

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DE LA COMMUNAUTÉ AU VOISINAGE: UNE APPROCHE
FONCTIONNELLE POUR ÉVALUER L'EFFET DE LA DIVERSITÉ SUR LA
CROISSANCE INDIVIDUELLE DES ARBRES

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
VANESSA DI MAURIZIO

MAI 2023

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 à exprimer ma gratitude à l'égard de mon directeur, Prof Alain Paquette, et de mon co-directeur PhD Eric Searle. Je considère qu'ils m'ont tous deux guidé avec beaucoup de compétences et de finesse dans la réalisation de mon projet de recherche. Le partage de leur expertise et de leur savoir-faire en écologie forestière m'a aidé à développer de nombreuses compétences essentielles à la recherche.

Je remercie également Eric Searle, et mon conjoint Jonathan, de m'avoir aidé à réaliser un projet de nature computationnelle. Ces derniers ont tous deux grandement facilité mon apprentissage des outils propres aux statistiques, à la programmation et à la science collaborative.

Je remercie le Centre d'étude de la forêt et l'Université du Québec à Montréal de m'avoir fourni un environnement de recherche stimulant et de m'avoir donné de nombreuses opportunités de recherche, mais aussi des opportunités d'enseignement et de vulgarisation scientifique, notamment avec le Coeur des Sciences.

Je remercie le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie pour leur contribution financière de même que le Fond pour les femmes en science de l'Université du Québec à Montréal de m'avoir attribué la généreuse bourse Leadership de l'édition 2023. Au-delà du financement, cela m'encourage à poursuivre mes études sur la même voie en vue de contribuer à une science plus diversifiée et inclusive.

Finalement, je remercie à nouveau Jonathan, qui m'a toujours encouragé à me surpasser, ma sœur, Valérie, et mes nièces, Rose-Joséphine et Raphaëlle-Jeanne, qui ont su me changer les idées lorsque nécessaire, ma famille pour leur soutien et leurs encouragements tout au long de mes études universitaires et mes collègues du paqlab avec qui j'ai eu le plaisir de partager cette expérience de vie!

AVANT-PROPOS

La combinaison de mon intérêt pour les relations entre l'environnement, la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, mon désir de développer des outils pour étudier ces relations en milieu naturel ainsi que ma soif de mieux connaître mon patrimoine naturel, m'a amené à entreprendre un projet de recherche sur la relation entre la diversité et la croissance individuelle des différentes espèces d'arbres du Québec.

J'ai trouvé passionnant, mais parfois difficile, d'élaborer un projet de recherche sur la relation entre la diversité et la productivité puisque la littérature sur le sujet est très vaste. La diversité, tout comme la productivité, est étudiée de différentes manières, avec différents métriques et à différentes échelles. J'ai dû réaliser une synthèse importante de la littérature, et apprendre à faire des choix et à leur faire confiance. En outre, j'ai dû apprendre à utiliser plusieurs outils computationnels et statistiques. Quoique ça n'a pas toujours été facile de trouver l'équilibre entre l'apprentissage de ces outils et les autres tâches requises pour mener à bien mon projet de recherche, j'ai découvert que j'avais un intérêt pour la programmation et les statistiques, surtout lorsqu'on les applique à des sujets passionnants en écologie.

Mon projet est un tremplin pour d'autres projets qui vont m'amener à continuer d'approfondir ma compréhension des relations complexes entre les composantes biotiques et abiotiques des écosystèmes et, éventuellement, à contribuer à une meilleure gestion des écosystèmes afin que nous puissions continuer de bénéficier de leurs fonctions dans un contexte de changements climatiques.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES TABLEAUX	vi
LISTE DES FIGURES	vii
RÉSUMÉ	11
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE	12
1.0.1 La relation entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes	12
1.0.2 La relation BEF dans les forêts	13
1.0.3 La relation diversité - productivité (DPR) dans les forêts . . .	13
1.1 La relation DPR sous une approche fonctionnelle	15
1.2 Les mécanismes sous-jacents à la relation DPR	17
1.2.1 La sélection	17
1.2.2 La complémentarité	18
1.2.3 Les interactions multitrophiques	20
1.3 La relation DPR à l'échelle du voisinage	21
1.3.1 La diversité du voisinage	21
1.3.2 L'identité de la cible	22
1.4 Question de recherche, objectifs et hypothèses	24
1.5 Survol des méthodes	25
1.5.1 Système, échelle et variables à l'étude	25
1.5.2 Choix des traits fonctionnels	26
CHAPITRE II IT TAKES A VILLAGE TO RAISE A TREE : MOST TREE SPECIES BENEFIT FROM GROWING WITH DISSIMILAR NEIGH- BORS	30
2.1 Introduction	31
2.2 Material and Methods	34

2.2.1	Study area	34
2.2.2	Estimates of growth rates	35
2.2.3	Functional traits	35
2.2.4	Functional diversity metrics, competition, and functional identity	36
2.2.5	Other variables	38
2.2.6	Statistical analysis	38
2.3	Results	41
2.3.1	Model description	41
2.3.2	Species individual tree growth responses to neighborhood dis- similarity	42
2.3.3	Tree growth response to neighborhood dissimilarity	44
2.4	Discussion	45
2.4.1	Species response to neighborhood dissimilarity and competition	46
2.4.2	Shade tolerance as a proxy of species response to neighborhood dissimilarity and competition	48
2.4.3	Additional mechanisms	49
2.5	Conclusion	50
2.6	Acknowledgement	50
CHAPITRE III CONCLUSION GÉNÉRALE		51
3.0.1	Retour sur les mécanismes de la relation diversité - productivité	53
3.0.2	Retour sur l'identité des cibles	54
3.0.3	Mécanismes additionnels	55
3.0.4	Conclusion	57
ANNEXE A MÉTHODE DU CHAPITRE II		59
ANNEXE B SOURCES DES TRAITS FONCTIONNELS		75
ANNEXE C GRAPHIQUES DE DIAGNOSTIQUE DES MODÈLES		76
ANNEXE D RÉSULTATS ADDITIONNELS DU CHAPITRE II		80
RÉFÉRENCES		86

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 Species model and shade tolerance model comparison based on R^2 and AIC	44
A.1 Variance inflation factor for species and shade tolerance models .	71
D.1 Effect of all predictors on the logarithmic basal area focal tree growth from the species model and their corresponding p-values .	80
D.2 Effect of all predictors on the logarithmic basal area focal tree growth from the shade tolerance model and their corresponding p-values	81
D.3 Species model coefficient estimates part A	84
D.4 Species model coefficient estimate part B	85

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Relation entre la richesse spécifique relative et la productivité des forêts à l'échelle globale	14
2.1 Percentage of total variance explained by each predictor of the species model	41
2.2 Effect of dissimilarity on the logarithm of annual tree growth by species at different competition intensities	43
2.3 Effect of shade tolerance, competition, and dissimilarity on tree growth	45
A.1 Number of observations per species	60
A.2 Taxonomic level of trait averages per species	61
A.3 Species leaf nitrogen mass raw traits	62
A.4 Species wood density raw traits	63
A.5 Species seed mass raw traits	64
A.6 Species specific root length raw traits	65
A.7 Species root diameter raw traits	66
A.8 Species functional traits principal component analysis	67
A.9 Species shade tolerance	68
A.10 Distribution of species shade tolerance	69
A.11 Correlation between species response to neighborhood dissimilarity and proxies of species life-history strategies	70
A.12 Comparison between double interaction (dissimilarity and species) in 2 species models	72

A.13 Comparison between triple interaction (dissimilarity, competition and species) in 2 species models	73
A.14 Comparison of all coefficient in 2 shade tolerance models	74
C.1 Species model Quantiles-Quantiles plot	76
C.2 Species model residuals vs predicted values heat map.	77
C.3 Shade tolerance model Quantiles-Quantiles plot	78
C.4 Shade tolerance residuals vs predicted values heat map.	79
D.1 Percentage of total variance explained by each predictor of the shade tolerance model	82
D.2 Distribution of competition experienced by each focal tree species	83

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLE ET ACRONYMES¹

D : Dissimilarité fonctionnelle, correspond à la distance entre les traits fonctionnels d'une cible vis-à-vis ceux de son voisinage

DBH : Diamètre hauteur poitrine (à 1.3 mètre du sol)

DPR : Diversité - productivité

BO : Biome (forêt boréale ou forêt tempérée)

C : Competition, correspond à un indice de compétition du voisinage (voir NCI)

FDis : Diversité fonctionnelle, correspond à la distance entre les traits des voisins d'une cible (non relatif à la cible)

NCI : Indice de compétition du voisinage, correspond au ratio entre la taille du cible sur celle de son voisinage

Nmass : Concentration d'azote foliaire, correspond au ratio de l'azote foliaire sur la masse foliaire (mg g⁻¹)

PEPs : Placettes échantillons permanentes, correspond à des placettes circulaires de 400 m² au sein desquelles plusieurs mesures sont effectuées, dont la taille des arbres adultes

SGH : Hypothèse des stress des gradients environnementaux

RD : Diamètre des racines fines (< 3^{ème} ordre), correspond au diamètre (mm)

SM : Masse des graines, correspond à la masse sèche de 1000 graines (mg)

1. Considérant qu'un chapitre a été rédigé en anglais, cette langue a été privilégiée pour les abréviations, les sigles et les acronymes.

SRL : Surface spécifique des racines, correspond au ratio de la longueur des racines fines (< 3ième ordre) sur leur masse (mg g⁻¹)

ST : Tolérance à l'ombre, correspond à la capacité de survie à l'ombre des espèces, dont les valeurs sont issues de la combinaison entre l'opinion d'expert et des observations

WD : Densité du bois, correspond au ratio de la masse sèche d'une branche sur son volume frais (mg mm⁻³)

Y : Année moyenne entre deux campagnes d'échantillonnage des PEPs

SA : Aire de la tige d'un arbre au DBH (cm⁻²)

RÉSUMÉ

Il existe un consensus scientifique à propos de l'existence d'une relation positive entre la diversité des espèces d'arbres et la productivité des forêts (relation diversité - productivité), en particulier lorsque les espèces sont éloignées sur le plan fonctionnel. Comme l'indique l'hypothèse de complémentarité, les différences entre les traits des espèces ont comme effet de réduire la compétition ou de favoriser la facilitation entre celles-ci. Cependant, bien que les interactions entre espèces aient lieu entre espèces voisines, peu d'études ont examiné comment la relation diversité - productivité se traduit à l'échelle du voisinage, et ce, pour différentes espèces d'arbres. Ici, j'ai utilisé les placettes permanentes du Québec, ainsi que 19 espèces d'arbres cibles pour évaluer : (1) si la relation entre la croissance des cibles et la dissimilarité de leur voisinage varie en fonction de l'espèce et de l'intensité de la compétition et (2) s'il est possible de généraliser les réponses des espèces cibles à partir de leurs traits fonctionnels. J'ai démontré que : (1) l'effet de la dissimilarité du voisinage sur la croissance des cibles est généralement positif, mais que l'importance de cet effet dépend de l'espèce et de l'intensité de la compétition, et (2) la tolérance à l'ombre des cibles explique partiellement les variations de la relation diversité-productivité observées entre espèces, les espèces intolérantes à l'ombre bénéficiant davantage de la dissimilarité de leur voisinage sous une compétition élevée. Ainsi, mes résultats : (i) soutiennent l'hypothèse de complémentarité et (ii) indiquent quelles espèces ont le plus grand potentiel de bénéficier d'un voisinage dissimilaire. Mes résultats soulignent l'importance de la dissimilarité fonctionnelle dans la relation diversité - productivité entre arbres et corroborent la généralité de cette relation, de l'échelle du voisinage à l'échelle de la forêt.

Mots-clés : relation diversité - productivité, hypothèse de la complémentarité, traits fonctionnels, dissimilarité fonctionnelle, analyse de voisinage, compétition, croissance, forêts tempérées et boréales, arbres

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.0.1 La relation entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes

Dans un contexte de changements globaux, les préoccupations concernant la perte de la biodiversité (ci-après diversité) ont conduit à l'émergence d'une nouvelle science s'intéressant à la relation entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes (BEF) (Hooper *et al.*, 2012; Cardinale *et al.*, 2012). Les études BEF ont montré que la diversité, incluant la variété des espèces, des types d'espèces et des gènes, améliore le fonctionnement des écosystèmes aquatiques et terrestres (Balvanera *et al.*, 2006; Cardinale *et al.*, 2012). Les fonctions des écosystèmes, soit les processus écologiques qui contrôlent les flux d'énergie, de nutriments et de matière organique dans l'environnement (Cardinale *et al.*, 2012), sont associées à d'importants biens et services écosystémiques, notamment à des services de provision et de régulation et à des services sociaux-culturels (Costanza et Limburg, 1997; Cardinale *et al.*, 2012). Ainsi, en plus de contribuer à un changement de perspective sur la diversité, qui agit comme un moteur des fonctions des écosystèmes, les études BEF montrent que les effets de la perte de diversité se feront sentir au-delà des écosystèmes eux-mêmes, avec des conséquences importantes sur la pérennité et le bien-être des humains.

1.0.2 La relation BEF dans les forêts

Dans les dernières années, de nombreuses études se sont penchées sur la relation entre la diversité et le fonctionnement des forêts. Les forêts, qui correspondent à 31 % de la superficie terrestre totale (FAO, 2020), offrent un habitat à un large éventail d'espèces animales et végétales et nous fournissent de multiples services écosystémiques (Mori *et al.*, 2017). En effet, les forêts contribuent à des services de provisions (production de bois, production agricole), des services de régulation (climat, eau, sols) et des services sociaux et culturels (récrétotourisme, santé physique et mentale, lieu de ressourcement) (Gamfeldt *et al.*, 2013; Brockerhoff *et al.*, 2017; Mori *et al.*, 2017). L'accumulation de plusieurs évidences montre que la diversité des arbres influence positivement un bon nombre des fonctions à l'origine de ces services (van der Plas *et al.*, 2016; Baeten *et al.*, 2019). Parmi celles-ci, la relation entre la diversité et la productivité (DPR) des forêts a suscité énormément d'intérêt en raison du rôle de la productivité dans la production de bois et dans la mitigation des changements climatiques (Nadrowski *et al.*, 2010; Mori *et al.*, 2017), mais aussi parce que la productivité est positivement corrélée à d'autres fonctions importantes des écosystèmes, notamment le recyclage des nutriments, la régénération, la résistance aux perturbations et l'habitat des espèces (Baeten *et al.*, 2019).

1.0.3 La relation diversité - productivité (DPR) dans les forêts

Dans les forêts, la relation entre la diversité et la productivité est généralement positive. Les forêts riches en espèces sont en moyenne plus productives que les forêts pauvres en espèces (Paquette et Messier, 2011; Zhang *et al.*, 2012; Liang *et al.*, 2016) et plus stables dans le temps (Morin *et al.*, 2014; Jucker *et al.*, 2016; Aussenac *et al.*, 2019). À l'échelle globale, Liang *et al.*, 2016 ont montré

que la relation DPR est quasiment universelle ; en moyenne la relation entre la richesse spécifique et la productivité de la plupart des forêts est positive (Fig. 1.1). Or, la force et, dans quelques cas la direction, de cette relation change d'une forêt à l'autre, allant d'une relation DPR faiblement négative à très positive. Les effets de la diversité sur la productivité varient en fonction du type de diversité (diversité taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle) (van der Plas, 2019), de l'échelle d'étude (locale, régionale, globale) (Chisholm *et al.*, 2013), et aussi de facteurs écologiques, notamment le type de forêts, le stade de succession végétale et les changements climatiques (Paquette et Messier, 2011; Ratcliffe *et al.*, 2017; Lasky *et al.*, 2014; Zeller et Pretzsch, 2019; Searle et Chen, 2020; Taylor *et al.*, 2020; Hisano et Chen, 2020). Or, malgré l'identification de ces différents facteurs, les mécanismes sous-jacents à la relation DPR sont encore mal compris (Ammer, 2019). Ainsi, en vue de mieux comprendre comment la perte de la diversité influence la productivité des forêts (Barry *et al.*, 2019), et les fonctions qui y sont associées, mais également d'améliorer les pratiques de gestion forestière dans un contexte des changements climatiques, davantage de recherches sont nécessaires pour comprendre les mécanismes sous-jacents à la relation DPR.

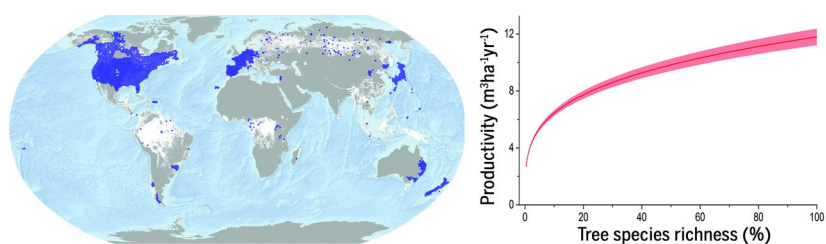


FIGURE 1.1 Relation entre la richesse spécifique relative et la productivité des forêts à l'échelle globale. À gauche, la carte montre la distribution des forêts étudiées (en bleu). À droite, le graphique montre la relation entre la richesse relative, soit le ratio de la richesse spécifique sur la richesse spécifique maximale d'une région donnée, et la productivité des forêts (Liang *et al.*, 2016).

1.1 La relation DPR sous une approche fonctionnelle

Il existe plusieurs façons d'estimer l'effet de la diversité sur la productivité des forêts. La plupart des études utilisent une approche taxonomique basée sur la richesse, soit le nombre d'espèces, ou la diversité spécifique, soit le nombre d'espèces pondéré par leur abondance (Forrester et Bauhus, 2016). Cependant, l'utilisation d'une approche fonctionnelle, qui se concentre sur les traits fonctionnels des espèces, permet une compréhension plus mécanistique de la relation entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes (Petchey et Gaston, 2006; Diaz *et al.*, 2007).

Les traits fonctionnels (ci-après traits) correspondent à tous les traits (morphologiques, physiologiques ou phénologiques) qui permettent aux individus d'utiliser, de transformer et de conserver les ressources nécessaires à leur croissance, leur survie et leur reproduction (Violle *et al.*, 2007). Quoique tout arbre ait besoin de lumière, d'eau et de nutriments pour croître, survivre et se reproduire, il y a des différences quant aux stratégies d'histoires de vie des espèces, c'est-à-dire les stratégies qui leur permettent de maintenir une population, en présence d'espèces concurrentes, dans des paysages variés et sous différents régimes de perturbation (Reich, 2014). Par exemple, on considère que les espèces très productives ont des stratégies d'acquisition des ressources qui diffèrent des espèces compétitives, mais peu productives. Tel que décrit par le compromis d'acquisition et de conservation des ressources, les espèces productives, également appelées acquiescentes, misent sur une acquisition rapide des ressources, alors que les espèces moins productives, également appelées conservatrices, misent plutôt sur la conservation des ressources à long terme (Reich, 2014). La spécialisation vers l'une ou l'autre de ces stratégies procure des avantages aux espèces sous différentes conditions puisque l'investissement dans la croissance rapide se fait au détriment de la capacité à conserver les ressources sous des conditions stressantes, notamment sous une compétition

élevée ou encore sous l'attaque de prédateurs, et vice-versa (Reich, 2014; Kunstler *et al.*, 2016). Cela se reflète dans les traits des espèces : les espèces acquisitives se caractérisent notamment par une surface foliaire élevée (SLA), une teneur en azote foliaire élevée (N_{mass}) et une faible densité de bois (WD), tandis que les espèces conservatrices se caractérisent notamment par une WD élevée et davantage de résistance foliaire (Westoby, 1998; Chave *et al.*, 2009; Reich, 2014). Ainsi, la spécialisation vers l'acquisition rapide des ressources, ou bien la conservation des ressources, et les traits qui y sont associés, a des conséquences sur le potentiel de croissance des espèces sous différentes conditions.

À l'échelle de la communauté, la relation DPR est associée à l'identité et la diversité fonctionnelle de l'ensemble des espèces. L'identité fonctionnelle est le plus souvent estimée à partir d'une moyenne pondérée des traits des espèces, alors que la diversité fonctionnelle correspond plutôt à la variation des traits des espèces (Garnier *et al.*, 2016). Sous l'hypothèse du ratio de masse, l'identité fonctionnelle d'une communauté joue un rôle majeur dans la productivité de la forêt où les traits les plus fréquents influencent majoritairement la productivité des forêts (Grime, 1998; Garnier *et al.*, 2016). Les forêts les plus productives seraient donc majoritairement composées d'espèces très productives. Or, sans nier l'importance de ces dernières dans la productivité des forêts, une autre hypothèse permet de mieux comprendre en quoi la diversité favorise la productivité dans les forêts. Selon l'hypothèse de la complémentarité, laquelle a reçu davantage d'attention dans la littérature (Hooper *et al.*, 2012), la diversité fonctionnelle favorise la productivité des forêts en permettant aux espèces d'optimiser l'exploitation des ressources qui limitent la croissance des arbres (Diaz et Cabido, 2001). Ces hypothèses seront plus largement discutées sous les effets de sélection et de complémentarité et sous des effets additionnels impliquant des interactions entre les arbres et d'autres niveaux trophiques.

1.2 Les mécanismes sous-jacents à la relation DPR

Dans les dernière années, les mécanismes sous-jacents à la relation DPR ont été discutés sous deux effets principaux, soit la sélection et la complémentarité (Loreau et Hector, 2001) et des effets additionnels impliquant d'autres niveaux trophiques (Grossman *et al.*, 2018).

1.2.1 La sélection

Selon l'hypothèse de la sélection, qui réfère à l'hypothèse du ratio de masse, la dominance de certaines espèces, ayant certains traits, influence majoritairement la productivité observée à l'échelle de la communauté (Loreau et Hector, 2001). La sélection est positive lorsque la diversité favorise la croissance des espèces hautement productives, et ce, au détriment des autres espèces (Trogisch *et al.*, 2021).

La sélection implique des interactions de compétition. La compétition a lieu lorsque l'exploitation des ressources d'une espèce a comme effet de réduire celle des autres (Forrester et Bauhus, 2016). Bien qu'il puisse y avoir de la sélection négative, où la diversité favorise la croissance des espèces peu productives, les chances sont que la diversité augmente la probabilité d'inclure des espèces hautement productives (effet d'échantillonnage) et que les espèces plus productives aient un avantage compétitif sur les espèces moins productives (Fox, 2005). Par exemple, quoique rares, certaines espèces très productives et compétitives, comme le hêtre européen (*Fagus sylvatica*), peuvent profiter d'un accès privilégié à la lumière et réduire la croissance d'autres espèces par le biais d'une compétition asymétrique (Toïgo *et al.*, 2018). Ainsi, selon l'hypothèse de la sélection, l'effet positif ou négatif de la diversité sur la productivité des forêts résulte d'une condition initiale où la diversité favorise la productivité de certaines espèces au détriment des autres. À

long terme, et en l'absence de perturbation, la sélection des espèces aurait comme effet de réduire la diversité en raison de la dominance de certaines espèces sur d'autres espèces.

1.2.2 La complémentarité

Selon l'hypothèse de la complémentarité, la diversité améliore la croissance des arbres par le biais (i) du partitionnement des ressources et (ii) de la facilitation.

Premièrement, le partitionnement des ressources a lieu lorsque les espèces, ayant différents traits, utilisent différentes portions du pool de ressources qui limitent la croissance des arbres, soit la lumière, l'eau et les nutriments (Barry *et al.*, 2019). Le partitionnement des ressources a comme effet de réduire la compétition pour les ressources et d'optimiser l'exploitation totale des ressources dans un peuplement (Zheng *et al.*, 2021). Cela peut se produire spatialement ou temporellement, notamment via la stratification verticale de la canopée, la stratification verticale des racines ou encore via une phénologie contrastée (Barry *et al.*, 2019). De plus, étant donné que le partitionnement des ressources a comme effet de réduire la compétition pour les ressources, cet effet est particulièrement important lorsque la compétition pour les ressources est élevée (Searle et Chen, 2020). À titre d'exemple, considérant que la lumière est une ressource limitante extrêmement importante pour la croissance des arbres (Pacala *et al.*, 1996), le partitionnement de la lumière entre les espèces a été identifié comme l'un des mécanismes clés par lequel la diversité favorise la productivité. Il a été démontré que la complémentarité des couronnes des arbres, la plasticité phénotypique de la couronne des arbres et la différence de la tolérance à l'ombre, soit la capacité d'un arbre à survivre à l'ombre (Niinemets et Valladares, 2006), favorisent la productivité à l'échelle de l'individu et de la communauté (Williams *et al.*, 2017; Toïgo *et al.*, 2018; Zhang *et al.*,

2012; Kunz *et al.*, 2019; Searle et Chen, 2020). Ainsi, en particulier sous une compétition élevée, le partitionnement des ressources entre les espèces favorise la productivité dans les forêts via la réduction de la compétition et, conséquemment, l'optimisation de l'exploitation des ressources.

