



Conséquences de l'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de leur litière

Lou Barbe

► To cite this version:

Lou Barbe. Conséquences de l'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de leur litière. Biologie végétale. Université de Rennes, 2017. Français. NNT : 2017REN1B040 . tel-01805013

HAL Id: tel-01805013

<https://theses.hal.science/tel-01805013>

Submitted on 1 Jun 2018

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

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

THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1

sous le sceau de l'Université Bretagne Loire

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

École doctorale Écologie-Géosciences-Agronomie-Alimentation (EGAAL)

présentée par

Lou Barbe

Préparée à l'unité de recherche UMR 6553 Ecobio

« Écosystèmes, Biodiversité, Évolution »

Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes

**Conséquences de
l'assemblage des
communautés végétales
sur la décomposition de
leur litière**

Thèse soutenue à Rennes le 08/12/2017
devant le jury composé de :

Eric CHAUVET

Directeur de recherche, UMR 5245,
Université de Toulouse III, *Rapporteur*

Elena KAZAKOU

Maître de Conférences, UMR 5175,
Montpellier SupAgro, *Rapporteuse*

Virginie BALDY

Professeure, UMR 7263,
Université Aix-Marseille, *Examinatrice*

François MUNOZ

Professeur, UMR 5553,
Université Grenoble-Alpes, *Examineur*

Nicolas GROSS

Chargé de Recherche, UMR 7372,
Université de la Rochelle, *Examineur*

Cendrine MONY

Maître de Conférences, UMR 6553,
Université de Rennes 1, *Directrice de thèse*

Vincent JUNG

Maître de Conférences, UMR 6553,
Université de Rennes 1, *Co-directeur de thèse*

Andreas PRINZING

Professeur, UMR 6553,
Université de Rennes 1, *Co-directeur de thèse*

Conséquences de l'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de leur litière

Consequences of plant-community assembly on litter decomposition

REMERCIEMENTS

Trois années passées si vite... que je me sens presque surpris à l'instant d'écrire ces remerciements ! Tout ce travail effectué pendant ces trois années n'aurait pas été possible sans l'aide de nombreuses personnes, que ce soit sur le plan professionnel ou humain, et je voudrais remercier ici tous les gens qui ont contribué au bon déroulement de ma thèse ainsi qu'à mon épanouissement personnel ☺

Je voudrais commencer par remercier mes trois encadrants, ma troupe de choc dite AVC : Andreas, Vincent et Cendrine. Merci de m'avoir offert la possibilité de travailler avec vous depuis mon stage de M2 et de m'avoir soutenu pour réaliser cette thèse. Merci de m'avoir fait confiance tout au long de ces années ! J'ai appris beaucoup grâce à la diversité de vos expériences, de vos opinions et de vos manières de faire et de penser. Cette diversité a été une grande richesse (parfois aussi source de contradictions... mais on ne grandit que dans la contradiction ☺) et une source constante d'inspiration et d'apprentissage pour moi. Je savais que ce serait le cas, et je n'aurais pas voulu autre chose. Un grand merci à vous trois !

Merci aux membres du jury qui ont accepté de consacrer du temps et de l'énergie à évaluer mon travail : Eric Chauvet, Elena Kazakou, Virginie Baldy, François Munoz et Nicolas Gross. Merci aussi aux membres de mon comité de thèse pour avoir suivi mon travail et m'avoir conseillé pertinemment : Sébastien Barot, Nicolas Mouquet, Audrey Alignier, Christophe Piscart et Mathieu Santonja.

Un très très grand merci au groupe de la cafèt des Longchamps, qui a si gentiment accepté mon parasitage alimentaire : Isabelle, Olivier, Romain, Guillaume, et également Seb (du temps de sa présence à Ecobio). J'ai une dette culinaire éternelle envers vous... Merci également pour tous nos échanges et tous les supers bons moments passés ensemble.

Merci à l'équipe ESDD et merci à toute l'équipe Paysacim pour son accueil, son entrain et sa bonne humeur quotidiennes. En particulier merci à Aude, Alain, Yann et Dominique, c'est et ce fut un plaisir de travailler à côté de gens comme vous !

Merci à tous les gens du labo que j'ai cotoyés et avec qui j'ai pu avoir nombre de discussions passionnantes (et souvent humoristiques il est vrai), en vrac, Cécile (LL), Jean-Pierre, Simon, Armel,

Anniét, André-Jean... Merci beaucoup aussi à Valérie, Sandra, Bertrand et Isabelle, pour tous les petits problèmes logistiques ou administratifs qui furent résolu en un rien de temps grâce à votre aide !

Un grand merci tout particulièrement à mes doctorants conspécifiques et concomittants, ce fut un plaisir de vous fréquenter et de suivre un chemin parallèle au votre au cours de ces trois années ! Merci à Manon, Alice et Diane pour leur gentillesse burale (i.e. dans notre bureau) quotidienne. Merci aussi à Diana, Jean, et tous les autres pour leur gentillesse (oui il y avait beaucoup de gentillesse ici). Merci à Alix, Ève (je ne sais pas s'il y a un accent sur ton prénom... j'en ai mis un mais ça fait bizarre) et Lorine, du bureau juste au dessus du notre et chez qui je suis souvent venu frapper ☺ Dans ce même bureau, peut-être le plus gros merci de ma thèse pour Nathan et Kévin, pour les blagues, les délires, la joie et la festivité ! (ainsi que la festoyance) Mais merci aussi pour l'entraide efficace, et les innombrables discussions philosophiques, scientifiques, politiques, et j'en passe... Ça n'aurait pas été pareil sans vous les copains, et c'est rien de le dire...!

Merci aux camarades paimontais (paimontois ?) pour leur bonne humeur et leur enthousiasme à chacune de mes visites ☺ Notamment Sarah, Murielle et Daniel (et aussi Kévin, mais toi, vilain brigand, tu es dans le paragraphe suivant), ainsi que toute la team vers de terre avec qui j'ai passé une superbe session d'échantillonnage au printemps 2016. Merci aussi à Aurélien qui fut mon premier stagiaire (pas de chance...) et qui m'a beaucoup aidé pour la troisième manip.

Un grand merci à trois personnes qui ont été très importantes pour moi lors de ma thèse, en me faisant découvrir de nouveaux horizons et opportunités, en me faisant sortir des sentiers battus : Kévin (de Paimpont, donc pas le même Kévin que celui du bureau au-dessus du mien), Mathieu et Ben. Ça a été une grande joie de pouvoir travailler avec vous, que ce soit professionnellement ou humainement (mais les deux sont liés, œuf corse). J'ai découvert plein de choses et c'est aussi grâce à vous si j'ai pu mener ma thèse à bien, dans la joie et la bonne humeur ☺ Un grand merci à vous trois, si nos chemins respectifs se maintiennent dans la recherche, je suis sûr qu'on continuera longtemps à travailler ensemble !

Merci à mes premiers étudiants (ça fait bizarre de dire ça) qui sont devenus mes amis au fil du temps (mais ce n'est pas parce que vous étiez mes premiers étudiants), notamment Pedro et Mathias. C'est à

votre tour d'être en thèse, et je vous souhaite tout le bonheur du monde ! Et si possible, que quelqu'un vous tende la main (comme vous le voyez, j'aime toujours autant l'humour de qualité déplorable...). Un merci aussi tout particulier à Léa, pour m'avoir supporté et écouté, et m'avoir fait garder confiance en moi dans les dernières lignes droites de cette thèse... ☺ Toi aussi tu commences une thèse, toi aussi je te souhaite tout le bonheur du monde. Que ton chemin éclaircisse l'ombre, qu'il brille d'amour au quotidien ! (no comment...)

Enfin merci à tous mes amis d'ici et d'ailleurs, ainsi qu'à ma famille, comme vous le savez, je vous aime et bien évidemment, vous participez à mon bien-être et ma réussite. Un gros bisou aussi pour vous tous!

*« Only after the last tree has been cut down,
Only after the last river has been poisoned,
Only after the last fish has been caught,
Only then will you find that money cannot be eaten. »*

Proverbe amérindien

LISTE DES ARTICLES

- I. **Barbe L.**, Jung V., Prinzing A., Bittebière A.-K., Butenschoen O. and Mony C. (2017). Functionally dissimilar neighbors accelerate litter decomposition in two grass species. *New Phytologist*, 214(3):1092-1102. doi: 10.1111/nph.14473.
- II. **Barbe L.**, Mony C., Jung V., Santonja M., Bartish I. and Prinzing A. (2017). Functionally or phylogenetically distinct neighbors turn antagonism among decomposing litter species into synergy. *In Major Revision in Journal of Ecology*.
- III. **Barbe L.**, Prinzing A., Mony C., Abbott B.W., Santonja M., Hoeffner K., Guillocheau S., Cluzeau D., Francez A.-J., Le Bris N. and Jung V. (2017). Opposing effects of community assembly maintain constant litter decomposition over a 25-year grassland chronosequence. *Submitted in Ecology*.
- IV. **Barbe L.**, Mony C., Jung V. and Prinzing A (2017). Litter traits and litter mixing effects drive coexistence of plant species. *In prep for Oikos*.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	17
A. Contexte scientifique de la thèse: absence de prise en compte des processus d'après-vie dans l'étude de l'assemblage des communautés végétales	19
B. La décomposition de la litière, processus-clé du fonctionnement des écosystèmes	24
1. Le processus de décomposition	25
2. Paramètres affectant le processus	26
2.1. <i>Paramètres abiotiques</i>	26
2.2. <i>Paramètres biotiques</i>	26
2.2.1. <i>Propriétés fonctionnelles (physiques et chimiques) de la litière</i>	26
2.2.2. <i>Cas des litières plurispécifiques : dissimilarités fonctionnelles et évolutives</i>	29
2.2.3. <i>Rôle des détritivores et des décomposeurs</i>	29
2.2.4. <i>Adaptation des décomposeurs et détritivores à la qualité de la litière</i>	31
C. Impact local de l'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de leur litière, au travers des relations de voisinage	33
1. Comment les plantes voisines contrôlent-elles la qualité de la litière d'une plante-cible et l'efficacité de ses décomposeurs ?	33
1.1. <i>Un voisinage dissimilaire améliore-t-il la qualité de la litière en permettant une meilleure acquisition des ressources ?</i>	33
1.2. <i>Un voisinage dissimilaire rend-il la litière moins protégée et plus dégradable, en diminuant la pression des ennemis naturels spécialistes ?</i>	34
1.3. <i>Un voisinage dissimilaire abrite-t-il une communauté de décomposeurs et détritivores diversifiée, et donc plus efficace pour dégrader la litière ?</i>	36
2. Comment les plantes voisines contrôlent-elle les effets mixités lors de la décomposition d'une litière mixte ?	37
2.1. <i>Un voisinage diversifié génère-t-il des synergies en abritant des détritivores et décomposeurs diversifiés capables de profiter du mélange de litière ?</i>	37
2.2. <i>Un voisinage similaire à la litière mixte génère-t-il des synergies en abritant des détritivores et décomposeurs inféodés à la qualité de la litière mixte ?</i>	38
D. Impact global et à long terme de l'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de leur litière	39

1. Des changements interspécifiques de traits, dus à une succession végétale, se produisent-ils au cours de l'assemblage ?.....	39
2..... Des détritivores et décomposeurs plus diversifiés et plus nombreux arrivent-ils au cours de l'assemblage ?	40
3. Les détritivores et décomposeurs s'adaptent-ils à la qualité de la litière à partir d'un moment donné de l'assemblage ?	41
E. Rétroaction de la décomposition de la litière sur l'assemblage de la communauté végétale ..	42
1. Les différents feedbacks possibles de la décomposition	42
1.1.. <i>Une faible décomposabilité de la litière peut améliorer les conditions microclimatiques du sol</i>	42
1.2. <i>Une faible décomposabilité peut empêcher la germination ou l'émergence des plantes compétitrices voisines</i>	43
1.3. <i>Une forte décomposabilité de la litière peut améliorer la remise à disposition des nutriments pour la croissance des plantes</i>	43
1.4. <i>Une forte décomposabilité peut stimuler l'activité des microorganismes mutualistes et des organismes bioturbateurs</i>	44
2. Cas des couples d'espèces : les effets mixités lors de la décomposition participent-ils à la coexistence entre deux espèces ?	45
F. Articulation de la thèse	47
 CHAPITRE 1 : Influence des plantes voisines sur la qualité de la litière d'une espèce donnée et sur l'efficacité de ses décomposeurs / Manuscript : <i>Functionally dissimilar neighbors accelerate litter decomposition in two grass species</i>	49
 CHAPITRE 2 : Influence des plantes voisines sur les effets mixités lors de la décomposition de litières mixtes / Manuscript : <i>Functionally or phylogenetically distinct neighbors turn antagonism among decomposing litter species into synergy</i>	83
 CHAPITRE 3 : Influence globale des processus d'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de leur litière / Manuscript : <i>Opposing effects of community assembly maintain constant litter decomposition over a 25-years grassland chronosequence</i>	121
 CHAPITRE 4 : Rétroaction de la décomposition de la litière sur l'assemblage de la communauté végétale / Manuscript : <i>Litter traits and litter mixing effects drive coexistence of plant species</i>	145

DISCUSSION	171
<i>Synthèse des résultats</i>	173
<i>L'assemblage de la communauté végétale contrôle, localement, les déterminants biotiques de la décomposition</i>	173
<i>À l'échelle de l'ensemble de la communauté végétale, l'assemblage ne modifie pas le taux global de décomposition mais influence fortement ses déterminants</i>	174
<i>La décomposition de la litière peut rétroagir sur l'assemblage de la communauté en contrôlant les coexistences locales entre espèces</i>	175
<i>Effets cascade de l'assemblage de la communauté végétale sur l'ensemble du réseau trophique via la décomposition de la litière</i>	176
<i>La décomposition de la litière est-elle reliée au mode de dispersion clonale?</i>	177
<i>La décomposition de la litière fait-elle partie de la stratégie écologique des espèces?</i>	178
<i>Une décomposition accélérée de la litière pourrait-elle contribuer à expliquer le succès évolutif spectaculaire des graminées et les nombreuses relations de facilitation observées à l'intérieur de ce clade?</i>	179
<i>Quelle généralisation possible des résultats aux autres types de communautés végétales?</i>	180
<i>De nouvelles possibilités pour utiliser la décomposition de la litière en écologie de la restauration?</i>	181
 RÉFÉRENCES	 183

INTRODUCTION

A. Contexte scientifique de la thèse: absence de prise en compte des processus d'après-vie dans l'étude de l'assemblage des communautés végétales

L'assemblage des communautés végétales représente la manière dont une communauté, depuis son stade initial (établissement), subit des changements pour atteindre des stades plus avancés, stables ou non (Lortie *et al.* 2004). L'assemblage des communautés végétales regroupe ainsi différents processus, qui vont conduire par exemple à l'immigration de nouvelles espèces végétales et la disparition d'autres espèces (Lortie *et al.* 2004; Godoy & Levine 2014), ainsi qu'à la modification de traits fonctionnels et de niches des espèces présentes (Levine & HilleRisLambers 2009; Lasky *et al.* 2013; Loughnan & Gilbert 2017; Rolhauser & Pucheta 2017). Les traits fonctionnels sont définis comme tous les caractères morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurables à l'échelle de l'individu et qui impactent sa fitness (Violle *et al.* 2007). L'étude des mécanismes d'assemblage des communautés végétales se concentre cependant exclusivement sur les traits que les espèces végétales expriment durant leur vie (Leibold *et al.* 2017), afin de comprendre leur réponse aux caractéristiques environnementales ou encore leur effet sur le fonctionnement écosystémique. Les traits d'après-vie, c'est-à-dire ceux qui agissent sur des processus écosystémiques après la mort de la plante ou de certains de ses organes (feuilles, racines, tiges, fleurs ; Cornelissen 1996; Cornelissen & Thompson 1997) ne sont pas pris en compte dans ces études. L'un des processus écosystémiques les plus importants est la décomposition de la litière (Swift *et al.* 1979; Coûteaux *et al.* 1995), or ce processus est sous la dépendance forte des caractéristiques d'après-vie des espèces, car celles-ci conditionnent la qualité et la quantité de la litière qui se décompose. Dans cette première partie, nous allons expliquer comment les processus d'assemblage des communautés végétales pourraient influencer fortement ces traits d'après-vie et tout le processus d'après-vie de la décomposition de la litière. Nous expliquerons alors comment ce processus, finalement, pourrait être un paramètre de l'assemblage des communautés végétales qui ait été complètement négligé jusqu'à présent.

Les processus d'assemblage des communautés végétales déterminent la composition et la structure de ces communautés, et des voisinages locaux qui les composent, à partir d'un pool régional d'espèces (Figure 1; Lortie *et al.* 2004). Ils peuvent être classés en deux grandes catégories: processus non-déterministes (liés au hasard), ou déterministes. Ces deux types de processus sont dorénavant admis comme étant non-exclusifs, et les études portant sur l'assemblage des communautés végétales se concentrent donc désormais sur leurs contributions relatives (Alberti *et al.* 2017; Conradi *et al.* 2017; Janzen *et al.* 2017). Le premier type de processus regroupe les processus dits neutres, liés à la stochasticité démographique des populations et de leur dispersion, et qui vont engendrer un assemblage aléatoire de la communauté (Germain *et al.* 2013; van der Plas *et al.* 2015). La seconde

catégorie de processus regroupe les processus dits déterministes, régis par les conditions abiotiques et biotiques de la communauté, et qui vont engendrer un assemblage prédictible de la communauté (Cingolani *et al.* 2007; Dwyer & Laughlin 2017; Loughnan & Gilbert 2017). Au sein des processus déterministes liés aux conditions abiotiques, on retrouve principalement le « filtre de l'habitat », qui détermine quelles espèces vont pouvoir immigrer ou germer et s'établir dans la communauté en fonction de leurs adaptations aux conditions abiotiques, notamment la résistance aux stress (pour l'eau, la température, etc.) et la résistance aux perturbations (Horn *et al.* 2015; Loughnan & Gilbert 2017). Au sein des processus déterministes liés aux conditions biotiques, on trouve de nombreux processus, qui vont être liés à la compétition et aux niches qu'occupent les espèces. En particulier, le processus d'exclusion compétitive stipule que quand deux espèces ou individus occupent des niches trop proches, leur compétition est si intense qu'elle aboutit nécessairement à l'exclusion d'une ou d'un des deux (Stubbs & Bastow Wilson 2004; Schwilk & Ackerly 2005; Wilson & Stubbs 2012). Il existe de

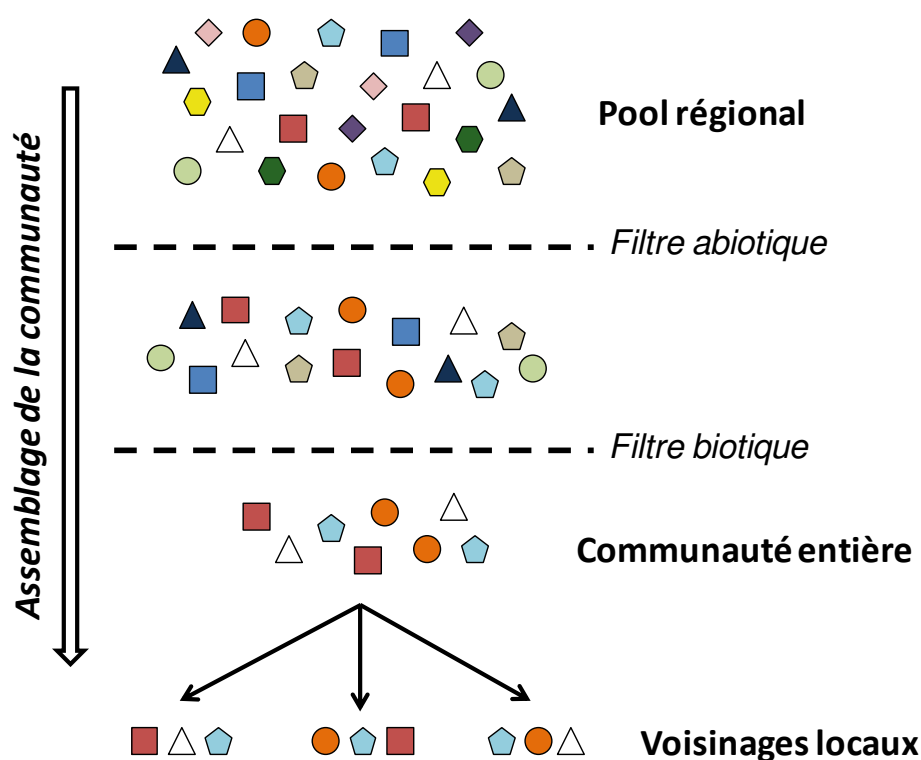


Figure 1. Illustration de l'assemblage déterministe d'une communauté végétale et des voisinages qui la composent. À partir d'un pool régional d'espèces, les filtres abiotiques et biotiques agissent (simultanément ou successivement) pour déterminer les espèces présentes dans la communauté, ainsi que leurs abondances. Les contraintes de dispersion des espèces peuvent également agir sur l'assemblage de la communauté. À cause de l'hétérogénéité des communautés végétales, les voisinages locaux qui les composent peuvent différer de l'ensemble de la communauté.

multiples autres processus d'assemblage liés aux conditions de niche et à la compétition. Par exemple « l'effet de priorité », qui stipule que les espèces pionnières (celles arrivées en premier) ont plus de chance de gagner la compétition, soit parce qu'elles occupent déjà les niches de leurs compétiteurs, soit parce qu'elles modifient les conditions de niche pour leur propre bénéfice au détriment de celui de leurs compétiteurs (Wilson 2011; Ojima & Jiang 2017). Globalement, cette conceptualisation de l'assemblage sous forme de filtres distincts pourrait être incomplète dans la mesure où elle suppose assez arbitrairement que l'assemblage est unidirectionnel et qu'il n'existe pas de rétroaction des différents filtres les uns sur les autres. Quoi qu'il en soit, tous ces processus d'assemblages des communautés végétales agissent sur les traits fonctionnels des espèces de plantes composant la communauté. Le filtre de l'habitat, lorsqu'il est le processus prédominant l'assemblage, tend à sélectionner des espèces présentant les mêmes traits fonctionnels (Figure 2; Dwyer & Laughlin 2017; Saar *et al.* 2017), puisque la condition la plus discriminante pour une plante est son adaptation aux conditions environnementales et qu'il existe peu de stratégies différentes pour cela. À l'inverse, lorsque l'exclusion compétitive est le processus dominant lors de l'assemblage de la communauté, des espèces dissemblables du point de vue fonctionnel sont plus favorablement sélectionnées, car elles occupent des niches bien distinctes (Lasky *et al.* 2013; Saar *et al.* 2017).

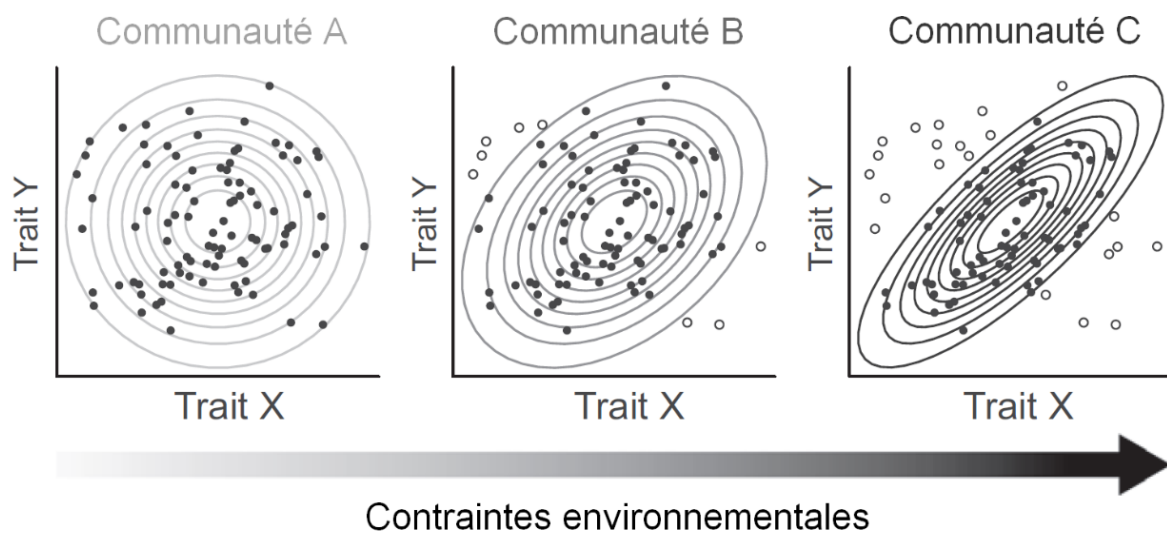


Figure 2. Illustration du filtre de l'habitat : assemblage de traits d'une communauté végétale en réponse à un gradient de stress environnementaux. Dans le cas d'un fort stress, les gammes de traits sont plus resserrées et leur covariation est plus importante, car il y a peu de réponses différentes possibles pour s'adapter à ce stress. Dans le cas d'un faible stress, les valeurs de trait de la communauté sont plus diversifiées et les traits covarient moins, car beaucoup de stratégies différentes sont viables dans la communauté. Extrait de Dwyer *et al.* (2017).

Ces traits fonctionnels sont ceux que la plante exprime pendant sa vie et qui illustrent sa stratégie écologique. Jusqu'à présent, l'effet de ces traits des plantes a été considéré seulement durant la vie de la plante. Mais ces traits fonctionnels vont aussi être, au moins en partie, ceux des parties mortes de la plante, comme la litière provenant de son propre feuillage (Aerts 1996, 1997; Cornelissen & Thompson 1997). En effet, la résorption des nutriments est incomplète lors de la sénescence et nombre de caractéristiques chimiques des plantes se retrouveront dans leur litière – les caractéristiques physiques de la litière sont encore plus corrélées à celles de feuilles vivantes. Ces traits de la litière seront ceux qui contrôlent le processus d'après-vie de décomposition de la litière, ils sont ainsi dénommés « traits d'après-vie » (Cornelissen 1996; Cornelissen & Thompson 1997; Lavorel & Garnier 2002). L'assemblage des communautés végétales devrait déterminer ces traits d'après-vie, notamment leur valeur et leur diversité, et pourrait donc avoir une grande influence sur le processus de décomposition. À partir des théories générales sur l'influence de la diversité fonctionnelle sur les processus écosystémiques, on peut identifier plusieurs types de relations générales possibles pour l'influence de la diversité fonctionnelle sur la décomposition, qui sont illustrées en Figure 3.

