticity allows *Betula nana* to dominate tundra subjected to an altered environment. *Ecology*, 82(1), 18-32.
- Bronstein, J. L. (2009). The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology*, 97(6), 1160-1170.

- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in ecology & evolution*, 18(3), 119-125.
- Cardinale, B. J. (2013). Towards a general theory of biodiversity for the Anthropocene. *Elem Sci Anth*, 1.
- Cardinale, B. J., Ives, A. R., & Inchausti, P. (2004). Effects of species diversity on the primary productivity of ecosystems: extending our spatial and temporal scales of inference. *Oikos*, 104(3), 437-450.
- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Emmett Duffy, J., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M., & Jouseau, C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443(7114), 989-992.
- Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S., ... & Weis, J. J. (2007). Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(46), 18123-18128.
- Carroll, I. T., Cardinale, B. J., & Nisbet, R. M. (2011). Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function. *Ecology*, 92(5), 1157-1165.
- Cheng, J. J., & Stomp, A. M. (2009). Growing duckweed to recover nutrients from wastewaters and for production of fuel ethanol and animal feed. *Clean–Soil, Air, Water*, 37(1), 17-26.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.
- Baach, E., Himes, A., Polinko, A., Granger, J. J., & Zhou, Q. (2022). Diversity-productivity relationships in forests of the southeastern United States: Leveraging national inventory data and tree functional traits. Available at SSRN 4120324.
- De Wit, C. T. (1960). On competition (No. 66.8). Pudoc.



- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20684-20689.
- Donohue, K. (2003). Setting the stage: phenotypic plasticity as habitat selection. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S79-S92.
- Duffy, J. E., Godwin, C. M., & Cardinale, B. J. (2017). Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature*, 549(7671), 261-264.
- Dyer, A. R., Brown, C. S., Espeland, E. K., McKay, J. K., Meimberg, H., & Rice, K. J. (2010). SYNTHESIS: The role of adaptive trans-generational plasticity in biological invasions of plants. *Evolutionary Applications*, 3(2), 179-192.
- Edgar, C. B., & Burk, T. E. (2001). Productivity of aspen forests in northeastern Minnesota, USA, as related to stand composition and canopy structure. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(6), 1019-1029.
- Fargione, J., Tilman, D., Dybzinski, R., Lambers, J. H. R., Clark, C., Harpole, W. S., ... & Loreau, M. (2007). From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity–productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1611), 871-876.
- Forrester, D. I. (2014). The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: from pattern to process. *Forest Ecology and Management*, 312, 282-292.
- Gamfeldt, L., Hillebrand, H., & Jonsson, P. R. (2008). Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology*, 89(5), 1223-1231.
- Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K., & Veblen, T. T. (Eds.). (1992). *Plant succession: theory and prediction* (Vol. 11). Springer Science & Business Media.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902-910.

- Gross, N., Suding, K. N., Lavorel, S., & Roumet, C. (2007). Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *Journal of Ecology*, 95(6), 1296-1305.
- Grossman, J. J., Vanhellefont, M., Barsoum, N., Bauhus, J., Bruelheide, H., Castagneyrol, B., ... & Verheyen, K. (2018). Synthesis and future research directions linking tree diversity to growth, survival, and damage in a global network of tree diversity experiments. *Environmental and Experimental Botany*, 152, 68-89.
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. Population biology of plants.
- Hector, A. (1998). The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos*, 82(3), 597-599.
- Hector, A., & Bagchi, R. (2007). Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448(7150), 188-190.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., ... & Lawton, J. H. (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *science*, 286(5442), 1123-1127.
- Higashi, M. (1993). An extension of niche theory for complex interactions. *Mutualism and Community Organization: Behavioural, Theoretical, and Food-Web Approaches* (Kawanabe, H. et al., eds), 311-322.
- Hillman, W. S. (1961). The Lemnaceae, or duckweeds. *The Botanical Review*, 27(2), 221-287.
- Hillman, W. S. (1976). Calibrating Duckweeds: Light, Clocks, Metabolism, Flowering: Special characteristics of Lemnaceae may offer unique insights into plant development. *Science*, 193(4252), 453-458.
- Hodge, A. (2004). The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New phytologist*, 162(1), 9-24.
- Hooper, D. U., & Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1302-1305.

- Hooper, D. U., Chapin Iii, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3-35
- Huang, Y., Chen, Y., Castro-Izaguirre, N., Baruffol, M., Brezzi, M., Lang, A., ... & Schmid, B. (2018). Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science*, 362(6410), 80-83.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., ... & Loreau, M. (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477(7363), 199-202.
- Isbell, F. I., Losure, D. A., Yurkonis, K. A., & Wilsey, B. J. (2008). Diversity–productivity relationships in two ecologically realistic rarity–extinction scenarios. *Oikos*, 117(7), 996-1005.
- Jacob, M., Leuschner, C., & Thomas, F. M. (2010). Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. *Annals of Forest Science*, 67(5), 503.
- Jiang, L. (2007). Negative selection effects suppress relationships between bacterial diversity and ecosystem functioning. *Ecology*, 88(5), 1075-1085.
- Jucker, T., Bouriaud, O., & Coomes, D. A. (2015). Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Functional Ecology*, 29(8), 1078-1086.
- Jucker, T., Koricheva, J., Finér, L., Bouriaud, O., Iacopetti, G., & Coomes, D. A. (2020). Good things take time—Diversity effects on tree growth shift from negative to positive during stand development in boreal forests. *Journal of Ecology*, 108(6), 2198-2211.
- Kirby, K. R., & Potvin, C. (2007). Variation in carbon storage among tree species: implications for the management of a small-scale carbon sink project. *Forest Ecology and Management*, 246(2-3), 208-221.