Deuxièmement, la facilitation a lieu lorsqu'une ou plusieurs espèces améliorent les conditions de croissance des espèces voisines. Une espèce peut améliorer les conditions de croissance d'une autre en réduisant les stress abiotiques des espèces intolérantes à certains stress (Qi *et al.*, 2018), tel qu'un apport limité en nutriments, la sécheresse, des conditions microclimatiques difficiles ou même un fort rayonnement (Barry *et al.*, 2019). La facilitation est intimement liée à l'hypothèse des stress environnementaux (*stress gradient hypothesis* (SGH)) qui suggère qu'il y a davantage de facilitation lorsque les conditions environnementales sont stressantes (Bertness et Callaway, 1994; Maestre *et al.*, 2009). Par exemple, en raison du potentiel de redistribution hydraulique des racines, les espèces ayant des racines profondes peuvent augmenter la disponibilité en eau pour les espèces ayant des racines plus superficielles, les espèces fixatrices d'azote peuvent augmenter la disponibilité en azote pour les espèces non fixatrices d'azote, et les espèces à croissance rapide et à feuilles caduques peuvent augmenter la disponibilité des nutriments pour les autres espèces (Forrester et Bauhus, 2016; Taylor *et al.*, 2020). Ainsi, en particulier sous des conditions stressantes, des interactions de facilitation entre des espèces ayant des traits clés, ou des différences de traits, peuvent augmenter la croissance individuelle des espèces d'arbres voisines moins tolérantes aux stress environnementaux.

1.2.3 Les interactions multitrophiques

La diversité peut également favoriser la croissance des arbres par le biais d'interactions multitrophiques. Selon l'hypothèse de la résistance par association, la diversité peut favoriser la croissance des arbres en réduisant l'abondance des ennemis naturels des espèces d'arbres (Grossman *et al.*, 2018) ou encore en augmentant la diversité des espèces mutualistes, tels que les ennemis naturels des ravageurs et des pathogènes (Stemmelen *et al.*, 2022) et les micro-organismes (Laforest-Lapointe *et al.*, 2017). D'une part, la diversité a comme effet de réduire le risque des individus d'être attaqués par des insectes ravageurs et des pathogènes spécifiques à certains hôtes puisque la diversité a comme effet de : (1) réduire les ressources nécessaires à leur croissance, survie et reproduction, (2) augmenter les barrières physiques à l'infection, soit les hôtes moins compétents pour subvenir aux besoins des insectes ravageurs et des pathogènes (Grossman *et al.*, 2018) et, (3) bien que les évidences soient partagées, favoriser la diversité des ennemis naturels des insectes ravageurs et des pathogènes (Stemmelen *et al.*, 2022). D'autre part, la diversité des arbres peut également augmenter la croissance des arbres en favorisant la diversité des micro-organismes mutualistes (Laforest-Lapointe *et al.*, 2017). Les micro-organismes peuvent améliorer la résistance de l'hôte aux agents pathogènes de plusieurs manières, soit en entrant en compétition pour les ressources avec les agents pathogènes, en influençant la production d'hormones végétales et en augmentant la disponibilité de l'azote pour les plantes (Laforest-Lapointe *et al.*, 2017).

Enfin, l'ensemble de ces mécanismes, soit la sélection, la complémentarité et les interactions multitrophiques, peuvent contribuer aux effets de la diversité sur la productivité des forêts.

1.3 La relation DPR à l'échelle du voisinage

Dans les dernières années, de plus en plus d'études se sont intéressées à la relation DPR à l'échelle du voisinage. Jusqu'à présent, notre compréhension de la relation entre diversité et productivité provient principalement d'études menées à l'échelle de la communauté. Au sein de ces études, on s'intéresse à la manière dont la diversité influence la croissance totale (ou moyenne) de tous les arbres appartenant à une communauté ou bien de tous les arbres d'une espèce appartenant à une communauté (Forrester et Pretzsch, 2015). Or, la sélection et la complémentarité, discutées plus en détail en termes de compétition, de partitionnement des ressources (ou de réduction de la compétition) et de facilitation, reposent principalement sur les interactions proximales entre les espèces d'arbres, qui s'additionnent ensuite au niveau de la communauté (Stoll et Weiner, 2000; Potvin et Dutilleul, 2009; Searle et Chen, 2020; Fichtner *et al.*, 2018). Ainsi, une meilleure compréhension de la relation DPR devrait provenir de l'échelle à laquelle les espèces interagissent, soit l'échelle du voisinage.

1.3.1 La diversité du voisinage

Tout comme à l'échelle de la communauté, il y a plusieurs manières d'évaluer l'effet de la diversité du voisinage sur la croissance individuelle des arbres. La diversité du voisinage peut être estimée à partir d'une approche taxonomique, fonctionnelle ou phylogénétique, soit en fonction du nombre d'espèces, de la variété des traits fonctionnels des espèces ou encore de la variété des gènes des espèces entourant une cible. Or, à la différence de la communauté, l'estimation de la diversité du voisinage peut également être calculée relativement à la cible, notamment en calculant la distance entre les traits de l'espèce cible vis-à-vis de son voisinage. Considérant que les différences entre les traits mènent à des effets de sélection (ou de compétition)

ou de complémentarité, la distance entre les traits d'une cible vis-à-vis de son voisinage à l'avantage de tester directement cette hypothèse. Ainsi, alors que la diversité du voisinage se rapproche davantage de la diversité estimée à l'échelle de la communauté, la dissimilarité entre une cible et son voisinage est une mesure propre à l'échelle du voisinage.

Parmi le nombre restreint d'études ayant évalué l'effet de la diversité du voisinage sur la croissance individuelle des arbres, les études ayant utilisé une approche taxonomique ont rapporté des résultats hétérogènes avec des effets positifs, négatifs et neutres (Potvin et Dutilleul, 2009; Ratcliffe *et al.*, 2015; Fichtner *et al.*, 2017), alors que les études ayant utilisé une approche fonctionnelle, ont plutôt rapporté une relation DPR positive (Chen *et al.*, 2016; Searle et Chen, 2020). Les études en question montrent que la diversité des traits d'acquisition des ressources (Chen *et al.*, 2016) et la dissimilarité de la tolérance à l'ombre favorisent grandement la croissance individuelle des cibles, et ce surtout lorsque la cible subit une compétition élevée (Searle et Chen, 2020). Cela supporte l'hypothèse de la complémentarité, et plus particulièrement du partitionnement des ressources, où la diversité favorise la croissance via la réduction de la compétition pour les ressources qui limitent la croissance. Ainsi, la diversité et la dissimilarité fonctionnelle semblent toutes deux favoriser la croissance individuelle des cibles, notamment via un effet de complémentarité.

1.3.2 L'identité de la cible

On sait que les espèces réagissent potentiellement différemment à la diversité. À l'échelle de la communauté, des études menées en contexte expérimental et quasi-expérimental, soit des forêts composées de 2 ou 3 espèces seulement, montrent que certains assemblages d'espèces sont plus complémentaires que d'autres ou

que certaines espèces semblent avoir un avantage compétitif sur d'autres espèces (Baeten *et al.*, 2013; Mina *et al.*, 2018; Toïgo *et al.*, 2018; Vanhellemont *et al.*, 2018). Or, la relation entre la diversité ou la dissimilarité fonctionnelle du voisinage et la croissance des différentes espèces demeure largement inexplorée dans les forêts composées de plusieurs espèces d'arbres.

Il est possible que les effets de complémentarité, soit le partitionnement des ressources et la facilitation, soient plus importants pour les espèces présentant certains traits, syndromes de traits ou stratégies d'histoire de vie. Comme mentionné précédemment, il y a un compromis qui oppose la capacité des espèces à acquérir rapidement des ressources et leur capacité de conserver les ressources. En effet, les espèces ont des traits qui leur permettent de croître rapidement sous des conditions favorables à la croissance ou bien des traits qui leur permettent d'être plus tolérant à la compétition ou plus résistant face aux menaces potentielles à la croissance ou la survie (par exemple, les agents pathogènes et les ravageurs) (Reich, 2014; Kunstler *et al.*, 2016). La stratégie d'acquisition des espèces pourrait faire en sorte que les espèces cibles réagissent différemment à l'augmentation de la diversité ou de la dissimilarité du voisinage puisque les mécanismes sous-jacents à la relation DPR sont plus probables sous certaines conditions, notamment sous une compétition élevée ou, relativement à l'hypothèse SGH, sous des conditions de croissance stressantes.

Dans le cas où la diversité a comme effet de réduire les effets négatifs de la compétition sur la croissance ou bien de favoriser l'acquisition des ressources sous conditions stressantes, il est possible que la diversité favorise davantage la croissance des espèces particulièrement vulnérables à la compétition et aux conditions stressantes, soit les espèces acquisitives. À ce propos, dans une étude menée en forêt naturelle, il a été démontré que lorsque les espèces acquisitives dominent l'étage supérieur avec des espèces conservatrices dans le sous-étage, l'atténuation de l'ef-

fet négatif de la densité sur les espèces acquisitives peut augmenter de manière significative leur productivité par rapport aux espèces conservatrices (Chen *et al.*, 2016). Une autre étude, celle-ci menée en contexte expérimental, suggère que les effets de complémentarité dépendent des traits de l'espèce d'arbre focale. En effet, les espèces à croissance rapide bénéficieraient davantage du partitionnement des ressources, alors que les espèces à croissance lente bénéficieraient davantage de la facilitation (Fichtner *et al.*, 2017). Ainsi, tout dépendant de l'importance du partitionnement des ressources relativement à la facilitation en forêt naturelle, il est possible que l'augmentation de la diversité ou de la dissimilarité du voisinage favorise davantage la croissance d'espèces ayant certains traits ou stratégies d'histoire de vie. Or, cela reste à explorer dans différents types de forêts, notamment dans les forêts tempérées et boréales.

1.4 Question de recherche, objectifs et hypothèses

Les forêts diversifiées sont généralement plus productives que les forêts moins diversifiées, mais la force de la relation DPR varie d'une forêt à l'autre. Un bon nombre de facteurs ont déjà été identifiés pour expliquer pourquoi on retrouve de telles variations, notamment le type de forêt et les conditions environnementales. Cependant, une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents à la relation DPR requiert des études utilisant menées à l'échelle à laquelle les espèces interagissent les unes avec les autres, soit celle du voisinage.

Dans cette étude, je m'intéresse à mieux comprendre comment la relation DPR se traduit à l'échelle du voisinage et ce, en utilisant une approche fonctionnelle. Dans un premier temps, je cherche à savoir si la relation entre la dissimilarité du voisinage et la croissance des cibles varie en fonction de l'espèce cible et de l'intensité de la compétition. Dans un deuxième temps, j'explore si les cibles partageant

les mêmes stratégies d'acquisition de ressources ont des réponses de croissance similaires à la dissimilarité de leur voisinage. Le cas échéant, il serait possible de généraliser les patrons observés chez les espèces à l'étude à des espèces non considérées dans notre analyse.

Hypothèse : La réponse de la croissance des arbres à la dissimilarité fonctionnelle du voisinage¹ (ci-après dissimilarité du voisinage) varie en fonction de l'espèce d'arbre focale et de l'intensité de la compétition.

Prédictions : Je prédis que : (1) la réponse de la croissance de l'arbre focal à la dissimilarité du voisinage sera principalement positive, mais variera en intensité ; et (2) la réponse de la croissance de l'arbre focal à la dissimilarité du voisinage deviendra plus positive au fur et à mesure que la compétition s'intensifie, en particulier dans le cas des espèces acquisitives.

1.5 Survol des méthodes

1.5.1 Système, échelle et variables à l'étude

Nous avons utilisé les données du réseau de placettes permanentes du Québec (PEPs) (Ministère des Ressources naturelles et des Forêts, 2018). Les PEPs sont des placettes circulaires (400 m²) établies de 1970 à aujourd'hui dans des peuplements visuellement homogènes et pour lesquelles l'ensemble des arbres adultes sont mesurés à des intervalles de temps réguliers.

Je me suis principalement intéressée à l'effet de la dissimilarité du voisinage sur la croissance des cibles, et ce en fonction de l'identité des cibles (taxonomique et fonctionnelle) et de la compétition. J'ai également évalué l'effet de la

1. La dissimilarité fonctionnelle du voisinage, ou la dissimilarité du voisinage, réfère à la distance entre les traits de la cible vis-à-vis de son voisinage

diversité fonctionnelle du voisinage sur la croissance des cibles, et ce indépendamment de l'identité des cibles. J'ai considéré que le voisinage d'une cible correspond à l'ensemble des arbres autres que de la cible dans une placette, ceci puisque les placettes permanentes ont été établies dans des peuplements homogènes et que les arbres ne sont pas géoréférencés.

J'ai également considéré l'effet d'autres variables associées à la croissance, soit une mesure de la taille des cibles, c'est-à-dire l'aire basale de leur tronc, le biome, soit boréal ou tempéré, la température et l'année, utilisée en tant que proxy des changements climatiques.

1.5.2 Choix des traits fonctionnels

De manière à calculer les indices de dissimilarité et de diversité, j'ai utilisé une approche fonctionnelle. J'ai sélectionné des traits en fonction de l'un ou plusieurs des critères suivants : (1) il y a une relation entre le trait et l'acquisition des ressources qui limitent la croissance, (2) le trait est descriptif des stratégies fondamentales d'histoire de vie des espèces, incluant l'acquisition des ressources, mais également la survie et la reproduction, (3) le trait est mesuré de manière standard à travers les espèces, et, seulement dans le cas où le critère 1 ou 2 est respecté, (3) il y a suffisamment de données disponibles dans la littérature sur ce trait pour chacune des espèces à l'étude. Les traits sélectionnés correspondent à la quantité d'azote par unité de masse sèche dans les feuilles (Nmass), la densité du bois (WD), la masse des graines (SM), la longueur spécifique des racines fines (SRL) et le diamètre des racines fines (RD). Ces traits ont été extraits de la seconde version (non publiée à ce jour) de la base de données Tree Functional Trait Application V1 (Belluau *et al.*, 2021a), de la base de données GRoot (Guerrero-Ramírez *et al.*, 2021), et de sources additionnelles (voir Annexe B pour plus de détails).

N_{mass} : La concentration d'azote foliaire (mg g⁻¹) est un trait essentiel puisque l'azote est un élément essentiel de l'appareil photosynthétique, notamment de l'enzyme qui initie le processus de photosynthèse (Wright *et al.*, 2004). Ce trait, tout comme de nombreux traits foliaires, est associé au continuum d'acquisition et de conservation des ressources (Wright *et al.*, 2004; Westoby, 1998). En effet, tel que décrit par le *leaf-economic spectrum*, on peut distinguer les espèces qui misent sur l'acquisition rapide des ressources de celles qui misent sur la conservation des ressources sur la base de plusieurs traits foliaires, soit des feuilles de courte durée de vie et des concentrations élevées en nutriments, dont l'azote, et de fonctions se produisant au niveau des feuilles, soit un taux de photosynthèse élevée (Wright *et al.*, 2004). Inversement, les espèces ayant des feuilles à durée de vie plus longue, des concentrations faibles de nutriments ou bien un taux de photosynthèse plus faible sont plus résistantes aux stress, notamment à l'herbivorie et à l'ombre (Wright *et al.*, 2004; Reich, 2014).

WD : La densité du bois, soit le ratio de masse sèche du bois sur son volume frais (mg mm⁻³) est également un trait impliqué dans le continuum d'acquisition et de conservation des ressources. En effet, une WD élevée est associée à une forte résistance à la rupture mécanique et à la cavitation hydraulique, mais entraîne des coûts élevés en termes de construction de tissus, tandis qu'une faible densité est associée à un taux de croissance élevé (Chave *et al.*, 2009).

SM : La masse des graines (mg) est associée à la reproduction des espèces et, plus généralement, à un compromis opposant la colonisation et la persistance des espèces. En effet, les espèces dont la masse des graines est faible peuvent produire davantage de graines dont la dispersion peut atteindre des distances plus grandes, alors que les espèces ayant une masse plus élevée de graines vont produire moins de graines, dont la dispersion est peut atteindre des distances moindres, mais dont la résistance aux stress est plus élevée (Westoby, 1998).

SRL et RD : La surface spécifique des racines, soit le ratio de la longueur des racines fines sur leur masse (mg g^{-1}), et le diamètre des racines fines (mm), sont deux traits racinaires impliqués dans l'acquisition des ressources souterraines, soit l'eau et les nutriments (Bergmann *et al.*, 2020). Selon certaines études, les traits des racines reflètent le continuum d'acquisition et de conservation des ressources observées au niveau des feuilles (Reich, 2014; Freschet *et al.*, 2010). Or, les traits racinaires ne valident pas le *leaf-economic spectrum* de manière constante (Weemstra *et al.*, 2016; Carmona *et al.*, 2021), notamment parce que les traits racinaires sont associés à des mycorhizes, organismes symbiotiques qui jouent un rôle important dans l'acquisition de l'eau et des nutriments (Weemstra *et al.*, 2016; Bergmann *et al.*, 2020). Alternativement au *leaf-economic spectrum*, les traits racinaires sont décrits par un continuum d'acquisition des ressources autonome à collaborative, c'est-à-dire la stratégie *do-it-yourself* versus la stratégie *outsourcing* (Bergmann *et al.*, 2020). Ici, de manière à maximiser l'exploitation du sol et l'acquisition des ressources, les espèces autonomes ont une SRL plus élevée, et un diamètre de racine moindre, alors que les espèces qui comptent davantage sur les mycorhizes pour acquérir leurs ressources misent plutôt sur des racines de large diamètre pour permettre plus de surface de colonisation pour les mycorhizes (Bergmann *et al.*, 2020). Ici, contrairement aux *leaf-economic spectrum*, les coûts du *outsourcing* seraient moindres que les coûts de l'investissement dans des feuilles résistantes aux stress puisque l'investissement en carbone dans l'élargissement des racines, et plus spécifiquement des tissus corticaux des racines, est moindre (Bergmann *et al.*, 2020).

Enfin, j'ai calculé les indices de dissimilarité et de diversité fonctionnelle à partir de l'ensemble de ces traits plutôt que de calculer un indice par trait puisque les effets de la diversité peuvent impliquer la compétition ou le partage de nombreuses ressources (Ammer, 2019) et, plus généralement, puisqu'un ensemble de traits

reflète mieux les différences de stratégies d'histoire de vie des espèces de même que leur performance sous différentes conditions (Kraft *et al.*, 2015).

De manière à caractériser l'identité des cibles, j'ai utilisé une approche taxonomique, où l'identité des cibles correspond simplement à l'espèce, et une approche fonctionnelle. Dans le cas de l'approche fonctionnelle, j'ai caractérisé l'identité fonctionnelle de deux manières. J'ai d'abord utilisé l'ensemble des traits présentés ci-dessus sur la base de l'hypothèse selon laquelle plusieurs traits caractérisent davantage les stratégies fondamentales d'histoire de vie des espèces (Kraft *et al.*, 2015). Pour ce faire, j'ai effectué une analyse de composantes principales (PCA) où j'ai utilisé les axes principaux de la PCA (axes 1 et 2) en tant que proxy de l'identité fonctionnelle des espèces. J'ai aussi utilisé une approche basée sur la tolérance à l'ombre des espèces puisque ce syndrome de traits, soit une propriété émergente d'un ensemble de traits qui correspond à la capacité des espèces à survivre à l'ombre (Valladares et Niinemets, 2008), est également associé aux stratégies fondamentales d'histoire de vie des espèces. En effet, les espèces intolérantes à l'ombre sont des espèces à croissance rapide, qui domine les premiers stades de succession des forêts, alors que les espèces tolérantes à l'ombre sont des espèces qui sont aptes à survivre à l'ombre, et qui sont généralement plus tolérantes à différentes formes de stress, mais dont la croissance est généralement plus lente (Valladares et Niinemets, 2008; Toïgo *et al.*, 2018).

CHAPITRE II

IT TAKES A VILLAGE TO RAISE A TREE: MOST TREE SPECIES BENEFIT FROM GROWING WITH DISSIMILAR NEIGHBORS

Vanessa Di Maurizio¹, Eric Searle^{1,2}, Alain Paquette¹

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

² Ontario Forest Research Institute, Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry

There is scientific consensus that a positive relationship exists between tree species diversity and forest productivity (DPR), especially when the trees present are functionally dissimilar. As indicated by the complementarity hypothesis, differences in species traits reduce competition or promote facilitation among neighboring tree species in communities. However, few studies have examined this relationship at the individual tree level, and how species respond to a functionally dissimilar neighborhood. Here, we used Quebec permanent sample plots and 19 focal tree species to test whether : (1) focal tree growth response to neighborhood dissimilarity varies with focal tree species and competition intensity, and (2) focal tree species' traits explain their growth response to neighborhood dissimilarity. We demonstrate that : (1) most species' growth response to neighborhood dissimilarity is positive, but the importance of dissimilarity effects on growth is species and competition dependent, and (2) focal tree traits partially explains species and competition dependencies with shade-intolerant species mostly benefitting from increasing dissimilarity under high competition. Thus, our findings : (i) support the complementarity hypothesis and (ii) indicate which species have the greatest potential to benefit from dissimilar neighbors. Our results highlight the impor-

tance of functional dissimilarity in driving DPR among neighboring trees as well as corroborate the generality of DPR from neighborhood to ecosystem scales.

Keywords : diversity-productivity relationship, complementarity hypothesis, functional traits, functional dissimilarity, neighborhood analysis, competition, tree growth, boreal forest, temperate forest

2.1 Introduction

In forest ecosystems, tree species diversity increases and stabilizes productivity in addition to providing many ecological co-benefits (Liang *et al.*, 2016; Trogisch *et al.*, 2021; Mori *et al.*, 2017). As a result, adapting forest management practices toward greater diversity has the potential to increase productivity, while maintaining resistance and resilience to climate changes (Hisano et Chen, 2020; FAO, 2020; Messier *et al.*, 2022). Yet, the importance of species diversity in driving forest productivity varies among studies, and biomes (Liang *et al.*, 2016). Knowledge gaps and disagreements remain regarding why, where, and when diversity matters the most for productivity (Ammer, 2019; Hisano et Chen, 2020; Jucker *et al.*, 2016).

At the community level, stronger diversity-productivity relationships (DPR) result from differences in species functional traits (hereafter traits) rather than species richness alone (Diaz et Cabido, 2001). As stated by the complementarity hypothesis, dissimilar species are expected to grow more quickly in a mixture with one another because of niche partitioning and facilitation.

First, due to niche partitioning, differences in species traits reduce competition for limited resources (e.g., light, water, and nutrients) thereby increasing tree growth at the community level (Forrester et Bauhus, 2016). Light is one of the most important limiting factors in forests (Pacala *et al.*, 1996) and several studies suggest that light partitioning is key to DPR (Morin *et al.*, 2014). Differences

between species in their shade tolerance, a fundamental trait syndrome defined as the capacity of a tree to survive under shade (Niinemets et Valladares, 2006), and in crown canopy space occupancy lead to greater light partitioning and therefore positive DPR (Searle et Chen, 2020; Toïgo *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2012; Kunz *et al.*, 2019; Williams *et al.*, 2017). In addition, differences between species in other traits, such as leaf nitrogen content (Zheng *et al.*, 2021), seed mass, and wood density (Paquette et Messier, 2011), have been found to be positively correlated with DPR. These above-ground traits are often used to describe species' general resource use and strategies (or life-history strategies). However, these traits may not fully describe below-ground resource use or strategies and below-ground resource partitioning. Less-studied root traits (e.g., specific root length), which indicate the extent to which tree species depend on symbiotic organisms for the acquisition of below-ground resources (i.e. water and nutrients) (Bergmann *et al.*, 2020), are probably more relevant for describing below-ground resource partitioning. Second, species differences may also increase tree growth through positive interactions, or facilitation. Facilitation increases the availability of limited resources or improves growing conditions (e.g., species with deep roots can redistribute water to those with shallow roots (Forrester et Bauhus, 2016). Thus, whether through niche partitioning or facilitation, the number of positive or neutral interactions between neighboring tree species may outnumber negative interactions (e.g., competition) in mixtures (Ammer, 2019).