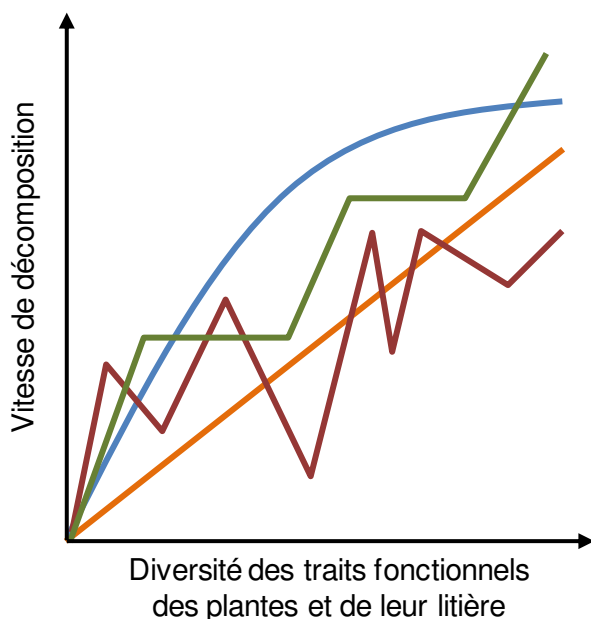


Figure 3. Hypothèses communément admises pour la relation générale entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, appliquées à la décomposition de la litière: (a) une relation linéaire (droite orange) où chaque espèce joue un rôle additif dans la décomposition; (b) une relation en rivets (courbe verte) où la présence d'espèces clé-de-voûte (rares et avec un effet singulier) détermine la décomposition; (c) une relation idiosyncratique ou aléatoire (courbe rouge) où chaque espèce joue un rôle entièrement imprévisible, positif ou négatif; (d) une relation redondante, où les espèces jouent des rôles similaires de telle sorte qu'un optimum de décomposition est atteint avec un nombre limité d'espèces.

En parallèle de son effet sur les traits d'après-vie des espèces, l'assemblage de la communauté végétale va impacter les communautés d'organismes détritivores et décomposeurs qui vivent dans les couches supérieures du sol. Ces organismes, qu'ils soient généralistes ou spécialistes, sont dépendants des ressources dont ils se nourrissent (Spehn *et al.* 2000). Les organismes associés aux plantes sont souvent inféodés à certaines espèces ou certaines de leurs caractéristiques de vie (champignons mycorhiziens, pathogènes phytophages; Long *et al.* 2003; Chagnon *et al.* 2013) ou d'après-vie (détritivores et

décomposeurs; Milcu *et al.* 2006; Eisenhauer *et al.* 2009a), ils devraient donc eux aussi répondre à l'assemblage de la communauté végétale et potentiellement influencer les processus d'après-vie. Des décomposeurs ou détritivores spécialistes pourraient être plus abondants dans les communautés végétales ayant subi un filtre de l'habitat important et qui sont donc peu diversifiées du point de vue fonctionnel, car ces communautés leur fourniront une importante concentration de ressources similaires (théorie de concentration des ressources ; Pan *et al.* 2015). Des décomposeurs ou détritivores généralistes devraient quant à eux être plus abondants dans les communautés végétales régies par la compétition et donc très diversifiées, qui leur fourniront des ressources complémentaires pour leur croissance et leur alimentation (théorie de complémentarité des ressources ; Loreau *et al.* 2001; Hättenschwiler *et al.* 2005; Gessner *et al.* 2010). Enfin, ces populations de décomposeurs et détritivores, au cours de l'assemblage, pourraient également s'adapter à des litières particulières (*Home-Field Advantage* ; Freschet *et al.* 2012; Austin *et al.* 2014; Veen *et al.* 2015a), augmentant leur activité dans le processus de décomposition. Tous ces changements de composition et d'activité des décomposeurs et détritivores en réponse à l'assemblage pourraient impacter le processus de décomposition de la litière.

Enfin, le processus de décomposition de la litière devrait impacter les conditions de niche du sol et de sa surface (Hobbie 2015; Kardol *et al.* 2015), et pourrait ce faisant participer à l'assemblage de la communauté végétale. La décomposition est souvent perçue comme un processus aux conséquences collatérales, c'est-à-dire qui impacte les propriétés de l'écosystème mais pas nécessairement les propriétés des plantes qui ont produit la litière (Garnier *et al.* 2004; Cornwell *et al.* 2008). Pourtant, pour n'importe quelle plante pérenne, la décomposition de la litière devrait impacter les conditions du sol sur lequel la plante pousse. De plus, les conséquences de la décomposition sont souvent perçues comme diffuses, c'est-à-dire qu'elles s'appliquent à tout l'écosystème plus ou moins de la même manière, et n'ont pas d'impact très local ou spécifique. Cette assertion est entièrement vraie dans les écosystèmes aquatiques où les conditions du milieu, comme les courants, peuvent homogénéiser la litière et les produits de la décomposition. Dans les écosystèmes terrestres en revanche, la litière et les produits de sa décomposition sont relâchés sous la plante dont la litière provient, et devraient impacter beaucoup plus spécifiquement et localement la communauté végétale et son assemblage. Enfin, il est généralement établi que dans une communauté donnée, la mesure à n'importe quel moment des traits et de la décomposition de la litière est bien représentative du processus et de ses déterminants dans la communauté (Cornwell *et al.* 2008; Makkonen *et al.* 2012). Cependant, au sein des communautés, si l'assemblage modifie les traits qui gouvernent la décomposition, celle-ci pourrait fluctuer fortement selon le degré d'avancement de l'assemblage.

La décomposition de la litière semble donc un processus qui pourrait être fortement dépendant de l'assemblage de la communauté végétale, en même temps et qu'il agirait en retour sur celui-ci. Cependant, les études actuelles sur l'assemblage des communautés n'intègrent jamais ce paramètre. Dans les écosystèmes prairiaux, en particulier, la litière est produite continuellement au cours de l'année par les végétaux, rendant le processus de décomposition potentiellement particulièrement important pour la communauté végétale. Le premier objectif de cette thèse sera d'étudier et de comprendre, en milieu prairial, les conséquences de l'assemblage de la communauté végétale sur la décomposition de la litière à un niveau local, celui d'une plante dans son voisinage (échelle intraspécifique). Le second objectif de cette thèse sera d'identifier les conséquences de l'assemblage de la communauté végétale prairiale sur la décomposition de la litière produite par un couple d'espèces (échelle interspécifique), toujours au niveau local du voisinage. Le troisième objectif sera d'analyser les conséquences de l'assemblage sur la décomposition, à l'échelle interspécifique mais cette fois à un niveau très global, celui de l'ensemble de la communauté végétale, qui prend donc en compte tous les voisinages possibles. Enfin, le dernier objectif de cette thèse sera de tester la rétroaction de la décomposition de la litière sur l'assemblage de la communauté végétale. Ce travail permettra de mieux comprendre le développement des écosystèmes et de leurs fonctions, en croisant deux disciplines qui sont traditionnellement réunies pour traiter principalement de la production primaire: l'écologie des communautés, et le fonctionnement des écosystèmes.

B. La décomposition de la litière, processus-clé du fonctionnement des écosystèmes

La décomposition de la litière est le processus qui mène au recyclage de la matière organique morte d'origine végétale (Swift *et al.* 1979). Ce processus correspond à la dégradation et à la consommation de cette matière par les organismes décomposeurs et détritivores (Coûteaux *et al.* 1995). Au sein des écosystèmes terrestres, jusqu'à 90% de la production primaire retombe au sol sous forme de litière (Cebrian 1999). La décomposition de la litière permet la réinsertion de cette matière organique morte sous forme minérale dans le réseau trophique, ce qui permet notamment le maintien des ressources du sol et donc de la productivité primaire. Ainsi, la décomposition de la litière joue un rôle majeur dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres (qui n'ont pas ou peu d'apports extérieurs de matière, contrairement aux écosystèmes aquatiques). En particulier, elle détermine une partie des cycles biogéochimiques des éléments majeurs comme le carbone, l'azote ou le phosphore (Mary *et al.* 1994; Corbeels *et al.* 2000). Au sein des écosystèmes prairiaux, la litière est produite continuellement au cours de l'année, car contrairement aux écosystèmes forestiers, la croissance des plantes et la sénescence de leurs feuilles se produisent de manière relativement continue. Ainsi, la litière produite

par une communauté végétale, et les produits de sa décomposition, influencent la communauté tout au long de l'année. La décomposition de la litière revêt donc une importance toute particulière dans ces écosystèmes.

1. Le processus de décomposition

Le processus de décomposition est composé de trois grandes phases (Figure 4; Swift *et al.* 1979; Coûteaux *et al.* 1995). La première phase correspond majoritairement au lessivage des composés solubles et à leur dégradation par des microorganismes opportunistes. Cette première phase est très rapide et correspond souvent à plusieurs pourcents de perte de masse dès les premiers jours de décomposition. La deuxième phase, plus lente, correspond à la fragmentation de la litière par la macro et la mésofaune, ainsi qu'à la fin de la dégradation des composés solubles par les microorganismes. Cette phase correspond aussi au début de la dégradation des composés lignifiés par les microorganismes plus spécialistes de ce type de substrat. La troisième phase, très lente, correspond à la poursuite de la dégradation des composés lignifiés puis de la lignine, particulièrement récalcitrante. Enfin, cette troisième phase correspond également à l'incorporation progressive dans le sol de la litière restante et de ses produits minéraux.

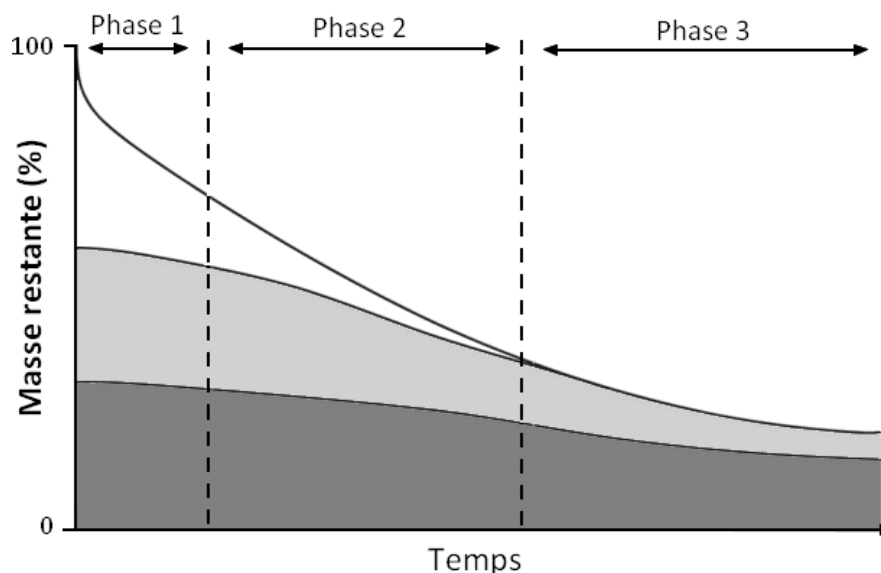


Figure 4. Représentation graphique des différentes phases de la décomposition de la litière : dégradation des différents composants de la litière au cours du temps. La zone blanche représente les composés solubles et non lignifiés, la zone gris clair représente les composés lignifiés (cellulose, hémicellulose) et la zone gris foncé représente la lignine. Le rapport initial entre ces différents composants au sein de la litière dépend fortement de l'espèce considérée. Adapté de Coûteaux *et al.* (1995).

2. Paramètres affectant le processus

Le processus de décomposition de la litière est déterminé par trois grands groupes de paramètres : les conditions abiotiques (notamment la température et l'humidité), la qualité de la litière (*i.e.* sa décomposabilité) et la communauté de décomposeurs et détritivores (Coûteaux *et al.* 1995).

2.1. *Paramètres abiotiques*

L'humidité et la température sont les deux principaux paramètres abiotiques contrôlant le processus de décomposition. En effet, les communautés microbiennes et fongiques sont très sensibles à la disponibilité en eau et nécessitent des apports minimaux pour avoir une activité importante (Lavelle *et al.* 1993; Allison *et al.* 2013). Les litières trop sèches sont également peu appétentes pour la faune du sol, car souvent trop dures. Une hygrométrie importante – jusqu'à un certain seuil, car les conditions d'anoxie sont défavorables – améliore donc la décomposition, et les litières avec une forte capacité de rétention d'eau se décomposent généralement plus vite que les autres (Makkonen *et al.* 2012, 2013). La température joue un rôle un peu plus ambivalent. Jusqu'à un certain seuil, une température élevée favorise directement le métabolisme et donc l'activité des microbes et de la faune du sol (Chapin *et al.* 2002). En revanche, elle va indirectement réduire l'humidité de la litière et du sol. Les effets de la température sont assez clairs dans les biomes extrêmes (positifs dans les biomes très froids car limitant le gel, et négatifs dans les biomes très chauds car augmentant les pertes en eau; Hobbie *et al.* 2002, Aerts 2006) mais fluctuent beaucoup dans les biomes tempérés. Globalement, une température intermédiaire (10-30°C) est très favorable au processus de décomposition.

2.2. *Paramètres biotiques*

2.2.1. *Propriétés fonctionnelles (physiques et chimiques) de la litière*

Les traits fonctionnels de la litière sont le premier paramètre biotique d'importance pour le processus de décomposition, puisque ce sont eux qui définissent la qualité de la litière pour les décomposeurs et les détritivores (Cornelissen & Thompson 1997; Cornelissen *et al.* 1999; Cornwell *et al.* 2008; Makkonen *et al.* 2012). Dans le cadre de la décomposition de la litière, les traits fonctionnels d'intérêt sont ceux de la litière, mais ils peuvent aussi être ceux des feuilles vivantes dans la mesure où les deux corréllent souvent fortement (Aerts 1996; Cornelissen & Thompson 1997). La littérature regorge d'études sur l'impact de ces traits sur la décomposition, et l'on peut ainsi déterminer plusieurs traits d'influence majeure, groupés en deux catégories : les traits chimiques et les traits physiques (Figure 5).

La première catégorie de traits concerne les traits chimiques, au sein de laquelle on retrouve particulièrement les concentrations en carbone, azote et phosphore. Des litières fortement concentrées en azote et phosphore se décomposeront vite car ces deux éléments stimuleront fortement l'activité des décomposeurs microbiens, et la litière aura une meilleure qualité nutritive pour les détritivores (Cotrufo *et al.* 1995; Quested *et al.* 2007; Meier & Bowman 2008). À l'inverse, des litières très carbonées se décomposeront plus lentement car la présence de carbone illustre la présence de composés récalcitrant comme la cellulose et la lignine (Meentemeyer 1978; Austin & Ballare 2010). De plus, des litières riches en métabolites secondaires (par exemple, en tannins) se décomposeront plus lentement, car ces métabolites peuvent inhiber les enzymes de digestion ou d'oxydation de la matière organique (Hättenschwiler & Vitousek 2000). Le ratio entre ces différents éléments (stœchiométrie) est également très important dans la mesure où il détermine quels groupes d'organismes vont dominer le processus de décomposition (Barantal *et al.* 2014). Les groupes d'organismes décomposeurs peuvent en effet posséder une balance en différents éléments préférentielle pour leur activité et leur démographie. Par exemple, lorsque le ratio N:P passe de faible à élevé (*i.e.* passage à une quantité d'azote démesurée par rapport à la quantité de phosphore) on passe d'une dominance de champignons à une dominance de bactéries dans le compartiment microbien (Güsewell & Gessner 2009 ; voir paragraphe sur le rôle des décomposeurs). Enfin, les concentrations en micronutriments (potassium, magnésium, etc), bien que moins bien documentées, jouent un rôle non négligeable dans le processus de décomposition en modulant l'activité de certains microorganismes (Makkonen *et al.* 2012).

La seconde catégorie de traits concerne les traits physiques, au sein de laquelle on trouve principalement la dureté et l'élasticité des feuilles, ainsi que leur surface foliaire spécifique (SLA pour Specific Leaf Area) et leur capacité de rétention d'eau (WHC pour Water Holding Capacity). Les traits de structure vont fortement conditionner l'appétence et la palatabilité de la litière pour les détritivores, ainsi que la capacité de la litière à être colonisée par les microorganismes. Par exemple, une litière trop dure se décomposera généralement lentement (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000). À l'inverse, une litière fine (forte SLA) et molle sera plus facilement consommable et colonisable (Quested *et al.* 2007; Santiago 2007). Les traits physiques déterminent également le microclimat de la litière pendant le processus de décomposition. Ainsi, des litières avec une forte capacité de rétention d'eau se décomposeront plus rapidement, car l'hygrométrie sera meilleure durant le processus de décomposition (Makkonen *et al.* 2012, 2013).

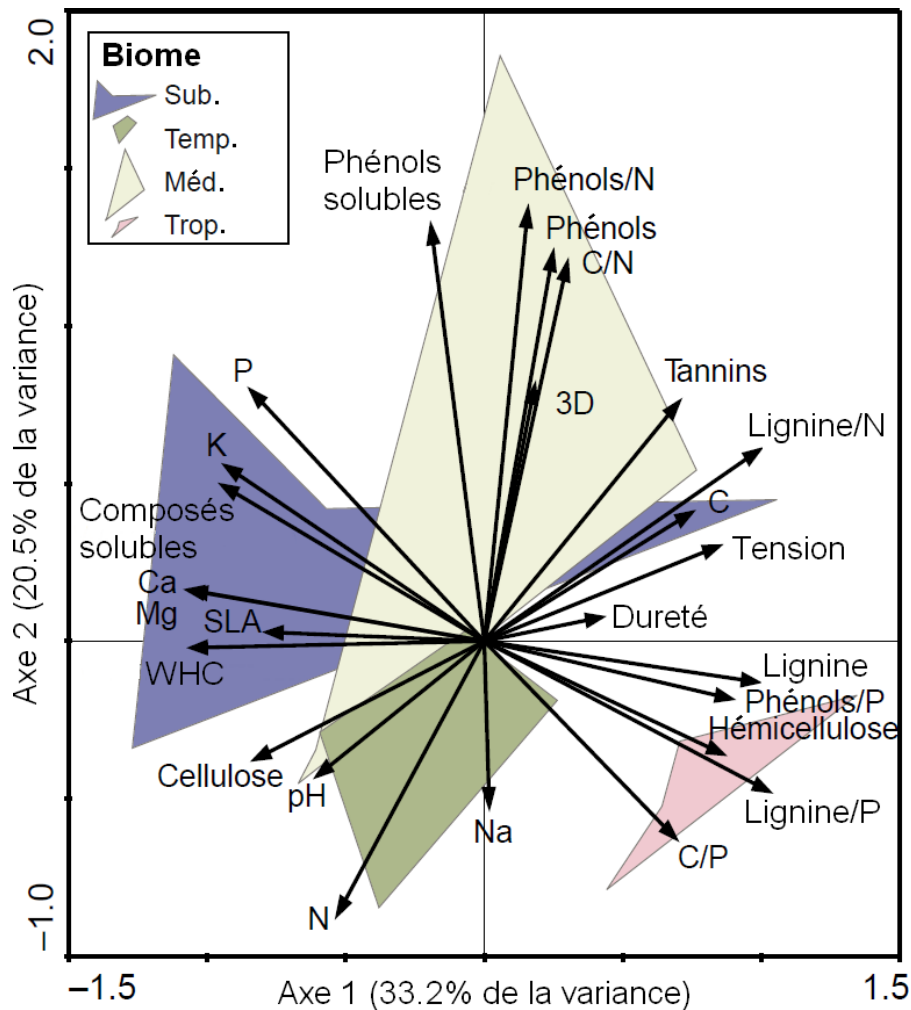


Figure 5. Analyse en composantes principales (ACP) tirée de Makkonen *et al.* (2012) qui illustre la corrélation entre 25 traits mesurés sur des espèces provenant de 4 biomes différents (Subantarctique, Tempéré, Méditerranéen, Tropical). On remarque que les biomes tempérés possèdent des espèces à litière de forte qualité, riches en azote et en micronutriments, pauvres en composés récalcitrants, donc susceptibles de se décomposer rapidement. N: azote; P: phosphore; C: carbone; Ca: calcium; Mg: magnésium; Na: sodium; K: potassium; SLA: surface foliaire spécifique; WHC: capacité de rétention d'eau; 3D: tridimensionnalité des feuilles (ratio surface:volume).

Tous ces traits fonctionnels varient fortement entre différentes espèces. Mais ces traits peuvent également varier fortement à l'intérieur d'une même espèce, par plasticité ou adaptation des populations (Violle *et al.* 2012). Le rôle de la variation interspécifique des traits dans la décomposition de la litière a été démontré depuis longtemps mais plus récemment, plusieurs études ont observé celui de la variation intraspécifique des traits (Madritch & Hunter 2004; Silfver *et al.* 2007; Lecerf & Chauvet 2008). Cependant, les gammes de variation de traits peuvent différer fortement d'une espèce à l'autre – que ce soit lié à des contraintes environnementales, populationnelles, génétiques, etc., avec parfois

des variations trop fines pour engendrer des effets observables (Cárdenas *et al.* 2015) – et le rôle de la variabilité intra vs interspécifique dans la décomposition demeure mal connu et probablement très contrasté en fonction des communautés.

2.2.2. *Cas des litières plurispécifiques : dissimilarités fonctionnelles et évolutives*

Lorsqu'une litière est composée d'une seule espèce, c'est la valeur brute des traits de cette espèce qui détermine la qualité de la litière. Mais lorsqu'une litière est composée de plusieurs espèces, la valeur moyenne des traits des espèces ne suffit plus totalement à expliquer le processus de décomposition (Wardle *et al.* 1997, 2003). En effet, dans le cas de ces litières mixtes, la dissimilarité entre les traits des espèces va déterminer la complémentarité ou la concentration des ressources de la litière (Gartner & Cardon 2004; Pérez Harguindeguy *et al.* 2008; Scherer-Lorenzen 2008; Tardif & Shipley 2014). Une litière mixte possédant des valeurs de traits très dissimilaires d'une espèce à l'autre fournira ainsi des ressources diversifiées et complémentaires, ce qui devrait favoriser sa décomposition via une meilleure activité des décomposeurs et détritivores généralistes (théorie de la complémentarité des ressources ; Wardle *et al.* 1999; Vos *et al.* 2011, 2013; Coulis *et al.* 2015). Alternativement, une litière mixte possédant des valeurs de traits très similaires d'une espèce à l'autre fournira des ressources très concentrées. Si ces ressources sont de bonne qualité, cela devrait favoriser la décomposition de la litière via une plus grande activité des décomposeurs et détritivores spécialistes de ce type de ressources (théorie de concentration des ressources ; Pan *et al.* 2015). La dissimilarité des traits des litières mixtes conditionne également la structure et le microclimat au sein de la litière. Une litière avec des traits diversifiés possédera généralement une organisation géométrique complexe qui devrait abriter une grande diversité de détritivores et décomposeurs et permettre une meilleure rétention d'eau (Hättenschwiler *et al.* 2005; Makkonen *et al.* 2013). Par ailleurs, la dissimilarité évolutive entre les plantes composant la litière mixte (*i.e.* dissimilarité phylogénétique) peut être un bon indicateur de la dissimilarité des traits de la litière, puisque les traits sont soumis à l'évolution (Pan *et al.* 2015). La dissimilarité évolutive est souvent utile du fait de la grande quantité de ressources différentes présentes dans une litière, et donc de la difficulté à mesurer tous les traits de manière exhaustive.

2.2.3. *Rôle des détritivores et des décomposeurs*

Globalement, trois grands groupes d'organismes assurent le processus de décomposition : la faune de détritivores (macro, méso et microfaune), les champignons, et les bactéries – ces deux derniers groupes étant les décomposeurs au sens strict (Petersen & Luxton 1982; Coûteaux *et al.* 1995; Vasconcelos & Laurance 2005; Powers *et al.* 2009). Chaque groupe possède un rôle particulier dans le

processus ; la faune possède probablement le rôle le plus diversifié (Petersen & Luxton 1982; Bardgett 2005; Vasconcelos & Laurance 2005). Le rôle premier de la faune sera son activité de fragmentation de la litière, c'est-à-dire qu'elle consommera une partie de la litière en même temps qu'elle en facilitera la colonisation par les champignons et les bactéries. En effet, l'épiderme des feuilles est souvent résistant et des ouvertures dans celui-ci facilitent grandement la colonisation du limbe et des nervures (Scheu & Wolters, 1991; Wolters 2000). Par ailleurs, la faune participera à une petite partie de la transformation chimique de la litière, par la digestion et le rejet de matières fécales (Zimmer & Topp 2002; Rawlins *et al.* 2006). Elle permettra également l'enfouissement des produits de la décomposition dans le sol, assurant par ce biais le transport et la dissémination des propagules microbiennes (Visser 1985 ; Lilleskov & Bruns 2005). Enfin, elle stimulera l'activité des microorganismes décomposeurs du sol par son activité de bioturbation (Eisenhauer *et al.* 2009b, c). Les bactéries et les champignons auront un rôle quasi exclusif de dégradation des différents composants de la litière, qui seront assimilés pour leurs besoins métaboliques (Coûteaux *et al.* 1995; Allison 2012; Allison *et al.* 2013). Cette dégradation se produira en différentes phases, qui feront intervenir différentes espèces: la décomposition peut ainsi être représentée par une succession de différentes guildes bactériennes et fongiques (Moorhead & Sinsabaugh 2006). Les champignons, par leur capacité à transporter des ressources via leur réseau mycélien, sont avantagés par rapport aux bactéries quand les ressources nutritives sont limitées car ils peuvent connecter différents microhabitats et peuvent ainsi compenser des manques locaux de ressources, ce qui leur permet de garder une efficacité prolongée dans le temps (Boddy 1999 ; Frey *et al.* 2000). Les bactéries sont immobiles et auront tendance à entrer en vie ralentie dès que les conditions ne seront plus optimales. Globalement, l'activité enzymatique des bactéries et des champignons sera leur caractéristique déterminante pour l'efficacité de la décomposition (Allison 2012). Enfin, la proportion relative entre les différents groupes d'organismes peut varier fortement d'un climat à un autre ou d'une communauté végétale à une autre, ce qui modifiera l'importance des différents groupes dans le processus de décomposition. En effet, ces différents groupes d'organismes forment un réseau trophique avec des interactions complexes (Figure 6) et la suppression d'un des groupes peut avoir des conséquences souvent néfastes pour les autres groupes (Hättenschwiler *et al.* 2005; Gessner *et al.* 2010).