- Laird, R. A., & Barks, P. M. (2018). Skimming the surface: duckweed as a model system in ecology and evolution. *American journal of botany*, 105(12), 1962-1966.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305.
- Lambers, H. A. N. S., & Poorter, H. (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. In *Advances in ecological research* (Vol. 23, pp. 187-261). Academic Press.
- Landolt, E. (1998). Lemnaceae. In *Flowering Plants· Monocotyledons* (pp. 264-270). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Lemon, G. D., Posluszny, U., & Husband, B. C. (2001). Potential and realized rates of vegetative reproduction in *Spirodela polyrhiza*, *Lemna minor*, and *Wolffia borealis*. *Aquatic Botany*, 70(1), 79-87.
- Lenth, R., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P., & Herve, M. (2019). Package ‘emmeans’.
- Lepik, M., Liira, J., & Zobel, K. (2005). High shoot plasticity favours plant coexistence in herbaceous vegetation. *Oecologia*, 145(3), 465-474.
- Les, D. H., Crawford, D. J., Landolt, E., Gabel, J. D., & Kimball, R. T. (2002). Phylogeny and systematics of Lemnaceae, the duckweed family. *Systematic Botany*, 27(2), 221-240.
- Li, Y., Härdtle, W., Bruelheide, H., Nadrowski, K., Scholten, T., von Wehrden, H., & von Oheimb, G. (2014). Site and neighborhood effects on growth of tree saplings in subtropical plantations (China). *Forest Ecology and Management*, 327, 118-127.
- Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., ... & Reich, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309), aaf8957.
- Loreau, M. (2004). Does functional redundancy exist?. *Oikos*, 104(3), 606-611.

- Loreau, M. (2010). *From populations to ecosystems*. Princeton University Press.
- Loreau, M. (1998). Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 82(3), 600-602.
- Loreau, M., & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842), 72-76.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... & Tilman, D. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *science*, 294(5543), 804-808.
- McIntire, E. J., & Fajardo, A. (2014). Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist*, 201(2), 403-416.
- Milberg, P., Karlsson, J., Wessman, L., & Karlsson, L. M. (2014). Do differences in plasticity during early growth lead to differing success in competition? A test using four co-occurring annual P apaver. *Plant species biology*, 29(1), 92-100.
- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., & Relyea, R. A. (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, 20(12), 685-692.
- 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(5), 884-893.
- Mori, A. S., Dee, L. E., Gonzalez, A., Ohashi, H., Cowles, J., Wright, A. J., ... & Isbell, F. (2021). Biodiversity–productivity relationships are key to nature-based climate solutions. *Nature Climate Change*, 11(6), 543-550.
- Mueller, K. E., Tilman, D., Fornara, D. A., & Hobbie, S. E. (2013). Root depth distribution and the diversity–productivity relationship in a long-term grassland experiment. *Ecology*, 94(4), 787-793.

- Mulder, C. P. H., Uliassi, D. D., & Doak, D. F. (2001). Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(12), 6704-6708.
- Naeem, S., Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H., & Woodin, R. M. (1995). Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 347(1321), 249-262.
- Pan, Q., Symstad, A. J., Bai, Y., Huang, J., Wu, J., Naeem, S., ... & Han, X. (2022). Biodiversity-productivity relationships in a natural grassland community vary under diversity loss scenarios. *Journal of Ecology*, 110(1), 210-220.
- Paquette, A., & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 170-180.
- Petchey, O. L. (2003). Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos*, 101(2), 323-330.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Heisterkamp, S., Van Willigen, B., & Maintainer, R. (2017). Package 'nlme'. Linear and nonlinear mixed effects models, version, 3(1).
- Poorter, H., & Remkes, C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83(4), 553-559.
- Pretzsch, H. (2014). Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 327, 251-264.
- Pretzsch, H., & Dieler, J. (2012). Evidence of variant intra-and interspecific scaling of tree crown structure and relevance for allometric theory. *Oecologia*, 169(3), 637-649.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