To better understand the mechanisms underlying DPR, some studies have shifted focus from the community level to the neighborhood level. This shift primarily results from the fact that species interactions (e.g., competition, niche partitioning, and facilitation) mostly occur among neighboring trees (Fichtner *et al.*, 2018; Grossman *et al.*, 2018; Potvin et Dutilleul, 2009; Trogisch *et al.*, 2021). In comparison to the community level, in which overall dissimilarity is linked to tree

productivity, neighborhood analysis looks at how the growth of focal trees changes as a function of their neighbor's characteristics (e.g., competition, composition or dissimilarity). With this approach, competitive reduction was identified as an important mechanism underlying the positive effect of species dissimilarity on focal tree growth. On average, individual trees surrounded by dissimilar species grow more than individual trees surrounded by similar species under high competition intensity (Searle et Chen, 2020). Thus, neighborhood analysis characterizes how complementarity takes place among neighboring tree species.

Another advantage of neighborhood analysis is that it allows for testing how different species' growth is influenced by their neighbor's dissimilarity. Species traits, or more generally life-history strategies, can make species more or less likely to benefit from increased dissimilarity. For instance, there is an important trade-off in resource use strategies that position species along a continuum of resource acquisition versus resource conservation. Acquisitive species are early-successional species, with fast-growth potential in resource-abundant conditions, but low competitive strength and low resistance to pests and pathogens, whereas conservative species are late-successional and slow-growing species, but highly competitive and resistant to pests and pathogens (Reich, 2014; Kunstler *et al.*, 2016). Acquisitive species have been shown to benefit more from competitive reduction and increased dissimilarity compared to conservative species (Chen *et al.*, 2016; Fichtner *et al.*, 2017). This may result from their ability to grow fast and their vulnerability to competition since competitive reduction is a hypothesized mechanisms of positive DPR. Thus, the relative importance of niche partitioning and facilitation and the magnitude of the effect of dissimilarity on tree species growth may change with species identity or traits. However, to our knowledge, whether the positive effect of neighborhood functional diversity on focal tree growth can be generalized across various species remains to be explored.

Here, we aim to determine whether tree species' growth rates respond differently to functionally dissimilar neighborhoods and whether competition intensity affects this response. Our first objective was to test the hypothesis that tree growth response to neighborhood functional dissimilarity (hereafter neighborhood dissimilarity) varies with focal tree species and competition intensity. Our second objective was to explore whether focal tree species sharing the same resource acquisition strategies have similar growth responses to dissimilar neighborhoods. We predicted that : (1) focal tree growth response to neighbors' dissimilarity will be mostly positive but will vary in intensity; and (2) focal tree growth response to neighbors' dissimilarity will become more positive as competition intensifies, especially in the case of acquisitive species. To assess these hypotheses and predictions, we used a permanent forest sample plot network initiated in Québec, Canada in 1970 that includes 47 species and a large gradient of environmental conditions from temperate to boreal forests.

2.2 Material and Methods

2.2.1 Study area

The Québec (Canada) permanent sample plots (PEPs) network covers the province south of the 52nd parallel on both private and public forests. The PEPs are circular plots (400 m²) established from 1970 to present in visually homogeneous stands. New PEPs are being added every year and are re-measured approximately every 11 years (± 3 years).

For our study, only PEPs meeting the following criteria were selected : (1) all adult trees (diameter at breast height (DBH) ≥ 9.1 cm) were marked, tagged, and their DBH recorded; (2) species (or genus in the case of *Salix sp.* and *Ame-lanchier sp.*) identification tracked accurately over multiple censuses; (3) absence

of inconsistencies in individual tree DBH measurements over multiple censuses (e.g. extreme negative or positive growth (± 2 cm annually)) and ; (4) PSP had a minimum of 3 measurements.

Our final dataset included a total of 3378 plots with 851447 observations and 47 species, measured between 1970 and 2019. The most abundant tree species by stem count were *Picea mariana* (31%), *Abies balsamea* (27%), *Betula papyrifera* (10%), *Acer rubrum* (5%), *Populus tremuloides* (4%), *Acer saccharum* (4%) and *Pinus banksiana* (4%) *Picea glauca* (3%), *Betula alleghaniensis* (2%) and *Thuja occidentalis* (2%). Other species represented less than 1% of the data (Fig. A.1). We selected 19 focal tree species ($n = 151514$), all having at least 500 observations and 3 measurements. All other species were only considered as neighboring tree species.

2.2.2 Estimates of growth rates

Tree growth was estimated using annual stem area increments ($\text{cm}^2 \text{yr}^{-1}$) of each individuals calculated as the difference in stem area at breast height between two measurements divided by the number of years between censuses.

2.2.3 Functional traits

We took a trait-based approach to compute neighborhood dissimilarity and diversity. We used 6 continuous traits involved in tree species resource acquisition strategies : ‘Stem dry mass per stem fresh volume’ (WD; in mg mm^{-3}); ‘Leaf nitrogen content per leaf dry mass’ (Nmass; mg g^{-1}), ‘Seed dry mass’ (SM; mg), ‘Specific root length (fine roots < 3 order)’ (SRL; m g^{-1}), ‘Mean root diameter of fine roots (≤ 3 order)’ (RD; mm).

We extracted these trait values from multiple databases (Guerrero-Ramírez *et al.*, 2021; Belluau *et al.*, 2021a), and additional published sources, at the species, genus, or family level (see Annexe B). We removed outliers (trait values ± 3 standard deviations from the mean (Carmona *et al.*, 2021) and, when possible (i.e., exclusively for root traits), we excluded data from experiments or ecosystems that were not contained in our study (i.e. tropical and subtropical ecosystem). We computed the species mean for each trait and, when species trait values were unavailable or had fewer than two observations, we computed the mean at the genus or the family level (Fig. A.2).

2.2.4 Functional diversity metrics, competition, and functional identity

We were mostly interested in neighborhood dissimilarity, the functional dissimilarity between a focal tree and its neighbors, rather than overall neighborhood diversity, because dissimilarity is more intimately related to the niche complementarity hypothesis. However, we also included neighborhood diversity in our analysis as it is more related to other potential DPR mechanisms as well as community level analysis.

Diversity metrics : Neighborhood dissimilarity (D) was computed as the average distance of the focal tree to the centroid of its neighbors' traits in a principal component analysis (PCA) space. The advantage of computing dissimilarity in a PCA space is that it allows for visualizing how species are positioned along a gradient of resource acquisition strategies (Fig. A.8). Neighborhood functional diversity (FDis) was computed using FD function from the FD packages (Laliberté et Legendre, 2010) in R statistical software, v 4.1.1. The focal tree was omitted from FDis calculations. In both cases, neighboring species' traits were weighted by their abundances measured as the proportion of each species' basal area. We

transformed SM using a natural logarithm and all traits were scaled prior to the computation of neighborhood dissimilarity and FDis.

Competition : We used a competition index (C) in which the focal tree basal area growth is a function of the focal tree size and the neighbor’s tree size (Canham *et al.*, 2004)

$$NCI_i = \frac{\sum_{j=1}^n FS_j}{FS_i} \quad (2.1)$$

in which the competition index (NCI) of the i th focal tree corresponds to the sum of the focal tree size, i.e. the stem area at breast height, of its j th neighbors divided by the the focal tree size.

Identity metrics : To explore whether species response is associated with their resource acquisition strategies, we used species positioning on the main axes of the PCA. The first axis corresponded to a composite strategy involving trade-offs of resource acquisition and conservation (Reich, 2014) and below-ground resource ‘outsourcing’ involving microbial symbiont versus autonomous resource acquisition (‘do-it-yourself’ strategy) (Bergmann *et al.*, 2020). The second axis corresponded to a trade-off of colonization versus competition (Reich, 2014; Westoby, 1998) (Fig. A.8). Additionally, we used species shade tolerance rankings to characterize species resource acquisition strategies. Species shade tolerance is based on a combination of measurements and expert opinion and corresponds to a relative ranking of species ranging from very shade intolerant to very shade tolerant on a 5-level scale (Fig. A.9) (Niinemets et Valladares, 2006) (Fig A.10).

2.2.5 Other variables

We also included other variables which are known to influence tree growth, such as focal tree size (Bowman *et al.*, 2013) and environmental variables (biome, temperature and year). For each stem, we use stem area measured at breast height (cm^2) as our measure of focal tree size. For each plot, we used biome (boreal or temperate) and long-term temperature averages, computed from WorldClim historical database version 2.1 ($\sim 1 \text{ km}^2$ resolution, period : 1970-2000) (Fick et Hijmans, 2017) and mid-census year (a proxy of climate change), computed as the average year between the 2 censuses as our environmental variables.

2.2.6 Statistical analysis

Objective 1 : To test whether tree growth response to dissimilarity changes with focal species identity and competition, we used the following restricted maximum likelihood linear (REML) mixed effect model :

$$\begin{aligned}
 \ln(G_{ijkl}) = & \beta_{0,j} + \beta_1 \cdot D_{ijkl} + \beta_2 \cdot C_{ijkl} + \beta_3 \cdot FD_{is_{ikl}} + \\
 & \beta_4 \cdot FS_{ikl} + \beta_5 \cdot BO_{ikl} + \beta_6 \cdot T_{ikl} + \\
 & \beta_7 \cdot Yr_{ikl} + \beta_8 \cdot D_{ijkl} \times C_{ijkl} + \\
 & \beta_9 \cdot FD_{is_{ikl}} \times C_{ikl} + \alpha_i + \alpha_{(i)k} + \epsilon_{ijkl}
 \end{aligned} \tag{2.2}$$

in which $\ln(G)$ corresponds to the natural logarithm of the focal tree growth rate and where i is the i th tree, j is the j th species, k is the k th plot, and l is the l th census. B_0 , D , C , are the species identity, dissimilarity and neighborhood competition index fit separately for each species. FD , FS , BO , T , Yr are the functional

diversity of the neighborhood, focal tree size, biome, mean annual temperature and mid-census year fit across each species. α_k and $\alpha_{i(k)}$ are the random effect of plot and individual focal tree nested in plot, respectively. Diversity metrics, competition and focal tree basal area of the previous census were used since these effects influence tree growth over the census period. Competition index and focal tree size were log transformed to conform to the assumption of normality (Zuur *et al.*, 2010) and all independent variables were standardized to aid in interpretability. We used bootstrapping ($n = 1000$) to produce 95% confidence intervals. Analyses were performed in the lme4 package (Bates *et al.*, 2015) for R statistical software.

There was some evidence of multicollinearity between neighbors' functional dissimilarity and diversity (FDis) (correlation = 0.71). Thus, we verified the reliability of our model by examining the variance inflation factor (VIF) and by comparing estimates in our selected models and alternative models excluding FDis. All predictor VIF were less than 5 (Table A.1), and dissimilarity coefficient estimates were similar when including or excluding FDis in the model (Fig. A.12, Fig. A.13).

Objective 2 : To test whether species response is associated with species resources acquisition strategies, we obtained the coefficient of dissimilarity for each species from eqn 2 and used Pearson's correlation coefficients (r) to explore whether : shade tolerance, species positioning on PCA axis 1 ; and species positioning on PCA axis 2 were related with species growth response to average dissimilarity and dissimilarity under varying levels of competition. From these correlations, we selected species strategies identified as significant to test whether species' growth response to these predictors can be explained by their own resource acquisition strategies. Only shade tolerance was identified as being a potential driver of focal tree response to dissimilarity (Fig. A.11). Thus, to formally test the hypothe-

sis that tree species sharing the same resource acquisition strategies have similar growth responses to dissimilar neighborhoods, we used a REML mixed effect model with the following structure :

$$\begin{aligned}
 \ln(G_{ijkl}) = & \beta_0 + \beta_1 \cdot ST_{ikl} + \beta_2 \cdot D_{ikl} + \beta_3 \cdot C_{ikl} + \beta_4 \cdot FDis_{ikl} + \\
 & \beta_5 \cdot FS_{ikl} + \beta_6 \cdot BO_{ikl} + \beta_7 \cdot T_{ikl} + \beta_8 \cdot Yr_{ikl} + \\
 & \beta_9 \cdot ST_{ikl} \times D_{ikl} + \beta_{10} \cdot ST_{ikl} \times C_{ikl} + \\
 & \beta_{11} \cdot D_{ikl} \times C_{ikl} + \beta_{12} \cdot ST_{ikl} \times D_{ikl} \times C_{ikl} + \\
 & \beta_{13} \cdot FDis_{ikl} \times C_{ikl} + \alpha_i + \alpha_{(i)k} + \epsilon_{ikl}
 \end{aligned} \tag{2.3}$$

in which $\ln(G)$ corresponds to the natural logarithm of the focal tree growth rate and where i is the i th tree, j is the j th species, k is the k th plot, and l is the l th census. ST_{ijkl} , D_{ikl} , C_{ikl} , $FDis_{ikl}$, FS_{ikl} , BO_{ikl} , T_{ikl} , and Yr_{ikl} are species shade tolerance, dissimilarity, competition index, functional diversity, basal area, biome, temperature and mid-census year; α_i and $\alpha_{(i)k}$ are the random effect of plot and the effect of individual trees nested in plot, respectively.

To determine whether shade tolerance was a good proxy for species, we compared the model using species identity to the model using species shade tolerance using both R^2 and the Akaike Information Criterion (AIC) (Nakagawa et Schielzeth, 2013) with the MuMIn package (Barton, 2015) in R statistical software.

We verified the reliability of our model by examining variance inflation factors (VIF) following the procedure used for model 1. All predictor VIF were less than 5 (Table A.1), and dissimilarity coefficient estimates were similar when including or excluding FDis in the model (Fig. A.14).

2.3 Results

2.3.1 Model description

Our model explained 58% of the variation in the data : 36% was explained by the fixed effects and 22% was explained by the random effects. The interaction between species and competition, followed by the main effects of species and competition explained the largest amount of variation (Fig. 2.1). These effects were followed by year, focal tree size and interactions involving diversity metrics. The effect of neighborhood dissimilarity contributed to a total of 1.84% of the explained variation of the model (Fig. 2.1, Table D.1).

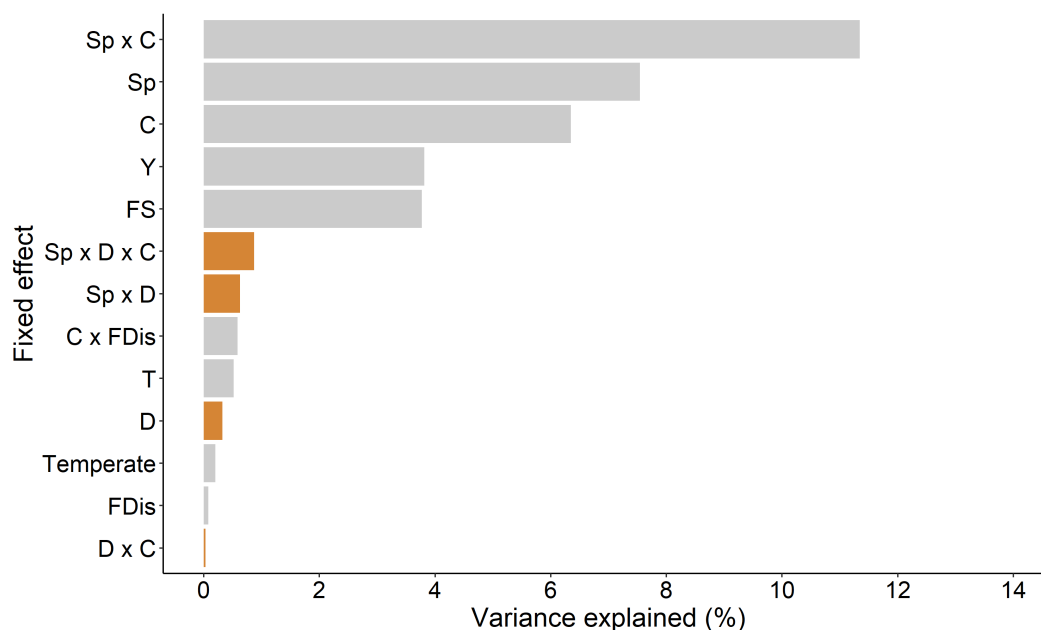


FIGURE 2.1 Percentage of total variance explained by each predictor of the species model. Bars show the individual percentage for each predictor (partial R^2). Orange bars indicate dissimilarity effects (summing up to 1.84 %) and gray bars indicate covariates.

2.3.2 Species individual tree growth responses to neighborhood dissimilarity

Under average competition, most species annual growth response to neighborhood dissimilarity was positive (13 species) but some were neutral, i.e., non-significant and close to 0 (5 species), or negative (1 species) (Fig. 2.2). Species average growth response to dissimilarity varied from a 0.493 % (from - 1.012% to +0.003%) decrease in annual growth to a 1.795 % (from 1.082 % to 2.453 %) increase in annual growth for each standard deviation from the mean ($sd = 1.074$) (Table D.4). The magnitude of the effect of dissimilarity for *Populus grandidentata*, the species that benefited the most from neighborhood dissimilarity, was about 3.6 times that of *Piceas rubens*, the only species that responded negatively to neighborhood dissimilarity.

Although the average effect of dissimilarity on annual tree growth was non-significant for most species (13/19 species), it was generally more positive when focal trees experienced lower competition (Fig. 2.2, Table D.4). For instance, *Abies balsamea*, *Acer rubrum*, *Picea glauca*, *Picea mariana*, *Quercus rubra* annual growth response to neighborhood dissimilarity was significantly positive under low competition. In contrast, *Populus grandidentata*, *Populus tremuloides* and *Acer saccharum* annual growth response to neighborhood dissimilarity was significantly more positive under high competition. In some cases, when species experienced extremely low or high competition, the effect of neighborhood dissimilarity on tree growth shifted from being negative to positive or vice versa (Fig. 2.2). However, the effect of neighborhood dissimilarity on annual tree growth remained positive for *Populus grandidentata*, *Abies balsamea* and *Acer rubrum* at both extremes of the competition gradient (Fig. 2.2).

The effect of functional diversity (FDis) on tree growth was also positive, with a 0.175 % (from 0.101 to 0.251) annual growth increase for each standard deviation

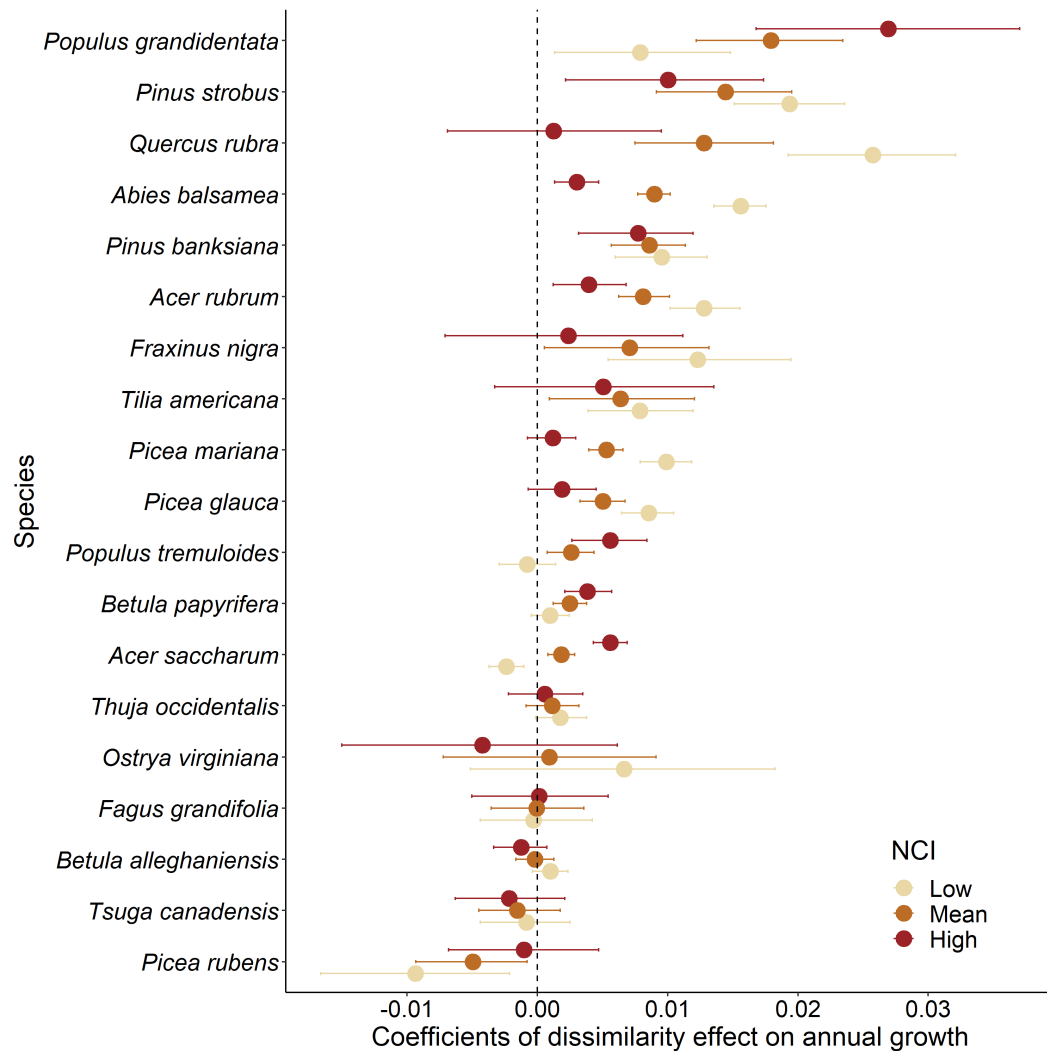


FIGURE 2.2 Effect of dissimilarity on the logarithm of annual tree growth by species at different competition intensities. Competition values correspond to the 5th percentile (1.72), the mean (3.35) and 95th percentile (4.64) of the logarithmic NCI. Points represent mean effects with 95 % error bars

(0.768), but as competition increased the effect of FDis on tree growth decreased. Focal tree size and mean annual temperature were positively associated with annual tree growth whereas year was negatively correlated with annual tree growth (Table D.4).

2.3.3 Tree growth response to neighborhood dissimilarity

Correlations between focal species resource acquisition strategies and their response to neighborhood dissimilarity identified only shade tolerance as being a potential driver of species response to neighborhood dissimilarity (Fig. A.11).

Overall, the model based on shade tolerance had a lower AIC and explained less variation than the model based on species identity (Table 2.1). The use of shade tolerance as a proxy of species identity causes a 6% reduction in the total variation explained by fixed effects of the model (from 36 % to 30 %). There was an absolute decrease of 0.72 % in the variance explained by combined dissimilarity effects, which is 2.6 times less variance explained (Tables B1 vs B2).

TABLEAU 2.1 Species model and shade tolerance model comparison based on R^2 and AIC

Model	Conditional R2	Marginal R2	Df	Loglik	Aicc	Delta
Species model	56 %	36 %	85	231,246.9	-462,323.8	0.0
Shade tolerance model	56 %	30 %	17	227,447.0	-454,860.0	7,463.8

Nevertheless, species with contrasting shade tolerance did express differential response to neighborhood dissimilarity alone and in interaction with competition. On average, positive dissimilarity effects on annual tree growth were higher for shade intolerant species than shade tolerant species and this effect was exacerbated as competition increased (Fig. 2.3, Table D.4).