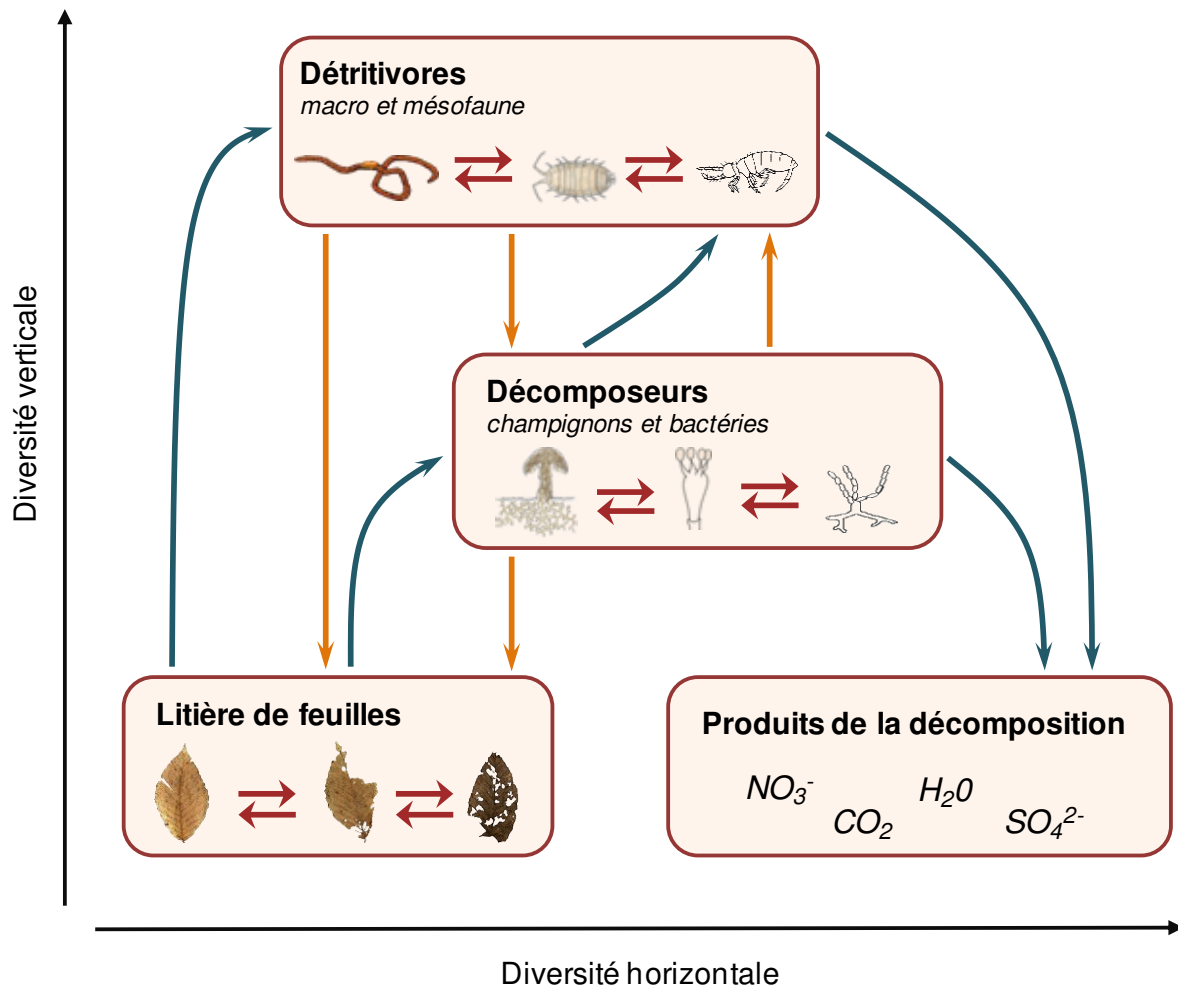


Figure 6. Diagramme conceptuel adapté de Gessner *et al.* (2010) illustrant le réseau trophique de la décomposition de la litière. La diversité horizontale se réfère à la diversité à l'intérieur des niveaux trophiques et la diversité verticale se réfère à la complexité du réseau trophique. Les flèches rouges indiquent des interactions à l'intérieur des niveaux trophiques (les interactions à l'intérieur de la litière sont médiées par les détritivores et les décomposeurs, alors que les interactions entre ces différents groupes sont des interactions directes entre organismes vivants). Les flèches orange indiquent des interactions biotiques entre niveaux trophiques, les flèches bleues indiquent le chemin principal du carbone de la litière.

2.2.4. Adaptation des décomposeurs et détritivores à la qualité de la litière

Le dernier paramètre d'importance pour le processus de décomposition est la capacité de la communauté de détritivores et décomposeurs à s'adapter et se spécialiser à la qualité de la litière (Ayres *et al.* 2009a, b; Freschet *et al.* 2012; Austin *et al.* 2014; Veen *et al.* 2015a). Le terme adaptation est ici (et dans le reste de l'introduction) utilisé au sens large, c'est-à-dire qu'il peut correspondre à une adaptation pouvant se produire à différentes échelles : interspécifique, liée à un tri écologique dans la communauté (sélection de certaines espèces), ou intraspécifique, liée à l'adaptation *sensu*

stricto ou à la plasticité des populations. Dans la littérature, cette adaptation est souvent représentée par un phénomène appelé Home-Field Advantage (HFA ; Veen *et al.* 2015a), correspondant à une meilleure décomposition des litières sous les plantes dont elles proviennent. Cependant, le HFA n'est pas observé partout et semble dépendre fortement du contexte environnemental ainsi que de la méthode employée pour le détecter (Gießelmann *et al.* 2011; Veen *et al.* 2015a). Globalement, on admet que l'adaptation des décomposeurs et détritivores est tout à fait plausible dans de nombreux milieux mais qu'elle dépend d'un grand nombre de facteurs, notamment les interactions entre la litière et la matrice végétale qui l'entoure (Figure 7).

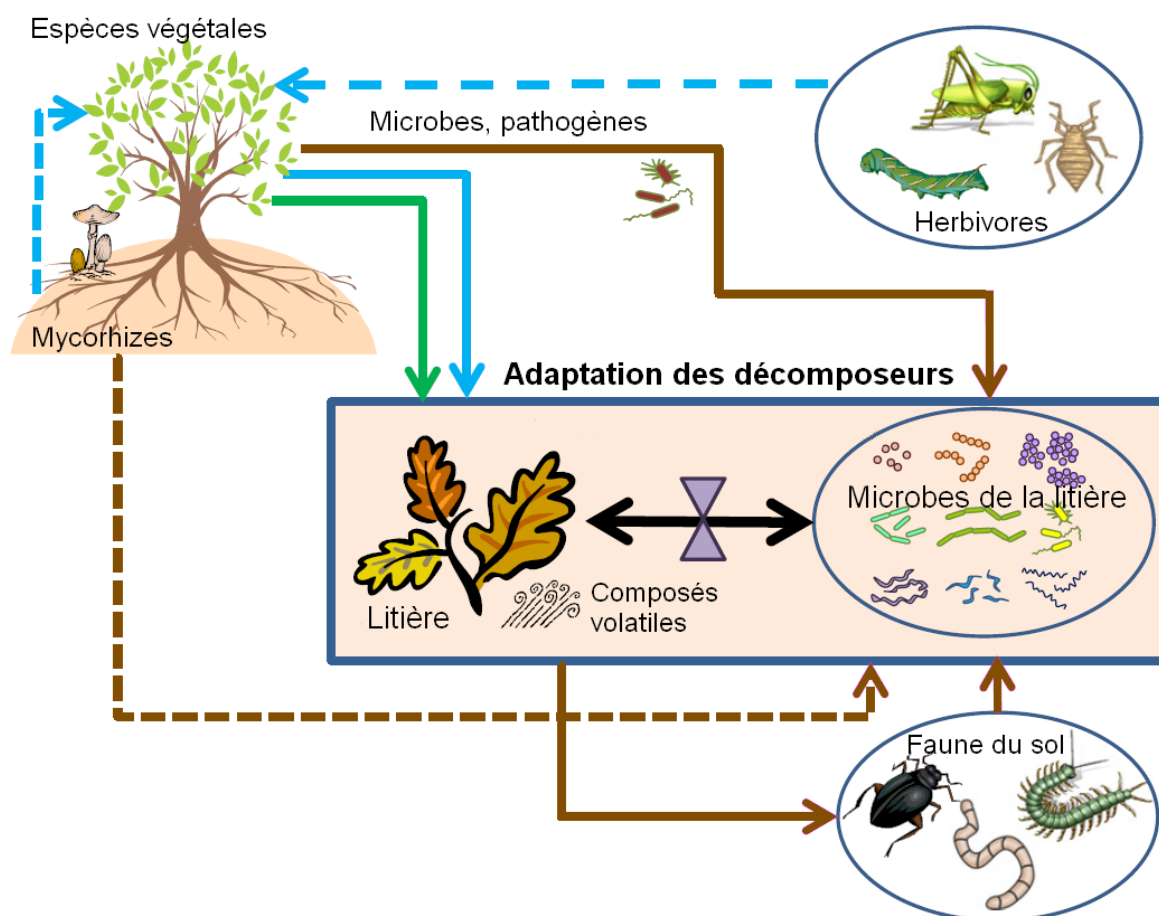


Figure 7. Mécanismes contrôlant l'adaptation des décomposeurs à la litière, responsable du Home-Field Advantage. Les plantes déterminent les traits de la litière, qui dérivent des traits des feuilles vivantes modifiés par les pathogènes et les champignons mycorhiziens. L'ensemble des organismes – microbes et pathogènes de la phyllosphère, herbivores, faune du sol (incluant les détritivores) et champignons mycorhiziens – peut directement ou indirectement agir sur l'adaptation des décomposeurs à la litière. Les lignes entières indiquent des effets directs et les lignes pointillées des effets indirects, portant soit sur les traits des feuilles vivantes (vert), la chimie des feuilles (bleu) ou la composition de la communauté microbienne (marron). Extrait d'Austin *et al.* (2014).

C. Impact local de l'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de leur litière, au travers des relations de voisinage

L'assemblage d'une communauté végétale va avoir des effets sur la décomposition de sa litière à deux niveaux: à un niveau global, qui concerne la communauté entière, et à un niveau local, décrit par les relations de voisinage entre une ou plusieurs espèces végétales et les plantes avoisinantes. Nous allons nous intéresser plus particulièrement aux effets des plantes avoisinantes (échelle locale) sur la décomposition de la litière d'une même espèce – échelle intraspécifique – et sur la décomposition de la litière d'un couple d'espèce – échelle interspécifique.

1. Comment les plantes voisines contrôlent-elles la qualité de la litière d'une plante-cible et l'efficacité de ses décomposeurs ?

1.1. *Un voisinage dissimilaire améliore-t-il la qualité de la litière en permettant une meilleure acquisition des ressources?*

Une plante donnée vit entourée d'autres plantes durant la majeure partie voir l'intégralité de son cycle de vie. Souvent, ces plantes avoisinantes appartiennent à d'autres espèces, car les communautés végétales sont diversifiées et hétérogènes et de nombreux modes de dispersion font que les espèces peuvent se mélanger les unes aux autres (Kershaw 1963 ; Herben & Hara 2003; Semchenko *et al.* 2010). Les plantes occupent une niche, c'est-à-dire un certain habitat, qui possède des conditions abiotiques (disponibilité des ressources dans le sol, luminosité, etc.) et biotiques (pathogènes, mutualistes, etc.) données. Lorsqu'une plante occupe la même niche que ses voisins, ceux-ci auront des traits fonctionnels similaires à la plante. La théorie de la *limiting similarity*, ou exclusion compétitive, stipule que deux organismes qui sont fonctionnellement proches vont se livrer une compétition si intense qu'elle aboutira nécessairement à la disparition de l'un des deux (Fig. 8 ; Stubbs & Wilson 2004; Schwilk & Ackerly 2005; Wilson & Stubbs 2012). Il est donc probable, lorsqu'une plante vit entourée de voisins qui occupent la même niche et lui sont fonctionnellement similaires, que la compétition soit très intense. En raison de cette pression compétitive, la plante devrait alors assimiler moins de ressources du sol et de lumière, et ainsi produire des feuilles avec un pauvre contenu nutritif, diminuant la décomposabilité de la litière. Si la plante possède des voisins fonctionnellement dissimilaires, qui occupent une niche distincte de la plante, elle devrait moins subir de compétition. Ainsi, elle devrait assimiler plus de ressources minérale et lumineuse, et produire des feuilles plus riches en nutriments dont la décomposabilité sera meilleure. Alternativement, la théorie de la hiérarchie compétitive stipule que la compétition est inévitable et que les espèces qui perdurent au

cours d'un assemblage sont simplement celles qui possèdent de meilleurs traits que leurs voisins (Zhang & Lamb 2012; Kraft *et al.* 2014). Peu importe qu'une plante soit proche ou éloignée fonctionnellement de ses voisins, la performance de la plante sera liée au fait que ses traits sont supérieurs à ceux des voisins. Dans ces conditions, elle produirait probablement des feuilles de contenu nutritif plus important et donc une litière plus décomposable. Nous émettons donc l'hypothèse qu'un voisinage dissimilaire améliore la qualité de la litière d'une plante, notamment via une meilleure acquisition des ressources par cette plante (Figure 9).

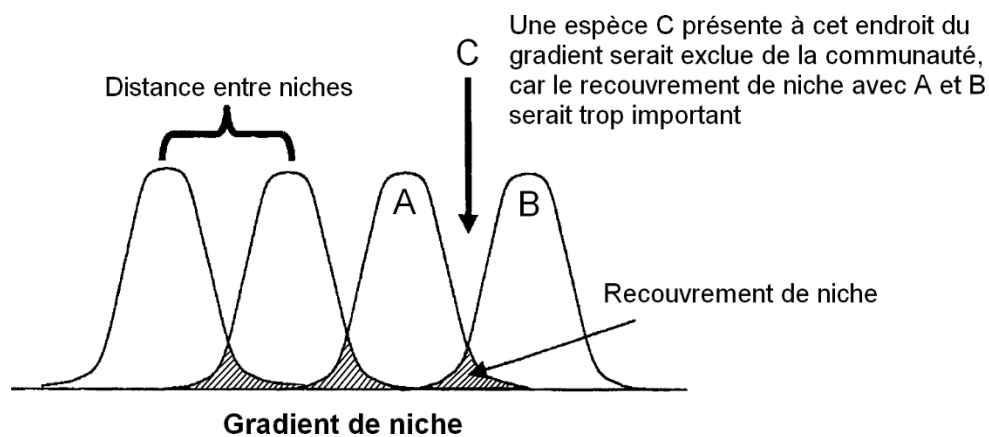


Figure 8. Illustration du concept de *limiting similarity*. La coexistence entre des espèces n'est pas permise si ces espèces occupent une niche trop proche, car la compétition serait trop intense. Dans une communauté où plusieurs espèces initiales occupent la même niche, pour observer de la coexistence il faut soit que de nouvelles espèces occupant des niches différentes arrivent et remplacent certaines espèces initiales, soit que les espèces initiales changent leurs traits fonctionnels. Adapté de Stubbs & Wilson (2004).

1.2. Un voisinage dissimilaire rend-il la litière moins protégée et plus dégradable, en diminuant la pression des ennemis naturels spécialistes?

Les espèces végétales avoisinant une plante vont avoir des conséquences indirectes sur les traits de celle-ci (Figure 9). En effet, un voisinage de plantes (incluant donc une plante donnée et ses voisines) constitue un patch de ressources pour les ennemis naturels. Si une plante est proche fonctionnellement de ses voisins, le patch composé de la plante et de ses voisins sera un patch de ressources très concentrées, en raison de la quantité importante de feuilles possédant les mêmes traits. Pour les ennemis naturels spécialistes de ce type de ressources, le patch sera facilement repérable et très attractif (Janzen 1970 ; Root 1973 ; Yguel *et al.* 2011). Il est donc probable qu'une plante entourée de voisins qui lui sont fonctionnellement similaires subisse plus de pression des ennemis naturels spécialistes. La plante pourra alors subir des dégâts foliaires importants, ou

commencer à exprimer plus de défenses pour contrer ces pathogènes – tannins, cuticule plus épaisse, donc feuilles plus dures, etc. (Riihimäki *et al.* 2005; Massey *et al.* 2006; Unsicker *et al.* 2006; Massey *et al.* 2009). Dans le premier cas, la décomposabilité de la litière devrait augmenter, via notamment la présence de trous dans les feuilles qui pourrait faciliter la colonisation de celles-ci par les microorganismes. Dans le second cas, la décomposabilité de la litière devrait diminuer. En effet, les composés chimiques et les traits de structure qui diminuent l'appétence d'une feuille pour les phytophages seront souvent les mêmes que ceux qui diminuent la décomposabilité de la litière produite, car décomposeurs, détritivores et phytophages possèdent des points communs dans leur métabolismes : par exemple, une enzyme qui inhibe la digestion chez un herbivore diminuera aussi souvent la digestion chez un détritivore (Cornelissen *et al.* 1999, 2004; Kurokawa & Nakashizuka 2008; Kurokawa *et al.* 2010). Alternativement, si une plante est entourée de voisins qui lui sont fonctionnellement dissimilaires, le patch qu'ils forment sera un patch de ressources diversifiées et potentiellement complémentaires. Pour les ennemis naturels généralistes, ce patch sera très attractif et leurs abondance et activité devraient y être grandes (Russell 1989). Dans ces conditions, la plante devrait aussi subir plus de dommages foliaires ou exprimer des traits de défense, et la qualité de sa litière devrait respectivement augmenter ou diminuer.

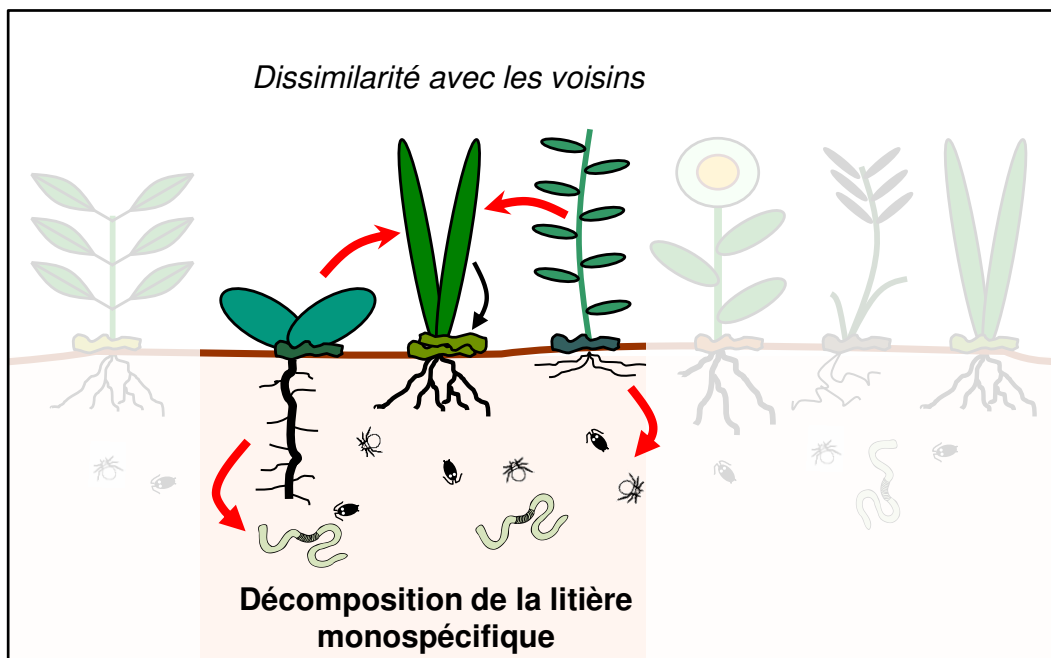


Figure 9. Illustration des effets du voisinage d'une plante sur la décomposition de sa litière : effets sur la qualité de la litière, et sur l'activité des décomposeurs et détritivores. Ce cadre conceptuel sera celui utilisé lors de la première expérimentation de thèse (Chapitre 1).

Enfin, de manière semblable, la distance fonctionnelle entre une plante et ses voisins devrait déterminer l'abondance des mutualistes parasitoïdes ou prédateurs, autrement dit les ennemis des ennemis (Russell 1989; Kendall & Ward 2016; Schuman *et al.* 2016). Le raisonnement est le même que pour les pathogènes, mais les effets sont inversés: une plante dans un voisinage fonctionnellement proche formera un patch attractif et facilement détectable pour les mutualistes parasitoïdes et prédateurs des ennemis spécialistes, l'activité de ces mutualistes devrait donc y augmenter et la plante subir moins de phytophagie, améliorant la décomposabilité de sa litière. Réciproquement, une plante dans un voisinage fonctionnellement éloigné pourrait plus abriter les mutualistes parasitoïdes et prédateurs des ennemis généralistes, et exprimer au final une meilleure décomposabilité de la litière. Globalement, nous faisons l'hypothèse qu'un voisinage dissimilaire peut améliorer la qualité de la litière d'une plante, notamment en diminuant la pression de ses ennemis.

1.3. *Un voisinage dissimilaire abrite-t-il une communauté de décomposeurs et détritivores diversifiée, et donc plus efficace pour dégrader la litière?*

Hormis ses effets sur les traits de la litière d'une espèce végétale, les plantes avoisinantes pourraient aussi avoir des effets sur la communauté locale de décomposeurs qui va dégrader la litière (Figure 9). Une plante et des voisins fonctionnellement proches exprimeront une litière similaire du point de vue fonctionnel. Ainsi, les conditions microclimatiques au sein de cette litière seront peu diversifiées, de même que les ressources nutritives contenues dans la litière. Si les décomposeurs et détritivores sont majoritairement des spécialistes de ce type de ressources et de conditions, ils devraient être plus efficaces dans la décomposition et augmenter sa vitesse (Pan *et al.* 2015). À l'inverse, si les décomposeurs et détritivores sont majoritairement généralistes, ce que la littérature permet majoritairement de penser, ce type de litière ne leur conviendra pas et leur efficacité devrait diminuer, ralentissant la décomposition (Loreau *et al.* 2001; Hättenschwiler *et al.* 2005; Gessner *et al.* 2010). Les décomposeurs et détritivores généralistes seront beaucoup plus efficaces dans un voisinage fonctionnellement éloigné de la plante, au sein duquel les ressources et les conditions microclimatiques seront plus diversifiées. Par ailleurs, des voisins fonctionnellement proches devraient émettre une gamme d'exsudats racinaire plus restreinte qui devrait potentiellement stimuler moins d'organismes (Paterson 2003; Kuzyakov *et al.* 2007). Enfin, dans un voisinage fonctionnellement proche, la compétition pour les ressources du sol devrait être plus forte, comme expliqué précédemment. Les champignons mycorhiziens, associés aux racines, devrait alors entrer en compétition également avec les champignons décomposeurs, diminuant au passage l'efficacité de ces derniers dans le processus de décomposition (*Gadgil effect*; Brzostek *et al.* 2015; Lindahl & Tunlid 2015; Fernandez & Kennedy 2016). Globalement, nous faisons donc l'hypothèse que dans un voisinage

fonctionnellement dissimilaire, une plante abrite des décomposeurs et détritivores dont l'efficacité sera plus grande que dans un voisinage similaire.

2. Comment les plantes voisines contrôlent-elle les effets mixités lors de la décomposition d'une litière mixte ?

Si une plante coexiste très localement au sein de son voisinage avec une autre espèce végétale, ces deux espèces forment un patch (*i.e.* une tâche). La litière de ces deux espèces sera fortement mélangée une fois retombée au sol, et formera alors une litière mixte. La décomposition de ce patch de litière mixte sera déterminée par des effets additifs ou non-additifs des espèces qui le composent (Wardle *et al.* 1997; Jonsson & Wardle 2008). Les effets additifs correspondent simplement au cas où les deux litières qui composent la litière mixte apportent des effets qui s'additionnent. Si les deux espèces sont en proportions équivalentes, le taux de décomposition de l'ensemble du mélange sera alors égal à la moyenne du taux de décomposition des deux espèces. Lorsque des effets dits non-additifs se produisent, ce n'est justement plus le cas: le taux de décomposition de l'ensemble du mélange sera soit inférieur à la moyenne du taux de décomposition des deux espèces – antagonisme – soit supérieur – synergie. Ces effets non-additifs se produisent via un transfert de ressources dans la litière, une amélioration des conditions microclimatiques pendant le processus de décomposition ou encore la complémentarité des ressources pour les détritivores (Hedde *et al.* 2010; Vos *et al.* 2013; Handa *et al.* 2014; Coulis *et al.* 2015). Un transfert de ressources nutritives peut par exemple générer des synergies, alors qu'un transfert de composés inhibiteurs comme les phénols peut générer des antagonismes. Dans tous les cas, ces mécanismes font intervenir la communauté de décomposeurs et de détritivores. La communauté qui dégrade une litière mixte, comme celle qui dégrade les litières individuelles, peut être conditionnée par les plantes voisines, plantes qui sont souvent différentes de celles qui ont produit la litière mixte en raison de l'hétérogénéité des communautés végétales (Kershaw 1963 ; Herben & Hara 2003; Semchenko *et al.* 2010).

2.1. *Un voisinage diversifié génère-t-il des synergies en abritant des détritivores et décomposeurs diversifiés capables de profiter du mélange de litière?*

Indépendamment des deux plantes qui coexistent localement et produisent la litière mixte, un voisinage composé d'espèces dissimilaires entre elles fournira des conditions microclimatiques et des ressources diversifiées au sein de sa litière. Il possédera également des traits racinaires diversifiés, que ce soit concernant les champignons mycorhiziens, les exsudats racinaires ou simplement la structure

racinaire (Kuzakov *et al.* 2007; Lindahl & Tunlid 2015; Soudzilovskaia *et al.* 2015). Ce type de voisinage abritera donc un pool de décomposeurs et de détritivores en grande partie généralistes, qui bénéficient des conditions diversifiées et qui sont potentiellement plus habitués à décomposer des litières plurispécifiques que monospécifiques (Hedde *et al.* 2010; Vos *et al.* 2011, 2013; Coulis *et al.* 2015). Les décomposeurs au sein de ce pool pourraient se transférer plus efficacement au sein de la litière mixte produite par les deux espèces qui coexistent, et les détritivores du pool pourraient davantage profiter de la complémentarité des ressources de cette litière mixte. Nous postulons donc qu'un voisinage fonctionnellement dissimilaire pourrait produire des effets synergiques lors de la décomposition de la litière mixte (Figure 10).

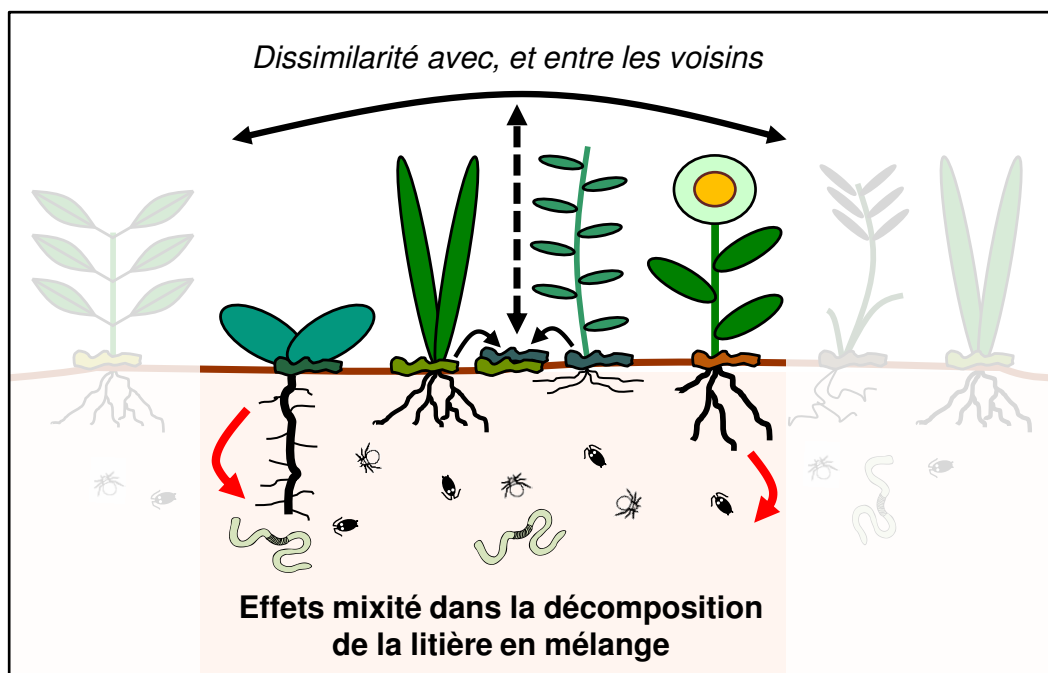


Figure 10. Illustration des effets du voisinage d'une litière-mixte sur la décomposition de cette litière mixte: effet de la dissimilarité des voisins sur le pool de détritivores et de décomposeurs, puis effet de la dissimilarité entre les voisins et la litière mixte sur l'adaptation des détritivores et décomposeurs à la litière mixte. Ce cadre conceptuel sera celui utilisé lors de la seconde expérimentation de thèse (Chapitre 2).