- Reich, P. B., Tilman, D., Isbell, F., Mueller, K., Hobbie, S. E., Flynn, D. F., & Eisenhauer, N. (2012). Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science*, 336(6081), 589-592.
- Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological monographs*, 62(3), 365-392.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., ... & Schulze, E. D. (2012). Using plant functional traits to explain diversity–productivity relationships. *PloS one*, 7(5), e36760.
- Schellenberger Costa, D., Gerschlauser, F., Pabst, H., Kühnel, A., Huwe, B., Kiese, R., ... & Kleyer, M. (2017). Community-weighted means and functional dispersion of plant functional traits along environmental gradients on Mount Kilimanjaro. *Journal of Vegetation Science*, 28(4), 684-695.
- Shovon, T. A., Kang, S., Scherer-Lorenzen, M., & Nock, C. A. (2022). Changes in the direction of the diversity-productivity relationship over fifteen years of stand development in a planted temperate forest. *Journal of Ecology*.
- Stefan, L., Hartmann, M., Engbersen, N., Six, J., & Schöb, C. (2021). Positive effects of crop diversity on productivity driven by changes in soil microbial composition. *Frontiers in microbiology*, 12, 660749.
- Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science*, 5(12), 537-542.
- Symstad, A. J., Chapin, F. S., Wall, D. H., Gross, K. L., Huenneke, L. F., Mittelbach, G. G., ... & Tilman, D. (2003). Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *Bioscience*, 53(1), 89-98.
- Taylor, A. R., Gao, B., & Chen, H. Y. (2020). The effect of species diversity on tree growth varies during forest succession in the boreal forest of central Canada. *Forest Ecology and Management*, 455, 117641.

- Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80(5), 1455-1474.
- Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 45, 471-493.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997a). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302. a
- Tilman, D., Lehman, C. L., & Thomson, K. T. (1997b). Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the national academy of sciences*, 94(5), 1857-1861.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., & Lehman, C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294(5543), 843-845.
- Tobner, C. M., Paquette, A., Gravel, D., Reich, P. B., Williams, L. J., & Messier, C. (2016). Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities. *Ecology letters*, 19(6), 638-647.
- Tobner, C. M., Paquette, A., Reich, P. B., Gravel, D., & Messier, C. (2014). Advancing biodiversity–ecosystem functioning science using high-density tree-based experiments over functional diversity gradients. *Oecologia*, 174(3), 609-621.
- Turcotte, M. M., & Levine, J. M. (2016). Phenotypic plasticity and species coexistence. *Trends in ecology & evolution*, 31(10), 803-813.
- Urgoiti, J., Messier, C., Keeton, W. S., Reich, P. B., Gravel, D., & Paquette, A. (2022). No complementarity no gain—Net diversity effects on tree productivity occur once complementarity emerges during early stand development. *Ecology Letters*.
- Vallina, S. M., Cermeno, P., Dutkiewicz, S., Loreau, M., & Montoya, J. M. (2017). Phytoplankton functional diversity increases ecosystem productivity and stability. *Ecological Modelling*, 361, 184-196.



- Vasseur, L., Irwin, D. L., & Aarssen, L. W. (1995). Size versus number of offspring as predictors of success under competition in *Lemna minor* (Lemnaceae). In *Annales Botanici Fennici* (pp. 169-178). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhôte, J. F., & Clark, J. S. (2010). Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: a hierarchical Bayesian approach. *Oecologia*, 163(3), 759-773.
- Vilà, M., Vayreda, J., Gracia, C., & Ibáñez, J. J. (2003). Does tree diversity increase wood production in pine forests?. *Oecologia*, 135(2), 299-303.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Wang, W. (1990). Literature review on duckweed toxicity testing. *Environmental research*, 52(1), 7-22.
- Weis, J. J., Cardinale, B. J., Forshay, K. J., & Ives, A. R. (2007). Effects of species diversity on community biomass production change over the course of succession. *Ecology*, 88(4), 929-939.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil*, 199(2), 213-227.
- Williams, L. J., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C., & Reich, P. B. (2017). Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nature Ecology & Evolution*, 1(4), 1-7.
- Wilson, P. J., Thompson, K. E. N., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *The New Phytologist*, 143(1), 155-162.
- Zavaleta, E. S., Pasari, J. R., Hulvey, K. B., & Tilman, G. D. (2010). Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(4), 1443-1446.

- Zhang, Y., Chen, H. Y., & Reich, P. B. (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of ecology*, 100(3), 742-749.
- Zhu, J., van der Werf, W., Anten, N. P., Vos, J., & Evers, J. B. (2015). The contribution of phenotypic plasticity to complementary light capture in plant mixtures. *New Phytologist*, 207(4), 1213-1222.
- Ziegler, P., Adelman, K., Zimmer, S., Schmidt, C., & Appenroth, K. J. (2015). Relative in vitro growth rates of duckweeds (Lemnaceae)—the most rapidly growing higher plants. *Plant Biology*, 17, 33-41.
- Ziegler, P., Sree, K. S., & Appenroth, K. J. (2016). Duckweeds for water remediation and toxicity testing. *Toxicological & Environmental Chemistry*, 98(10), 1127-1154.
- Zuppinger-Dingley, D., Schmid, B., Petermann, J. S., Yadav, V., De Deyn, G. B., & Flynn, D. F. (2014). Selection for niche differentiation in plant communities increases biodiversity effects. *Nature*, 515(7525), 108-111.