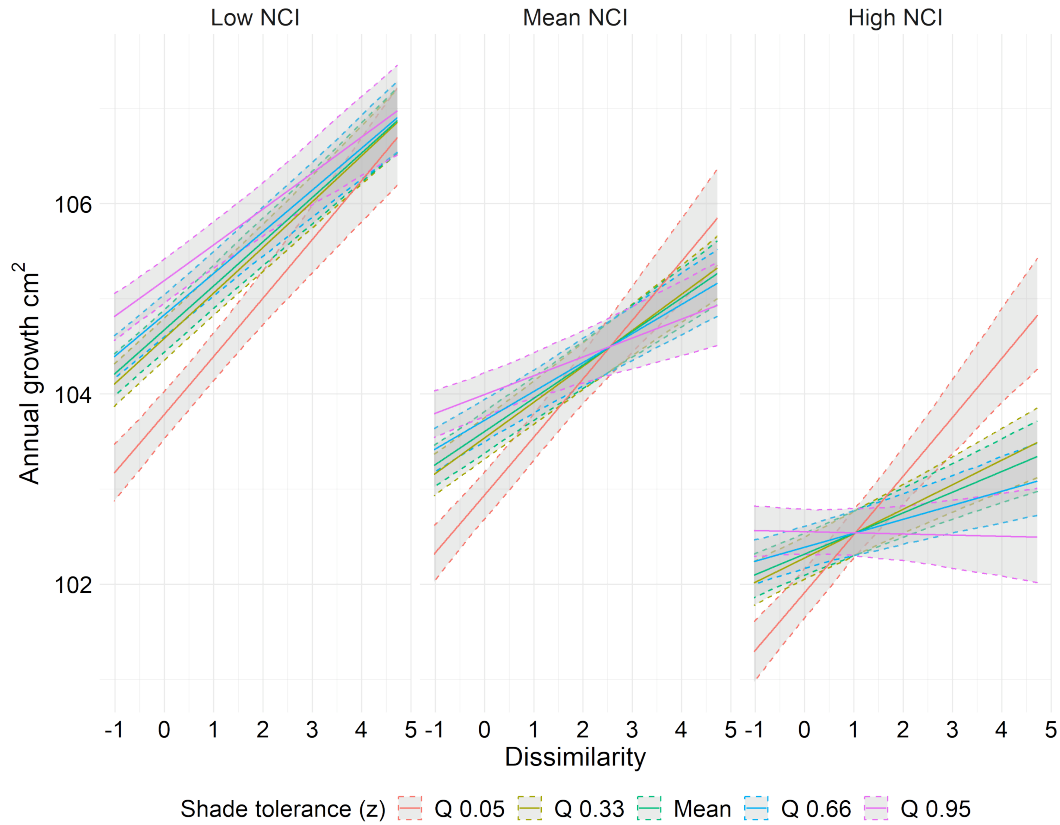


FIGURE 2.3 Effect of shade tolerance, competition, and dissimilarity on tree growth. Lines represent mean effects with associated 95 % confidence bands. Competition values correspond to the 5th percentile (1.72), the mean (3.35) and 95th percentile (4.64) of the logarithmic NCI. Shade tolerance corresponds to quantiles (Q) and arithmetic mean (see Fig. A.10 for z values corresponding to each Q).

2.4 Discussion

In accordance with the complementarity hypothesis, our results provide evidence that there is a predominance of positive relationships between neighborhood dissimilarity and individual tree species growth in their natural habitat. Our results suggest that increasing dissimilarity in resource acquisition traits, or strategies, among neighboring tree species allows for better growth as predicted by theory

(Forrester et Bauhus, 2016) and supported by the few neighborhood-level studies available (Chen *et al.*, 2016; Searle et Chen, 2020). As hypothesized, the importance of this effect changed from one species to another. In contrast to our second hypothesis, that dissimilarity effects will become increasingly positive as competition intensity increased, we found that most commonly the effect of dissimilarity was reduced under high competition. These results highlight the importance of considering focal tree identity, or traits, when drawing generalizations on the underlying mechanisms of neighborhood level DPR.

2.4.1 Species response to neighborhood dissimilarity and competition

The role of competition in neighborhood dissimilarity effects on focal tree annual growth changed according to species identity. Only three species growth responses to dissimilarity were significantly more positive under high competition (*Acer saccharum*, *Populus grandidentata* and *Populus tremuloides*). On the one hand, competitive species like *Acer saccharum* may have benefitted from competitive reduction when being surrounded by dissimilar species of similar or greater height (symmetric competition). *Acer saccharum*, and other shade tolerant temperate hardwoods, have large, dense canopies that significantly reduce light availability (Reich *et al.*, 2003); however, dissimilar species carry smaller, sparser canopies, intercepting less light and thereby increasing light availability when compared to similar density of competitive species. On the other hand, less competitive species such as *Populus grandidentata* and *Populus tremuloides* may have benefitted from asymmetrical competitive reduction, because these acquisitive and fast-growing species most likely occupy the dominant strata of the forest canopy given that they dominate the early stage of stand development (Chen et Popadiouk, 2002). Thus, being surrounded by dissimilar species may increase focal tree growth of both competitive and less competitive species, whether via symmetric or asym-

metric competitive reduction. If species with smaller and lighter canopies occupy a dominant position in the stand, then the growth benefits of competitive species from a dissimilar neighborhood does not necessarily come at the expense of less competitive species.

A higher proportion of species growth response to neighborhood dissimilarity was negatively influenced by an increase in competition rather than positively influenced by an increase in competition. This was however only significant for seven species. This tendency may result from facilitative interactions rather than competitive reduction. In accordance with the stress gradient hypothesis, these positive interactions among neighboring tree species are more likely under stressful conditions (Bertness et Callaway, 1994; Maestre *et al.*, 2009), and for less stress tolerant species (Qi *et al.*, 2018). For instance, many conifers' response to neighborhood dissimilarity were significantly more positive when experiencing lower competition. For these species, it is possible that having deciduous species as neighbors improves their growing conditions via an increase in litter quality. In comparison to their needle-leaf counterparts (Cavard *et al.*, 2011; Prescott *et al.*, 2000), deciduous species litter has higher nutrient concentrations, faster carbon and nutrient turnover rates (Melvin *et al.*, 2015). However, given that deciduous species exhibit higher net primary productivity and have higher nutrient demand (Melvin *et al.*, 2015), these positive interactions may level off as competition increases and, given that species interactions involve other resources than nutrients, negative interaction may also overcome these positive interactions as competition increases (Ammer, 2019).

Also, it is possible that competitive reduction simply reaches a threshold over which competition is too high to allow diversity effects to occur. Furthermore, given that a large part of our dataset includes species found in the temperate forest, our results may reflect community level observations in which competitive

exclusion leads to small positive diversity effects (Paquette et Messier, 2011). In all cases, our findings enable us to question niche partitioning as being the predominant mechanisms underlying DPR among neighboring trees species (i.e. the idea that positive relationship between neighborhood dissimilarity and tree growth is maximized under higher levels of competition (Searle et Chen, 2020)).

2.4.2 Shade tolerance as a proxy of species response to neighborhood dissimilarity and competition

In terms of focal tree traits and resource acquisition strategies, only shade tolerance was related to species response to neighborhood dissimilarity (Fig. A.11). Shade tolerance has been previously identified as an important driver of the diversity-productivity relationship (Searle et Chen, 2020; Toïgo *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2012), but our results suggest that it is also a viable proxy of species response to neighborhood dissimilarity. Shade intolerant species growth response to neighborhood dissimilarity was largely positive, especially under high competition. Our results match Fichtner *et al.* (2017), who demonstrated that acquisitive species, which are also characterized as being shade intolerant, mainly benefit from competitive reduction in mixed forest. Nevertheless, our species analysis showed that the effect of neighborhood dissimilarity under varying competition intensities does not apply to the same extent to each shade intolerant species. As an example, *Betula papyrifera* growth did not vary much as a function of neighborhood dissimilarity alone or in interaction with competition (Fig. 2.2). Although shade intolerant, it is possible that this species enters conservation or self-maintenance phases early, compared to other species, which is associated with lower radial growth (Mencuccini *et al.*, 2005).

Moreover, shade tolerance does not account for other species differences that may be important to consider when trying to generalize individual tree growth response

to neighborhood dissimilarity. However, these apparent limitations may also be the reason why shade tolerance is a better proxy than species traits values. Indeed, our analysis involved very different species, which have some similar strategies despite very different trait values (e.g., conifers vs deciduous species). More precisely, conifer species occupy both extremes of the shade tolerance gradient but are clustered together when comparing their selected traits to that of deciduous species (Fig. A.8). The apparent absence of a relationship between species traits and species response to neighborhood dissimilarity may also result from our methodological choices and limitations, e.g., trait choice or use of average trait values, especially in the case of root traits that were not always well documented at the species level (Fig. A.2). Thus, we cannot exclude the possibility that other traits, not yet available with sufficient cover, better explain focal tree growth response to neighborhood dissimilarity or that this phenomenon cannot be fully described with only a few traits.

2.4.3 Additional mechanisms

There are other potentially important components of the diversity effect in diversity-productivity relationships at the individual tree level. For instance, there was an additional positive effect of neighborhood functional diversity (FDis) on tree growth. Although functional diversity is correlated with neighborhood dissimilarity, this metric is more related to other DPR hypotheses involving multitrophic interactions (e.g., pest and pathogens reduction). Moreover, given the negative effect of 'year' on tree growth, additional stressful conditions related to climate change may also have contributed to the positive DPR resulting from neighborhood diversity and dissimilarity. Thus, it is possible that dissimilar and diverse neighboring tree species reduced the negative effect of bad years on focal tree growth, thereby exacerbating the underlying mechanisms (niche partitioning, fa-

cilitation and multitrophic interactions) of DPR.

2.5 Conclusion

In conclusion, as species interact on small spatial scale, and through their functional traits, it is crucial to understand how DPR takes places among neighboring dissimilar tree species. We found that a dissimilar neighborhood increases most focal tree species annual growth in forests, but that the importance of this effect changes with species and competition intensity. This suggests that there is complementarity between a focal tree and its dissimilar neighbors. It is however more advantageous for some species, such as shade intolerant species, and under varying levels of competition.

With forest management aiming to increase forest productivity as well as carbon sequestration and other ecological services under a changing climate, our results call for a change in forest management practices towards more dissimilar and diverse forest. In addition to promoting resistance and resilience to climate changes, increasing functional dissimilarity and diversity among neighboring tree species increases tree growth across a large range of species : from highly productive species to those capable of long-term carbon sequestration.

2.6 Acknowledgement

We thank the Quebec government for making permanent sample plot data available.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans un contexte de changements globaux et de crise de la biodiversité, de nombreuses études se sont intéressées à la relation entre la diversité et la productivité des forêts. De manière générale, ces études montrent que la diversité favorise la productivité des forêts, mais que l'importance, et parfois la direction, de cette relation varie spatialement et temporellement (Liang *et al.*, 2016; Jucker *et al.*, 2016; Taylor *et al.*, 2020; Vilà *et al.*, 2007; Paquette et Messier, 2011). À ce jour, les mécanismes à l'origine de ces variations sont encore mal compris (Ammer, 2019). Pour plusieurs, une meilleure compréhension de la relation entre la diversité et la productivité des forêts (DPR) requiert des études menées à l'échelle du voisinage puisque la sélection et la complémentarité, et plus spécifiquement la compétition, le partitionnement des ressources et la facilitation, dépendent des interactions entre espèces voisines (Fichtner *et al.*, 2018; Trogisch *et al.*, 2021).

Dans ce contexte, un nombre croissant d'études se sont intéressées à l'effet de la diversité du voisinage sur la productivité individuelle des arbres (Potvin et Dutilleul, 2009; Ratcliffe *et al.*, 2015; Chen *et al.*, 2016; ?; Fichtner *et al.*, 2017; Searle et Chen, 2020). Or, particulièrement dans les forêts naturelles, peu d'études ont cherchées à savoir comment cette relation changeait d'une espèce à l'autre, voire d'un type d'espèce à l'autre. En effet, à quelques exceptions près (Ratcliffe *et al.*,

2015; Chen *et al.*, 2016), notre compréhension de la relation entre la diversité et la croissance des espèces est le plus souvent limitée à des études effectuées dans de jeunes forêts expérimentales (Fichtner *et al.*, 2017) ou encore à des études menées à l'échelle de la communauté dans des systèmes quasi expérimentaux à seulement 2 ou 3 espèces (Baeten *et al.*, 2013; Vanhellemont *et al.*, 2018). Quoique les études expérimentales aient l'avantage d'isoler les mécanismes sous-jacents à la relation DPR, les résultats de ces dernières ne sont pas complètement transférables aux arbres et aux forêts plus âgées, notamment puisque la relation entre l'âge et la croissance des arbres change dans le temps (Bowman *et al.*, 2013; Mencuccini *et al.*, 2005) et parce que les forêts plus âgées peuvent être plus complexe en terme de structure, notamment parce que la distribution d'âges et de tailles des arbres peut être plus variable (Baeten *et al.*, 2013). Ainsi, notre étude a cherché à mieux comprendre l'effet de la diversité du voisinage sur la croissance de plusieurs espèces dans les forêts naturelles.

Dans mon étude, j'ai privilégié une approche fonctionnelle puisque ce sont principalement les différences entre les espèces qui mènent à des effets positifs ou négatifs de la diversité sur la croissance individuelle des arbres (Diaz *et al.*, 2007). Je me suis principalement intéressée à l'effet de la dissimilarité du voisinage sur la croissance d'une cible, soit la distance entre les traits d'une cible via-à-vis de son voisinage, puisque la dissimilarité du voisinage est intimement associée à l'hypothèse de la complémentarité, et plus spécifiquement au partitionnement des ressources, qui dit que les différences entre espèces mènent à une réduction de la compétition pour les ressources limitantes (Barry *et al.*, 2019; Forrester et Bauhus, 2016). J'ai testé deux hypothèses principales, soit que (1) la relation entre la dissimilarité du voisinage et la croissance des espèces est majoritairement positive et que (2) cette relation est encore plus positive sous une compétition élevée, surtout pour les espèces acquisitives puisqu'elles sont les plus vulnérables à la

compétition. Conformément à mon hypothèse, mes résultats montrent qu'un voisinage dissimilaire favorise la croissance de la majorité des espèces d'arbres. Or, contrairement à ma seconde hypothèse, mes résultats montrent que, à l'exception de quelques espèces acquisitives, cet effet n'est pas nécessairement plus important à mesure que la compétition augmente. Ici, la prédominance des relations DPR positives plutôt que négatives suggère qu'il y a de la complémentarité entre les espèces voisines, alors que la variation de la force de cette relation sous différents niveaux de compétition suggère que l'importance des mécanismes en jeu change en fonction de l'espèce cible et du contexte de compétition.

3.0.1 Retour sur les mécanismes de la relation diversité - productivité

La complémentarité entre les espèces peut résulter du partitionnement des ressources, de la facilitation, ou bien les deux (Ammer, 2019). Dans le cas du partitionnement des ressources, mes résultats m'amène à nuancer l'affirmation selon laquelle les effets de complémentarité sont nécessairement plus importants sous une compétition élevée. Comme observé pour la plupart des espèces, plus la compétition augmente, moins la dissimilarité du voisinage est bénéfique à la croissance des cibles. Cela porte à croire qu'il existe un seuil au-delà duquel les ressources sont tellement limitées qu'il n'est plus possible de réduire la compétition ou bien que les interactions de facilitation expliquent davantage la relation DPR. Dans le cas de la facilitation, malgré les hypothèses avancées sur la réponse des conifères à la dissimilarité de leur voisinage sous une compétition faible, je ne peux pas me prononcer sur la validité de l'hypothèse des stress des gradients environnementaux (SGH), qui dit que la facilitation a davantage lieu sous des conditions de croissance stressantes (Bertness et Callaway, 1994; Maestre *et al.*, 2009), puisque je n'ai pas testé cette hypothèse à l'échelle des individus. Les évidences concernant le SGH sont partagées dans la littérature, notamment parce que la facilitation

dépend (1) du niveau de stress, où le niveau de stress doit être suffisamment élevé pour observer un effet de facilitation, (2) de la tolérance des espèces à un stress en particulier, où les espèces intolérantes à ce stress vont davantage bénéficier de l'amélioration des conditions stressantes issue des espèces tolérantes à ce stress et (3) de la présence (ou de l'absence) de plusieurs stress ayant lieu simultanément (Bertness et Callaway, 1994; Qi *et al.*, 2018). Ainsi, le partitionnement des ressources et la facilitation sont probablement tous deux impliqués dans les effets de complémentarité observés à l'échelle du voisinage, mais l'un et l'autre impliquent potentiellement des effets de seuil qui limitent leurs effets positifs sur la croissance individuelle des différentes espèces arbres.

3.0.2 Retour sur l'identité des cibles

Du côté des cibles, j'ai utilisé deux approches, l'une basée sur l'identité taxonomique des cibles et l'autre basée sur leur identité fonctionnelle. Dans un souci de généralisation des patrons de réponse des espèces à l'étude, j'ai cherché à savoir s'il était possible d'expliquer les réponses des espèces à la dissimilarité de leur voisinage en fonction de leurs stratégies d'acquisition des ressources ou de leur stratégies d'histoire de vie. J'ai d'abord été confronté à un problème de définition de ces stratégies. Les traits individuels peuvent être associés à différentes stratégies d'acquisition des ressources (Reich, 2014), mais il arrive que des espèces qui diffèrent fortement sur le plan de leurs traits aient des stratégies d'acquisition des ressources similaires, comme c'est le cas des conifères et des arbres à feuilles caduques qui malgré leur différences de traits peuvent présenter des tolérances à l'ombre similaires (par exemple, Fig. A.9). Pour cette raison, j'ai utilisé différents proxys des stratégies d'histoire de vie des espèces, l'un à partir des traits des espèces utilisés pour calculer mes indices de dissimilarité et de diversité fonctionnelle et l'autre à partir de la tolérance à l'ombre. Seule la tolérance à l'ombre

a été identifié comme expliquant la réponse des espèces cibles à la dissimilarité de leur voisinage. Conformément à notre hypothèse, les espèces intolérantes à l'ombre, le plus souvent caractérisées d'espèces acquisitives, bénéficient davantage de l'augmentation de la dissimilarité du voisinage sous une compétition élevée. Tel qu'observé par Chen et al. 2016, cela est cohérent avec l'idée selon laquelle les espèces acquisitives peuvent prendre avantage de la réduction de la compétition qui vient avec le partitionnement des ressources en raison de leur vulnérabilité à la compétition, mais aussi de leur potentiel de croissance élevé.

La caractérisation taxonomique et, ensuite, fonctionnelle des cibles m'a également permis d'évaluer dans quelle mesure les réponses des espèces pouvaient être estimées à partir de leurs stratégies d'histoire de vie. Comme observé, davantage de variation était expliquée par le modèle basé sur les espèces cibles plutôt que le modèle basé sur leur tolérance à l'ombre. Plusieurs facteurs, de nature méthodologique ou écologique peuvent expliquer cela. D'une part, il est possible que d'autres traits que ceux utilisés puissent jouer un rôle dans la réponse des espèces à l'augmentation de la dissimilarité du voisinage et d'autre part, il est possible que l'autécologie des espèces ne soit pas réductible à quelques traits partagés par l'ensemble des espèces. Ainsi, les stratégies d'histoire de vie semblent jouer un rôle dans les réponses des espèces à la dissimilarité de leur voisinage, mais il n'est pas possible réduire la réponse des espèces aux indicateurs de stratégies d'histoire de vie utilisés.

3.0.3 Mécanismes additionnels

Je me suis principalement concentrée sur l'effet de la dissimilarité du voisinage sur la croissance individuelle des espèces, mais d'autres mécanismes sont potentiellement à l'œuvre dans les effets positifs de la diversité sur la croissance individuelle

des arbres. En effet, la relation positive entre la diversité fonctionnelle, soit les différences entre les voisins (excluant la cible), et la croissance individuelle des arbres suggère qu'il y a d'autres mécanismes en jeu. Parmi ceux-ci, on retrouve l'hypothèse de la résistance par association où des interactions avec d'autres niveaux trophiques vont globalement améliorer la santé des arbres, et conséquemment favoriser leur croissance (Laforest-Lapointe *et al.*, 2017; Grossman *et al.*, 2018; Stemmelen *et al.*, 2022).

De même, bien que les principaux mécanismes de la relation DPR ont lieu entre espèces voisines, des mécanismes additionnels opèrent à l'échelle de la communauté. Par exemple, la diversité peut favoriser la survie et la densité des arbres, ce qui pourrait mener à davantage de productivité (Ammer, 2019). À long terme, la diversité peut également favoriser la productivité via davantage de résistance et la résilience à l'augmentation des perturbations qui vient avec les changements climatiques. En effet, en raison de l'asynchronie entre la croissance des espèces sous différentes conditions, la diversité peut maintenir la productivité des forêts sous des conditions stressantes (Morin *et al.*, 2011; Morin *et al.*, 2014; Schnabel *et al.*, 2021). De même, dans le cas où une espèce est décimée par un insecte ravageur ou un pathogène, la présence d'espèces redondantes, c'est-à-dire des espèces dont l'écologie est similaire, peut également prévenir la perte de productivité des forêts en compensant pour la perte d'une espèce (Diaz et Cabido, 2001). Ainsi, en plus de la relation positive observée entre la dissimilarité du voisinage et la croissance des cibles, plusieurs autres mécanismes impliquant la diversité, sous différentes formes et à différentes échelles, peuvent aussi mener à davantage de productivité dans les forêts.

3.0.4 Conclusion

Une compréhension plus approfondie des mécanismes sous-jacents à la relation diversité - productivité nous permettrait de mieux saisir l'impact de la perte de biodiversité sur la productivité des forêts en plus de nous aider à améliorer les pratiques d'aménagement forestier en vue de maintenir ou de favoriser la productivité des forêts.

En utilisant l'approche fonctionnelle, mon étude visait à mieux comprendre la relation entre la diversité et la productivité à l'échelle du voisinage. Mes résultats viennent supporter l'hypothèse de la complémentarité à l'échelle du voisinage ; quoique la force de la relation change d'une espèce à l'autre, la plupart des espèces ont le potentiel de bénéficier de la dissimilarité de leur voisinage. Mes résultats me permette également d'identifier le type d'espèce ayant le plus grand potentiel de bénéficier d'une voisinage dissimilaire, soit les espèces acquisitives sous une compétition élevée, mais également d'amener des nuances quant au contexte favorable à la complémentarité entre espèces voisines. Si la compétition est nécessaire au partitionnement des ressources, trop de compétition peut également réduire l'importance du partitionnement des ressources entre espèces voisines.

Dans le contexte des changements climatiques, les gestionnaires forestiers sont confrontés au défi d'adapter leurs pratiques de gestion afin de préserver la diversité et d'assurer le bon fonctionnement et la productivité des forêts. En plus des avantages déjà connus de la diversité pour la productivité des forêts, mes recherches suggèrent que la promotion de la dissimilarité du voisinage peut également accroître la productivité individuelle des espèces d'arbres. De plus, sachant la plupart des espèces ont le potentiel de bénéficier de la dissimilarité de leur voisinage, qu'elles soient hautement productives ou capables de séquestrer le carbone à plus long terme, il est possible d'envisager que la dissimilarité du voisinage

puisse également favoriser d'autres fonctions clés des forêts. Ainsi, au-delà de la productivité, la promotion de la dissimilarité du voisinage pourrait contribuer à soutenir d'autres fonctions essentielles des écosystèmes forestiers.

ANNEXE A

MÉTHODE DU CHAPITRE II

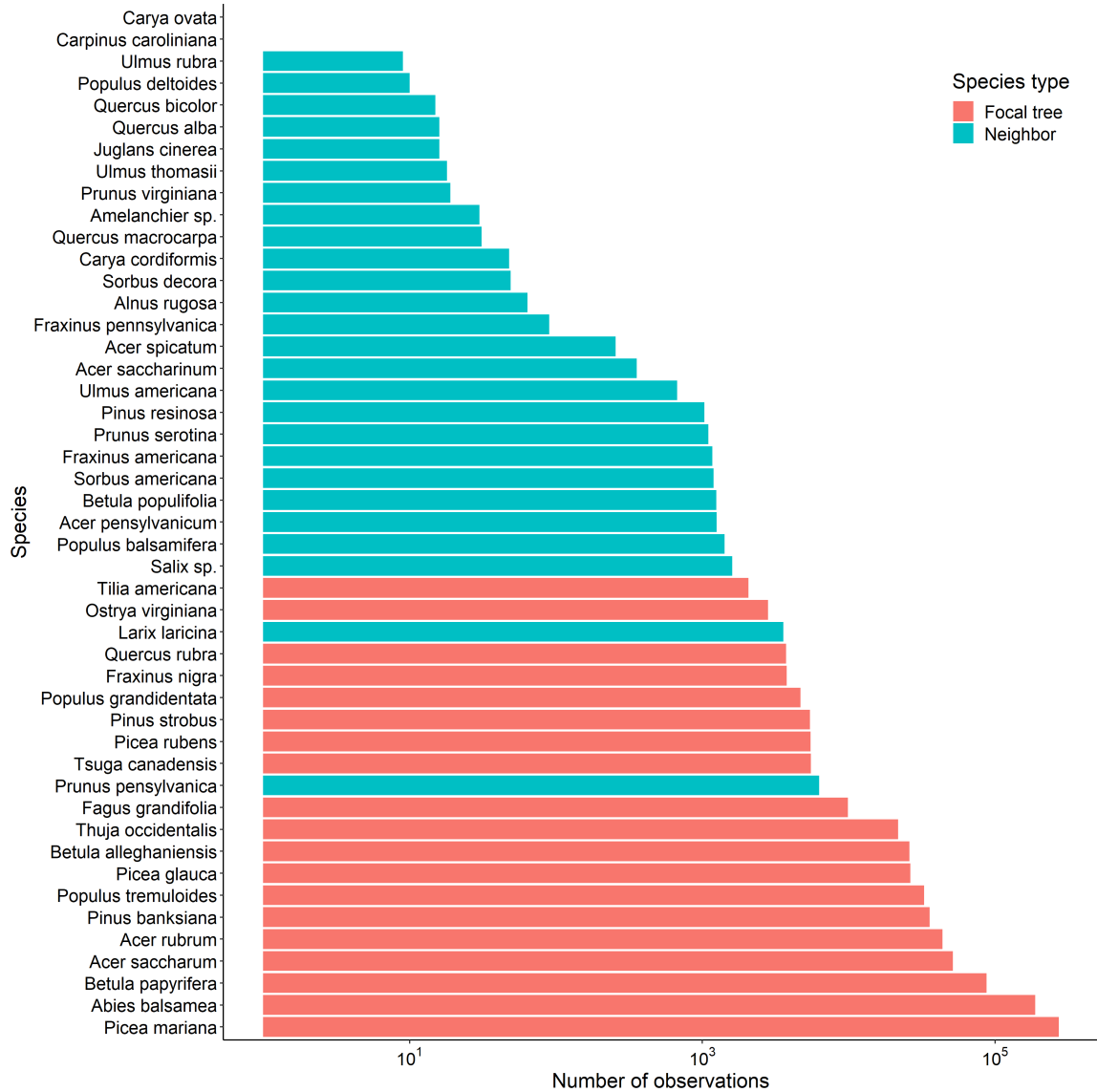


FIGURE A.1 Number of observations per species ranging from 1 to 272 403 observations on a logarithmic scale based 10. Focal tree species (pink) were selected based on a threshold of 500 observations and a minimum of 3 measurements per individual tree species. Other species were only considered as neighboring species (blue).