2.2. *Un voisinage similaire à la litière mixte génère-t-il des synergies en abritant des détritivores et décomposeurs inféodés à la qualité de la litière mixte?*

La dissimilarité entre le voisinage et la litière mixte pourrait avoir des effets inverses. En effet, un couple d'espèces situé dans un voisinage qui lui est fonctionnellement proche se situe dans un patch où toutes les litières possèdent des traits similaires. Ce type d'environnement est propice à une

adaptation des décomposeurs et détritivores aux traits de la litière. Ils seront alors beaucoup plus efficaces pour dégrader cette litière mais fatalement moins efficaces pour dégrader un autre type de litière – une litière avec des traits différents. L'adaptation de la communauté pourrait avoir lieu soit à un niveau interspécifique – tri écologique des espèces les mieux adaptées – ou à un niveau intraspécifique, par adaptation des populations ou plasticité. L'adaptation pourrait être métabolique, pour les décomposeurs et détritivores, mais également comportementale pour les détritivores. Ce type d'adaptation est responsable du phénomène de Home-Field Advantage qui est régulièrement observé dans la littérature (Freschet *et al.* 2012; Austin *et al.* 2014; Veen *et al.* 2015a). Il est possible que ce Home-Field Advantage ne se limite pas au taux de décomposition en lui-même mais également aux effets synergiques qui surviennent lors de la décomposition d'une litière mixte. Globalement, nous proposons l'hypothèse qu'une litière mixte située dans un voisinage qui lui est fonctionnellement semblable profiterait de davantage d'effets synergiques lors de sa décomposition (Figure 10).

D. Impact global et à long terme de l'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de leur litière

Hormis les relations de voisinage, l'assemblage d'une communauté végétale va concerner l'ensemble de la communauté, au travers des processus de succession d'espèces végétales, de décomposeurs et de détritivores. Les mécanismes de succession sont impliqués dans les changements entre différents stades successionnels (par exemple, d'une friche à une forêt) mais ces mécanismes peuvent aussi s'appliquer à un niveau intra-successionnel. Au cours de l'assemblage d'un même stade successional, de nouvelles espèces vont en effet pouvoir immigrer dans la communauté et s'y développer de manière abondante, comme le feront également certaines espèces initialement peu abondantes. À l'inverse, certaines espèces initialement présentes vont disparaître de la communauté. Enfin, des espèces initialement présentes présenteront des modifications de traits fonctionnels, qui leur permettent de remporter la compétition avec les autres espèces de la communauté, ou au contraire de l'éviter (Novoplansky 2009).

1. Des changements interspécifiques de traits, dus à une succession végétale, se produisent-ils au cours de l'assemblage ?

Lors de l'établissement d'une communauté végétale, des espèces pionnières sont présentes. Ces espèces sont soit des espèces rudérales lorsque le milieu est naturel (Grime 2006), soit des espèces qui sont semées lorsque le milieu est géré, et qui possèdent alors de fortes stratégies d'acquisition des

ressources. Dans le cas des espèces rudérales, les espèces sont de très fortes colonisatrices et opportunistes, assimilant fortement et stockant peu les ressources (Grime 2006). Dans le cas des espèces semées, les espèces assimilent aussi fortement les ressources et les stockent peu. Dans ces deux cas, la litière est plutôt riche en nutriments et facilement décomposable (Quested *et al.* 2007; Bakker *et al.* 2011). Cependant, ces deux types d'espèces sont moins efficaces dans la compétition à long terme face à des espèces qui, même si elles assimilent moins les ressources, les stockent davantage (Garnier *et al.* 2004; Wright *et al.* 2004; Violle *et al.* 2009). Ainsi, au cours de l'assemblage d'une communauté végétale, elles devraient progressivement être remplacées par des espèces qui expriment des stratégies dites de conservation des ressources (Wright *et al.* 2004). Ces espèces réaliseront notamment une sénescence plus complète de leur feuilles, et exprimeront généralement une décomposabilité moindre de leur litière (Cornelissen 1996). À travers la succession végétale, nous émettons donc l'hypothèse que la litière de la communauté perd en qualité et devient moins décomposable (Figure 11).

2. Des détritivores et décomposeurs plus diversifiés et plus nombreux arrivent-ils au cours de l'assemblage ?

Les mécanismes de succession vont aussi concerner la communauté de décomposeurs et de détritivores (Figure 11). Cette communauté est en partie mobile et dépend des conditions locales et de l'historique du milieu (Petersen & Luxton 1982; Bardgett & van der Putten 2014). Dans les systèmes gérés, les pratiques agricoles précédentes tendent à perturber et détruire une partie de la communauté (notamment les champignons et la faune, par le traitement mécanique des sols; (Ponge *et al.* 2003; Chauvat *et al.* 2007; Ponge *et al.* 2013). Dans les systèmes non gérés, la communauté initialement présente n'est pas encore inféodée aux espèces végétales. Ainsi dans tous les cas, après l'établissement de la communauté végétale, la communauté de décomposeurs et détritivores va elle aussi s'assembler (Decaëns *et al.* 2011). De nouveaux détritivores – vers de terre, mésofaune – pourront immigrer à partir de leurs habitats situés dans le paysage adjacent, et venir enrichir la communauté initiale (Marinissen & Van den Bosch 1992). Les populations initialement présentes pourront également augmenter leur démographie. Concernant les microorganismes, l'assemblage devrait se produire surtout au travers des dynamiques de populations initialement présentes (O'Malley 2008; Fierer *et al.* 2010): au cours de l'assemblage, les changements dans les caractéristiques de la litière et des ressources du sol pourront entraîner la modification des abondances relatives des différents groupes de microorganismes, par exemple un changement du ratio entre bactéries et champignons, déterminé par les rapports entre azote et phosphore dans le sol (Güsewell & Gessner 2009). De manière générale, nous postulons que l'assemblage de la communauté de détritivores et

décomposeurs devrait entraîner une augmentation de leurs diversités et de leurs abondances, et ainsi augmenter l'activité de l'ensemble de leur communauté au cours du processus de décomposition.

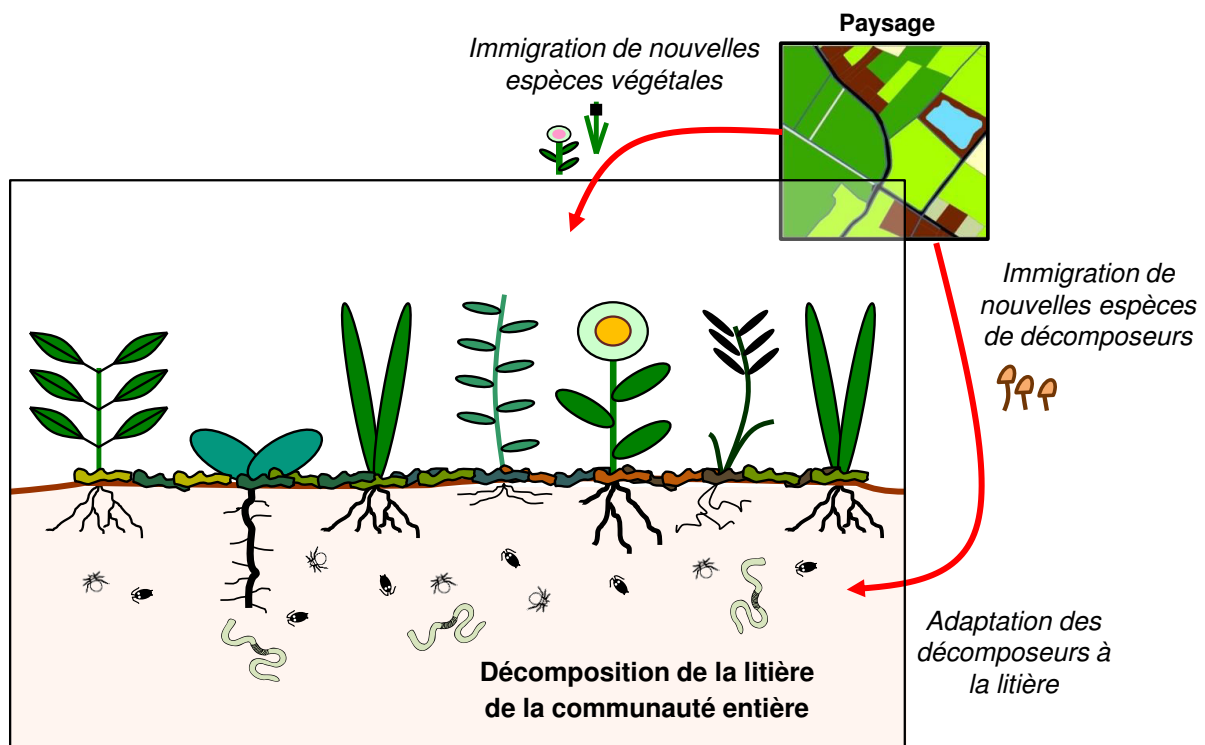


Figure 11. Illustration des processus susceptibles de survenir sur l'ensemble de la communauté au cours de l'assemblage : immigration de nouvelles espèces végétales, potentiellement moins décomposables, immigration de nouveaux détritivores et décomposeurs, potentiellement plus efficaces et plus adaptés à la litière. Ce cadre conceptuel sera celui utilisé lors de la troisième expérimentation de thèse (Chapitre 3).

3. Les détritivores et décomposeurs s'adaptent-ils à la qualité de la litière à partir d'un moment donné de l'assemblage ?

Enfin, au cours de l'assemblage, les interactions entre communauté végétale et communauté de détritivores et décomposeurs pourraient évoluer. La communauté de détritivores et décomposeurs possède la capacité de s'adapter à une certaine qualité de litière, ce qui résulte parfois en une meilleure décomposition de la litière quand cette décomposition a lieu sous les plantes dont la litière dérive (Home-Field Advantage, expliqué précédemment). Cependant, cette adaptation n'a aucune raison d'être innée et devrait nécessiter un certain temps pour apparaître au sein d'une communauté (Austin *et al.* 2014). Ainsi, on suppose que cette adaptation devrait apparaître au cours de l'assemblage, et ses effets devraient augmenter au fil du temps. Alternativement, cette adaptation pourrait nécessiter des traits particuliers chez les plantes : il est possible que les détritivores aient la

capacité de s'adapter, par exemple, à de faibles valeurs de ratio C:N ou de LDMC dans la litière, mais pas à des fortes valeurs (Veen *et al.* 2015b). Il est également possible que seuls certains détritivores ou décomposeurs aient la capacité de s'adapter à la litière (Freschet *et al.* 2012). Le Home-Field Advantage ne serait alors observable que si ces détritivores ou décomposeurs sont présents dans le pool. Ces effets liés aux traits des plantes ou aux détritivores et décomposeurs pourraient alors être des effets indirects de l'assemblage de la communauté végétale, puisque l'assemblage pourrait conditionner aussi les traits des espèces végétales et la composition de la communauté de décomposeurs et détritivores (Figure 11). Nous émettons donc l'hypothèse que le Home-Field Advantage n'apparaît qu'à partir un certain temps d'assemblages, ou seulement en présence de certains traits des espèces végétales ou de certaines identités des organismes décomposeurs et détritivores.

E. Rétroaction de la décomposition de la litière sur l'assemblage de la communauté végétale

Nous venons d'expliquer comment l'assemblage de la communauté végétale pourrait avoir des conséquences sur la décomposition de la litière. Réciproquement, il est établi que la décomposition de la litière engendre de multiples effets sur la communauté végétale : la décomposition conditionne le microclimat du sol, la remise à disposition des nutriments, ainsi que l'activité de la faune et des communautés microbiennes du sol. Nous allons explorer ces différents types d'action de la décomposition de la litière, pour ensuite proposer des hypothèses concernant la rétroaction de la décomposition de la litière sur l'assemblage de la communauté végétale.

1. Les différents feedbacks possibles de la décomposition

1.1. Une faible décomposabilité de la litière peut améliorer les conditions microclimatiques du sol

Une litière qui se décompose lentement va s'accumuler au cours du temps et finir par former une couche épaisse de litière. Cette couche de litière va jouer un rôle d'isolant pour le sol (van der Putten *et al.* 2013). Tout d'abord, elle va diminuer l'évaporation de l'eau dans les couches supérieures du sol, et augmenter l'hygrométrie du sol ; l'hygrométrie sera également plus stable (Gomyo & Kuraji 2016). Les plantes et les organismes du sol ayant tous besoin d'une hygrométrie minimale, une couche épaisse de litière devrait leur bénéficier. À noter que la couche de litière peut aussi engendrer un ruissellement des pluies et diminuer l'infiltration de l'eau dans le sol, un effet négatif qui semble cependant moindre comparé à celui positif de l'isolation du sol (Facelli & Pickett 1991). Une épaisse

couche de litière va également jouer un rôle d'isolant thermique. Que ce soit lors des périodes chaudes estivales, ou lors des gels hivernaux, un sol protégé par une couche de litière subira moins de fluctuations thermiques et conservera une température optimale pour les racines des plantes et pour les organismes du sol (Andrade & Abreu 2004). Là encore, une couche épaisse de litière pourra bénéficier aux plantes qui la produisent, et aux organismes qui y sont associés.

1.2. *Une faible décomposabilité peut empêcher la germination ou l'émergence des plantes compétitrices voisines*

Une couche importante de litière due à une faible décomposabilité de la litière va également avoir des effets biotiques sur les plantes qui vivent entourées de cette litière. Une litière trop épaisse peut induire une diminution des signaux lumineux nécessaires à la germination. Cet effet pourrait limiter la germination des graines d'espèces compétitrices (Pugnaire & Lozano 1997 ; Jensen & Gutkunst 2003). Par ailleurs, une couche épaisse de litière peut constituer une barrière physique qui peut défavoriser l'émergence des graines ; si les plantules arrivent à émerger, elles auront en tout cas investi une grande énergie pour cela, par exemple en « tigeant », c'est-à-dire en allouant beaucoup plus de ressources à leur hypocotyle (Facelli & Pickett 1991; Parent *et al.* 2006). Elles auront alors moins de ressources à allouer pour la croissance des cotylédons et de la racine, et leur performance lors de la compétition à suivre pourrait s'en ressentir fortement. La molinie, espèce très abondante dans la région bretonne, semble par exemple utiliser cette stratégie d'inhibition des compétiteurs voisins à l'extrême : elle produit une litière qui se décompose très mal et s'accumule fortement (Janeček & Lepš 2005). Dans les zones où les conditions abiotiques lui sont adaptées (landes humides), la molinie s'installe et au bout de quelques années, le tapis de litière est si épais et si dense que toutes les autres espèces ont été exclues. Globalement, produire une litière faiblement décomposable pourrait donc permettre à une plante pérenne de maintenir sa position dans la communauté végétale, en limitant l'immigration et l'installation d'espèces compétitrices. De nombreuses espèces pourraient exprimer cette stratégie, notamment les espèces résineuses (Aerts 1995; bien que l'acidité de leur litière soit un facteur tout aussi important).

1.3. *Une forte décomposabilité de la litière peut améliorer la remise à disposition des nutriments pour la croissance des plantes*

Si une litière qui se décompose lentement peut comporter des bénéfices pour la plante, une litière qui se décompose rapidement comporte aussi des bénéfices. Le plus important de ces bénéfices sera probablement une meilleure remise à disposition des nutriments pour la croissance des plantes (van

der Putten *et al.* 2013; Hobbie 2015). En effet, les écosystèmes terrestres possèdent peu d'apports externes de matière, et une bonne décomposition de la litière sera fondamentale pour réinsérer les nutriments dans le cycle trophique et maintenir la productivité des plantes (Swift *et al.* 1979). Une plante qui produit une litière de bonne qualité, qui se décompose rapidement, devrait donc bénéficier pour sa croissance d'une plus grande disponibilité d'éléments minéraux dans le sol. Alternativement, une litière qui se décompose lentement pourrait certes moins remettre à disposition les nutriments rapidement, mais étaler dans le temps cette remise à disposition, ce qui comportera des bénéfices à plus long terme pour la plante. Cette assertion est probablement vraie dans les écosystèmes forestiers, où la litière est produite de manière très discontinue avec un pic à l'automne et presque plus rien après ; dans ces cas là, il est facile d'imaginer qu'une décomposition pas trop rapide permet une bonne disponibilité en nutriments dans le sol tout au long de l'année. Dans les écosystèmes prairiaux en revanche, la litière étant produite de manière assez continue, on suppose globalement qu'une plante n'a pas de bénéfices à étaler la décomposition de sa litière dans le temps. Le plus grand bénéfice pour la plante, au niveau de la remise à disposition des nutriments dans le sol, est donc probablement d'assurer une décomposition rapide, pour accélérer cette remise à disposition.

1.4. *Une forte décomposabilité peut stimuler l'activité des microorganismes mutualistes et des organismes bioturbateurs*

Enfin, une litière de bonne qualité, qui se décompose rapidement, devrait stimuler la communauté d'organismes qui vit dans le sol – faune, microorganismes – ce qui, à son tour, engendrera des bénéfices pour la plante qui a produit la litière. Tout d'abord, sous une litière fortement décomposable, l'activité de la macrofaune, notamment les vers de terre, sera plus importante (Milcu *et al.* 2006). Ces vers de terre impliqués dans le processus de décomposition de la litière des feuilles, principalement les épigés et les anéciques, réalisent une importante activité de bioturbation dans le sol, en se déplaçant et en creusant des galeries (Eisenhauer *et al.* 2009a, c). Cette activité de bioturbation permet au sol de se décompacter, de s'aérer, et d'homogénéiser la répartition des ressources dans le sol. Cette action sur le sol facilite grandement la croissance des racines et l'assimilation des ressources du sol par la plante, dont la croissance est améliorée (Eisenhauer *et al.* 2012). De plus, la complexité des réseaux souterrains des vers de terre, et le mucus qu'ils secrètent et déposent dans le sol, augmentent ou accélèrent la colonisation du sol par les communautés de microorganismes, dont des décomposeurs, qui vont faciliter la remise à disposition des nutriments pour la plante. Enfin, lorsque la litière est fortement décomposable, la compétition pour la matière organique entre les champignons mycorrhiziens associés aux racines et les champignons décomposeurs sera faible (Brzostek *et al.* 2015; Lindahl & Tunlid 2015; Fernandez & Kennedy 2016). L'activité des champignons mycorrhiziens sera alors

optimale, et la croissance de la plante sera facilitée (Figure 12). Une décomposition rapide de la litière comporte donc de nombreux avantages pour une plante.

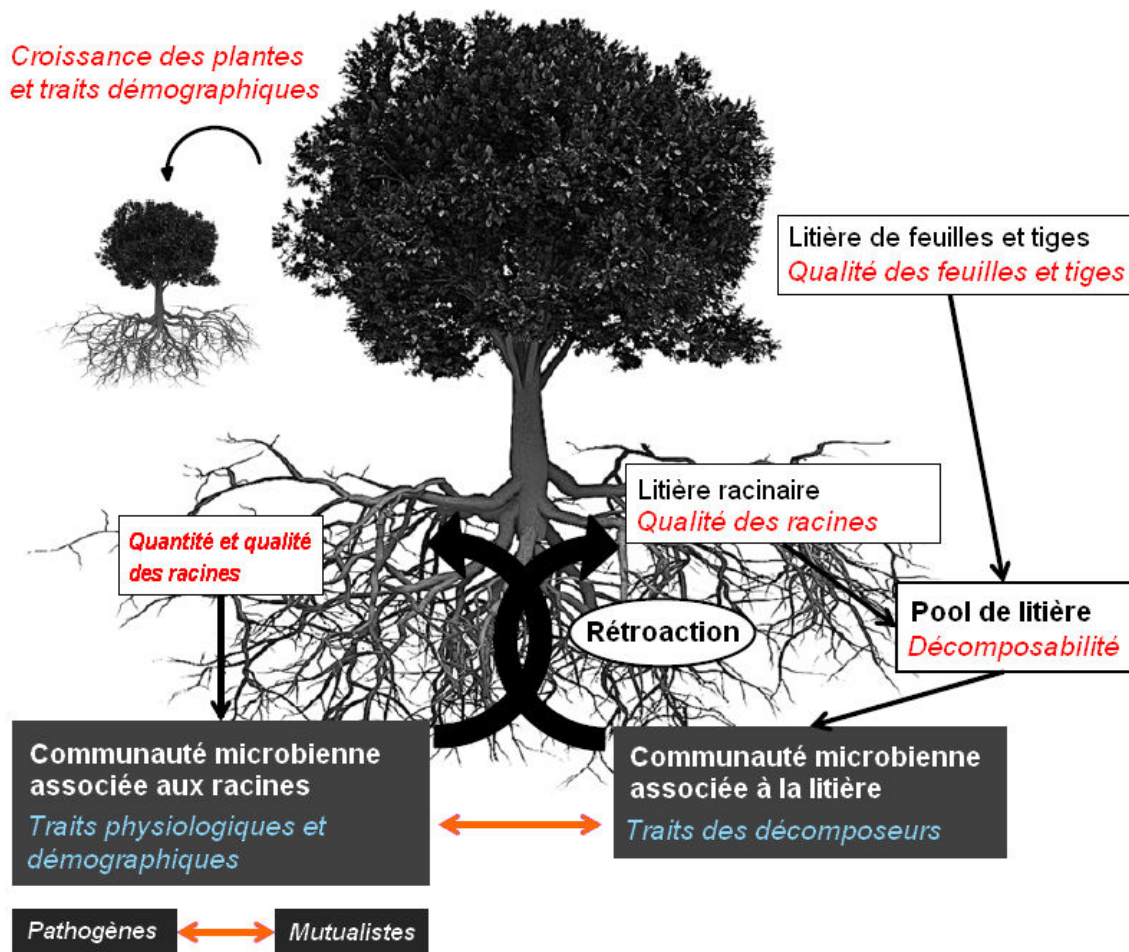


Figure 12. Mécanismes de la rétroaction de la décomposition de la litière sur la fitness des plantes, médiée par les communautés microbiennes du sol. Les traits des plantes déterminent la décomposabilité de leur litière, et la communauté microbienne de décomposeurs assure la remise à disposition des nutriments sous forme minérale pour la croissance des plantes. La communauté microbienne associée aux racines (entre autres, les champignons mycorhiziens) interagit de manière compétitive avec la communauté microbienne de décomposeurs et module ainsi la rétroaction de la décomposition. La figure représente le cas de figure d'un arbre mais les mêmes mécanismes prévalent pour les plantes prairiales (monocotylédones et dicotylédones herbacées). Extrait de Kardol *et al.* (2015).

2. Cas des couples d'espèces : les effets mixités lors de la décomposition participent-ils à la coexistence entre deux espèces ?

La décomposition d'une litière impacte la plante qui a produit la litière. Dans le cas où deux plantes coexistent localement, la décomposition de la litière qu'elles produisent – une litière mixte – impacte également ces deux plantes. Si l'on considère que ces deux plantes sont déjà installées, et que la

décomposition de leur litière impacte équitablement les deux plantes, les mêmes mécanismes de rétroaction précédemment décrits peuvent s'appliquer à elles. Ces mécanismes devraient donc impacter la fitness des plantes, mais surtout leur degré de coexistence (Figure 13): si la décomposition de leur mélange de litière produit des effets bénéfiques, ces plantes auront tendance à coexister facilement et fortement. En revanche, si la décomposition de leur litière produit des effets négatifs, la coexistence de ces plantes pourra être empêchée ou diminuée, ainsi les deux espèces auront tendance à être éloignées spatialement. La décomposition produit des effets à travers son taux, sa vitesse, comme expliqué précédemment. Dans le cas des litières mixte, ce taux peut s'expliquer soit par la décomposabilité des espèces prises individuellement, soit par les effets non-additifs qui surviennent lors de la décomposition. Si un taux de décomposition rapide est bénéfique pour la coexistence de deux plantes, on peut donc penser que des synergies importantes durant la décomposition de leur litière auront des effets favorables pour la coexistence de ces plantes. Inversement, de forts antagonismes dans la décomposition devraient limiter la coexistence entre les deux espèces – sauf si une faible décomposition est bénéfique pour les deux plantes. De manière globale, nous faisons ici l'hypothèse que deux plantes qui produisent une litière fortement décomposable, ou qui améliorent mutuellement leur décomposition (effets synergiques), tendent à coexister plus fortement.

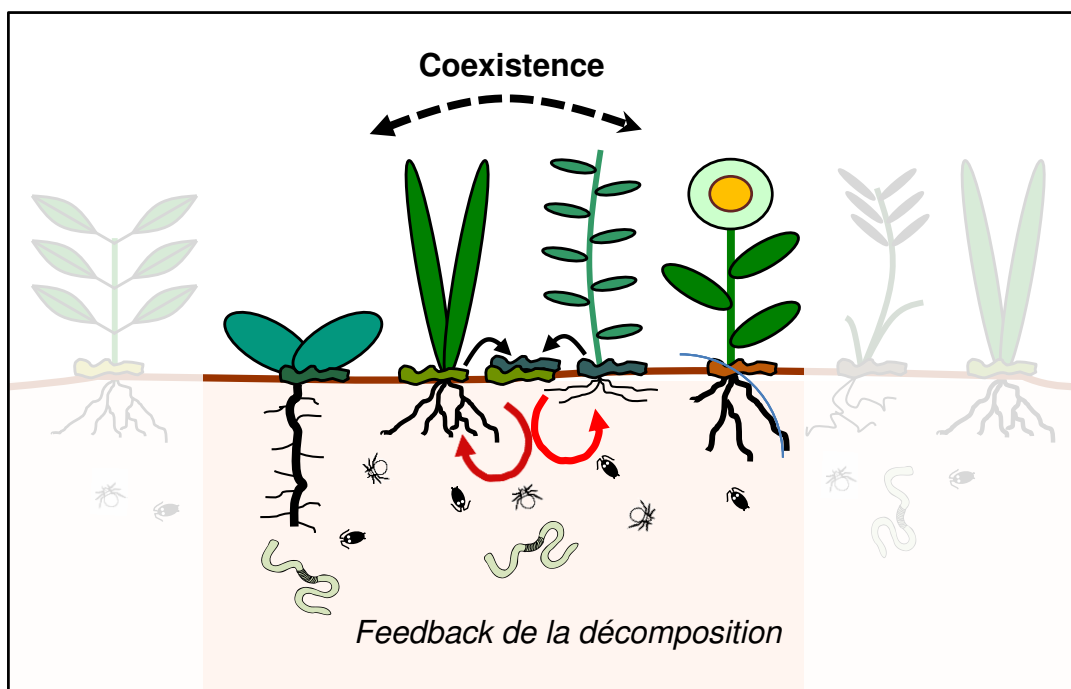


Figure 13. Illustration de la rétroaction de la décomposition de la litière mixte composée de deux espèces sur la coexistence des deux espèces qui ont fourni cette litière : effets de la décomposition et de ses effets mixités sur les conditions abiotiques et biotiques du sol. Ce cadre conceptuel sera celui utilisé lors de la quatrième expérimentation de thèse (Chapitre 4).