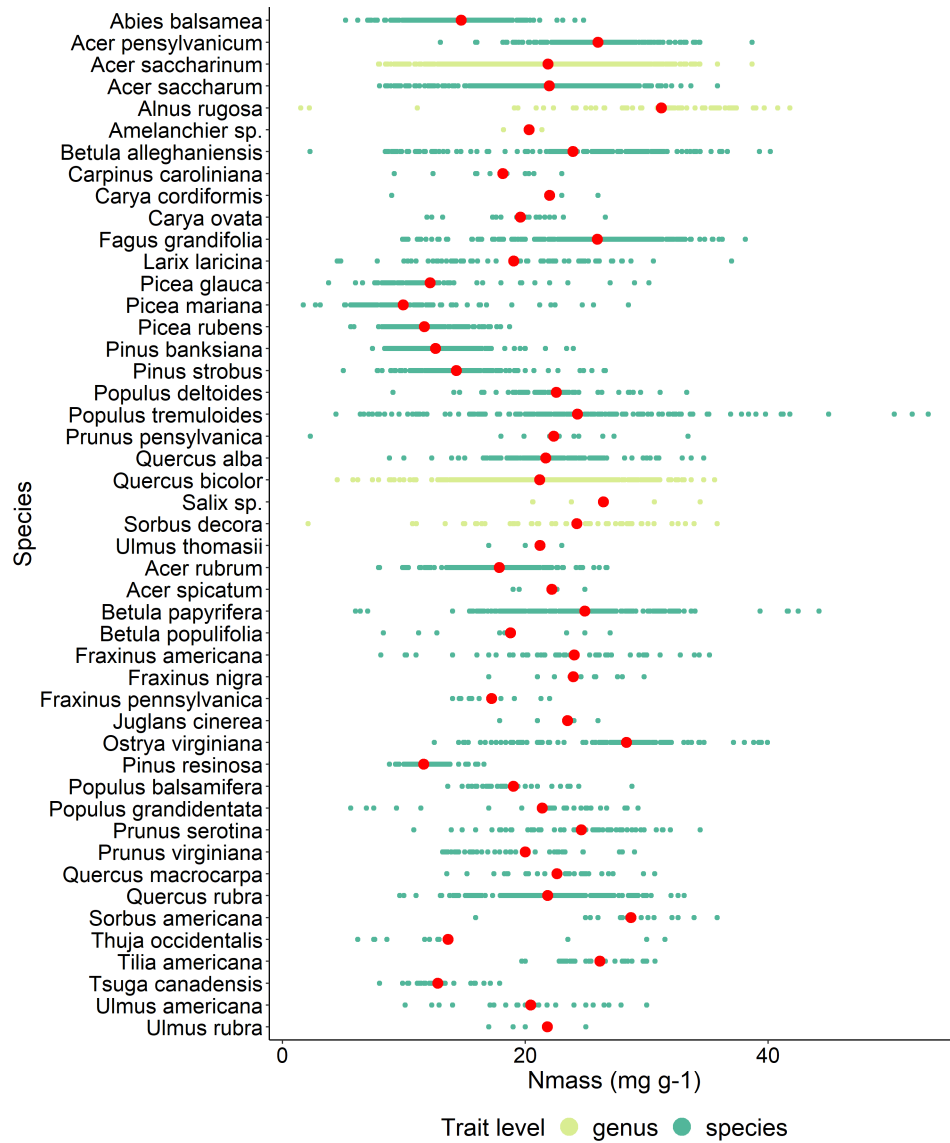


FIGURE A.3 Leaf nitrogen mass (Nmass) raw trait values per species. Mean values per species are represented by a red dot and other colors represent the taxonomic level at which the mean was computed.

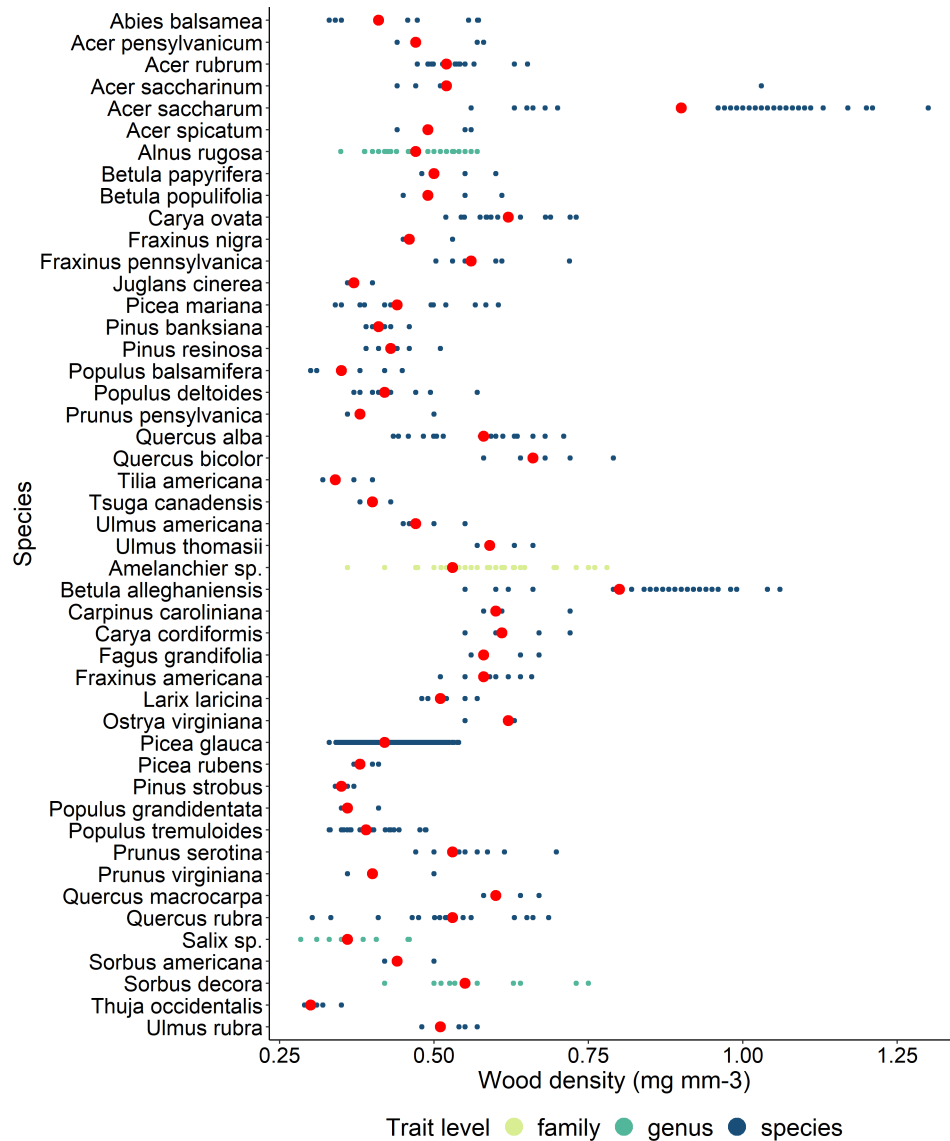


FIGURE A.4 Wood density (WD) raw trait values per species. Mean values per species are represented by a red dot and other colors represent the taxonomic level at which the mean was computed.

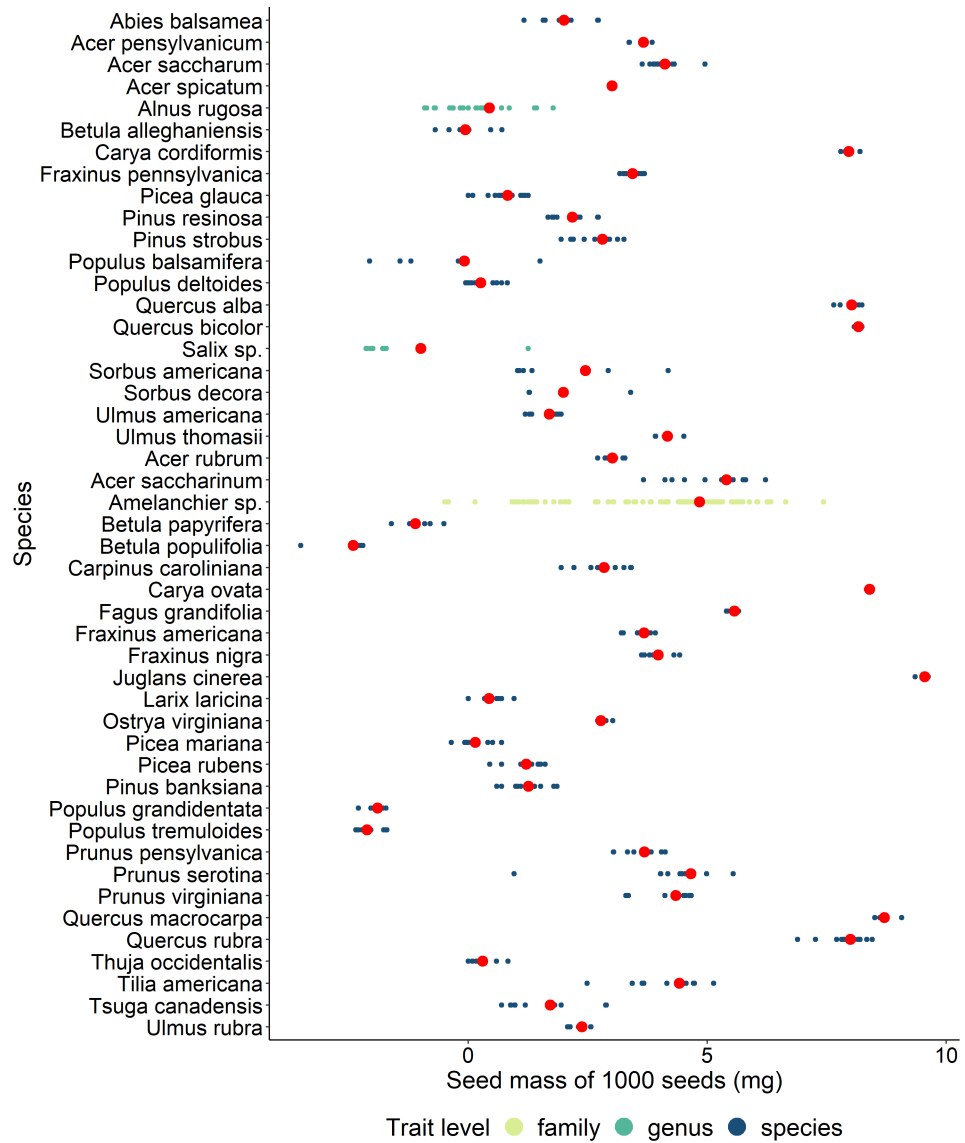


FIGURE A.5 Seed mass (SM) of 1000 seeds raw trait values per species. Mean values per species are represented by a red dot and other colors represent the taxonomic level at which the mean was computed.



FIGURE A.6 Specific root length (SRL) raw trait values per species. Mean values per species are represented by a red dot and other colors represent the taxonomic level at which the mean was computed.

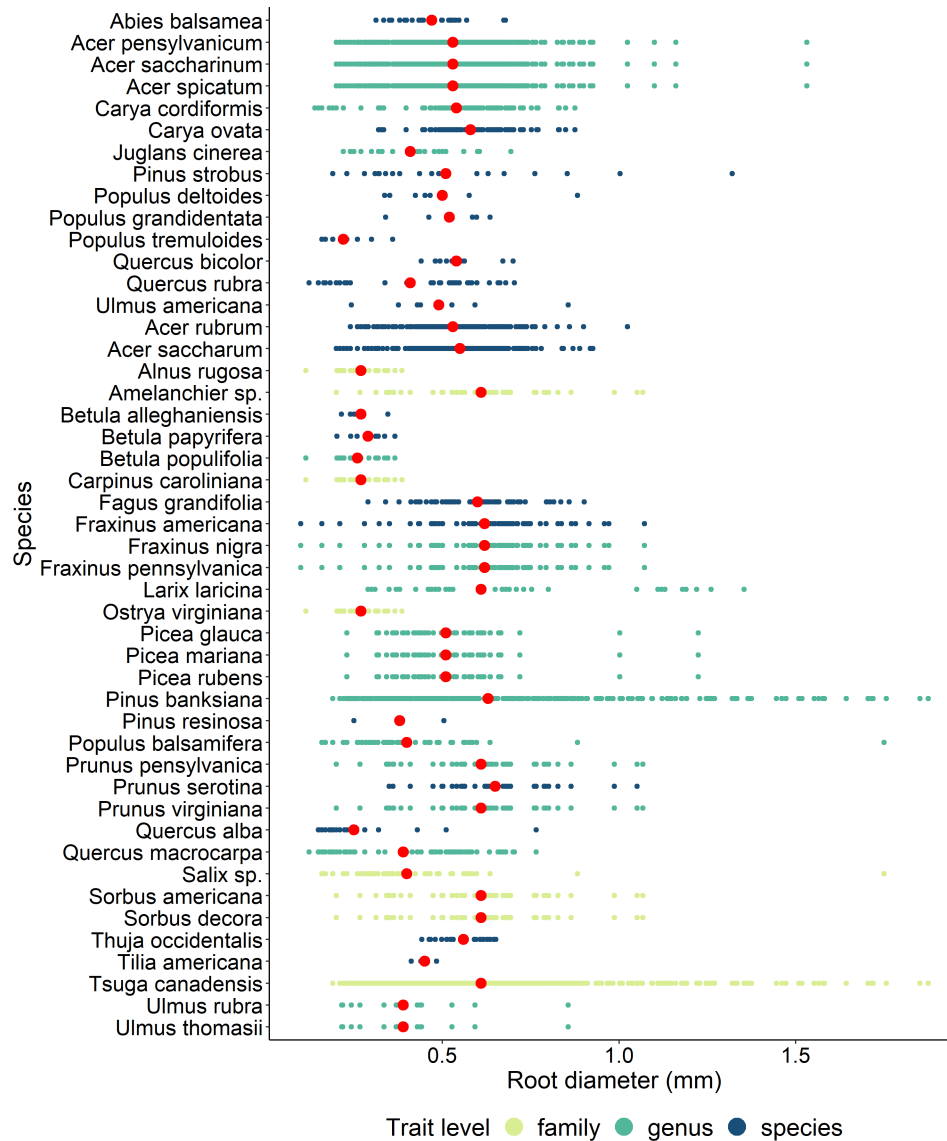


FIGURE A.7 Root diameter (RD) raw trait values per species. Mean values per species are represented by a red dot and other colors represent the taxonomic level at which the mean was computed.

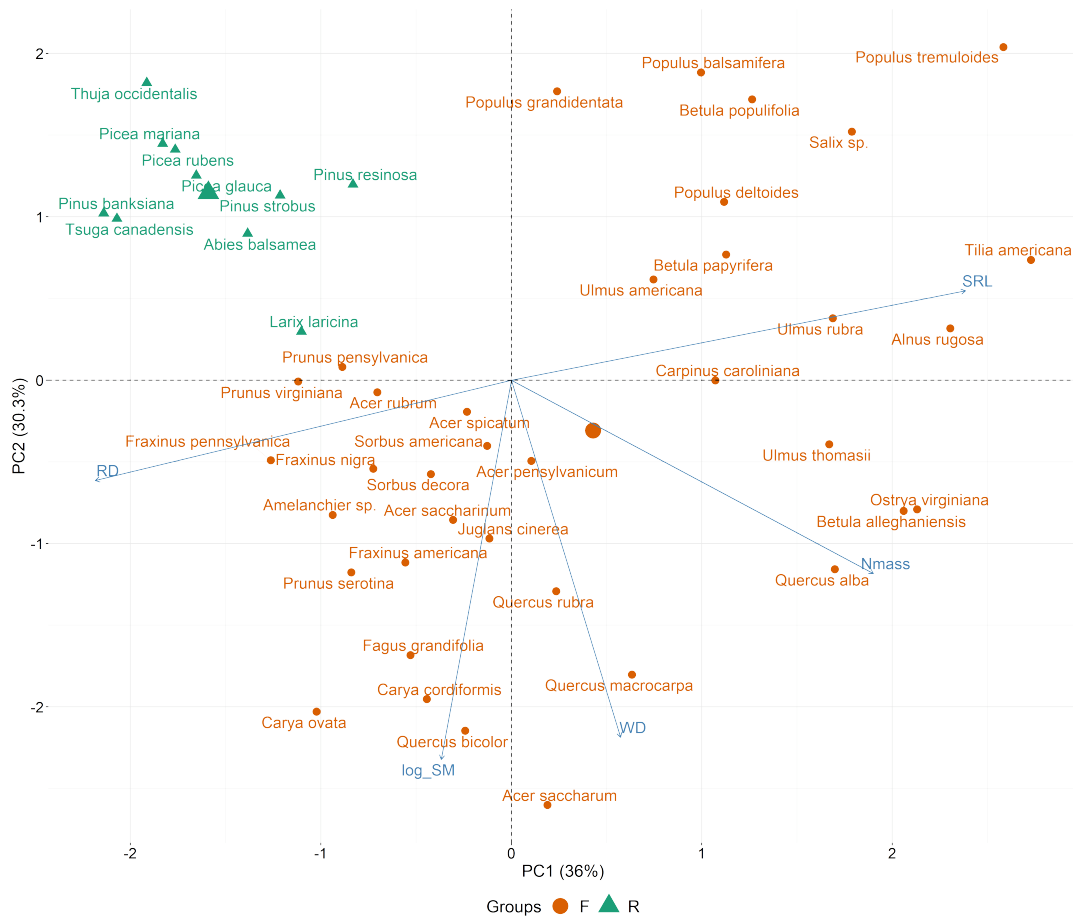


FIGURE A.8 Principal component analysis of the functional trait values used to characterize species life-history strategies and to compute functional diversity indices. The first Principal component (PC1) is explained by D, SRL and Nmass. The second Principal Component (PC2) is explained by WD and the logarithm of SM. All traits have been standardized prior to the PCA.

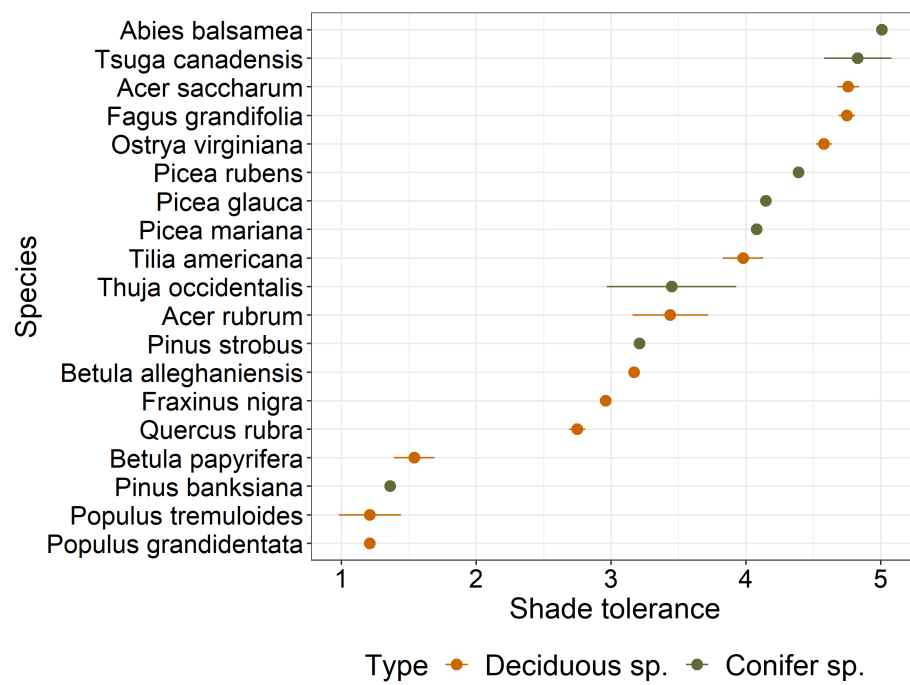


FIGURE A.9 Species shade tolerance with their respective standard error when available (Niinemets et Valladares, 2006).

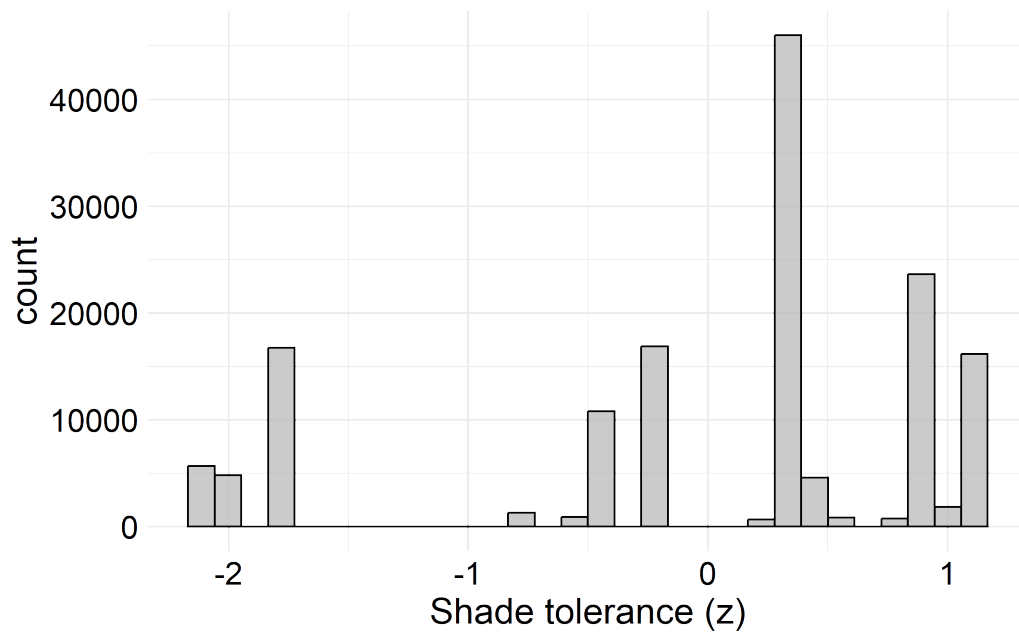


FIGURE A.10 Distribution of species shade tolerance. Shade tolerance was standardized (z) by subtracting each values from the mean (1.29) and dividing the product by the sd (3.41). Red lines correspond to the quantiles 0.05, 0.33, 0.66 and 0.95. Shade tolerance values were extracted from (Niinemets et Valladares, 2006).

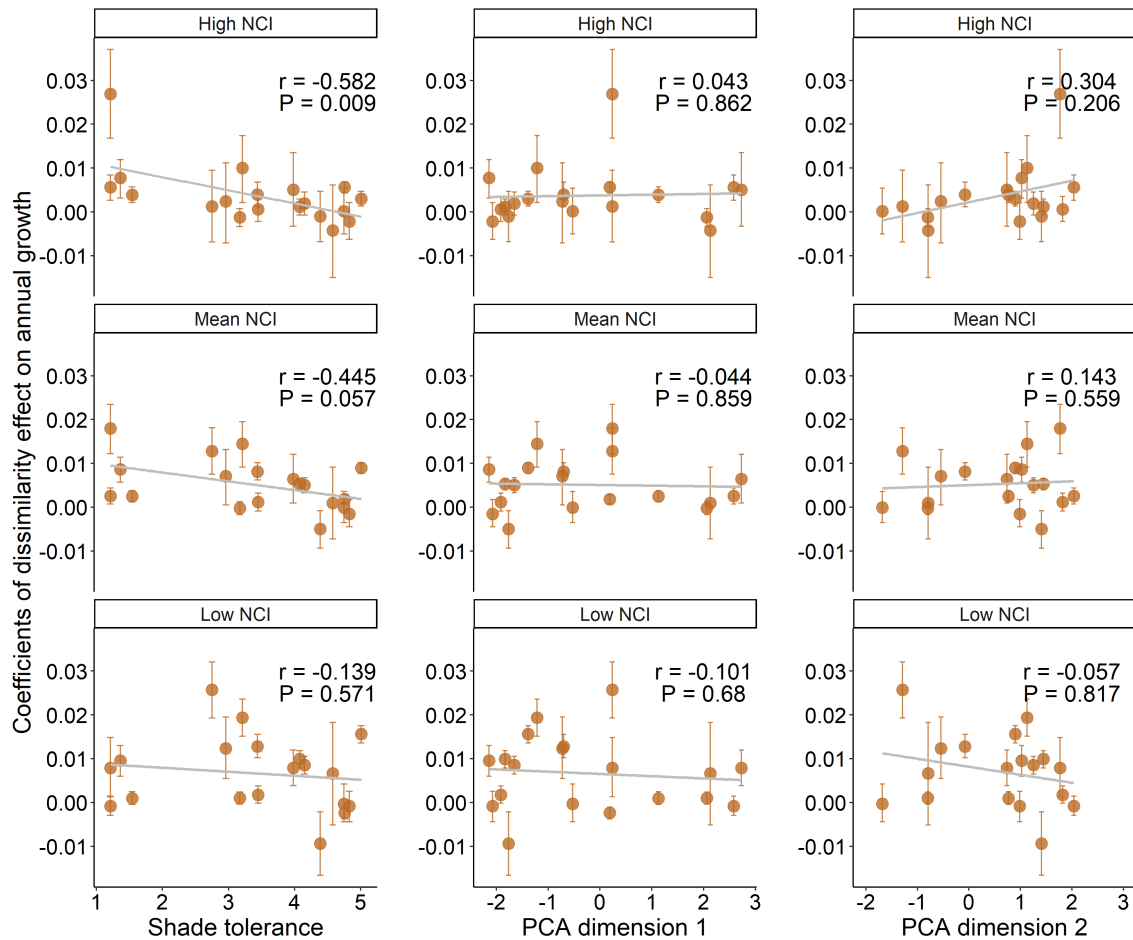


FIGURE A.11 Pearson correlation between species response to neighborhood dissimilarity and proxies of species life-history strategies (shade tolerance PCA dimension 1 and PCA dimension 2). The first Principal component (PC1) is explained by RD, SRL and Nmass and corresponds to a composite of acquisition-conservation trade-off with do-it-yourself vs outsourcing trade-off. The second Principal Component (PC2) is explained by WD and the logarithm of SM and corresponds to a colonization vs competition trade-off.

TABLEAU A.1 Variance inflation factor (VIF) for species and shade tolerance models. VIF function from car package was used to compute both VIF values, one of them being standardized by the degrees of freedom.

Model	Fixed effect	GVIF	Df	GVIF ^{^(1/(2*Df))}
Species model	Sp	267,366.32	18	1.41
Species model	D	10.43	1	3.23
Species model	C	11.22	1	3.35
Species model	FDis	1.57	1	1.25
Species model	Biome	2.82	1	1.68
Species model	FS	3.39	1	1.84
Species model	T	2.98	1	1.73
Species model	Y	1.32	1	1.15
Species model	Sp x D	2,541,499.07	18	1.51
Species model	Sp x C	147,029.97	18	1.39
Species model	D x C	17.26	1	4.15
Species model	C x FDis	1.85	1	1.36
Species model	Sp x D x C	317,974.71	18	1.42
Shade tolerance model	St	1.35	-	-
Shade tolerance model	D	1.20	-	-
Shade tolerance model	C	2.54	-	-
Shade tolerance model	FDis	1.40	-	-
Shade tolerance model	Biome	2.67	-	-
Shade tolerance model	FS	3.14	-	-
Shade tolerance model	T	2.69	-	-
Shade tolerance model	Y	1.33	-	-
Shade tolerance model	St x D	1.40	-	-
Shade tolerance model	St x C	1.17	-	-
Shade tolerance model	D x C	1.50	-	-
Shade tolerance model	C x FDis	1.59	-	-
Shade tolerance model	St x D x C	1.24	-	-

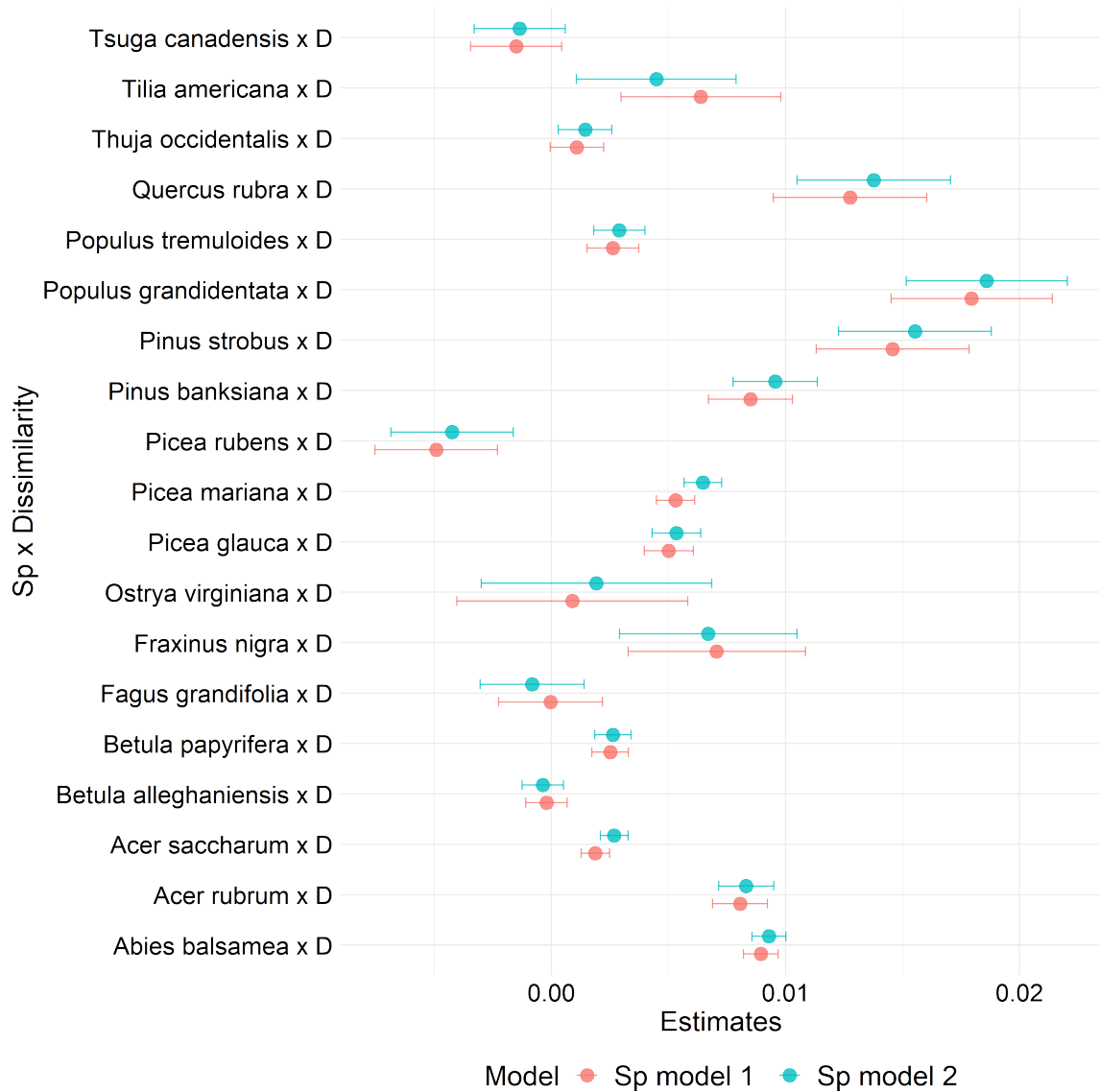


FIGURE A.12 Comparison between species response to neighborhood dissimilarity (D) from species model 1, including the effect of functional dispersion (FDis), and model 2, excluding the effect of FDis. There are no significant differences in coefficients, indicating that there is no major problem in keeping both neighborhood dissimilarity and FDis in the same model (model 1).

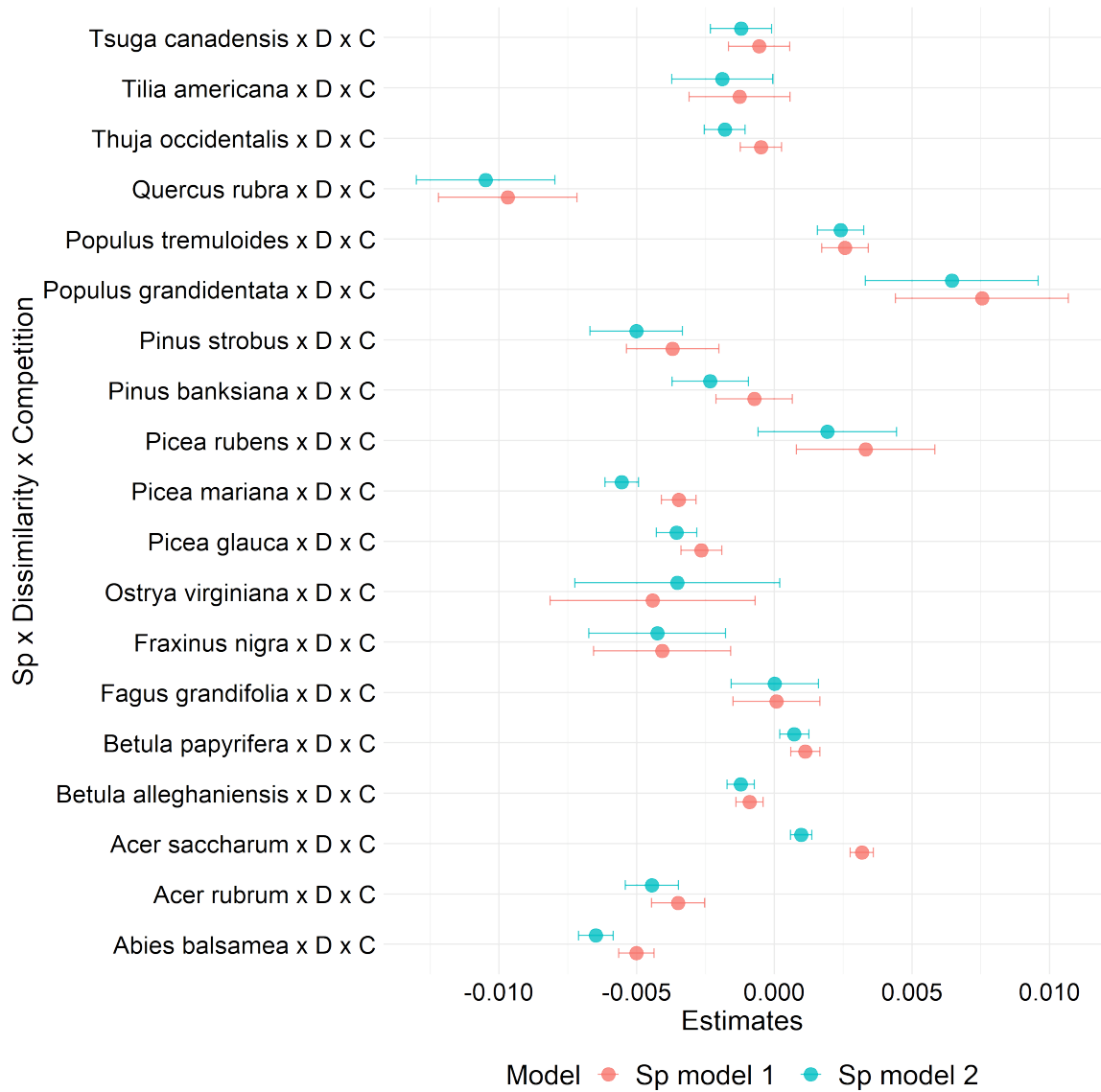


FIGURE A.13 Comparison between species response to neighborhood dissimilarity (D) and competition (C) from species model 1, including the effect of functional dispersion (FDis), and model 2, excluding the effect of FDis. There are no significant differences in coefficients, except for 3 species (*Picea mariana*, *Acer saccharum* and *Abies balsamea*). However, there was no difference in the direction of the effect in both models, we kept model 1.

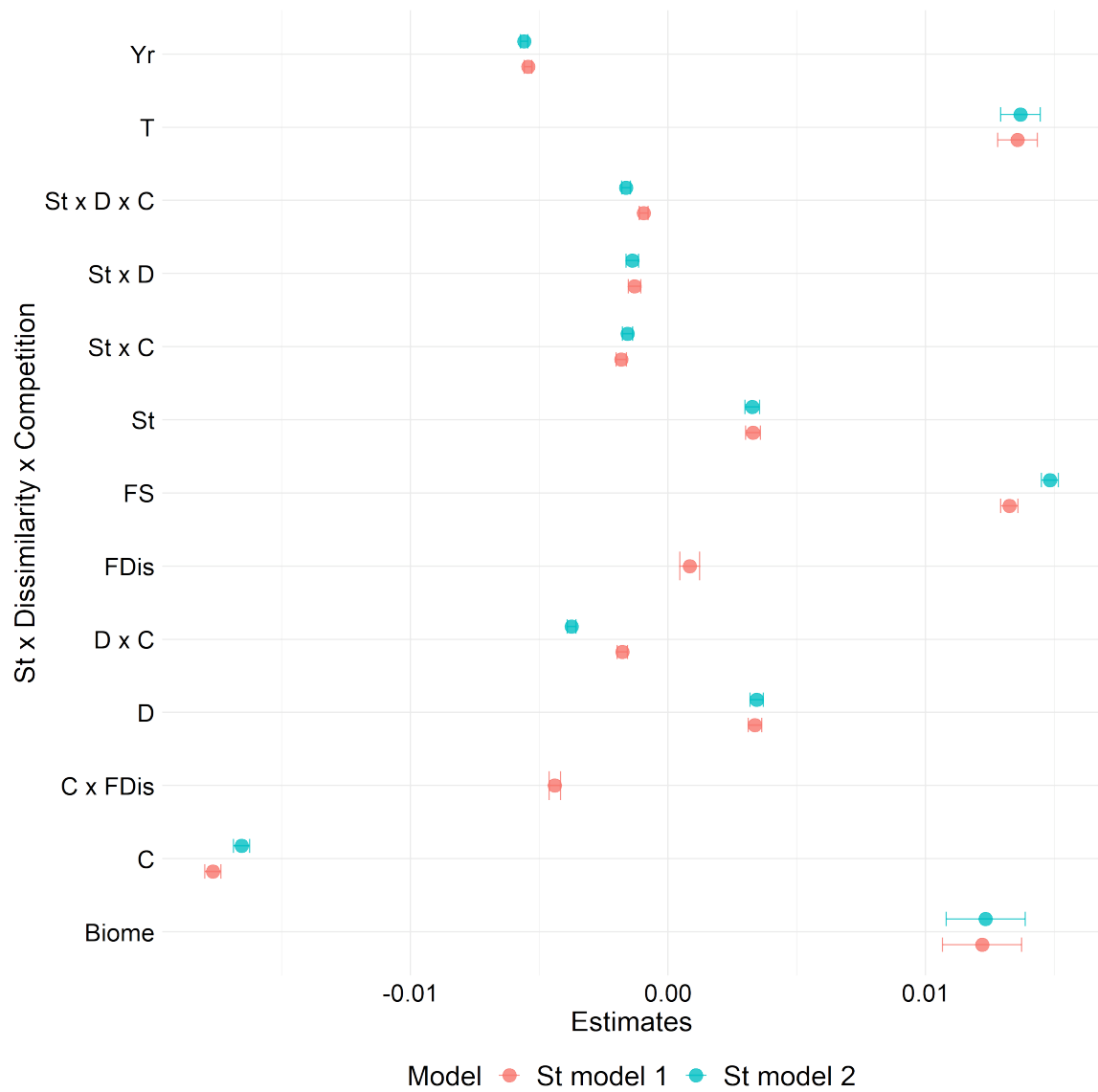


FIGURE A.14 Comparison of 2 models based on shade tolerance, model 1 include neighborhood dissimilarity (D) and functional dispersion (FDis) and model 2 exclude FDis.

ANNEXE B

SOURCES DES TRAITS FONCTIONNELS

All data comes from 3 sources : the unpublished new version of Tree Functional Trait Application Project (V2), which data cleaning steps are the same as in the version published in 2021 (Belluau *et al.*, 2021a); GRoot database (Guerrero-Ramírez *et al.*, 2021) and additional published sources.

For GRoot data, which data were was used to compute many trait averages at the genus and family level, we add the following criteria to the ones described in (Guerrero-Ramírez *et al.*, 2021) : the trait values were not measure on tree in tropical or subtropical forest, the traits values were measure on the field and there were no fertilization traitement and the trait values were measured on fine roots (≤ 3 order).

ANNEXE C

GRAPHIQUES DE DIAGNOSTIQUE DES MODÈLES

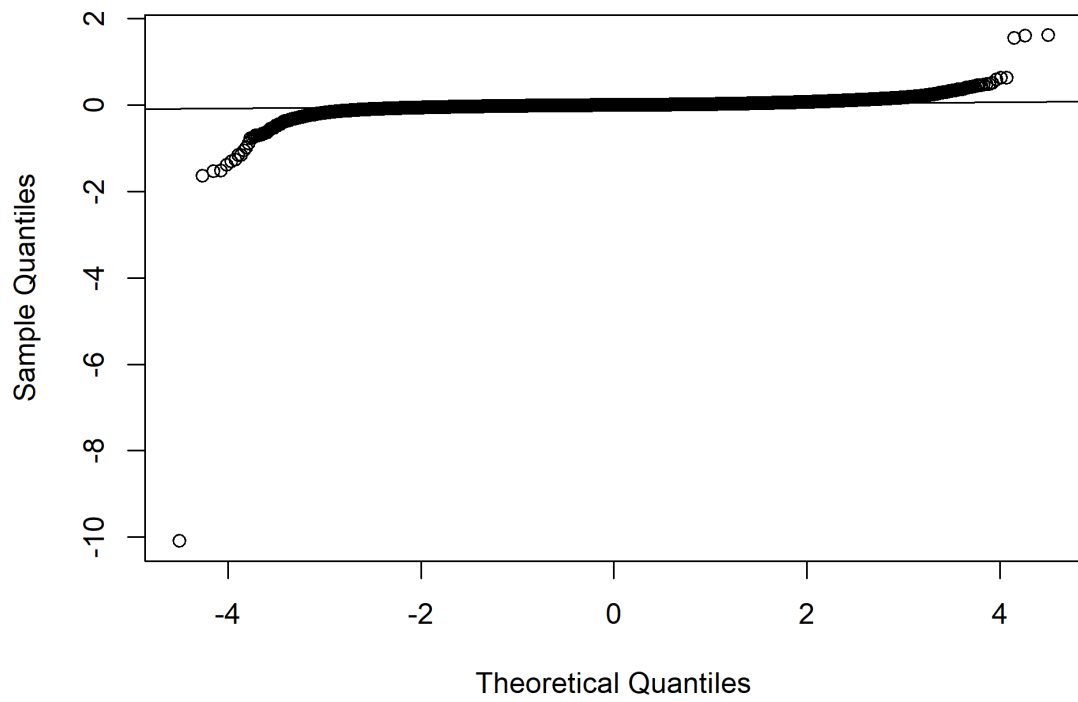


FIGURE C.1 Species model Quantiles-Quantiles plot.

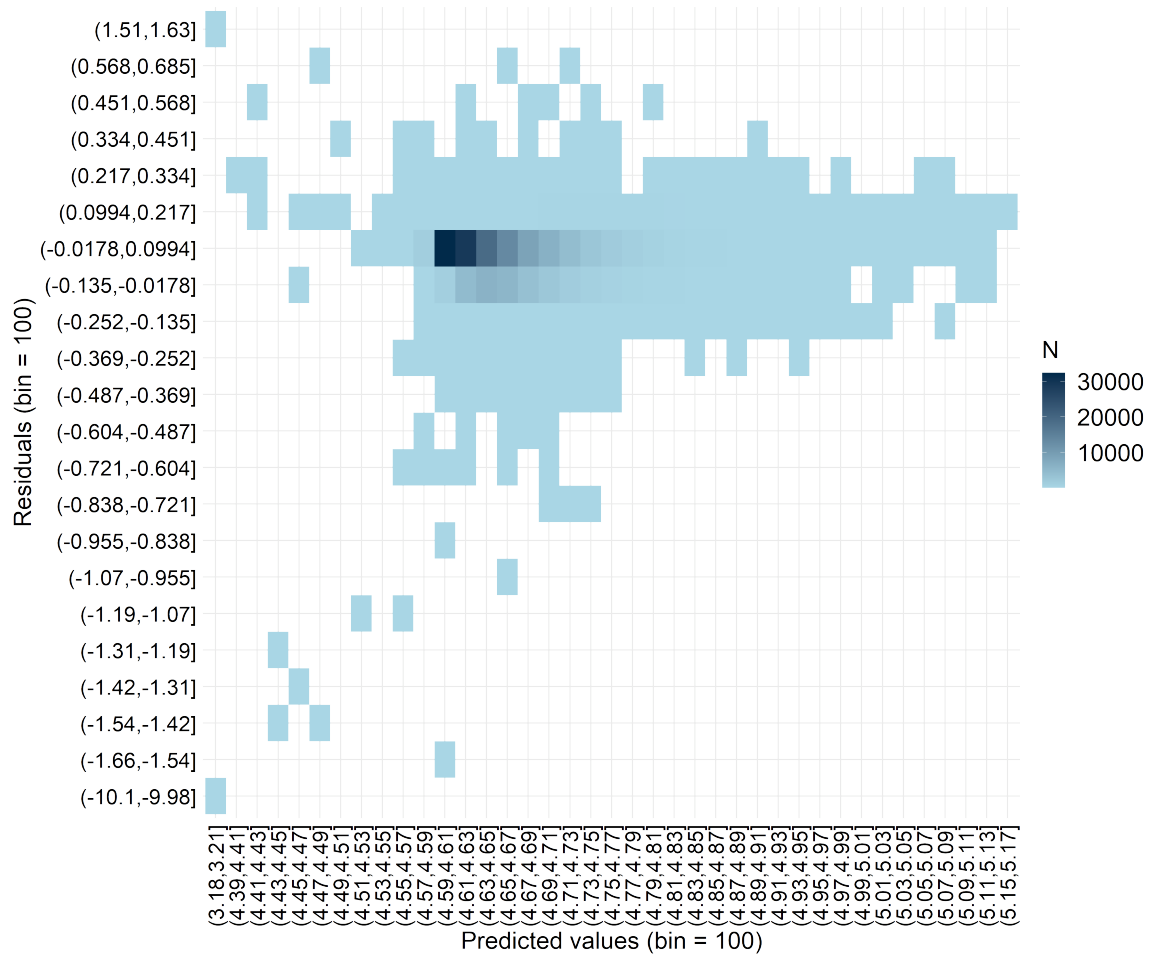


FIGURE C.2 Species model's heat map of the residuals versus predicted values. Residuals and predicted values were separated into 100 bins. Dark blue cells are cells with a large number of residuals and predicted values.