F. Articulation de la thèse

Cette thèse s'articule donc autour de 4 chapitres, correspondant à autant d'articles dont trois sont d'ores et déjà publiés ou soumis :

- Chapitre 1 : Influence des plantes voisines sur la qualité de la litière d'une espèce donnée et sur l'efficacité de ses décomposeurs (article publié)
- Chapitre 2 : Influence des plantes voisines sur les effets mixités lors de la décomposition de litières mixtes (article en révision)
- Chapitre 3 : Influence globale des processus d'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de leur litière (article soumis)
- Chapitre 4 : Rétroaction de la décomposition de la litière sur l'assemblage de la communauté végétale (article à soumettre)

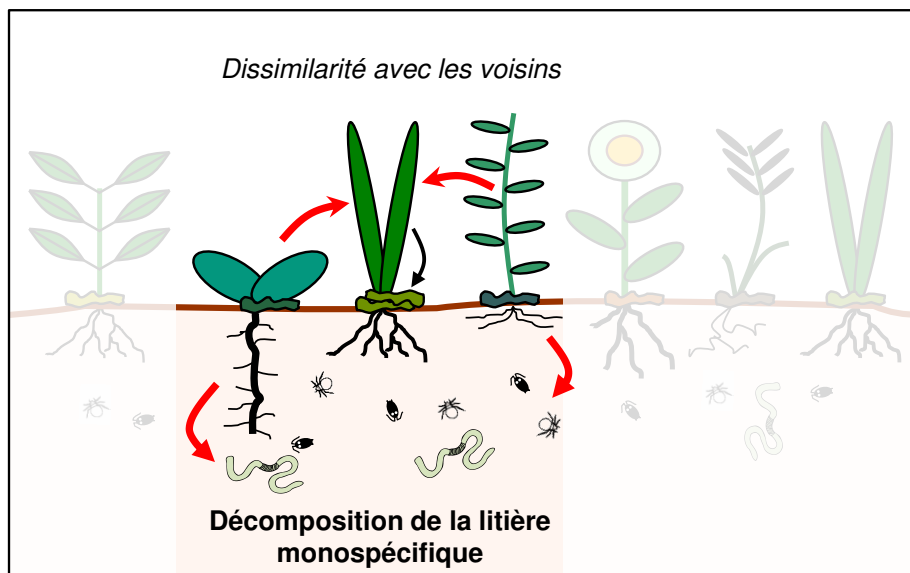
CHAPITRE 1

**Influence des plantes voisines sur la qualité de la
litière d'une espèce donnée et sur l'efficacité de ses
décomposeurs**

Le premier chapitre correspond à un article publié dans la revue *New Phytologist* le 9 janvier 2017.

Objectifs de l'étude

Le but de cette expérimentation était d'évaluer les conséquences de l'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de la litière d'une plante donnée, à l'échelle locale de son voisinage. En effet, lors de l'assemblage, les plantes voisines d'un individu (d'une espèce végétale) vont fortement interagir avec lui. En particulier, nous avons cherché à savoir si un individu entouré par des plantes voisines qui lui étaient fonctionnellement dissimilaires, produisait une litière plus décomposable et abritait des décomposeurs plus efficaces.



Méthodologie

Nous avons mesuré les traits de la litière d'individus de deux espèces différentes (*Brachypodium pinnatum* et *Elytrigia repens*) ayant poussé dans des voisinages très différents au sein de mésocosmes expérimentaux. Ces voisinages étaient situés sur une gamme graduelle de distance fonctionnelle entre l'individu et ses voisins, allant de voisinages fonctionnellement similaires (monocultures) à fonctionnellement très dissimilaires. Nous avons ensuite mesuré la décomposition de la litière des individus, pour savoir si elle dépendait de la distance fonctionnelle au voisinage. Nous avons également réalisé une expérience de transplantation de litière, pour savoir si l'effet du voisinage sur la

décomposition de la litière était médié par les traits de la litière (*i.e.* sa décomposabilité) ou bien par l'efficacité de la communauté de décomposeurs.

Principaux résultats

Nos résultats ont montré que chez les deux espèces, la décomposition de la litière était plus rapide lorsque les individus avaient poussé dans un voisinage fonctionnellement dissimilaire. Cette accélération de la litière était due, chez les deux espèces, à une amélioration de la décomposabilité de la litière, amélioration liée à des traits impliqués dans les interactions plante-plante (notamment le ratio C:N des feuilles). Cette amélioration de la qualité de la litière s'est produite en réponse au voisinage actuel des individus, et non pas à leur voisinage passé, indiquant que ces changements intraspécifiques étaient liés à de la plasticité phénotypique. Enfin, chez une des deux espèces (*Brachypodium pinnatum*), nos résultats ont montré qu'un voisinage fonctionnellement dissimilaire augmentait également l'efficacité des décomposeurs lors du processus de décomposition de la litière.

Functionally dissimilar neighbors accelerate litter decomposition in two grass species

Lou Barbe¹, Vincent Jung^{1*}, Andreas Prinzing^{1*}, Anne-Kristel Bittenebier², Olaf Butenschon³ and Cendrine Mony¹

¹Université de Rennes 1 – OSUR, UMR CNRS 6553 ECOBIO, Avenue du G^{al} Lederer, Rennes Cedex 35042, France; ²Université de Lyon 1, CNRS, UMR 5023 LEHNA, 43 Boulevard du 11 novembre 1918, Villeurbanne Cedex 69622, France; ³J. F. Blumenbach Institute of Zoology and Anthropology, University of Goettingen, Berliner Strasse 28, Goettingen 37073, Germany

Author for correspondence:

Lou Barbe

Tel: +33 6 67 44 06 56

Email: lou.barbe@univ-rennes1.fr

Received: 28 October 2016

Accepted: 9 January 2017

New Phytologist (2017)

doi: 10.1111/nph.14473

Key words: after-life traits, biotic interactions, decomposer community, functional dissimilarity, intraspecific variation, litter quality, plant litter decomposition, plant neighborhood.

Summary

- Plant litter decomposition is a key regulator of nutrient recycling. In a given environment, decomposition of litter from a focal species depends on its litter quality and on the efficiency of local decomposers. Both may be strongly modified by functional traits of neighboring species, but the consequences for decomposition of litter from the focal species remain unknown.
- We tested whether decomposition of a focal plant's litter is influenced by the functional-trait dissimilarity to the neighboring plants. We cultivated two grass species (*Brachypodium pinnatum* and *Elytrigia repens*) in experimental mesocosms with functionally similar and dissimilar neighborhoods, and reciprocally transplanted litter.
- For both species, litter quality increased in functionally dissimilar neighborhoods, partly as a result of changes in functional traits involved in plant–plant interactions. Furthermore, functional dissimilarity increased overall decomposer efficiency in one species, probably via complementarity effects.
- Our results suggest a novel mechanism of biodiversity effects on ecosystem functioning in grasslands: interspecific functional diversity within plant communities can enhance intraspecific contributions to litter decomposition. Thus, plant species might better perform in diverse communities by benefiting from higher remineralization rates of their own litter.

INTRODUCTION

Plant-litter decomposition is one of the largest terrestrial carbon fluxes and a key regulator of nutrient cycling in ecosystems. For instance, in grasslands ecosystems, litter decomposition is crucial to maintain or restore ecosystem services such as soil fertility and productivity. Under a given set of abiotic conditions, the decomposition of the litter produced by a given plant ("focal plant" from here on) depends on two main parameters: the litter quality of the plant (Coûteaux *et al.*, 1995; Cornelissen & Thompson, 1997; Cornelissen *et al.*, 1999; Makkonen *et al.*, 2012), and the efficiency of the surrounding decomposer community (detritivore fauna, decomposing fungi and bacteria: Petersen & Luxton, 1982; Coûteaux *et al.*, 1995; Bardgett & van der Putten, 2014). Litter quality corresponds to nutritional value and digestibility for decomposers. Litter quality is controlled by after-life traits of the focal plant, typically increasing with high specific leaf area (SLA: Santiago, 2007) or with low C:N ratio (Quested *et al.*, 2007; Bakker *et al.*, 2011). The efficiency of the decomposer community corresponds to mass loss of litter of a given quality, and reflects the abundance of decomposers and their specific capacities to handle and digest litter (Petersen & Luxton, 1982; Hättenschwiler & Gasser, 2005; Güsewell & Gessner, 2009). The focal plant influences the decomposer efficiency via its litter quality, root exudates (Paterson, 2003; Kuzyakov *et al.*, 2007), and associated microbial communities (e.g. mycorrhizal fungi: Lindahl & Tunlid, 2015; Soudzilovskaia *et al.*, 2015). But most plants do not grow in isolation, and are surrounded by plant neighbors. Interactions with plant neighbors can influence litter quality of a focal plant and its decomposer community: interactions with neighbors influence the focal plant's traits (Novoplansky, 2009; Violle *et al.*, 2009) and litter, root exudates and mycorrhizal fungi from neighboring plants control the decomposer community below the focal plant (Meier *et al.*, 2008; Butenschoen *et al.*, 2011; Fernandez & Kennedy, 2016). Neighborhoods may therefore modulate both of the major controls of litter decomposition for a focal plant.

Specifically, plant neighbors may impact afterlife traits of a focal plant, mainly through competition (Jackson & Caldwell, 1993; Violle *et al.*, 2009) and sharing of enemies (Janzen, 1970; Yguel *et al.*, 2011; neighbors' above-ground effect, Fig. 1). Such impacts may depend on the neighbors' traits and their similarity with the traits of the focal plant (McGill *et al.*, 2006). For instance, according to the *limiting similarity* theory (MacArthur & Levins, 1967; Schwilk & Ackerly, 2005), a focal plant with dissimilar neighbors will compete less for light and soil nutrients. A focal plant with dissimilar neighbors will also suffer from less enemy pressure than with similar ones, if enemies prefer high resource concentration (Janzen, 1970; Yguel *et al.*, 2011). In such dissimilar neighborhoods, a focal plant may then perform better and show changes in resource acquisition traits, specifically higher SLA, as well as lower C:N ratio and LDMC (leaf dry matter content; Violle *et al.*, 2007, 2009). A focal plant may also respond to lower enemy pressure by decreasing its leaf toughness (Massey *et al.*, 2006). All these trait changes in

living plants are known to increase litter quality, since litter decomposition increases with high SLA (Santiago, 2007), low C:N ratio (Wedderburn & Carter, 1999), low LDMC (Quested *et al.*, 2007), and low leaf toughness (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000). Nevertheless, to our knowledge, no study have demonstrated whether functional dissimilarity to plant neighborhood ultimately affects decomposition of a focal-plant's litter via changes in its functional traits. We hypothesize that functional dissimilarity to neighborhood increases the litter quality of a focal plant.

Plant neighbors may also affect the decomposer community below a focal plant in multiple ways (neighbors's below-ground effect, Fig. 1). Neighborhoods composed of functionally dissimilar species result in a functionally diverse litter mixture (Butenschoen *et al.*, 2011) which, according to the *resource complementarity* hypothesis (Loreau *et al.*, 2001; Gessner *et al.*, 2010; Tardif & Shipley, 2014), may stimulate abundance, activity, and hence efficiency of decomposers. A dissimilar mixture may also increase nitrogen transfer between litter species (Handa *et al.*, 2014), which may increase decomposer efficiency. Alternatively, a functionally dissimilar litter mixture might result in dilution of high-quality litter sources, reducing decomposer efficiency since many decomposers may be specialist and have distinct litter preferences (home-field advantage; Ayres *et al.*, 2009; Freschet *et al.*, 2012; Austin *et al.*, 2014; Pan *et al.*, 2015; Veen *et al.*, 2015). Dissimilar plant neighbors can additionally produce a wide range of root exudates, thereby increasing decomposer efficiency (Paterson, 2003, and Kuzyakov *et al.*, 2007 for root litter). Finally, dissimilar plant neighbors can increase soil resource availability and trigger less competitive interactions between mycorrhizal and decomposing fungi (Gadgil effect; Fernandez & Kennedy, 2016), increasing overall decomposer efficiency. However, it remains unknown whether functional dissimilarity to plant neighborhood finally affects the efficiency of the decomposer community to decompose a focal-plant's litter. Overall, we hypothesize that functional dissimilarity to neighborhood increases the efficiency of the decomposer community.

Here we tested how the functional dissimilarity between a focal plant and neighboring plants influences the litter decomposition of the focal plant. We hypothesized that (i) functional dissimilarity to plant neighborhood drives functional traits thereby increasing litter quality and (ii) functional dissimilarity to plant neighborhood increases decomposer efficiency. We considered two grassland focal species, *Elytrigia repens* (L.) and *Brachypodium pinnatum* (L.), which we cultivated in a large scale experiment including plant communities in semi-controlled mixtures along a gradient of increasing functional dissimilarity between the focal plant and its plant neighborhood. We maintained the experiment for five years, giving time for focal species to respond to their neighbors, and the experiment included twelve neighboring species. We performed a reciprocal litter transplant experiment to partition the effect of plant neighborhood on litter decomposition mediated only via litter quality and only via decomposer efficiency.

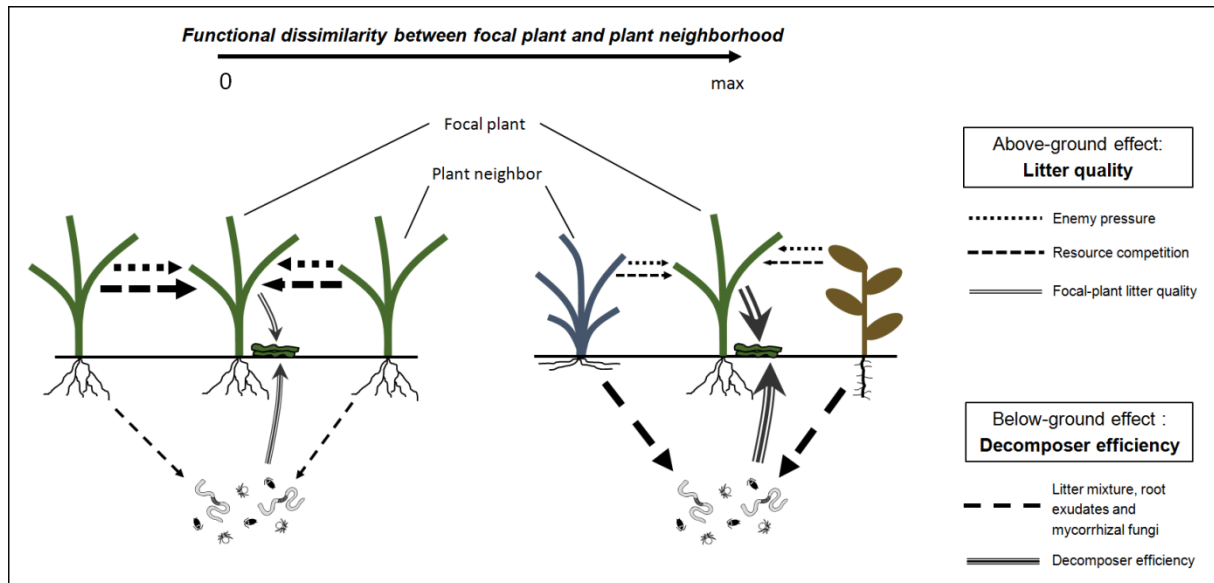


Figure 1. Hypothetical mechanisms for how functional dissimilarity to plant neighborhood may influence decomposition of focal-plant's litter: functionally dissimilar neighbors may decrease resource competition and enemy pressure, increasing focal-plant litter quality, and may also increase complementarity of litter mixture and root exudates and decrease competition between mycorrhizal fungi and decomposers, increasing decomposer efficiency.

MATERIAL & METHODS

Studied species and neighborhood composition

We conducted this study in the experimental garden of the University of Rennes 1 (Western France, 48°06'58.6"N 1°38'15.5"W). The experiment was setup in 2009 and consisted of 120 mesocosms of 1.30 x 1.30 m containing 12 different mixtures of grassland species replicated 10 times (*see Benot et al., 2013* for more details on the experimental design). Mesocosms were mowed yearly, and plant material was exported, in order to mimic the classical management practice applied in semi-natural grasslands. Mixtures had four levels of species richness (1 = monoculture, 4, 8, 12) and three distinct specific compositions for each level of species richness. Functional dissimilarity of mixtures depends a lot on the moconotyledon:dicotyledon ratio, and the ratio of mixtures – 3:1, except monocultures – was very similar to the ratio that can be found in a great variety of grassland ecosystems in the study region (hayfields, pastures). Functional dissimilarity of mixtures was hence in line with functional dissimilarity that can be found in such ecosystems. Species used in mixtures were sampled from different sites around the region to maximize intraspecific variation. Among the 10 replicates of each mixture, relative abundances of species varied strongly so that local plant neighborhood was never identical, except for monocultures. Species were *Agrostis stolonifera* (L.), *Agrostis tenuis* (L.), *Brachypodium pinnatum*, *Centaurea nigra* (L.), *Chamaemelum nobile* (L.), *Dactylis glomerata* (L.),

Elytrigia repens, *Festuca rubra* (L.), *Holcus lanatus* (L.), *Holcus mollis* (L.), *Lolium perenne* (L.) and *Ranunculus repens* (L.).

We selected two Poaceae species as focal species: *Brachypodium pinnatum* and *Elytrigia repens*. These grassland species are present throughout Europe in a wide range of ecosystems and habitats. Both have a C3 photosynthetic pathway (Osborne *et al.*, 2014), and both are clonal but differ in clonal growth strategy with a Phalanx type for *B. pinnatum* and a Guerilla type for *E. repens* (*sensu* Doust, 1981). For both focal species, we selected six mixtures, one monoculture and five polycultures, with ten replicates each. We selected a single focal plant growing in the center of each of the 60 selected mixtures. Because of variation in both presence and abundance of neighboring species and variation in functional traits of neighboring species, the 60 replicate focal plants of each focal species were positioned along a continuous gradient of functional distance to their plant neighborhood.

Functional dissimilarity between focal plant and its plant neighborhood

To characterize plant composition in the neighborhood of focal plants, we mapped plant species distribution in each mesocosm in early spring 2014 (to test for ongoing impacts of neighbors on focal plants) and in 2010 and 2012 (to test for selection of focal-plant phenotypes by past neighbors). We mapped plant species distribution with an 80 x 80 cm square grid with a 5-cm cell size (256 cells per grid) positioned in the middle of each mesocosm. The presence of all rooted species was noted for each cell. Neighborhood composition was quantified for each focal plant by georeferencing its position within the grid and then calculating the number of cells occupied per each neighboring species around the focal plant. We quantified neighborhood at three different radii (10 cm, 20 cm and 30 cm) because a focal plant may respond to its local neighborhood at different distances depending on the trait considered (Bittebière & Mony, 2014). These calculations were carried out with GIS (ArcGIS 10.1, ESRI).

We quantified the functional dissimilarity between each of the two focal species and their neighboring species using trait measurements done on individuals grown in controlled pots in isolation, to obtain basal trait values independent of neighborhood composition. On ten individuals of each species in the experiment, we measured eight functional traits which are important drivers of plant-plant interactions and represent above-ground and below-ground strategies of species to respond to abiotic and biotic conditions: specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), mass allocation to ramets, mass allocation to flowers, mass allocation to roots (in percentage of total dry mass), total dry mass, ramet height and spacer length. We also included the duration of flowering in our data, obtained from the BioFlor database (Kühn *et al.*, 2004). All these traits mainly illustrate how neighbors allocate resources and hence compete for light and soil resources with the focal plant (Violle *et al.* 2007, 2009). For instance, a neighboring plant allocating more resources than the focal plant to sexual reproduction

(production of flowers and duration of flowering) hence allocates less resources to growth of vegetative organs (production of roots and ramets, ramet height, spacer length, SLA) and may then less compete for light and soil resources with the focal plant. SLA and LDMC of plant neighbors also determine the dissimilarity between neighbors' litter and litter from the focal plant, which may drive the complementarity of litter-mixture resources (Loreau *et al.*, 2001; Gessner *et al.*, 2010). All traits were measured following the protocols of Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). We averaged the ten replicates for each species and each trait.

For each focal plant, we quantified the functional dissimilarity to its plant neighborhood as the mean Euclidian distance between the focal plant and each neighboring species in 9-dimensional space with an axis for each trait (Villéger *et al.*, 2008). Traits data were standardized to give similar weight to each trait in the multi-dimensional space. This approach has the advantage of not reducing information by an initial ordination, which was unnecessary since traits were not overly correlated (the range of correlation were from -0.71 to 0.51, with an absolute value mean and median of respectively 0.35 and 0.32). We calculated the abundance-weighted mean functional dissimilarity between each focal plant and its plant neighborhood as:

$$D = \frac{\sum(\alpha_i \times \beta_i)}{\sum(\alpha_i)}$$

Where α_i is the abundance of the neighboring species i , and β_i is the Euclidian distance between the species i and the focal plant in the multi-dimensional space. This mean functional dissimilarity was calculated for the three different radii of neighborhood around each focal plant, at the three dates (2010, 2012 and 2014).

Focal-plant trait measurements

We evaluated trait responses of the two focal species to their different plant neighborhoods by measuring four green-leaf traits and two dead-leaf traits well known to impact litter quality (Quested *et al.*, 2007; Santiago, 2007) and being potentially responsive to resource competition and enemy pressure (Novoplansky *et al.*, 2009; Violle *et al.*, 2009). On green leaves, we measured SLA, LDMC, percentage of surface attacked by fungi and percentage of senescent area, following the protocols of Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). SLA, LDMC and percentage of fungal attacked surface were measured on the youngest fully expanded leaf of focal plants, in order to standardize measures across individuals. The percentage of senescent area was measured on the three youngest leaves.

On air-dried dead leaves we measured C:N ratio and leaf toughness. We considered entirely senesced leaves from the focal plant as dead leaves. C:N ratio was measured using an elemental analyzer (FLASH EA 1112 Thermo Finnigan). Leaf toughness was measured following the protocol of Foucreau *et al.*

(2013). We selected leaves of similar size for all focal plants and used a penetrometer applying a thrust of $3 \text{ mm} \cdot \text{min}^{-1}$ on a flat head drill positioned on the leaf. Leaf toughness was calculated as the average maximum effort (in Newton) necessary to pierce the leaf (three points per leaf).

Litter decomposition

The decomposition of a focal-plant's litter right underneath this focal plant results from the effect of plant neighborhood on (1) litter quality and (2) decomposer efficiency. In order to disentangle the two effects, we used a litter transplant experiment. We assumed that the litter quality of focal plants grown in monocultures (*i.e.* with conspecific neighbors) was not affected by any effect of functional dissimilarity to neighborhood, as functional dissimilarity was there strictly equal to zero. Similarly, we assumed that the decomposer community located in monocultures was not affected by any effect of functional dissimilarity to neighborhood. Therefore, by transplanting litter from focal plants grown in polycultures (*i.e.* neighborhoods not restricted to conspecifics) to monocultures, we were able to evaluate how functional dissimilarity to neighborhood affects litter decomposition via litter quality alone. Reciprocally, by transplanting litter from focal plants grown in monocultures to polycultures, we were able to evaluate how functional dissimilarity to neighborhood affects litter decomposition via the decomposer community alone. The assigning of a litterbag originating from a monoculture to a particular polyculture was made at random, as was the assigning of a litterbag originating from a polyculture to a particular monoculture. We also placed below each focal plant a litterbag filled with its own litter, combining the two effects of neighborhood on litter decomposition. Thus, we placed six litterbags below each focal plant grown in monoculture treatments: one from the focal plant and five from each of the five polyculture treatments. We placed two litterbags below each focal plant grown in polyculture treatments: one from the focal plant and one from a monoculture treatment.

We used naturally-senesced litter collected from one to several ramets of the focal plant. As ramets are plastic and are the focal-plant organs that might respond to neighborhood, we collected litter from on to several very close ramets of focal plant, all sharing the same plant neighborhood. Thereby, we avoided confounding different levels of phenotypic responses to plant neighborhood. Litter was air-dried, and placed into 8 x 8 cm mesh bags. Litterbags had 2 mm mesh on their lower side to avoid losing small fragments of litter, and 5 mm mesh on their upper side to allow decomposers to freely access the litter. Each litterbag contained 1g of litter, oven-dry equivalent (air-dry/oven-dry ratio calculated from subsamples exposed to oven-dried but not exposed to decomposition).

We started the decomposition experiment in December, 2013 and litterbags were collected when they reached 30-60% mass loss – four months later for *E. repens* and five months later for *B. pinnatum*. High decomposition during this period of exposure results from the humid and relatively warm climate in

winter, leading to high decomposer activity. We measured litter mass loss after the time of exposure as a proxy of litter decomposition. Mass loss was measured on all samples after cleaning the litter, oven-dried at 65°C for three days. Mass loss (%) was calculated as $(m_1/m_0) \times 100$, where m_0 is the initial oven-dry equivalent dry weight and m_1 the oven-dry weight at collection.