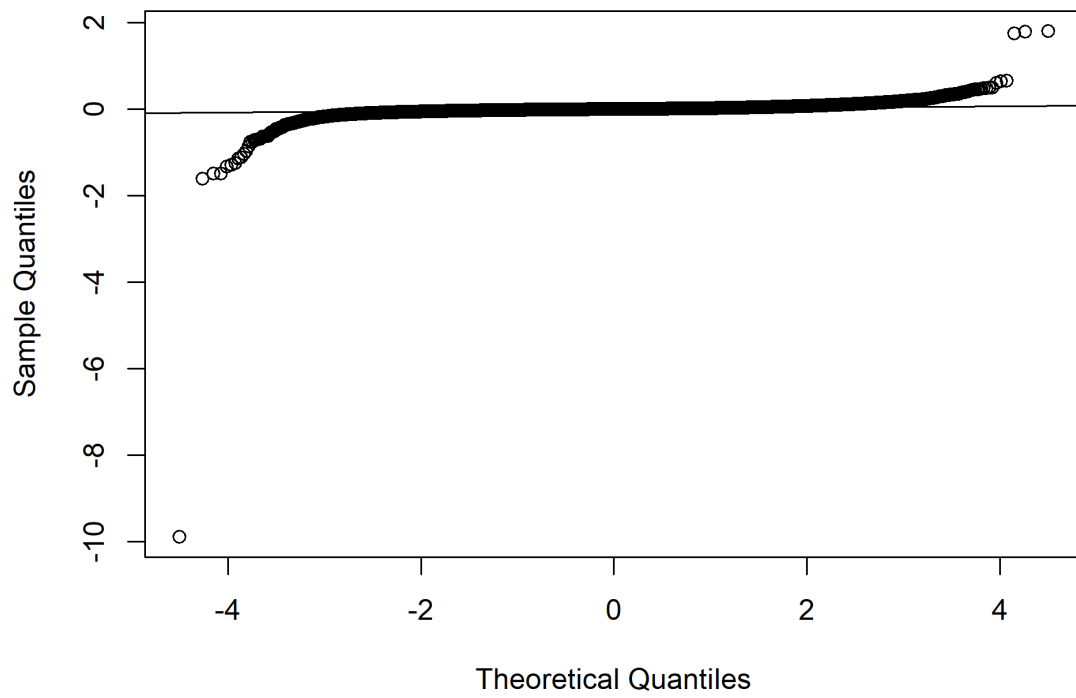


FIGURE C.3 Shade tolerance model Quantiles-Quantiles plot

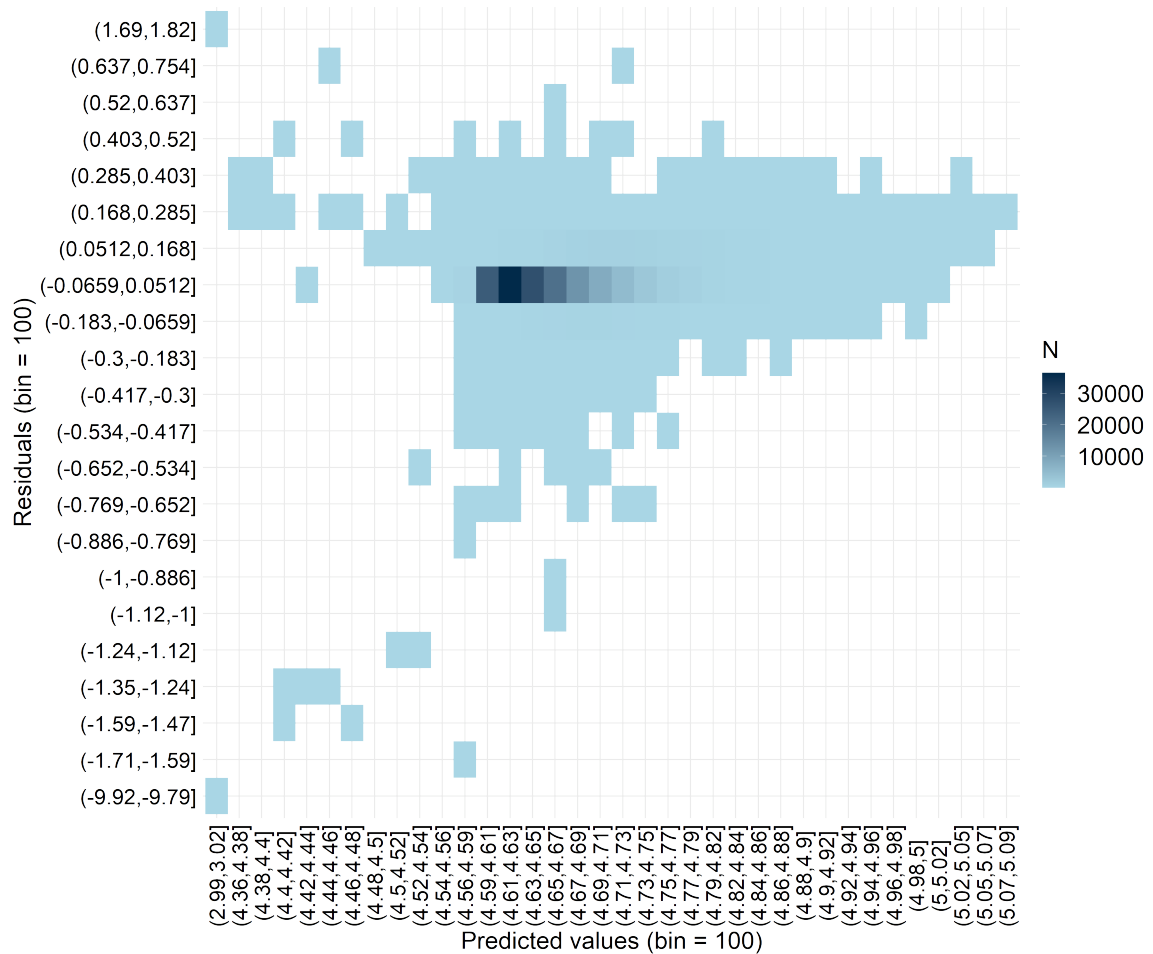


FIGURE C.4 Shade tolerance model's heat map of the residuals versus predicted values. Residuals and predicted values were separated into 100 bins. Dark blue cells are cells with a large number of residuals and predicted values.

ANNEXE D

RÉSULTATS ADDITIONNELS DU CHAPITRE II

TABLEAU D.1 Effect of all predictors on the logarithmic basal area focal tree growth from the species model and their corresponding p-values. Numbers are the mean coefficient estimates with bootstrapped 95 % intervals in brackets. Model marginal R^2 was 0.36 and conditional R^2 was 0.58. All predictors' coefficient values are in Table D.3 and Table D.4

Fixed effect	Sum of square	Variance explained (%)	P
Intercept	-	-	-
FS	2.227	3.769	< 0.001
Temperate	0.117	0.198	< 0.001
T	0.304	0.515	< 0.001
Y	2.254	3.816	< 0.001
C	3.750	6.348	< 0.001
Sp	4.458	7.545	< 0.001
D	0.191	0.324	< 0.001
FDis	0.046	0.078	< 0.001
C x FDis	0.345	0.584	< 0.001
Sp x C	6.703	11.345	< 0.001
Sp x D	0.369	0.624	< 0.001
D x C	0.019	0.032	0.004
Sp x D x C	0.513	0.869	< 0.001

TABLEAU D.2 Effect of all predictors on the logarithmic basal area focal tree growth from the shade tolerance model and their corresponding p-values. Numbers are the mean coefficient estimates with bootstrapped 95 % intervals in brackets. Model marginal R^2 was 0.30 and conditional R^2 was 0.56. All predictors were centered around their mean and standardized, i.e. divided by their standard deviation).

Fixed effect	Estimate	Sum of square	Variance explained (%)	P
Intercept	4.641 (4.638 to 4.643)	-	-	-
FS	0.013 (0.013 to 0.014)	3.462	6.456	< 0.001
Temperate	0.012 (0.009 to 0.015)	0.140	0.261	< 0.001
T	0.014 (0.012 to 0.015)	0.688	1.282	< 0.001
Y	-0.005 (-0.006 to -0.005)	2.979	5.554	< 0.001
C	-0.018 (-0.018 to -0.017)	7.054	13.153	< 0.001
ST	0.003 (0.003 to 0.004)	0.299	0.558	< 0.001
D	0.003 (0.003 to 0.004)	0.359	0.670	< 0.001
FDis	0.001 (0.000 to 0.002)	0.011	0.020	0.027
C x FDis	-0.004 (-0.005 to -0.004)	0.850	1.585	< 0.001
ST x C	-0.002 (-0.002 to -0.001)	0.181	0.338	< 0.001
ST x D	-0.001 (-0.002 to -0.001)	0.064	0.119	< 0.001
D x C	-0.002 (-0.002 to -0.001)	0.178	0.332	< 0.001
ST x D x C	-0.001 (-0.001 to -0.001)	0.065	0.121	< 0.001

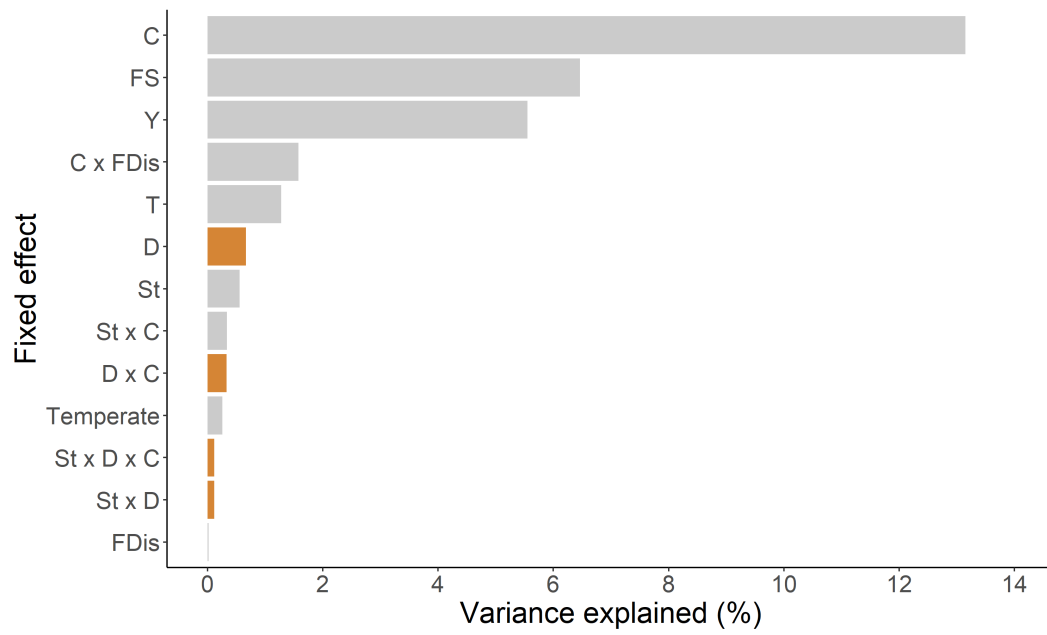


FIGURE D.1 Shade tolerance model percentage of variance explained (i.e. partial R^2) by each predictors. Dissimilarity (D) predictors and FDis predictors are colored in orange and blue and sums up to 2.5% (D predictors = 1.84% and FDis predictors = 0.66%).

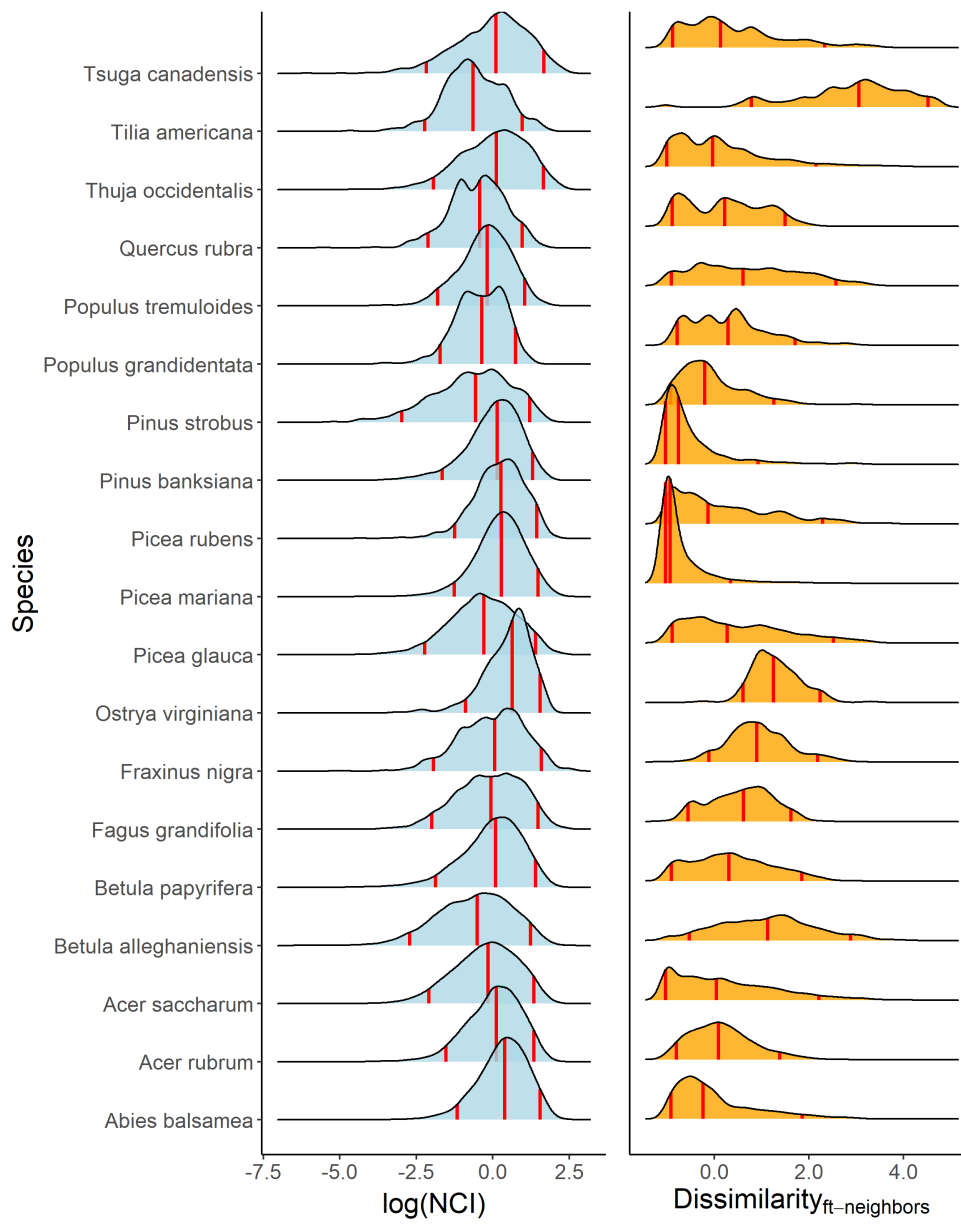


FIGURE D.2 Density distribution of standardized logarithmic competition index (NCI) of each species. Red lines are quantiles 0.05, 0.5 and 0.95.

TABLEAU D.3 Effect of all predictors on the logarithmic basal area focal tree growth per species from the species model part A. All predictors were centered around their mean and standardized, i.e. divided by their standard deviation.

Fixed effect	Estimate	P
<i>Abies balsamea</i>	4.650 (4.648 to 4.653)	< 0.001
<i>Acer rubrum</i>	-0.007 (-0.009 to -0.005)	< 0.001
<i>Acer saccharum</i>	-0.011 (-0.014 to -0.009)	< 0.001
<i>Betula alleghaniensis</i>	0.003 (-0.000 to 0.007)	0.060
<i>Betula papyrifera</i>	-0.024 (-0.026 to -0.021)	< 0.001
<i>Fagus grandifolia</i>	0.007 (0.002 to 0.012)	0.002
<i>Fraxinus nigra</i>	-0.034 (-0.043 to -0.024)	< 0.001
<i>Ostrya virginiana</i>	-0.043 (-0.058 to -0.030)	< 0.001
<i>Picea glauca</i>	0.005 (0.002 to 0.008)	< 0.001
<i>Picea mariana</i>	-0.015 (-0.017 to -0.014)	< 0.001
<i>Picea rubens</i>	-0.011 (-0.018 to -0.006)	< 0.001
<i>Pinus banksiana</i>	-0.017 (-0.021 to -0.014)	< 0.001
<i>Pinus strobus</i>	0.049 (0.045 to 0.054)	< 0.001
<i>Populus grandidentata</i>	0.031 (0.025 to 0.038)	< 0.001
<i>Populus tremuloides</i>	0.017 (0.014 to 0.021)	< 0.001
<i>Quercus rubra</i>	0.012 (0.006 to 0.019)	< 0.001
<i>Thuja occidentalis</i>	-0.011 (-0.014 to -0.008)	< 0.001
<i>Tilia americana</i>	-0.026 (-0.049 to -0.005)	0.015
<i>Tsuga canadensis</i>	0.011 (0.006 to 0.016)	< 0.001
<i>Acer rubrum</i> x C	0.007 (0.006 to 0.009)	< 0.001
<i>Acer saccharum</i> x C	-0.000 (-0.002 to 0.001)	0.567
<i>Betula alleghaniensis</i> x C	0.006 (0.004 to 0.008)	< 0.001
<i>Betula papyrifera</i> x C	0.015 (0.013 to 0.017)	< 0.001
<i>Fagus grandifolia</i> x C	-0.012 (-0.016 to -0.009)	< 0.001
<i>Fraxinus nigra</i> x C	0.013 (0.007 to 0.019)	< 0.001
<i>Ostrya virginiana</i> x C	0.023 (0.012 to 0.034)	< 0.001
<i>Picea glauca</i> x C	-0.007 (-0.009 to -0.005)	< 0.001
<i>Picea mariana</i> x C	0.015 (0.013 to 0.016)	< 0.001
<i>Picea rubens</i> x C	-0.005 (-0.011 to 0.001)	0.089
<i>Pinus banksiana</i> x C	0.011 (0.008 to 0.014)	< 0.001
<i>Pinus strobus</i> x C	-0.044 (-0.047 to -0.041)	< 0.001
<i>Populus grandidentata</i> x C	-0.024 (-0.030 to -0.017)	< 0.001
<i>Populus tremuloides</i> x C	-0.011 (-0.014 to -0.008)	< 0.001
<i>Quercus rubra</i> x C	-0.012 (-0.017 to -0.007)	< 0.001
<i>Thuja occidentalis</i> x C	0.004 (0.002 to 0.006)	< 0.001
<i>Tilia americana</i> x C	-0.007 (-0.019 to 0.003)	0.203
<i>Tsuga canadensis</i> x C	-0.020 (-0.023 to -0.017)	< 0.001

TABLEAU D.4 Effect of all predictors on the logarithmic basal area focal tree growth from the species model and their corresponding p values part B. All predictors were centered around their mean and standardized, i.e. divided by their standard deviation

Fixed effect	Estimate	P
Abies balsamea x D	0.009 (0.007 to 0.010)	< 0.001
Acer rubrum x D	0.008 (0.006 to 0.011)	< 0.001
Acer saccharum x D	0.002 (0.001 to 0.003)	0.002
Betula alleghaniensis x D	-0.000 (-0.002 to 0.002)	0.811
Betula papyrifera x D	0.003 (0.001 to 0.004)	0.001
Fagus grandifolia x D	-0.000 (-0.004 to 0.004)	0.985
Fraxinus nigra x D	0.007 (-0.000 to 0.015)	0.062
Ostrya virginiana x D	0.001 (-0.009 to 0.011)	0.856
Picea glauca x D	0.005 (0.003 to 0.007)	< 0.001
Picea mariana x D	0.005 (0.004 to 0.007)	< 0.001
Picea rubens x D	-0.005 (-0.010 to 0.000)	0.060
Pinus banksiana x D	0.009 (0.005 to 0.012)	< 0.001
Pinus strobus x D	0.015 (0.008 to 0.021)	< 0.001
Populus grandidentata x D	0.018 (0.011 to 0.025)	< 0.001
Populus tremuloides x D	0.003 (0.000 to 0.005)	0.017
Quercus rubra x D	0.013 (0.006 to 0.019)	< 0.001
Thuja occidentalis x D	0.001 (-0.001 to 0.004)	0.341
Tilia americana x D	0.006 (-0.000 to 0.013)	0.061
Tsuga canadensis x D	-0.002 (-0.005 to 0.002)	0.440
Abies balsamea x D x C	-0.005 (-0.006 to -0.004)	< 0.001
Acer rubrum x D x C	-0.004 (-0.005 to -0.002)	< 0.001
Acer saccharum x D x C	0.003 (0.002 to 0.004)	< 0.001
Betula alleghaniensis x D x C	-0.001 (-0.002 to 0.000)	0.071
Betula papyrifera x D x C	0.001 (0.000 to 0.002)	0.033
Fagus grandifolia x D x C	0.000 (-0.003 to 0.003)	0.961
Fraxinus nigra x D x C	-0.004 (-0.009 to 0.001)	0.102
Ostrya virginiana x D x C	-0.004 (-0.012 to 0.003)	0.235
Picea glauca x D x C	-0.003 (-0.004 to -0.001)	< 0.001
Picea mariana x D x C	-0.003 (-0.005 to -0.002)	< 0.001
Picea rubens x D x C	0.003 (-0.002 to 0.008)	0.188
Pinus banksiana x D x C	-0.001 (-0.003 to 0.002)	0.599
Pinus strobus x D x C	-0.004 (-0.007 to -0.000)	0.028
Populus grandidentata x D x C	0.008 (0.002 to 0.014)	0.016
Populus tremuloides x D x C	0.003 (0.001 to 0.004)	0.002
Quercus rubra x D x C	-0.010 (-0.014 to -0.005)	< 0.001
Thuja occidentalis x D x C	-0.000 (-0.002 to 0.001)	0.522
Tilia americana x D x C	-0.001 (-0.005 to 0.003)	0.492
Tsuga canadensis x D x C	-0.001 (-0.003 to 0.002)	0.623
T	0.009 (0.007 to 0.010)	< 0.001
Temperate	0.010 (0.008 to 0.013)	< 0.001
Y	-0.005 (-0.005 to -0.004)	< 0.001
C	-0.022 (-0.024 to -0.021)	< 0.001
C x FDis	-0.003 (-0.003 to -0.002)	< 0.001
FS	0.011 (0.010 to 0.011)	< 0.001
FDis	0.002 (0.001 to 0.003)	< 0.001

RÉFÉRENCES

- Ammer, C. (2019). Diversity and forest productivity in a changing climate. *New Phytologist*, 221(1), 50–66.
- Aussenac, R., Bergeron, Y., Gravel, D. et Drobyshev, I. (2019). Interactions among trees : A key element in the stabilising effect of species diversity on forest growth. *Functional Ecology*, 33(2), 360–367.
- Baeten, L., Bruelheide, H., Plas, F., Kambach, S., Ratcliffe, S., Jucker, T., Allan, E., Ampoorter, E., Barbaro, L., Bastias, C. C., Bauhus, J., Benavides, R., Bonal, D., Bouriaud, O., Bussotti, F., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Češko, E., Coomes, D. A., Dahlgren, J., Dawud, S. M., De Wandeler, H., Domisch, T., Finér, L., Fischer, M., Fotelli, M., Gessler, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F., Koricheva, J., Lehtonen, A., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Pollastrini, M., Radoglou, K., Raulund-Rasmussen, K., Ruiz-Benito, P., Selvi, F., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M. A. et Scherer-Lorenzen, M. (2019). Identifying the tree species compositions that maximize ecosystem functioning in European forests. *Journal of Applied Ecology*, 56(3), 733–744.
- Baeten, L., Verheyen, K., Wirth, C., Bruelheide, H., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Selvi, F., Valladares, F., Allan, E., Ampoorter, E., Auge, H., Avăcăriei, D., Barbaro, L., Bărnoaiea, I., Bastias, C. C., Bauhus, J., Beinhoff, C., Benavides, R., Benneter, A., Berger, S., Berthold, F., Boberg, J., Bonal, D., Brüggemann, W., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Češko, E., Coomes, D., Coppi, A., Dalmaris, E., Dănilă, G., Dawud, S. M., de Vries, W., De Wandeler, H., Deconchat, M., Domisch, T., Duduman, G., Fischer, M., Fotelli, M., Gessler, A., Gimeno, T. E., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hantsch, L., Hättenschwiler, S., Hector, A., Hermy, M., Holland, V., Jactel, H., Joly, F.-X., Jucker, T., Kolb, S., Koricheva, J., Lexer, M. J., Liebergesell, M., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Nichiforel, L., Pollastrini, M., Proulx, R., Rabasa, S., Radoglou, K., Ratcliffe, S., Raulund-Rasmussen, K., Seiferling, I., Stenlid, J., Vesterdal, L., von Wilpert, K., Zavala, M. A., Zielinski, D. et Scherer-Lorenzen, M. (2013). A novel comparative research platform designed to determine the functional

significance of tree species diversity in European forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(5), 281–291.

Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. et Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9(10), 1146–1156. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x>,

Barry, K. E., Mommer, L., van Ruijven, J., Wirth, C., Wright, A. J., Bai, Y., Connolly, J., De Deyn, G. B., de Kroon, H., Isbell, F., Milcu, A., Roscher, C., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B. et Weigelt, A. (2019). The Future of Complementarity : Disentangling Causes from Consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(2), 167–180.

Barton, K. (2015). MuMIn R package version 1.47.5.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using **lme4**. *Journal of Statistical Software*, 67(1).

Belluau, M., Bouchard, , Déziel, M., Mordacq, O., Messier, C. et Paquette, A. (2021a). Tree Functional Trait Application Project V1.

Belluau, M., Vitali, V., Parker, W. C., Paquette, A. et Messier, C. (2021b). Overyielding in young tree communities does not support the stress-gradient hypothesis and is favoured by functional diversity and higher water availability. *Journal of Ecology*, 109(4), 1790–1803. _eprint : <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/1365-2745.13602>,

Bergmann, J., Weigelt, A., van der Plas, F., Laughlin, D. C., Kuyper, T. W., Guerrero-Ramirez, N., Valverde-Barrantes, O. J., Bruelheide, H., Freschet, G. T., Iversen, C. M., Kattge, J., McCormack, M. L., Meier, I. C., Rillig, M. C., Roumet, C., Semchenko, M., Sweeney, C. J., van Ruijven, J., York, L. M. et Mommer, L. (2020). The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Science Advances*, 6(27), eaba3756. Publisher : American Association for the Advancement of Science,

Bertness, M. D. et Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(5), 191–193.

Bowman, D. M., Brienens, R. J., Gloor, E., Phillips, O. L. et Prior, L. D. (2013). Detecting trends in tree growth : not so simple. *Trends in Plant Science*, 18(1), 11–17.

Brockerhoff, E. G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D. I., Gardiner, B., González-Olabarria, J. R., Lyver, P. O., Meurisse, N., Oxbrough, A., Taki, H., Thompson, I. D., van der Plas, F. et Jactel, H. (2017). Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, 26(13), 3005–3035.

Canham, C. D., LePage, P. T. et Coates, K. D. (2004). A neighborhood analysis of canopy tree competition : effects of shading versus crowding.

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S. et Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59–67.

Carmona, C. P., Bueno, C. G., Toussaint, A., Träger, S., Díaz, S., Moora, M., Munson, A. D., Pärtel, M., Zobel, M. et Tamme, R. (2021). Fine-root traits in the global spectrum of plant form and function. *Nature*, 597(7878), 683–687.

Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Paré, D., Laganière, J. et Brassard, B. (2011). Competition and facilitation between tree species change with stand development. *Oikos*, 120(11), 1683–1695.

Chacón-Labela, J., Hinojo-Hinojo, C., Bohner, T., Castorena, M., Violle, C., Vandvik, V. et Enquist, B. J. (2022). How to improve scaling from traits to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G. et Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>,

Chen, H. Y. H. et Popadiouk, R. V. (2002). Dynamics of North American boreal mixedwoods. *Environmental Reviews*, 10(3), 137–166.

Chen, Y., Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Hubbell, S. P., Wang, Y. et Yu, S. (2016). Positive effects of neighborhood complementarity on tree growth in a Neotropical forest. *Ecology*, 97(3), 776–785.

Chisholm, R. A., Muller-Landau, H. C., Abdul Rahman, K., Bebbler, D. P., Bin, Y., Bohlman, S. A., Bourg, N. A., Brinks, J., Bunyavejchewin, S., Butt, N., Cao, H., Cao, M., Cárdenas, D., Chang, L.-W., Chiang, J.-M., Chuyong, G., Condit, R., Dattaraja, H. S., Davies, S., Duque, A., Fletcher, C., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hao, Z., Harrison, R. D., Howe, R., Hsieh, C.-F., Hubbell, S. P., Itoh, A., Kenfack, D., Kiratipayoon, S., Larson, A. J.,

- Lian, J., Lin, D., Liu, H., Lutz, J. A., Ma, K., Malhi, Y., McMahon, S., McShea, W., Meegaskumbura, M., Mohd. Razman, S., Morecroft, M. D., Nytch, C. J., Oliveira, A., Parker, G. G., Pulla, S., PUNCHI-MANAGE, R., Romero-Saltos, H., Sang, W., Schurman, J., Su, S.-H., Sukumar, R., Sun, I.-F., Suresh, H. S., Tan, S., Thomas, D., Thomas, S., Thompson, J., Valencia, R., Wolf, A., Yap, S., Ye, W., Yuan, Z. et Zimmerman, J. K. (2013). Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*, *101*(5), 1214–1224. _eprint : <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/1365-2745.12132>,
- Costanza, R. et Limburg, K. (1997). The value of the world's ecosystem.
- Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. et Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(52), 20684–20689.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. et Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(52), 20684–20689. Publisher : Proceedings of the National Academy of Sciences,
- Diaz, S. et Cabido, M. (2001). Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*(11), 646–655.
- FAO. (2020). *Global Forest Resources Assessment*. FAO.
- Fichtner, A., Härdtle, W., Bruelheide, H., Kunz, M., Li, Y. et von Oheimb, G. (2018). Neighbourhood interactions drive overyielding in mixed-species tree communities. *Nature Communications*, *9*(1), 1144.
- Fichtner, A., Härdtle, W., Li, Y., Bruelheide, H., Kunz, M. et von Oheimb, G. (2017). From competition to facilitation : how tree species respond to neighbourhood diversity. *Ecology Letters*, *20*(7), 892–900.
- Fichtner, A., Schnabel, F., Bruelheide, H., Kunz, M., Mausolf, K., Schuldt, A., Härdtle, W. et von Oheimb, G. (2020). Neighbourhood diversity mitigates drought impacts on tree growth. *Journal of Ecology*, *108*(3), 865–875. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/1365-2745.13353>,
- Fick, S. et Hijmans, R. (2017). WorldClim 2 new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, *27*(12), 4302–4315.

- Fien, E. K., Fraver, S., Teets, A., Weiskittel, A. R. et Hollinger, D. Y. (2019). Drivers of individual tree growth and mortality in an uneven-aged, mixed-species conifer forest. *Forest Ecology and Management*, *449*, 117446.
- Forrester, D. I. et Bauhus, J. (2016). A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests.
- Forrester, D. I. et Pretzsch, H. (2015). Tamm Review : On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures. *Forest Ecology and Management*, *356*, 41–53.
- Fox, J. W. (2005). Interpreting the ‘selection effect’ of biodiversity on ecosystem function. *Ecology Letters*, *8*(8), 846–856.
- Freschet, G. T., Cornelissen, J. H. C., Van Logtestijn, R. S. P. et Aerts, R. (2010). Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, *98*(2), 362–373. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-2745.2009.01615.x>,
- Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D. C., Sutton-Grier, A. E., Williams, L. et Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail : using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, *92*(2), 1156–1173. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/brv.12275>,
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M. C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C. D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J. et Bengtsson, J. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, *4*(1), 1340.
- Garnier, E., Navas, M.-L. et Grigulis, K. (2016). *Plant functional diversity : organism traits, community structure, and ecosystem properties* (first edition éd.). Oxford, United Kingdom : Oxford University Press.
- Graham, M. H. (2003). CONFRONTING MULTICOLLINEARITY IN ECOLOGICAL MULTIPLE REGRESSION. *Ecology*, *84*(11), 2809–2815.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, *86*(6), 902–910. _eprint : <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>,
- Grossiord, C. (2020). Having the right neighbors : how tree species diversity

modulates drought impacts on forests. *New Phytologist*, 228(1), 42–49.
 _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/nph.15667>,

Grossman, J. J., Vanhellefont, M., Barsoum, N., Bauhus, J., Bruelheide, H., Castagneyrol, B., Cavender-Bares, J., Eisenhauer, N., Ferlian, O., Gravel, D., Hector, A., Jactel, H., Kreft, H., Mereu, S., Messier, C., Muys, B., Nock, C., Paquette, A., Parker, J., Perring, M. P., Ponette, Q., Reich, P. B., Schuldt, A., Staab, M., Weih, M., Zemp, D. C., Scherer-Lorenzen, M. et 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.

Guerrero-Ramírez, N. R., Mommer, L., Freschet, G. T., Iversen, C. M., McCormack, M. L., Kattge, J., Poorter, H., van der Plas, F., Bergmann, J., Kuyper, T. W., York, L. M., Bruelheide, H., Laughlin, D. C., Meier, I. C., Roumet, C., Semchenko, M., Sweeney, C. J., van Ruijven, J., Valverde-Barrantes, O. J., Aubin, I., Catford, J. A., Manning, P., Martin, A., Milla, R., Minden, V., Pausas, J. G., Smith, S. W., Soudzilovskaia, N. A., Ammer, C., Butterfield, B., Craine, J., Cornelissen, J. H. C., de Vries, F. T., Isaac, M. E., Kramer, K., König, C., Lamb, E. G., Onipchenko, V. G., Peñuelas, J., Reich, P. B., Rillig, M. C., Sack, L., Shipley, B., Tedersoo, L., Valladares, F., van Bodegom, P., Weigelt, P., Wright, J. P. et Weigelt, A. (2021). Global root traits (GRooT) database. *Global Ecology and Biogeography*, 30(1), 25–37. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/geb.13179>,

Hisano, M. et Chen, H. Y. H. (2020). Spatial variation in climate modifies effects of functional diversity on biomass dynamics in natural forests across Canada. *Global Ecology and Biogeography*, 29(4), 682–695.

Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., Gonzalez, A., Duffy, J. E., Gamfeldt, L. et O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486(7401), 105–108.

Jacobs, K., Jonard, M., Muys, B. et Ponette, Q. (2021). Shifts in dominance and complementarity between sessile oak and beech along ecological gradients. *Journal of Ecology*, n/a(n/a). _eprint : <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/1365-2745.13958>,

Jucker, T., Avăcăriței, D., Bărnoaiea, I., Duduman, G., Bouriaud, O. et Coomes, D. A. (2016). Climate modulates the effects of tree diversity on forest productivity. *Journal of Ecology*, 104(2), 388–398.

Kraft, N. J. B., Godoy, O. et Levine, J. M. (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(3), 797–802.

Kuehne, C., Weiskittel, A. R. et Waskiewicz, J. (2019). Comparing performance of contrasting distance-independent and distance-dependent competition metrics in predicting individual tree diameter increment and survival within structurally-heterogeneous, mixed-species forests of Northeastern United States. *Forest Ecology and Management*, 433, 205–216.

Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, R. M., Laughlin, D. C., Poorter, L., Vanderwel, M., Vieilledent, G., Wright, S. J., Aiba, M., Baraloto, C., Caspersen, J., Cornelissen, J. H. C., Gourlet-Fleury, S., Hanewinkel, M., Herault, B., Kattge, J., Kurokawa, H., Onoda, Y., Peñuelas, J., Poorter, H., Uriarte, M., Richardson, S., Ruiz-Benito, P., Sun, I.-F., Ståhl, G., Swenson, N. G., Thompson, J., Westerlund, B., Wirth, C., Zavala, M. A., Zeng, H., Zimmerman, J. K., Zimmermann, N. E. et Westoby, M. (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529(7585), 204–207.

Kunz, M., Fichtner, A., Härdtle, W., Raunonen, P., Bruelheide, H. et Oheimb, G. (2019). Neighbour species richness and local structural variability modulate aboveground allocation patterns and crown morphology of individual trees. *Ecology Letters*, 22(12), 2130–2140.

Laforest-Lapointe, I., Paquette, A., Messier, C. et Kembel, S. W. (2017). Leaf bacterial diversity mediates plant diversity and ecosystem function relationships. *Nature*, 546(7656), 145–147.

Laliberté, E. et Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*,

Lasky, J. R., Uriarte, M., Boukili, V. K., Erickson, D. L., John Kress, W. et Chazdon, R. L. (2014). The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. *Ecology Letters*, 17(9), 1158–1167.

Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A. et Bonis, A. (2007). Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, 0(0), 071124124908001–???

Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.-D., McGuire, A. D., Bozzato, F., Pretzsch, H., de Miguel, S.,

Paquette, A., Herault, B., Scherer-Lorenzen, M., Barrett, C. B., Glick, H. B., Hengeveld, G. M., Nabuurs, G.-J., Pfautsch, S., Viana, H., Vibrans, A. C., Ammer, C., Schall, P., Verbyla, D., Tchebakova, N., Fischer, M., Watson, J. V., Chen, H. Y. H., Lei, X., Schelhaas, M.-J., Lu, H., Gianelle, D., Parfenova, E. I., Salas, C., Lee, E., Lee, B., Kim, H. S., Bruelheide, H., Coomes, D. A., Piotta, D., Sunderland, T., Schmid, B., Gourlet-Fleury, S., Sonke, B., Tavani, R., Zhu, J., Brandl, S., Vayreda, J., Kitahara, F., Searle, E. B., Neldner, V. J., Ngugi, M. R., Baraloto, C., Frizzera, L., Ba azy, R., Oleksyn, J., Zawi a-Nied wiecki, T., Bouriaud, O., Bussotti, F., Finer, L., Jaroszewicz, B., Jucker, T., Valladares, F., Jagodzinski, A. M., Peri, P. L., Gonmadje, C., Marthy, W., O'Brien, T., Martin, E. H., Marshall, A. R., Rovero, F., Bitariho, R., Niklaus, P. A., Alvarez-Loayza, P., Chamuya, N., Valencia, R., Mortier, F., Wortel, V., Engone-Obiang, N. L., Ferreira, L. V., Odeke, D. E., Vasquez, R. M., Lewis, S. L. et Reich, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, *354*(6309), aaf8957–aaf8957.

Loreau, M. et Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, *412*(6842), 72–76.

Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F. et Lortie, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, *97*(2), 199–205.

Melvin, A. M., Mack, M. C., Johnstone, J. F., David McGuire, A., Genet, H. et Schuur, E. A. G. (2015). Differences in Ecosystem Carbon Distribution and Nutrient Cycling Linked to Forest Tree Species Composition in a Mid-Successional Boreal Forest. *Ecosystems*, *18*(8), 1472–1488.

Mencuccini, M., Martínez-Vilalta, J., Vanderklein, D., Hamid, H. A., Korakaki, E., Lee, S. et Michiels, B. (2005). Size-mediated ageing reduces vigour in trees : Size reduces vigour in tall trees. *Ecology Letters*, *8*(11), 1183–1190.

Messier, C., Bauhus, J., Sousa-Silva, R., Auge, H., Baeten, L., Barsoum, N., Bruelheide, H., Caldwell, B., Cavender-Bares, J., Dhiedt, E., Eisenhauer, N., Ganade, G., Gravel, D., Guillemot, J., Hall, J. S., Hector, A., Hérault, B., Jactel, H., Koricheva, J., Kreft, H., Mereu, S., Muys, B., Nock, C. A., Paquette, A., Parker, J. D., Perring, M. P., Ponette, Q., Potvin, C., Reich, P. B., Scherer-Lorenzen, M., Schnabel, F., Verheyen, K., Weih, M., Wollni, M. et Zemp, D. C. (2022). For the sake of resilience and multifunctionality, let's diversify planted forests! *Conservation Letters*, *15*(1).

Mina, M., del Río, M., Huber, M. O., Thürig, E. et Rohner, B. (2018). The

symmetry of competitive interactions in mixed Norway spruce, silver fir and European beech forests. *Journal of Vegetation Science*, 29(4), 775–787.

Ministère des Ressources naturelles et des Forêts, Q. (2018).
Placette-échantillon permanente.

Mori, A. S., Lertzman, K. P. et Gustafsson, L. (2017). Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems : a research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 12–27.

Morin, X., Fahse, L., de Mazancourt, C., Scherer-Lorenzen, M. et Bugmann, H. (2014). Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecology Letters*, 17(12), 1526–1535.

Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. et Bugmann, H. (2011). Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, 14(12), 1211–1219.

_eprint :

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x>,

Nadrowski, K., Wirth, C. et Scherer-Lorenzen, M. (2010). Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2(1-2), 75–79.

Nakagawa, S. et Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133–142.

Niinemets, et Valladares, F. (2006). TOLERANCE TO SHADE, DROUGHT, AND WATERLOGGING OF TEMPERATE NORTHERN HEMISPHERE TREES AND SHRUBS. *Ecological Monographs*, 76(4), 521–547.

Pacala, S. W., Canham, C. D., Saponara, J., Silander, J. A., Kobe, R. K. et Ribbens, E. (1996). Forest Models Defined by Field Measurements : Estimation, Error Analysis and Dynamics. *Ecological Monographs*, 66(1), 1–43.

Paquette, A. et Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity : from temperate to boreal forests : The effect of biodiversity on the productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 170–180.

Petchey, O. L. et Gaston, K. J. (2006). Functional diversity : back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758.

Potvin, C. et Dutilleul, P. (2009). Neighborhood effects and size-asymmetric competition in a tree plantation varying in diversity. *Ecology*, *90*(2), 321–327.

Prescott, C. E., Zabek, L. M., Staley, C. L. et Kabzems, R. (2000). Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia : influences of litter type, forest type, and litter mixtures.

Qi, M., Sun, T., Xue, S., Yang, W., Shao, D. et Martínez-López, J. (2018). Competitive ability, stress tolerance and plant interactions along stress gradients. *Ecology*, *99*(4), 848–857. [_eprint : https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/ecy.2147](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1002/ecy.2147),

Ratcliffe, S., Holzwarth, F., Nadrowski, K., Levick, S. et Wirth, C. (2015). Tree neighbourhood matters – Tree species composition drives diversity–productivity patterns in a near-natural beech forest. *Forest Ecology and Management*, *335*, 225–234.

Ratcliffe, S., Wirth, C., Jucker, T., van der Plas, F., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Allan, E., Benavides, R., Bruelheide, H., Ohse, B., Paquette, A., Ampoorter, E., Bastias, C. C., Bauhus, J., Bonal, D., Bouriaud, O., Bussotti, F., Carnol, M., Castagneyrol, B., Čečko, E., Dawud, S. M., Wandeler, H. D., Domisch, T., Finér, L., Fischer, M., Fotelli, M., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Haase, J., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.-X., Kambach, S., Kolb, S., Koricheva, J., Liebersgesell, M., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Nock, C., Pollastrini, M., Purschke, O., Radoglou, K., Raulund-Rasmussen, K., Roger, F., Ruiz-Benito, P., Seidl, R., Selvi, F., Seiferling, I., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L. et Baeten, L. (2017). Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. *Ecology Letters*, *20*(11), 1414–1426.

Reich, P., Wright, I., Cavender-Bares, J., Craine, J., Oleksyn, J., Westoby, M. et Walters, M. (2003). The Evolution of Plant Functional Variation : Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences*, *164*(S3), S143–S164.

Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum : a traits manifesto. *Journal of Ecology*, *102*(2), 275–301.

Scherer-Lorenzen, M. (2014). The functional role of biodiversity in the context of global change. *Forests and Global Change*, 195–238.

Schnabel, F., Liu, X., Kunz, M., Barry, K. E., Bongers, F. J., Bruelheide, H., Fichtner, A., Härdtle, W., Li, S., Pfaff, C.-T., Schmid, B., Schwarz, J. A., Tang, Z., Yang, B., Bauhus, J., von Oheimb, G., Ma, K. et Wirth, C. (2021).

Species richness stabilizes productivity via asynchrony and drought-tolerance diversity in a large-scale tree biodiversity experiment. *Science Advances*, 7(51), eabk1643. Publisher : American Association for the Advancement of Science,

Searle, E. B. et Chen, H. Y. H. (2020). Complementarity effects are strengthened by competition intensity and global environmental change in the central boreal forests of Canada. *Ecology Letters*, 23(1), 79–87.

Stemmelen, A., Jactel, H., Brockerhoff, E. et Castagneyrol, B. (2022). Meta-analysis of tree diversity effects on the abundance, diversity and activity of herbivores' enemies. *Basic and Applied Ecology*, 58, 130–138.

Stoll, P. et Weiner, J. (2000). A Neighborhood View of Interactions among Individual Plants. In U. Dieckmann, R. Law, et J. A. J. Metz (dir.), *The Geometry of Ecological Interactions* 11–27. Cambridge University Press,

Taylor, A. R., Gao, B. et 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.

Thompson, I. D., Okabe, K., Tylianakis, J. M., Kumar, P., Brockerhoff, E. G., Schellhorn, N. A., Parrotta, J. A. et Nasi, R. (2011). Forest Biodiversity and the Delivery of Ecosystem Goods and Services : Translating Science into Policy. *BioScience*, 61(12), 972–981.

Tobner, C. M., Paquette, A. et Messier, C. (2013). Interspecific coordination and intraspecific plasticity of fine root traits in North American temperate tree species. *Frontiers in Plant Science*, 4.

Toïgo, M., Perot, T., Courbaud, B., Castagneyrol, B., Gégout, J.-C., Longuetaud, F., Jactel, H. et Vallet, P. (2018). Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. *Journal of Ecology*, 106(3), 1073–1082.

Trogisch, S., Liu, X., Rutten, G., Xue, K., Bauhus, J., Brose, U., Bu, W., Cesarz, S., Chesters, D., Connolly, J., Cui, X., Eisenhauer, N., Guo, L., Haider, S., Härdtle, W., Kunz, M., Liu, L., Ma, Z., Neumann, S., Sang, W., Schuldt, A., Tang, Z., van Dam, N. M., von Oheimb, G., Wang, M.-Q., Wang, S., Weinhold, A., Wirth, C., Wubet, T., Xu, X., Yang, B., Zhang, N., Zhu, C.-D., Ma, K., Wang, Y. et Bruelheide, H. (2021). The significance of tree-tree interactions for forest ecosystem functioning. *Basic and Applied Ecology*, 55, 33–52.

Valladares, F. et Niinemets, (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of

Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*,

van der Plas, F. (2019). Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews*, *94*(4), 1220–1245.

van der Plas, F., Manning, P., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M. A., Hector, A., Ampoorter, E., Baeten, L., Barbaro, L., Bauhus, J., Benavides, R., Benneter, A., Berthold, F., Bonal, D., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Bussotti, F., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Coomes, D., Coppi, A., Bastias, C. C., Muhie Dawud, S., De Wandeler, H., Domisch, T., Finér, L., Gessler, A., Granier, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.-X., Jucker, T., Koricheva, J., Milligan, H., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Pollastrini, M., Raulund-Rasmussen, K., Selvi, F., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L., Zielinski, D. et Fischer, M. (2016). Jack-of-all-trades effects drive biodiversity–ecosystem multifunctionality relationships in European forests. *Nature Communications*, *7*(1), 11109.

Vanhellemont, M., Bijlsma, R.-J., De Keersmaecker, L., Vandekerckhove, K. et Verheyen, K. (2018). Species and structural diversity affect growth of oak, but not pine, in uneven-aged mature forests. *Basic and Applied Ecology*, *27*, 41–50.

Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J. J., Mata, T. et Obón, B. (2007). Species richness and wood production : a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters*, *10*(3), 241–250. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1461-0248.2007.01016.x>,

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. et Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892.

Weemstra, M., Mommer, L., Visser, E. J. W., van Ruijven, J., Kuyper, T. W., Mohren, G. M. J. et Sterck, F. J. (2016). Towards a multidimensional root trait framework : a tree root review. *New Phytologist*, *211*(4), 1159–1169. _eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/nph.14003>,

Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*,

Williams, L. J., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C. et Reich, P. B. (2017). Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nature Ecology & Evolution*, *1*(4), 0063.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M.-L., Niinemets, , Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J. et Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, *428*(6985), 821–827.

Zeller, L. et Pretzsch, H. (2019). Effect of forest structure on stand productivity in Central European forests depends on developmental stage and tree species diversity. *Forest Ecology and Management*, *434*, 193–204.

Zhang, Y., Chen, H. Y. H. et Reich, P. B. (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation : a global meta-analysis : *Diversity and productivity relationships*. *Journal of Ecology*, *100*(3), 742–749.

Zheng, L.-T., Chen, H. Y. H., Biswas, S. R., Bao, D.-F., Fang, X.-C., Abdullah, M. et Yan, E.-R. (2021). Diversity and identity of economics traits determine the extent of tree mixture effects on ecosystem productivity. *Journal of Ecology*, *109*(4), 1898–1908. _eprint : <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/1365-2745.13614>,

Zuur, A. F., Ieno, E. N. et Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems : *Data exploration*. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*(1), 3–14.