We also measured litter microbial biomass for a subset of 45 litter samples at the end of time of exposure to quantify colonization of litter by microorganisms. Because we could not analyze all litters, we selected this subset to be representative of the range of litter quality of all samples (mainly the range of SLA, LDMC and C:N ratio). The litter samples were incubated at 22°C for one day in polyethylene bags with gas exchange filled with moist filter paper to standardized water content. The litter was cleaned and then cut into pieces. Microbial biomass C of approximately 0.15g litter (fresh weight) was measured using an O₂ micro compensation apparatus (Scheu, 1992). Substrate induced respiration was calculated from the respiratory response to D-glucose for 10h at 22°C to measure total microbial biomass colonizing the litter, including microbes that are inactive at the time of sampling (Anderson & Domsch, 1978). Glucose was added to saturate the catabolic enzymes of microorganisms (80mg.g⁻¹ litter dry weight dissolved in 2ml deionised water). The mean of the lowest three readings within the first 6h was taken as maximum initial respiration (MIRR: ml O₂.g⁻¹ litter dry weight h⁻¹) and microbial biomass (µg C_{mic}.g⁻¹ litter dry weight) was calculated as 38×MIRR (Beck *et al.*, 1997). We note that glucose addition over a short period might weakly stimulate arbuscular mycorrhizal fungi, but they are likely absent or rare in above-ground litter. Microbial activity (basal respiration; mg O₂.h⁻¹.g⁻¹ litter dry weight) was determined without glucose addition as the mean respiration rate after 15 to 24h. Glucose addition increased respiration by a factor 50 or more, and hence stimulated many decomposer organisms. Microbial biomass correlated positively to litter mass loss ($P=0.009$ and $r^2=0.13$ for *B. pinnatum*, and $P=0.003$ and $r^2=0.16$ for *E. repens*).

Statistical analyzes

First, we used linear simple ordinary least squares (OLS) regression models to test the effect of functional dissimilarity to neighborhood on the six functional traits measured on focal plants (SLA, LDMC, fungal attack, senescent area, C:N ratio, leaf toughness). We used a simple linear model describing trait data as a function of functional dissimilarity to neighborhood, neighborhood being characterized for each of three radii (10 cm, 20 cm, 30 cm) for each of three years (2010, 2012, 2014, *i.e.* nine models in total for each trait). We used centered-reduced data, *i.e.* variables transformed by subtracting their mean and dividing by their standard deviation, as it ensures that regression coefficients are comparable among models. For each trait, we selected the most probable model based on the R² and Akaike's information criterion, corrected for small sample sizes (AICc: Burnham &

Anderson, 2002). Here and in all further analyzes we graphically explored residuals using probability plots and predicted vs residual plots, to verify whether residuals approached normality and homogeneity. To fulfill the assumption of normality we log-transformed (before scaling) data of *B. pinnatum*.

Second, we used linear multiple OLS regression models to test the effect of the six functional traits of focal plants on (i) mass loss and (ii) microbial biomass. For each of these two dependent variables, the initial model included all explanatory variables (*i.e.* the six focal-plant's traits), and all variables were also centered-reduced. The model was optimized using a backward stepwise selection procedure of explanatory variables, and the best model was selected based on AIC criterion (Burnham & Anderson, 2002). Comparing this to the previous analyzes, we identified which traits of focal plants were both, significantly influenced by functional dissimilarity to neighborhood and significantly influencing mass loss or microbial biomass. For these traits, we then performed a path analysis (Wright, 1934) to calculate how functional dissimilarity to neighborhood indirectly affected mass loss or microbial biomass via these traits. We calculated a compound path by multiplying the standardized regression coefficient of the model relating (i) functional dissimilarity to neighborhood to focal plant functional traits with that of the model relating (ii) focal plant functional trait to either mass loss or microbial biomass. Compound paths therefore indicate the trait-mediated influence (sign and magnitude) of functional dissimilarity to neighborhood on litter mass loss or microbial biomass.

Third, we used simple linear OLS regression models to test the effect of functional dissimilarity to neighborhood on litter mass loss and microbial biomass. We considered litters transplanted from heterospecific neighborhoods to monocultures and litters transplanted from monocultures to heterospecific neighborhoods (except for microbial biomass due to insufficient sample size, $n=4$). As explained above (see first paragraph of *Litter transplantation experiment*), the former reflects the effect of functional dissimilarity to neighborhood mediated via litter quality, and the latter reflects the effect mediated via decomposer efficiency. We also considered non-transplanted litters, reflecting the combined effects of litter quality and decomposer efficiency. Again, neighborhoods were characterized for each of the three radii for each of the three years, resulting in nine analyzes per litter type and dependent variable. All models were compared based on AICc to select the most parsimonious one.

Finally, we explored the degree to which the litter-mediated effect of functional dissimilarity to neighborhood on litter decomposition could be explained by the functional traits we measured. Litter-mediated effect was quantified as explained in the last paragraph; effects mediated by measured traits as compound paths were quantified as explained in the penultimate paragraph. For both mass loss and microbial biomass, we compared litter-mediated effect and effects mediated by measured traits.

In order to verify that the effect of functional dissimilarity was not due to a single species (Wardle *et al.*, 2006; Hoorens *et al.*, 2010), we also tested relationships between the dependent variables and abundances of each species in the experiment. We found that these relationships were rarely significant and always weaker than the relationship with functional dissimilarity. We also included the neighboring species richness in our models to explain functional traits and litter mass loss, but functional dissimilarity was always a more powerful predictor and species richness was excluded during variable selection. All statistical analyzes were performed in R 3.0.3 (R Development Core Team, 2014).

RESULTS

Past neighborhoods (2010, 2012) were not significant in any analyzes, except a weak increase of the SLA of *E. repens* in response to functional dissimilarity to neighborhood in a 20 cm radius in 2010 ($P=0.03$, $r^2=0.09$, $F=5.07$). Therefore, we only present results of models based on present neighborhoods. We also only present results of models of a single neighborhood radius, which is the radius yielding the strongest relationship. Nevertheless, note that different radii led to similar conclusions regarding relationship sign in all cases and significance in most cases (Tab. S1).

Functional dissimilarity to neighborhood affects functional traits of focal plants

In *B. pinnatum*, functional dissimilarity to neighborhood significantly increased SLA, from around 25 to 35 mm²/mg, and also increased fungal attack, from 0 to 10% of foliar surface. Functional dissimilarity to neighborhood strongly decreased C:N ratio, from around 80 to 40, and also decreased senescent area, from 10 to 0% of foliar surface (Tab. 1, $0.11 \leq r^2 \leq 0.34$). LDMC (340 mg/g in mean) and leaf toughness (6 Newton in mean) remained unchanged. In *E. repens*, functional dissimilarity to neighborhood strongly increased C:N ratio, from 30 to 50, and decreased fungal attack from 20 to 5%, leaf toughness from around 10 to 6 Newton, and senescent area from 10 to 0% (Tab. 1, $0.21 \leq r^2 \leq 0.55$). LDMC (330 mg/g in mean) and SLA (23 mm²/mg in mean) remained unchanged. The most pertinent neighborhood scales varied from 10 cm to 30 cm, with overall larger scales for *E. repens* than for *B. pinnatum*. We note that neighborhood might control fungal attack not only directly, but also indirectly through the effect of neighborhood on nutritional quality of focal plants for enemies (Solomon *et al.*, 2003; Neumann *et al.*, 2004). However, we found no relationship between fungal attack and an important indicator of nutritional quality of leaves, C:N ratio ($df=47$, $r^2=-0.01$, $P=0.47$ for *B. pinnatum* and $df=57$, $r^2=-0.01$, $P=0.48$ for *E. repens*).

Table 1. Functional dissimilarity to neighborhood affected functional traits of focal plants: summary of the best regression models explaining each functional trait of each focal species by the functional dissimilarity to present neighborhood (see Materiel and Methods section for model selection, and Tab. S1). Spatial scale is the radius (in cm) of the considered neighborhood. Other model characteristics are the standardized regression coefficient (Stand. Coeff.), the degree of freedom (Df), the value of the F-test (F), the *p*-value (*P*) and the percentage of trait variation accounted for by the neighborhood (r^2). Significant models are in bold ($P < 0.05$).

Functional trait	Species	Spatial scale	Stand. Coeff.	Df	F	<i>P</i>	r^2
SLA	<i>B. pinnatum</i>	10	0.33	48	6.91	0.011	0.11
	<i>E. repens</i>	30	-0.01	35	0.01	0.93	-0.03
LDMC	<i>B. pinnatum</i>	30	0.43	22	2.8	0.11	0.07
	<i>E. repens</i>	30	-0.03	35	0.09	0.77	-0.03
Fungal attack	<i>B. pinnatum</i>	30	0.37	22	4.7	0.042	0.14
	<i>E. repens</i>	30	-0.32	35	8.3	0.007	0.17
Senescent area	<i>B. pinnatum</i>	30	-0.53	22	8.8	0.007	0.25
	<i>E. repens</i>	30	-0.42	30	11.5	0.002	0.25
C:N ratio	<i>B. pinnatum</i>	20	-0.59	36	22.2	3.59×10^{-5}	0.36
	<i>E. repens</i>	30	0.61	35	44.6	9.9×10^{-8}	0.55
Leaf toughness	<i>B. pinnatum</i>	20	-0.16	20	0.8	0.40	-0.01
	<i>E. repens</i>	20	-0.49	19	10.0	0.005	0.31

Functional traits affect mass loss and microbial biomass

In *B. pinnatum*, the increase in litter C:N decreased litter mass loss (Tab. 2, Fig. 2 and Fig. S1 A, B). The corresponding compound path connecting functional dissimilarity to mass loss via litter C:N amounted to 0.22. None of the functional traits affected microbial biomass. In *E. repens*, none of the functional traits affected mass loss, while high leaf senescence and low litter C:N increased microbial biomass (Tab. 2, Fig. 2 and Fig. S1 C, D, E, F). The corresponding compound paths connecting functional dissimilarity to microbial biomass via senescence area and litter C:N respectively amounted to -0.15 and -0.16.

Table 2. Functional traits affected mass loss and microbial biomass: summary of the best models explaining mass loss and microbial biomass of each focal species by its functional traits (see Materiel and Methods section for model selection). Model characteristics are the standardized regression coefficients (with their significance: *, ***, for $P < 0.05$ and $P < 0.001$), the degree of freedom (Df), the value of the F-test (F), the *p*-value (*P*) and the adjusted percentage of dependent variable variation accounted for by functional traits (adj- R^2). Significant models are in bold ($P < 0.05$).

Effects of functional traits of focal species											
Effect on	Species	LDMC	SLA	C:N	Leaf toughness	Fungal attack	Senescent area	Df	F	<i>P</i>	adj- R^2
Mass loss	<i>B. pinnatum</i>			-0.367***				130	18.56	3.21×10^{-5}	0.12
	<i>E. repens</i>		-0.064		-0.113			76	0.47	0.624	0.01
Microbial biomass	<i>B. pinnatum</i>	0.115				-0.297		40	0.44	0.646	-0.03
	<i>E. repens</i>			-0.260*			0.360*	42	6.83	2.71×10^{-3}	0.21

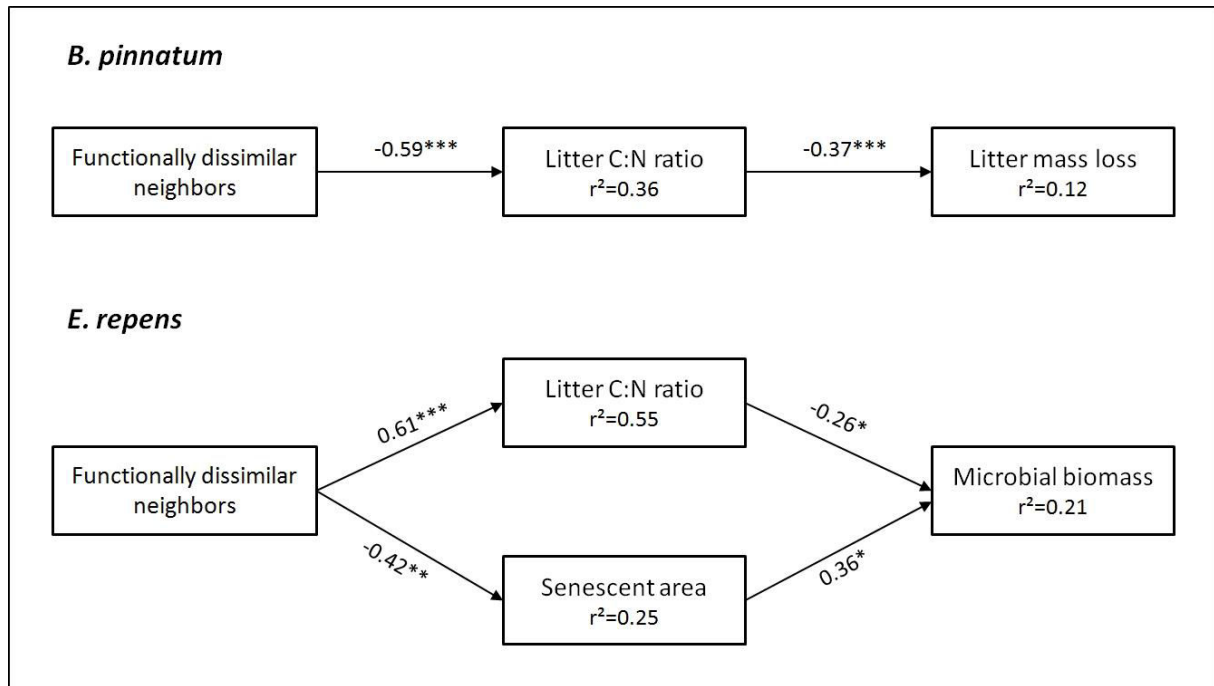


Figure 2. Path analysis models for the effects of functional dissimilarity to neighborhood on litter mass loss or litter microbial biomass mediated by functional traits. Arrows represent significant relationships between two variables, whose standardized regression coefficients and significances are given with arrows (*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$). R^2 of each model is indicated in the box of its dependent variable. See Tab. 1 and Tab. 2 for the details of models and Fig. 2 of Supporting Information for graphical results.

Functional dissimilarity to neighborhood accelerates litter-mass loss via both improved litter quality and improved decomposer efficiency

In both species, functional dissimilarity to neighborhood significantly increased litter-mass loss, by more than 100% (“overall effect”, $r^2=0.47$ and 0.13 , Fig. 3 A, D and Tab. 3). This increase was continuous and did not depend only on the difference between monocultures and polycultures (removing monocultures from the models did not impact significance nor magnitude of the results). In *B. pinnatum*, this increase in litter-mass loss was mediated by both litter quality ($r^2=0.15$, Fig. 3 B and Tab. 3) and decomposer efficiency ($r^2=0.15$, Fig. 3 C and Tab. 3). The litter-quality effect in *B. pinnatum* amounted to a standardized regression coefficient of 0.44 , so it was only partly explained by the measured functional traits, notably by a decrease in litter C:N (standardized compound path coefficient of 0.22 , see above). In *E. repens*, the increase of litter mass loss in functionally dissimilar neighborhoods was weaker than in *B. pinnatum* and was only mediated by litter quality ($r^2=0.11$, Fig. 3 E, F and Tab. 3). None of the measured traits could explain this litter-quality effect (see above). In both focal species, microbial biomass did not respond to any effect of functional dissimilarity to neighborhood, which is

consistent with the absence of effects of neighborhood on functional traits driving microbial biomass in *B. pinnatum*, but inconsistent with the existence of such effects in *E. repens*.

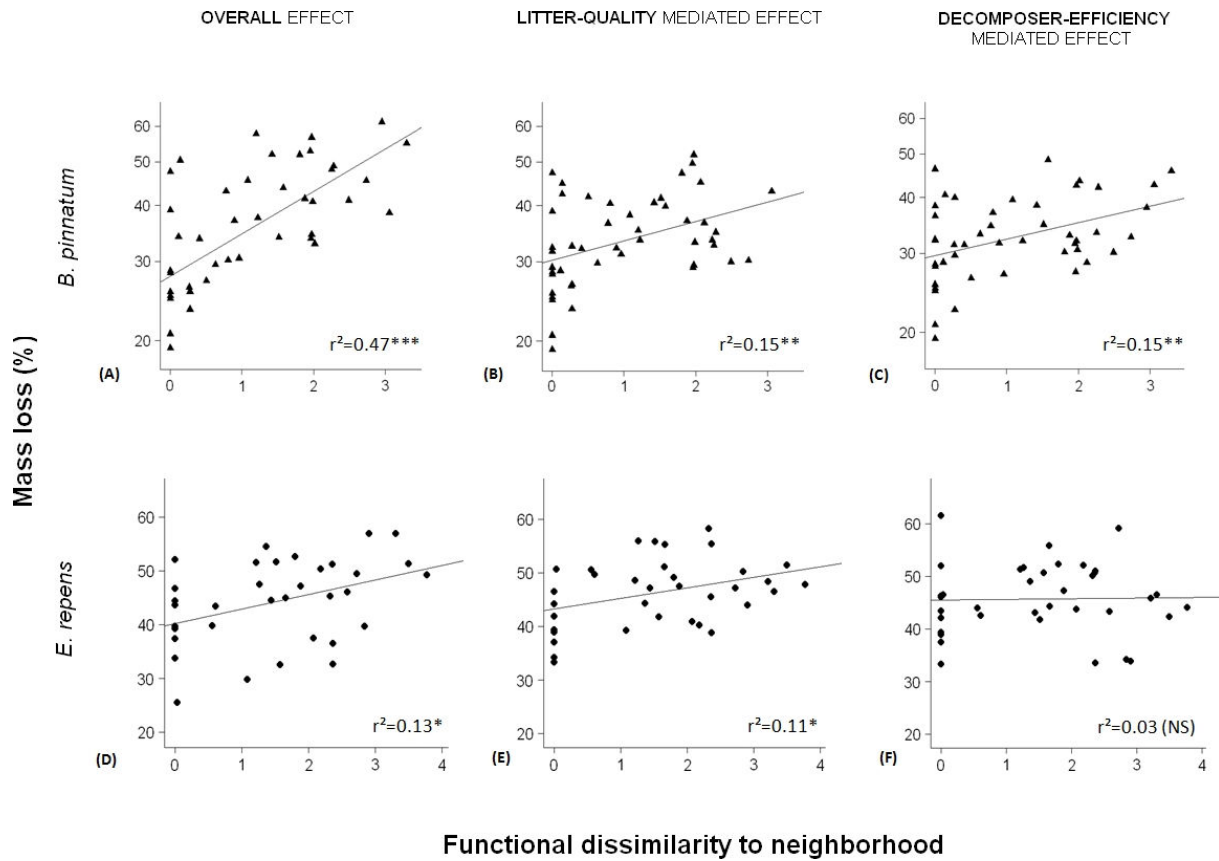


Figure 3. Functional dissimilarity to neighborhood improved litter mass loss in both focal species: influence of neighborhood on litter mass loss, mediated via the combined effects of litter quality and decomposer efficiency (“overall effect” A, D), via only litter quality (B, E), and via only decomposer efficiency (C, F). The r^2 and the significance are given (*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$, NS: non-significant). Note logarithmic scale for mass loss in *B. pinnatum*. See Tab. 3 for model characteristics.

Table 3. Functional dissimilarity to neighborhood improved focal-plant mass loss via litter quality and decomposer efficiency: summary of the best models explaining mass loss and microbial biomass by functional dissimilarity to neighborhood mediated via litter quality (Q), decomposer efficiency (D, except for microbial biomass) and both (Q + D). See Materiel & Methods section for model construction and selection, and Fig. 3 for illustration. Spatial scale is the radius (in cm) of the considered neighborhood, and Stand. Coeff. is the standardized regression coefficient. Other model characteristics are the degree of freedom (Df), the value of the F-test (F), the p-value (P) and the percentage of dependent variable variation accounted for by the neighborhood (r^2). Significant models are in bold ($P < 0.05$).

Effect of functional dissimilarity to neighborhood								
Effect on	Species	Mediated by	Spatial scale	Stand. Coeff.	Df	F	P	r^2
Mass loss	<i>B. pinnatum</i>	Q + D	10	0.695	45	41.11	7.62×10^{-8}	0.47
		Q	10	0.436	45	9.09	4.21×10^{-3}	0.15
		D	10	0.400	44	9.11	4.21×10^{-3}	0.15
	<i>E. repens</i>	Q + D	30	0.352	32	6.12	0.019	0.13
		Q	30	0.364	34	5.46	0.026	0.11
		D	30	0.019	35	0.02	0.887	-0.03
Microbial biomass	<i>B. pinnatum</i>	Q + D	10	0.252	19	1.25	0.277	0.01
		Q	10	-0.028	20	0.02	0.865	-0.05
	<i>E. repens</i>	Q + D	30	-0.014	16	0.01	0.95	-0.06
		Q	30	0.106	9	0.12	0.731	-0.09

DISCUSSION

We demonstrated that a functionally dissimilar neighborhood strongly increased litter decomposition for both *B. pinnatum* and *E. repens*. Notably, the litter produced in functionally dissimilar neighborhoods lost mass faster than litter produced in functionally similar neighborhoods. In *B. pinnatum*, this increase of litter quality was partly explained by a decrease of litter C:N ratio in response to functional dissimilarity to neighborhood. In *E. repens*, none of the measured functional traits could explain the increase of litter quality. In addition to this above-ground effect via litter quality, we found, in *B. pinnatum*, a below-ground effect: decomposers were more efficient in functionally dissimilar neighborhoods.

Functional dissimilarity to neighborhood affects plant functional traits

The functional traits of both focal species responded to functional dissimilarity to neighborhood. In *B. pinnatum*, litter C:N ratio decreased in functionally dissimilar neighborhoods. This decrease could be explained by a decrease of soil C:N ratio in such neighborhoods (see Fig. S2) since our plots were yearly mowed and soil conditions were hence the cause rather than the consequence of litter traits. One possible explanation is that in such dissimilar neighborhoods, *B. pinnatum* may have been competitively superior to its neighbors, as indicated by increased SLA. Competitive superiority likely

permits increased nitrogen uptake compared to neighbors, specifically in *B. pinnatum* which is a species that takes up nitrogen more efficiently than many other species in our experiment (Bonanomi *et al.*, 2006; Holub *et al.*, 2012). Then, in such neighborhoods, mowing decreased nitrogen export in comparison to similar neighborhoods. However, only a small part of the decrease of litter C:N ratio could be explained by this decrease of soil C:N ratio. An additional mechanism might be a decline in competitive pressure in dissimilar neighborhoods that in turn decreased nitrogen resorption during senescence. Overall, *B. pinnatum* may have suffered less from competition in functionally dissimilar neighborhoods. Conversely, litter C:N ratio of *E. repens* increased in functionally dissimilar neighborhoods. In such dissimilar neighborhoods, soil C:N ratio did not change (see Fig. S2). The increase of litter C:N ratio might instead be due to increased nitrogen resorption during senescence, because focal plants used nitrogen more efficiently to respond to a stronger competitive situation. Overall, *E. repens* might have suffered more from competition in dissimilar neighborhoods. Moreover, the focal species showed opposite responses also concerning fungal attack and leaf toughness. In *B. pinnatum*, leaves were more attacked in functionally dissimilar neighborhoods, suggesting enemies were probably generalists taking advantage of complementary resources (see Wahl & Hay, 1995; Barbosa *et al.*, 2009). In contrast, leaves of *E. repens* were less attacked in functionally dissimilar neighborhoods, and their toughness decreased. This result suggests that this species might face mainly specialist enemies suffering from preferential resource dilution. Therefore, the two focal species responded in opposite ways for traits involved in competition and defense.

Plant traits in functionally dissimilar neighborhoods make litter more decomposable

Despite opposite trait responses to neighbors, litter quality of both species strongly increased in functionally dissimilar neighborhoods. This result shows that similar effects of plant species on litter decomposition can result from different trait-mediated mechanisms. In *B. pinnatum*, the increase of litter quality was partly explained by a decrease of litter C:N ratio. This result is consistent with previous studies assessing the positive role of low C:N in the litter decomposition process, because litter decomposition is often nitrogen limited (Wedderburn & Carter, 1999; Qested *et al.*, 2007). In *E. repens*, none of the measured functional traits could explain the increase of litter quality. This increase might therefore be entirely due to non-measured traits. We may hypothesize that functionally dissimilar neighbors competed less with focal plants and improved nutrient status of litter from focal plants, as well as tissue quality. Specifically, functionally dissimilar neighbors might have increased focal-plant litter nutrient concentration, for example [K], [Mg] or [P] (Santiago, 2007; Makkonen *et al.*, 2012). They might also have decreased the ratio between recalcitrant C and nutrients, such as lignin:P and lignin:N ratios (Wedderburn & Carter, 1999; Güsewell & Gessner, 2009). Overall, in both focal species, litter quality increased in functionally dissimilar neighborhoods due to different changes in

afterlife traits. However, the afterlife traits we measured only partly explained the increase in litter quality.

In neither of the focal species did microbial biomass respond to functional dissimilarity to neighborhood. This lack of effect might simply be a consequence of insufficient statistical power of our approach, given the somewhat limited subsample. However, the lack of effect might also be real. In particular, for *B. pinnatum*, neighborhoods did not affect afterlife traits that affected microbial biomass. In contrast, in *E. repens*, the lack of effect of functional dissimilarity to neighborhood on microbial biomass remains surprising. We expected a strong effect, since functionally dissimilar neighbors increased litter C:N and decreased senescence, both of which decreased microbial biomass (consistent with Eiland *et al.*, 2001; Güsewell & Gessner, 2009 and Chapman *et al.*, 2003). We can only speculate that other non-measured traits compensated the effects of C:N ratio and senescent area. Finally, we note that dissimilar neighborhoods affected mass loss and that, in our experiment, mass loss was primarily driven by microbes. It is therefore possible that a functionally dissimilar neighborhood increased microbial capacities rather than sheer biomass.

Decomposers in functionally dissimilar neighborhoods can be more efficient

The decomposer community of *B. pinnatum* was more efficient in functionally dissimilar neighborhoods. Multiple explanations are possible and we stress from the onset that for a complete explanation we would need more below-ground traits measured on neighbors. We also note that our system was mowed yearly and plant material was exported, which reduced the thickness of the litter layer and might have lowered neighbors effects on the complementarity of litter-mixture resources. In *B. pinnatum*, decomposer efficiency did increase in functionally dissimilar neighborhoods, suggesting decomposers benefited from the availability of functionally complementary litter and that they were generalist rather than specialist (see Loreau *et al.*, 2001 and Gessner *et al.*, 2010). It is also likely that in functionally dissimilar neighborhoods, soil resource availability increased, possibly reducing competition between mycorrhizal fungi and decomposing fungi then improving efficiency of the latter in litter decomposition (Gadgil effect; Fernandez & Kennedy, 2016). Root exudates might also have been more diverse, stimulating a greater range of decomposer organisms. This latter mechanism, to our knowledge, has never been tested for leaf litter and should be investigated in the future. In *E. repens*, we did not observe a response of decomposer efficiency to functional dissimilarity to neighborhood. Mowing with exportation might have removed neighbors' effects on decomposer efficiency. Alternatively, litter of *E. repens*, which lost mass more rapidly than litter of *B. pinnatum*, might always be appetent or a high-quality substrate for decomposer organisms, regardless of soil conditions or neighborhood litter quality (see Wardle *et al.*, 2006; Hoorens *et al.*, 2010). Thus,

functionally dissimilar neighbors might increase decomposer efficiency only in poorly decomposable species, probably via complementarity effects.

Functional diversity of plant communities accelerates ecosystem functioning

Our study showed that functional diversity of plant communities increased litter quality within both focal species, and also increased efficiency of the decomposer community in one species. Thus, interspecific functional diversity of plant communities accelerated the ecosystem function of litter decomposition, via plant-plant and plant-decomposer interactions. The magnitude of increase in litter decomposition (more than 100% with combined effects of litter quality and decomposer efficiency) was much higher than commonly-observed changes in litter decomposition during litter transplant experiments (see Makkonen *et al.*, 2012; Veen *et al.*, 2015). The mesocosm experiment was conceived to mimic semi-natural grasslands, with similar species composition, similar monocotyledon:dicotyledon ratio and similar management (yearly mowing with removal). Therefore, the strong increase of focal-plant's litter decomposition in functionally diverse plant communities might well apply to semi-natural grasslands, which are the dominant grasslands in many regions of the world. In entirely natural systems, plant material is not exported, potentially rendering neighbors effects on litter decomposition more important. Overall, in diverse communities, the increase of litter decomposition might accelerate nutrient remineralization, as well as promote higher below-ground biodiversity (Hättenschwiler *et al.*, 2005; Gessner *et al.*, 2010); it could also improve microclimatic conditions for germination or establishment of propagules. These changes together increase soil fertility. Consequently, our results may provide a novel explanation for how functional diversity accelerates ecosystem functioning in grasslands, and notably ecosystem productivity (see e.g. Tilman *et al.*, 2001; Loreau *et al.*, 2001): interspecific functional diversity within grassland communities can magnify intraspecific contributions to litter decomposition, which might accelerate nutrient cycling. In our study, sampling afterlife traits permitted to mechanistically understand the link between functional diversity and ecosystem functioning. We therefore believe that a trait-based ecology would be very helpful to integrate above and below-ground plant interactions during community assembly with various ecosystem processes.

CONCLUSIONS

Our study revealed that a functionally dissimilar neighborhood strongly increased litter decomposition in two Poaceae species. In both species, litter decomposition increased via improved litter quality. This was due to intraspecific afterlife trait responses resulting from interactions with plant neighbors. In one species, litter decomposition also increased via an increase of decomposer efficiency. Our results

suggest a novel mechanism for how functional diversity may increase ecosystem functioning in grassland ecosystems: the interspecific functional diversity within plant communities can increase intraspecific litter quality and decomposer efficiency.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Marie-Lise Benot for her participation in the plant mapping campaigns and Valérie Gouesbet, Thierry Fontaine and Fouad Nassur for maintenance of the experimental design. We also thank Émilien Landais for his help with trait measures and litter collection, Léa Uroy for measures of soil C:N ratios and the LARMOUR laboratory for leaf toughness measures. We gratefully acknowledge André-Jean Francez for discussions on the manuscript and Ben Abbott for improving twice the English of the manuscript. We thank the two anonymous referees for their constructive work and remarks on the manuscript.

AUTHOR CONTRIBUTION

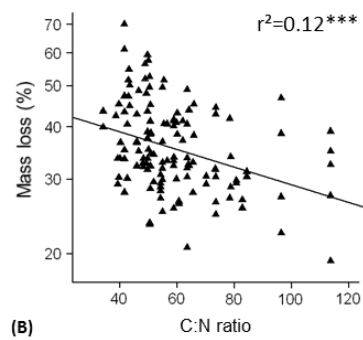
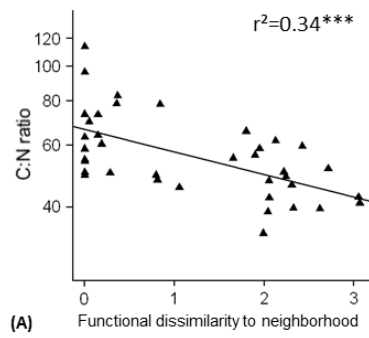
C. Mony, V. Jung, A. Prinzing and A.-K. Bittebière conceived the experiment. L. Barbe, V. Jung, C. Mony, A.-K. Bittebière and O. Butenschoen performed the experiments. L. Barbe analyzed the data. L. Barbe wrote the manuscript, with the help of C. Mony, V. Jung, A. Prinzing and A.-K. Bittebière.

SUPPORTING INFORMATION

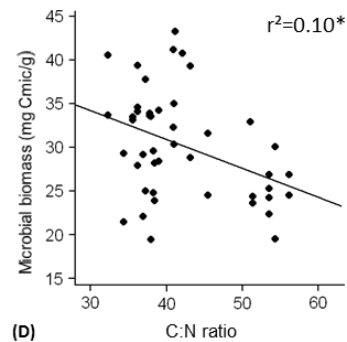
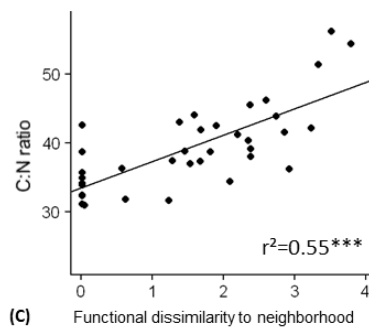
Table S1 Summary of all regression models explaining each functional trait of each focal species by the functional dissimilarity in each radius of present neighborhood (see Materiel and Methods section for model selection). Spatial scale is the radius (in cm) of the considered neighborhood. Other model characteristics are the standardized regression coefficient (Stand. Coeff.), the degree of freedom (Df), the value of the F-test (F), the p-value (P), the percentage of trait variation accounted for by the neighborhood (r^2) and The Akaike's Information Criterion corrected for small sample sizes (AICc). Significant models are in bold ($P < 0.05$), and models selected and presented in Tab. 1 of the main text are on grey background.

Functional trait	Species	Spatial scale	Stand. Coeff.	Df	F	P	r^2	AICc
SLA	<i>B. pinnatum</i>	10	0.33	48	6.9	0.011	0.11	139.1
		20	0.15	38	1.4	0.25	0.01	105.0
		30	-0.09	20	0.3	0.60	-0.04	63.1
	<i>E. repens</i>	10	-0.04	56	0.14	0.71	-0.02	159.4
		20	-0.01	51	0.007	0.93	-0.02	150.4
		30	-0.01	35	0.007	0.93	-0.03	105.8
LDMC	<i>B. pinnatum</i>	10	0.007	51	0.003	0.96	-0.02	156.6
		20	0.08	40	0.3	0.62	-0.02	131.4
		30	0.43	22	2.8	0.11	0.07	86.6
	<i>E. repens</i>	10	-0.06	56	0.4	0.54	-0.01	166.6
		20	0.007	51	0.006	0.94	-0.02	123.7
		30	-0.03	35	0.09	0.77	-0.03	80.09
Fungal attack	<i>B. pinnatum</i>	10	-0.09	48	0.5	0.49	-0.01	147.3
		20	-0.14	38	0.8	0.39	-0.01	124.3
		30	0.37	22	4.7	0.042	0.14	67.7
	<i>E. repens</i>	10	-0.26	53	6.1	0.02	0.09	154.5
		20	-0.35	48	9.1	0.004	0.14	138.2
		30	-0.32	35	8.3	0.007	0.17	91.6
Senescent area	<i>B. pinnatum</i>	10	-0.25	51	3.8	0.06	0.05	153.0
		20	-0.32	40	5.8	0.02	0.10	119.1
		30	-0.53	22	8.8	0.007	0.25	68.9
	<i>E. repens</i>	10	-0.25	38	3.9	0.05	0.07	115.2
		20	-0.34	37	7.8	0.008	0.15	109.0
		30	-0.42	30	11.5	0.002	0.25	81.3
C:N ratio	<i>B. pinnatum</i>	10	-0.56	46	21.2	3.32×10^{-5}	0.30	125.6
		20	-0.59	36	22.2	3.59×10^{-5}	0.36	97.8
		30	-0.58	21	10.7	0.004	0.31	66.0
	<i>E. repens</i>	10	0.43	56	22.6	1.5×10^{-5}	0.27	151.4
		20	0.53	51	29.7	1.5×10^{-6}	0.36	136.2
		30	0.61	35	44.6	9.9×10^{-8}	0.55	78.6
Leaf toughness	<i>B. pinnatum</i>	10	-0.15	25	0.7	0.427	-0.01	82.6
		20	-0.16	20	0.8	0.40	-0.01	69.9
		30	-0.26	9	0.3	0.58	-0.07	43.4
	<i>E. repens</i>	10	-0.32	21	3.6	0.07	0.11	67.8
		20	-0.49	19	10.0	0.005	0.31	53.0
		30	-0.55	7	8.1	0.02	0.47	26.2

B. pinnatum



E. repens



E. repens

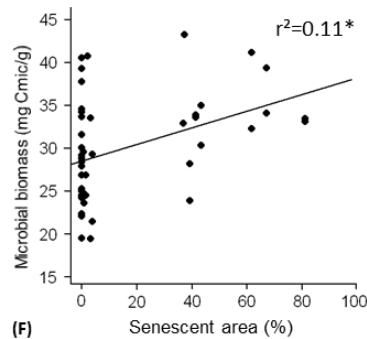
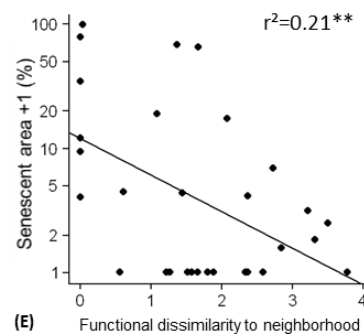


Figure S1 Functional dissimilarity to neighborhood affected functional traits that in turn affected litter mass loss and microbial biomass (see Tab. 1, Tab. 2 and Fig. 2 of the main text): illustration of traits that are both, significantly influenced by functional dissimilarity to neighborhood (left column) and significantly influencing mass loss or microbial biomass (right column). The r^2 and the significance are given (*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$). Note logarithmic scale for Y axis in A, B, E.

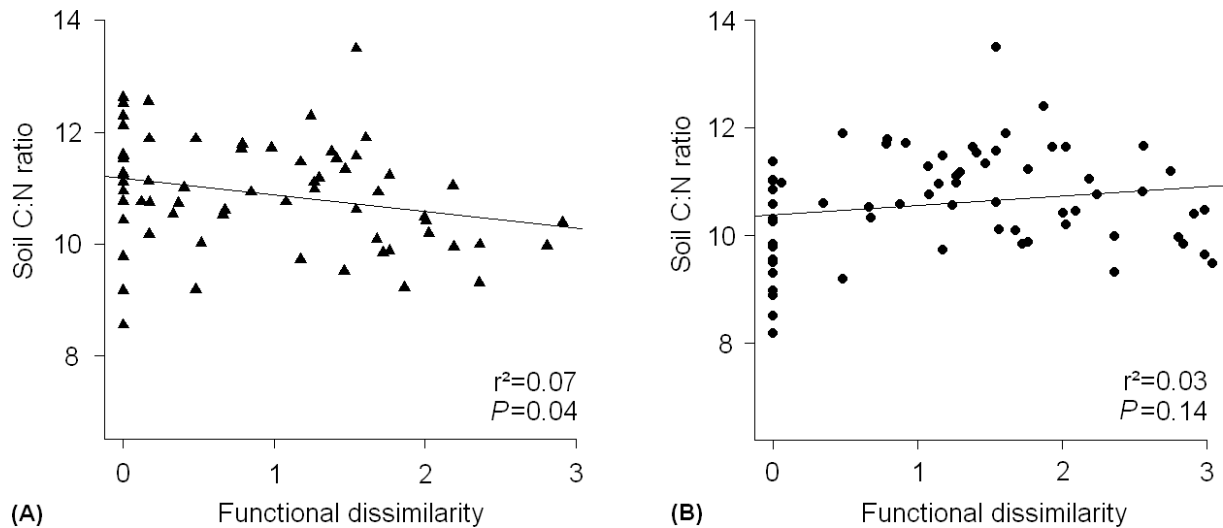


Figure S2 Effect of functional dissimilarity of whole plant community on soil C:N ratio. In mesocosms where *B. pinnatum* is present (A), functional dissimilarity of whole plant community decreases soil C:N ratio, while in mesocosms where *E. repens* is present (B), functional dissimilarity of whole plant community did not change soil C:N ratio. Soil C:N ratio was measured in 2016 in each mesocosm of the experiment, by sampling 5 soil cores of 15 cm in each mesocosm (one core in the center of the mesocosm and one core near each of the four corners of the mesocosm). The five samples from each mesocosm were mixed and C:N ratio was measured using an elemental analyzer (FLASH EA 1112 Thermo Finnigan, Waltham, Massachusetts, USA). Functional dissimilarity of whole plant community within mesocosms was measured as focal-plant's functional dissimilarity to plant neighborhood (see Material and Methods), *i.e.* using the Euclidian distance between each species in 9-dimensional space with an axis for each measured trait, and then calculating the abundance-weighted mean distance between all species. In (A), a functional dissimilarity of 0 is therefore a monoculture of *B. pinnatum*, and in (B), a functional dissimilarity of 0 is therefore a monoculture of *E. repens*.

REFERENCES

- Austin AT, Vivanco L, González-Arzac A, Pérez LI. 2014.** There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter–decomposer affinity in terrestrial ecosystems. *New Phytologist* **204**: 307-314.
- Anderson JPE, Domsch KH. 1978.** A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology and Biochemistry* **10**: 215-221.
- Ayres E, Steltzer H, Simmons BL, Simpson RT, Steinweg JM, Wallenstein MD, Mellor N, Parton WJ, Moore JC, Wall DH. 2009.** Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biology and Biochemistry* **41**: 606-610.
- Bakker MA, Carreño-Rocabado G, Poorter L. 2011.** Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. *Functional Ecology* **25**: 473-483.
- Barbosa P, Hines J, Kaplan I, Martinson H, Szczepaniec A, Szendrei Z. 2009.** Associational resistance and associational susceptibility: having right or wrong neighbors. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **40**: 1-20.
- Bardgett RD, van der Putten WH. 2014.** Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* **515**: 505-511.
- Beck T, Joergensen RG, Kandeler E, Makeschin F, Nuss E, Oberholzer HR, Scheu S. 1997.** An inter-laboratory comparison of ten different ways of measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* **29**: 1023-1032.
- Benot ML, Bittebière AK, Ernoult A, Clément B, Mony C. 2013.** Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours. *Journal of Ecology* **101**: 626-636.
- Bittebière AK, Mony C. 2014.** Plant traits respond to the competitive neighbourhood at different spatial and temporal scales. *Annals of botany* **115**: 117-126.

- Bonanomi G, Caporaso S, Allegrezza M. 2006.** Short-term effects of nitrogen enrichment, litter removal and cutting on a Mediterranean grassland. *Acta Oecologica* **30**: 419-425.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002.** *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Butenschoen O, Scheu S, Eisenhauer N. 2011.** Interactive effects of warming, soil humidity and plant diversity on litter decomposition and microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry* **43**: 1902-1907.
- Chapman SK, Hart SC, Cobb NS, Whitham TG, Koch GW. 2003.** Insect herbivory increases litter quality and decomposition: an extension of the acceleration hypothesis. *Ecology* **84**: 2867-2876.
- Cornelissen JHC, Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Grime JP, Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cerabolini B. 1999.** Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* **143**: 191-200.
- Cornelissen JHC, Thompson K. 1997.** Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist* **135**: 109-114.
- Coûteaux MM, Bottner P, Berg B. 1995.** Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution* **10**: 63-66.
- Doust LL. 1981.** Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*): I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology* **69**: 743-755.
- Eiland F, Klammer M, Lind AM, Leth M, Baath E. 2001.** Influence of initial C/N ratio on chemical and microbial composition during long term composting of straw. *Microbial Ecology* **41**: 272-280.
- Fernandez CW, Kennedy PG. 2015.** Revisiting the 'Gadgil effect': do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytologist* **209**: 1382-1394.
- Foucreau N, Piscart C, Puijalon S, Hervant F. 2013.** Effect of climate-related change in vegetation on leaf litter consumption and energy storage by *Gammarus pulex* from continental or mediterranean populations. *PloS one* **8**: e77242.

Freschet GT, Aerts R, Cornelissen JH. 2012. Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. *Journal of Ecology* **100**: 619-630.

Gessner MO, Swan CM, Dang CK, McKie BG, Bardgett RD, Wall DH, Hättenschwiler S. 2010. Diversity meets decomposition. *Trends in ecology & evolution* **25**: 372-380.

Güsewell S, Gessner MO. 2009. N: P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Functional Ecology* **23**: 211-219.

Handa IT, Aerts R, Berendse F, Berg MP, Bruder A, Butenschoen O, Chauvet E, Gessner MO, Jabiol J, Makkonen M et al. 2014. Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature* **509**: 218-221.

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

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

Holub P, Tůma I, Fiala K. 2012. The effect of nitrogen addition on biomass production and competition in three expansive tall grasses. *Environmental Pollution* **170**: 211-216.

Hoorens B, Coomes D, Aerts R. 2010. Neighbour identity hardly affects litter-mixture effects on decomposition rates of New Zealand forest species. *Oecologia* **162**: 479-489.

Jackson RB, Caldwell MM. 1993. Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology* **81**: 683-692.

Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American naturalist* **104**: 501-528.

Kühn I, Durka W, Klotz S. 2004. BiolFlor: a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions* **10**: 363-365.

Kuzyakov Y, Hill PW, Jones DL. 2007. Root exudate components change litter decomposition in a simulated rhizosphere depending on temperature. *Plant and Soil* **290**: 293-305.

Lindahl BD, Tunlid A. 2015. Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist* **205**: 1443-1447.

Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B et al. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* **294**: 804-808.

MacArthur R, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American naturalist* **101**: 377-385.

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

Massey FP, Massey K, Press MC, Hartley SE. 2006. Neighbourhood composition determines growth, architecture and herbivory in tropical rain forest tree seedlings. *Journal of Ecology* **94**: 646-655.

McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution* **21**: 178-185.

Meier CL, Bowman WD. 2008. Links between plant litter chemistry, species diversity, and below-ground ecosystem function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**: 19780-19785.

Neumann S, Paveley ND, Beed FD, Sylvester-Bradley R. 2004. Nitrogen per unit leaf area affects the upper asymptote of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* epidemics in winter wheat. *Plant pathology* **53**: 725-732.

Novoplansky A. 2009. Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant, cell & environment* **32**: 726-741.

Osborne CP, Salomaa A, Kluyver TA, Visser V, Kellogg EA, Morrone O, Vorontsova MS, Clayton WD, Simpson DA. 2014. A global database of C4 photosynthesis in grasses. *New Phytologist* **204**: 441-446.

Pan X, Berg MP, Butenschoen O, Murray PJ, Bartish IV, Cornelissen JH, Dong M, Prinzing A. 2015. Larger phylogenetic distances in litter mixtures: lower microbial biomass and higher C/N ratios but equal mass loss. *Proceedings of the Royal Society B* **282**: 20150103.

Paterson E. 2003. Importance of rhizodeposition in the coupling of plant and microbial productivity. *European journal of soil science* **54**: 741-750.

Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Cornelissen JHC, Vendramini F, Cabido M, Castellanos A. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* **218**: 21-30.

Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany* **61**: 167-234.

Petersen H, Luxton M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* **39**: 288-388.

Quested H, Eriksson O, Fortunel C, Garnier E. 2007. Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology* **21**: 1016-1026.

R Development Core Team (version 3.0.3). 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

Rottstock T, Joshi J, Kummer V, Fischer M. 2014. Higher plant diversity promotes higher diversity of fungal pathogens, while it decreases pathogen infection per plant. *Ecology* **95**: 1907-1917.

Solomon PS, Tan KC, Oliver RP. 2003. The nutrient supply of pathogenic fungi; a fertile field for study. *Molecular Plant Pathology* **4**: 203-210.

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

Scheu S. 1992. Automated measurement of the respiratory response of soil microcompartments: Active microbial biomass in earthworm faeces. *Soil Biology & Biochemistry* **24**: 1113-1118.

Soudzilovskaia NA, Heijden MG, Cornelissen JHC, Makarov MI, Onipchenko VG, Maslov MN, Akhmetzhanova AA, van Bodegom PM. 2015. Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling. *New Phytologist* **208**: 280-293.

Schwilk DW, Ackerly DD. 2005. Limiting similarity and functional diversity along environmental gradients. *Ecology Letters* **8**: 272-281.

Tardif A, Shipley B. 2014. The relationship between functional dispersion of mixed-species leaf litter mixtures and species' interactions during decomposition. *Oikos* **124**: 1050-1057.

Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* **294**: 843-845.

Veen GF, Freschet GT, Ordonez A, Wardle DA. 2015. Litter quality and environmental controls of home-field advantage effects on litter decomposition. *Oikos* **124**: 187-195.

Villéger S, Mason NW, Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* **89**: 2290-2301.

Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882-892.

Violle C, Garnier E, Lecoecur J, Roumet C, Pothier C, Blanchard A, Navas ML. 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia* **160**: 747-755.

Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution* **27**: 244-252.

Wahl M, Hay ME. 1995. Associational resistance and shared doom: effects of epibiosis on herbivory. *Oecologia* **102**: 329-340.

Wardle DA, Yeates GW, Barker GM, Bonner K. 2006. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry* **38**: 1052-1062.

Wedderburn ME, Carter J. 1999. Litter decomposition by four functional tree types for use in silvopastoral systems. *Soil Biology and Biochemistry* **31**: 455-461.

Wright S. 1934. The method of path coefficients. *The Annals of Mathematical Statistics* **5**: 161-215.

Yguel B, Bailey R, Tosh ND, Vialatte A, Vasseur C, Vitrac X, Jean F, Prinzing A. 2011. Phytophagy on phylogenetically isolated trees: why hosts should escape their relatives. *Ecology Letters* **14**: 1117-1124.

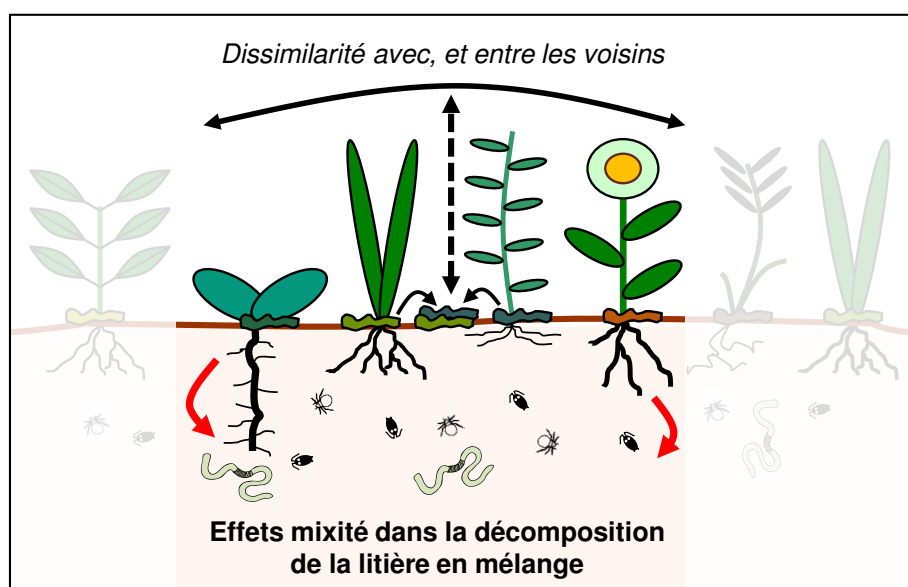
CHAPITRE 2

Influence des plantes voisines sur les effets mixités lors de la décomposition de litières mixtes

Le deuxième chapitre correspond à un article en révision depuis le 16 juin 2017 dans la revue Journal of Ecology.

Objectif de l'étude

Le but de cette expérimentation était d'évaluer les conséquences de l'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de la litière d'un couple d'individus appartenant à deux espèces différentes (*i.e.* une litière mixte), à l'échelle locale de leur voisinage. En effet, lors de l'assemblage, les litières de couples d'espèces qui coexistent pourraient interagir avec les plantes voisines qui les entourent (et notamment avec leur litière). En particulier, nous avons cherché à savoir si une litière mixte se décomposait avec davantage de synergie lorsqu'elle était entourée de plantes voisines qui étaient fonctionnellement ou évolutivement dissimilaires, entre elles ou par rapport à la litière mixte.



Méthodologie

Nous avons exposé 120 litières mixtes (de 2 espèces) dans autant de voisinages différents, localisés dans des mésocosmes expérimentaux situés sur une gamme graduelle de dissimilarité fonctionnelle et évolutive avec le voisinage et à l'intérieur du voisinage (*i.e.* entre les plantes voisines). Nous avons mesuré le taux de décomposition des litières mixtes et les effets non-additifs lors de la décomposition, c'est-à-dire le degré de synergie ou d'antagonisme. Nous avons également mesuré la dissimilarité fonctionnelle et évolutive à l'intérieur des litières mixtes.

Principaux résultats

Nos résultats ont montré que les litières mixtes se décomposaient avec davantage de synergies lorsque ces litières mixtes étaient fonctionnellement similaires. En revanche, les litières mixtes se décomposaient avec davantage de synergies lorsque le voisinage dans lequel elles ont décomposé était évolutivement dissimilaire (*i.e.* diversifié). De plus, lorsque la litière mixte était éloignée fonctionnellement de son voisinage, elle se décomposait également avec davantage de synergies. Enfin, nous avons observé que les litières faiblement décomposables, et composées de beaucoup de graminées, se décomposaient avec plus de synergies.

Functionally or phylogenetically distinct neighbors turn antagonism among decomposing litter species into synergy

Authors: Barbe L. ⁽¹⁾, Mony C. ⁽¹⁾, Jung V. ⁽¹⁾, Santonja M. ⁽¹⁾, Bartish I. ⁽²⁾ and Prinzing A. ⁽¹⁾

(1) Université de Rennes 1 – OSUR, UMR CNRS 6553 ECOBIO

Avenue du G^{al} Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France

(2) Academy of Sciences of Czech Republic, Institute of Botany

Zámek 1, 252 43 Průhonice, Czech Republic

Article in Major Revision in Journal of Ecology

Running headline: Dissimilar neighbors favor synergistic decomposition

Short summary: Coexisting species can synergistically facilitate or antagonistically hinder each other's decomposition. We show that synergy occurs among grasses and functionally similar species, surrounded by functionally distinct and mutually distant neighbors. Such synergistic nutrient recycling might reinforce coexistence of grasses and formation of phylogenetically diverse, functionally distinct, patchy vegetation.

Key-words: ecosystem functioning, functional traits, grassland communities, litter mixing, non-additive effects, phylogenetic distance, plant litter decomposition, plant neighborhood

ABSTRACT

1. Plant species coexisting in direct contact produce patches of mixed litters. Mixing litter sometimes synergistically accelerates and sometimes antagonistically decelerates litter decomposition, but we do not understand why.
2. Here we hypothesize that antagonism or synergy within a mixed-litter patch depends on the neighboring litter matrix. Specifically, phylogenetical or functional dissimilarity within neighboring litter, or among patch and neighboring litter, may favor complementarity and thereby within-patch synergy.
3. From a pool of 20 grassland species, we created 120 mixed-litter patches of two species, and exposed these patches to neighborhoods in long-term grassland mesocosms of different functional and phylogenetic compositions.
4. We found 60% less (antagonism) to 80% more (synergy) decomposition than expected from single-species litters. Functionally similar, and grass-dominated, mixed-litter patches decomposed most synergistically. Synergy was most strongly favored by phylogenetic distance among neighbors and functional dissimilarity between neighbors and patch.
5. *Synthesis.* Our results show that the relationship between biodiversity and ecosystem functioning was context-dependent. We suggest that the coexistence of grasses and the formation of phylogenetically diverse, functionally distinct, patchy vegetation may be reinforced by synergistic nutrient recycling.

INTRODUCTION

The relationship between species richness and ecosystem functioning has been strongly debated in ecology (Grime 1998; Cameron 2002; Reiss *et al.* 2009; Gessner *et al.* 2010; Loreau & de Mazancourt 2013). In terrestrial ecosystems, an important aspect of ecosystem functioning is plant litter decomposition, driving nutrient cycling as well as carbon storage (Swift, Heal & Anderson 1979). Many studies investigated whether multi-specific litter mixes decomposed faster or slower than the corresponding mono-specific litters alone, *i.e.* whether coexisting species in mixed litters exerted respectively synergistic or antagonistic effects during decomposition. These studies found opposite results (Gartner & Cardon 2004; Hättenschwiler, Tiunov & Scheu 2005; Gessner *et al.* 2010), depending on abiotic conditions (Jonsson & Wardle 2008; Santonja *et al.* 2015), composition and functional properties of mixed litter (Wardle *et al.* 2006; Chapman & Koch 2007; Pérez Harguindeguy *et al.* 2008; Barantal *et al.* 2014; Bílá *et al.* 2014), and identity or activity of decomposers (Schädler & Brandl 2005; Vos *et al.* 2011; Vos *et al.* 2013; Handa *et al.* 2014). Many of these studies showed that mixed litters that are functionally dissimilar decompose synergistically, probably by providing complementary resources needed by generalist decomposers or by multiple specialist decomposers, which have complementary effects on decomposition (Meier & Bowman 2008; (Gessner *et al.* 2010); Vos *et al.* 2013; Bílá *et al.* 2014; Tardif & Shipley 2014). But other studies showed that trait dissimilarity might also render decomposition antagonistic as a given decomposer or detritivore might find its preferred resources diluted in unpreferred ones (Pan *et al.* 2015). However, the majority of studies were done in natural conditions, in which the ambient plant communities were not held constant or even taken into account to explain litter-mixture decomposition (Jonsson & Wardle 2008; Makkonen *et al.* 2013; Santonja *et al.* 2015).

Under natural conditions, decomposition of a patch of mixed litter may depend on the ambient community matrix. Synergy or antagonism among co-decomposing litter species is induced by small, mostly microscopic organisms interacting with litters across very short distances of some centimeters. But these minute patches of mixed litter are surrounded by larger patches formed by the neighboring vegetation, reflecting for instance the clonal growth or short-distance dispersal of plant species (Kershaw 1963; Herben & Hara 2003; Semchenko *et al.* 2013). Due to this heterogeneity, a patch of mixed litter may be embedded in a plant matrix ranging from identical to very different, both in traits and phylogenetic positions. Moreover, neighborhoods as such can be homogenous or composed of functionally or phylogenetically distinct plant species. We will outline below how this variation in distinctness of neighborhoods might strongly affect the synergy or antagonism during decomposition of a patch of mixed litter, *i.e.* how the effect of diversity on ecosystem functioning might be dependent on the community context.

First, synergy among co-decomposing litter species might be favored by an ambient plant neighborhood composed of functionally dissimilar species. A functionally dissimilar ambient neighborhood might provide dissimilar resources and constraints. For instance, dissimilar specific leaf areas (SLA), leaf C:N ratios or water-holding capacities (WHC), might correspond to dissimilar nutritional compositions or microclimates. Thereby, functionally dissimilar plant neighborhoods may favor resource complementarity and harbor diverse and generalist decomposers and detritivores (Wardle *et al.* 1999; Spehn *et al.* 2000; Hättenschwiler *et al.* 2005; Meier & Bowman 2008; Gessner *et al.* 2010). Diverse decomposers or generalist detritivores might benefit from using multiple litter resources and thus increase their activity, which might trigger a synergy during mixed-litter decomposition (Hedde *et al.* 2010; Vos *et al.* 2011; Handa *et al.* 2014; Coulis *et al.* 2015). Therefore, we hypothesize that functional dissimilarity within the ambient plant neighborhood triggers synergy during decomposition of a mixed-litter patch (Fig. 1).

Second, decomposition of mixed litters might be synergistic if the ambient plant neighborhood is functionally similar to the mixed-litter patch. In such a case, ambient detritivores and decomposers might be particularly capable of using the mixed-litter type in the local patch, resulting in a higher efficiency of decomposer and detritivore organisms to degrade and decompose that litter, ultimately triggering synergistic effects. For instance, ambient decomposers that have been exposed to leaf dry matter contents (LDMC) or WHC similar to those in the mixed-litter patch are likely particularly capable of decomposing the litters in the patch and of facilitating a synergy among these litters. Ultimately, such specialization of ambient decomposers on a locally dominant litter explains why litters often decompose faster below the plants that have produced them, an effect called "Home-Field Advantage" (Ayres *et al.* 2009; Austin *et al.* 2014; Freschet *et al.* 2012; Veen *et al.* 2015). Whether Home-Field Advantage may also foster synergy among litter mixtures is still unknown. We hypothesize that high functional similarity between ambient plant neighborhood and mixed-litter patch triggers Home-Field Advantage also in terms of synergy during decomposition (Fig. 1).

Third, such neighborhood dependency of synergistic effects also implies that the relationship between litter mixing and litter decomposition may change with the phylogenetic diversity of the mixed-litter patch as well as that of the ambient plant neighborhood. Phylogenetically distant species may have diverged in traits related to litter decomposition (Crisp & Cook 2012; Pan *et al.* 2015; but see Prinzing *et al.* 2008). Overall, phylogenetic dissimilarity between two species drawn at random from a pool can be used as a proxy for their functional dissimilarity, which may be useful if traits of interest are numerous and hard to measure (for example, concentrations in possible micronutrients for decomposers and detritivores). Phylogenetic dissimilarity within ambient plant neighborhood and similarity between plant neighborhood and mixed-litter patch may hence trigger synergy for the same

reasons as previously listed for functional dissimilarity. Phylogenetic dissimilarity within a mixed-litter patch may also reflect divergence of litter traits and hence complementarity in litter resources, triggering synergy as explained above. Overall, we hypothesize that decomposition of a mixed-litter patch might be synergistic if phylogenetic dissimilarity within patch and within ambient plant neighborhood is large, or if phylogenetic dissimilarity between mixed-litter patch and ambient plant neighborhood is small (Fig. 1).

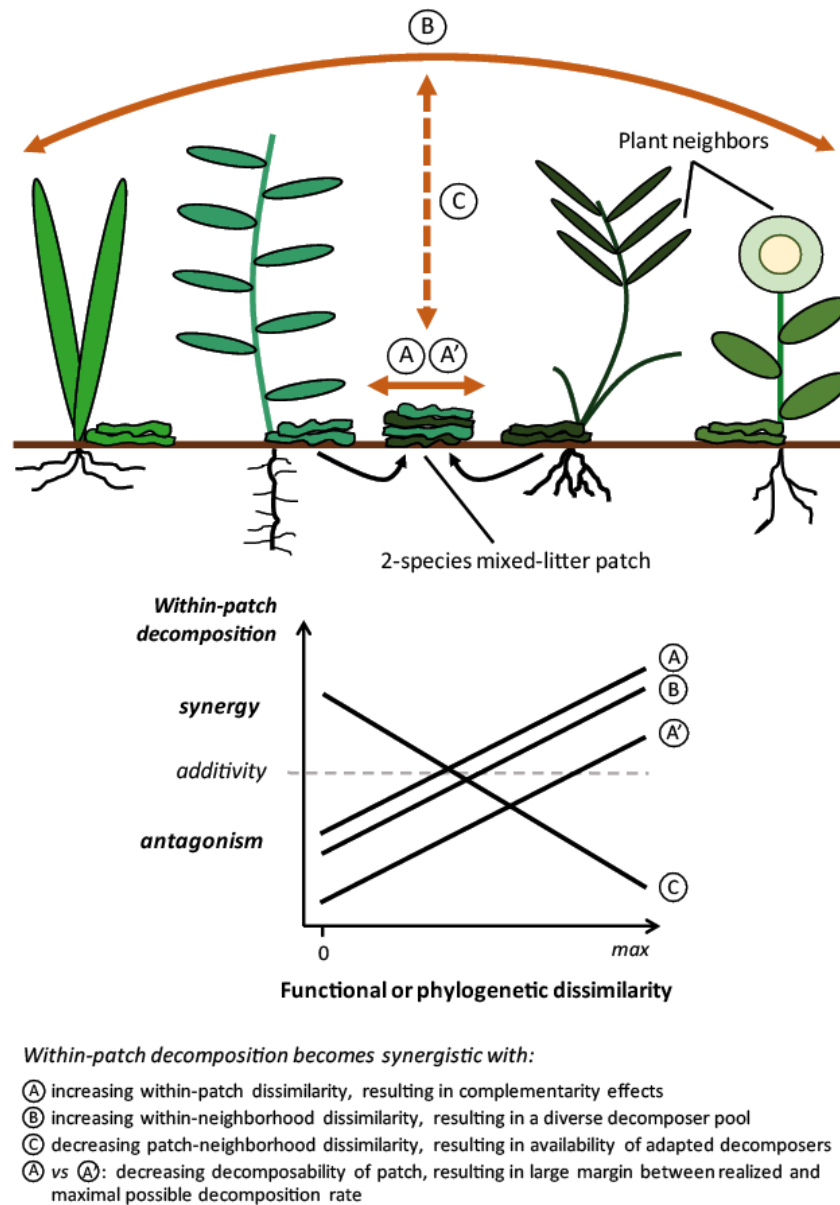


Figure 1. Illustration of our conceptual framework and predictions of hypotheses for how functional and phylogenetic dissimilarities might drive synergy or antagonism during decomposition of a mixed-litter patch – *i.e.* mixed-litter patch decomposing faster or slower than the corresponding mono-specific litters alone: functional and phylogenetic dissimilarities within mixed-litter patch (A and A', respectively poorly and highly decomposable mixed-litter patches), within ambient plant neighborhood (B) and between mixed-litter patch and ambient plant neighborhood (C, equivalent to Home-Field Advantage for decomposition *per se*). Only the hypothesis on functional dissimilarity within mixed-litter patch has been tested so far.

Fourth, and independently of the neighborhood, synergy may especially arise in poorly decomposable mixed litters. Litter decomposition rate of any species may have a maximum, determined by the local environmental conditions, e.g. available decomposers. A highly decomposable litter species, which decomposes at this maximal rate, might not decompose even better due to synergistic effect resulting from litter mixing. Such high litter decomposability results from particular litter traits, for instance high WHC (ensuring water availability for decomposers and detritivores: Makkonen *et al.* 2013), high SLA or low LDMC (representing respectively thin leaves and leaves with few recalcitrant compounds, facilitating colonization by decomposers and consumption by detritivores: Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Garnier *et al.* 2004; Santiago 2007), or low C:N ratio (ensuring nitrogen inputs for decomposers: Kazakou *et al.* 2006; Fortunel *et al.* 2009). Litter mixtures having such high quality traits will hence decompose rapidly but close to the maximal rate, so they might decompose less synergistically. Moreover, some of these traits may be established in some lineages more or less than in others. Grasses for instance, tend to be less decomposable than eudicots (Cornwell *et al.* 2008), which might give much space for synergistic effects due to litter mixing. Overall, we hypothesize that mixed-litter patches composed of poorly decomposable species (for instance, grasses) decompose most synergistically (Fig. 1), and that some traits decreasing decomposition *per se* increase synergy.

Here we tested, to our knowledge for the first time, whether and how the functional and phylogenetic neighborhood of mixed-litter patches drive synergistic or antagonistic decomposition of mixed-litter patches (see Fig. 1). We used a long-term mesocosm experiment with functionally or phylogenetically different neighborhoods, in which we exposed 2-species mixed-litter patches. We quantified phylogenetic and functional dissimilarities at all scales of the experiment (mixed-litter patch, plant neighborhood, and between both), and we quantified functional dissimilarities using four traits: SLA, LDMC, WHC and C:N ratio. We measured litter decomposition and non-additive effects (synergy to antagonism) for each mixed-litter patch. We tested the following prediction of our above hypotheses: synergy of litter decomposition within a mixed-litter patch is favored by (i) high functional and phylogenetic dissimilarities within ambient plant neighborhood; (ii) low functional and phylogenetic dissimilarities between ambient plant neighborhood and mixed-litter patch; (iii) high functional and phylogenetic dissimilarities within mixed-litter patch; (iv) low decomposability of litter species.

MATERIAL & METHODS

Selection and combination of mixed-litter species

Based on existing floristic regional datasets, we selected 20 species commonly present in grassland ecosystems of Brittany (Western France) to conceive mixed litters: *Achillea millefolium* (L.), *Angelica*

syvestris (L.), *Brachypodium pinnatum* (L.), *Centaurea nigra* (L.), *Cirsium arvense* (L.), *Dactylis glomerata* (L.), *Deschampsia cespitosa* (L.), *Elytrigia repens* (L.), *Festuca rubra* (L.), *Filipendula ulmaria* (L.), *Holcus lanatus* (L.), *Holcus mollis* (L.), *Molinia caerulea* (L.), *Plantago lanceolata* (L.), *Potentilla erecta* (L.), *Potentilla reptans* (L.), *Ranunculus repens* (L.), *Rumex obtusifolius* (L.), *Succisa pratensis* (L.), *Symphytum officinale* (L.). These species were selected to encompass various functional properties and phylogenetic positions (8 grasses, 12 eudicots, and various families within eudicots). From these 20 species, we conceived 120 distinct and contrasted combinations of 2-species litter mixtures in order to obtain a wide, continuous range of functional and phylogenetical dissimilarities (most combinations had only one replicate). 37 litter mixtures included two grass species, 48 mixtures included only one grass species and 35 mixtures included no grass species - see Tab. S1 for the occurrence of each species in litter mixtures.

Selection and floristic characterization of plant neighborhoods

We selected the plant neighborhoods in the mesocosm experiment of the University of Rennes 1 (Western France, 48°06'58.6"N 1°38'15.5"W). This experiment was set up in 2009 and consists of 120 mesocosms of 1.30 x 1.30 m containing 12 different mixtures of grassland species replicated 10 times (Benot *et al.* 2013). Mixtures had four levels of initial species richness (1, 4, 8, 12) and three distinct specific compositions for each level of species richness in order to mimic different plant communities of grassland ecosystems. Mesocosms were yearly mowed and plant material was exported to mimic semi-natural grasslands. The 12 sown species are very common and abundant in Western France and were: *Agrostis stolonifera* (L.), *Agrostis tenuis* (L.), *Brachypodium pinnatum*, *Centaurea nigra*, *Chamaemelum nobile* (L.), *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Holcus mollis*, *Lolium perenne* (L.) and *Ranunculus repens* (M.). We selected 60 mesocosms which varied in richness, identity, and relative abundance of species - 10 replicates of mixtures of 1, 4, 4, 8, 8 and 12 species, with two different plant composition for mixtures of 4 and 8 species. Importantly, the realized range of species compositions in neighborhoods of mixed-litter patches is much larger and more continuous due to major variation in plant species distribution within mesocosms. We mapped plant species distribution in each mesocosm in early spring 2015, with an 80 x 80 cm square grid of 10-cm cell size (64 cells per grid, following Benot *et al.* 2013). The presence of each rooted species was noted in each cell. Based on this mapping, we selected in each mesocosm two distinct and contrasted neighborhoods, separated by at least 30 cm. Plant neighborhood composition was quantified by calculating the number of cells occupied per each neighboring species in a radius of 15 cm around the center of the neighborhood (*i.e.* comprising the cell of the center of the neighborhood and the eight surrounding cells). These calculation were made using GIS (ArcGIS 10.1, ESRI, Redlands, California, USA). Finally, we randomly assigned one litter mixture to each plant neighborhood.

Characterization of functional dissimilarities

Functional dissimilarities were calculated measuring four functional traits indicative of litter quality: Specific Leaf Area (SLA), Leaf Dry Matter Content (LDMC), Water Holding Capacity (WHC) and Carbon:Nitrogen ratio (C:N). These functional traits mainly determine the physical properties of litter and the litter microclimate (Santiago 2007; Makkonen *et al.* 2013) as well as the litter nutrient content (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Quested *et al.* 2007). We measured these traits on all species present in the pool of litter mixtures and plant neighborhoods. We measured on two green leaves collected on five different individuals the SLA and the LDMC, following the protocols of Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). The five individuals were collected in different local environments, to obtain a representative mean value for each trait and each species. For each of the 5 individuals, we also measured the C:N ratio on naturally senesced leaves, using an elemental analyzer (FLASH EA 1112 Thermo Finnigan, Waltham, Massachusetts, USA). We also measured the WHC, on dead leaves that were immersed in distilled water during 24h, drained and weighed, then dried at 65°C during 48h and weighed again. WHC was calculated following the formula: water-saturated weight / dry weight. The mean and variance of trait values for each species and each trait are described in Tab. S1.

For each pair of species present in the pool of litter mixtures and plant neighborhoods, we extracted the Euclidian distance between both species in the 4-dimensional space with an axis for each trait we measured (Villéger, Mason & Mouillot 2008). Trait data were standardized to give similar weight to each trait in the multi-dimensional space. This approach has the advantage of not reducing information by an initial ordination, which was unnecessary since traits were not overly correlated (all $r < 0.14$, except for LDMC vs WHC: $r = -0.52$). We calculated three types of functional dissimilarity: (i) functional dissimilarity within litter mixture, as the Euclidian distance between both species composing the litter mixture; (ii) functional dissimilarity within plant neighborhood, as the abundance-weighted mean Euclidian distance between all pairs of species composing the neighborhood; (iii) functional dissimilarity between litter mixture and plant neighborhood, as the abundance-weighted mean Euclidian distance between each species of the litter mixture and each species of the neighborhood. The variation range of functional dissimilarities is described in Tab. S2.

Characterization of phylogenetic dissimilarities

We calculated phylogenetic dissimilarities using a recent angiosperm phylogeny corresponding to a dated tree of the Dutch flora based on *rbcl* DNA sequences (see Hermant *et al.* 2012). The tree is highly congruent with, but often more resolved than that of Durka & Michalski (2012) for the larger region of Europe. The tree is also congruent with that of Zanne *et al.* (2013). Zanne *et al.*'s tree covers some 10-15% of the global Angiosperm flora, which renders it inevitably less complete and representative of

the Western France grassland genera than the complete tree we used. We note that estimation of age of the crown node of Angiospermae from dating molecular phylogenies is still an issue of considerable uncertainty (Bell *et al.* 2010; Smith *et al.* 2010; Magallon *et al.* 2013). However, the congruence among several dated molecular reconstructions of the earliest evolution in Eudicotyledoneae and paleobotanic records (Doyle & Hotton, 1991) suggest that age estimate provides a robust constraint for calibrating phylogenies in this large taxon (see Magallon *et al.* 2013). We therefore used this estimate as a fixed age constraint for the crown node of Eudicotyledoneae in our dating analyses of Dutch angiosperms. Hermant *et al.* (2012, Appendix E) provide details on other node calibrations. For each pair of species present in the pool of litter mixtures and plant neighborhoods, we calculated the patristic distance, *i.e.* distance among both species as path-length distance along branches of tree from one species to the other one. These distances represent twice the age of the species' last common ancestor. Calculations were made using Mesquite software (Maddison & Maddison 2017).

We calculated phylogenetic dissimilarities within litter mixture, within plant neighborhood and between both, as we did for functional dissimilarities. We calculated the phylogenetic dissimilarity within litter mixture as the patristic distance between both species composing the litter mixture, and we calculated the phylogenetic dissimilarity within plant neighborhood as the abundance-weighted mean patristic distance between all pairs of species composing the neighborhood. Finally, we calculated the phylogenetic dissimilarity between litter mixture and plant neighborhood as the abundance-weighted mean patristic distance between each species of the litter mixture and each species of the neighborhood. The variation range of phylogenetic dissimilarities is described in Tab. S2, and the correlations between functional and phylogenetic dissimilarities are given in Tab. S3, showing that both variables did not correlate across litter mixtures, but correlated positively across plant neighborhoods and partly across litter mixture-plant neighborhood comparisons.

Decomposition of litter mixtures and comparisons to monospecific litters

In autumn 2014, we collected naturally senesced litter for the 20 litter-mixture species. Species present both in mesocosms and litter mixtures (8 species) were collected in mesocosms and species only present in litter mixtures (12 species) were collected nearby grasslands in the Rennes region. Litter was air-dried, and the 120 litter mixtures were assembled and placed into 8 x 8 cm litterbags. We tried to have identical masses for both species composing each litter mixture and the precise masses were noted. Litterbags had 2 mm mesh on their upper side to avoid contamination by allochthonous litter, and 5 mm mesh on their lower side to facilitate access for the numerous detritivores that shuttle between litter and soil (Santonja *et al.* 2016). During the period of exposure, litter always remained moist and was never brittle, preventing the loss of small fragments of litter. Each litterbag contained

1g of litter, oven-dried equivalent (air-dry/oven-dry ratio calculated from subsamples that were oven-dried but not exposed to decomposition).

We exposed each litter mixture in its respective plant neighborhood and started the decomposition experiment in February, 2015. To calculate synergistic or antagonistic effects during litter-mixture decomposition, *i.e.* non-additive effects (NAE), we also exposed in each neighborhood two litterbags containing the corresponding mono-specific litters alone. These mono-specific litterbags were exposed very close (one to two centimeters) to the litter mixture, contained 1g of litter (oven-dried equivalent) and had mesh identical to mesh of litter-mixture litterbags. All litterbags were collected 6 weeks later: a phase that is of particular interest as litter-mixture interactions mainly occur in the initial stages of litter decomposition (Hoorens, Aerts & Stroetenga 2002; Hättenschwiler *et al.* 2005; Srivastava *et al.* 2009). At that moment, litter mixtures had reached between 30-60% mass loss, reflecting the rapid decomposition during the humid and relatively warm, frost-free winter in the study region which increases decomposer activity. High decomposition also results from the high decomposability of herbaceous eudicots (Cornelissen 1996; Cornwell *et al.* 2008). We cleaned the litter by hand, oven-dried it at 65°C for three days and calculated mass loss (%) as $(1 - (m_1/m_0)) \times 100$, where m_1 is the oven-dry weight at collection and m_0 the initial oven-dry equivalent dry weight. We calculated the expected decomposition of litter mixtures, as the mean decomposition between the two mono-specific litters weighted by the precise proportion of the two species in the litter mixture. Then, we calculated non-additive effects (NAE) of litter-mixture decomposition as:

$$NAE = \frac{(O - E)}{(E)}$$

Where O is the observed decomposition of litter mixture and E is the expected decomposition of litter mixture. Division by E ensures a similar scale of non-additive effects for highly and poorly decomposable litter mixtures. Litter-mixture decomposition could be additive (NAE=0, *i.e.* no significant difference between observed and expected decomposition), synergistic (NAE>0, *i.e.* observed decomposition higher than expected), or antagonistic (NAE<0, *i.e.* observed decomposition lower than expected; Wardle *et al.* 1997). Note that alternative quantifications of non-additive effects (*i.e.* log-ratios) led to the same results thereafter.

Statistical analyses

Prior to analyses, we center-reduced all independent and dependent variables (*i.e.* for each variable, subtracting from each value the mean of the variable and then dividing the difference by the standard deviation of the variable), permitting comparisons between regression coefficients of different variables within a given model and among models. We used multiple ordinary least squares regression

models to test the effects of functional and phylogenetic dissimilarities on (a) non-additive effects of litter-mixture decomposition and (b) litter-mixture decomposition *per se*. As independent variables, we also included in these models the mean functional characteristics of litter mixtures (SLA, LDMC, WHC and C:N) as they may also influence decomposition; we also included the percentage of grasses within litter mixture, to account for phylogenetic position of litter species and not only for phylogenetic distances between them. To understand the effect of overall functional dissimilarities on non-additive effects tested in (a), we tested (c) how non-additive effects depended on dissimilarities of each of the individual traits (SLA, LDMC, WHC, C:N ratio) within litter mixture, within plant neighborhood and between both (see Tab. S6). The identity and abundance of species (in both neighborhood and litter-mixture species) might also affect non-additive effects (Wardle *et al.* 2003; Wardle *et al.* 2006; Ball *et al.* 2008; Nielsen *et al.* 2011), we hence tested (d) the effect of abundance of species composing the litter mixtures and the plant neighborhoods on non-additive effects (see Tab. S7). Note that we also included the abundances of all individual species and the neighborhood species richness in the initial set of variables tested in (a), as well as mesocosm as a random factor, but these variables were excluded during model selection. Finally, we tested (e) the effect of decomposability of litter mixtures (averaged decomposition from the two monospecific litterbags) on non-additive effects, through a simple ordinary least squares regression model. For analyses in (a), (b), (c) and (d) we built all possible models, *i.e.* all possible combinations of independent variables, including in (a), (b) and (c) the interaction terms between dissimilarity within litter mixture and dissimilarity within plant neighborhood - testing whether dissimilar litter mixtures decompose better if the plant neighborhood is dissimilar too. Then, we performed a best subset search and selected the 10 best models based on AIC and BIC (Burnham & Anderson 2002; Chen & Chen 2008). This procedure is more robust than a backward stepwise selection procedure when independent variables are numerous compared to replicates and differences between models are likely to be small (Miller 2002). We graphically explored residuals using probability plots and predicted vs residual plots, and we excluded five residual outliers (out of 120 data points) to fulfill the assumption of normality and homogeneity of residuals. All statistical analyses were performed with R 3.0.3 software (R Development Core Team, 2014).

RESULTS

In general, litter mixtures decomposed quickly if composed of species that each decomposed quickly (Fig. S2), but 24% of the variance in litter-mixture decomposition remained unexplained, reflecting presence of synergies or antagonisms. Litter-mixture decomposition triggered strong non-additive effects, from antagonistic effects with 60% less decomposition than expected to synergistic effects

with 80% more decomposition than expected (Fig. S1). Overall, the mean of non-additive effects was around 8% synergy and was significantly larger than 0 ($t=3.0$, $P=0.004$, $df=114$).

Phylogenetic dissimilarity within plant neighborhood and functional dissimilarity between litter mixture and plant neighborhood render decomposition synergistic

The 10 best models explaining non-additive effects by functional and phylogenetic dissimilarities were highly significant and were very close in terms of likelihood and explained variance, with AIC and BIC always varying from a given model to its closest one by less than 2, giving high confidence in the variables selected in all models (Tab. S4, and Tab. S5 for models for decomposition *per se*). AIC and BIC gave priority to the best model, therefore we only present that model in Tab. 1. Note that results are robust despite the somewhat large number of variables (relative to 120 replicates): best models of a given analysis all identified the same set of variables and all variance inflation factors were distinctly smaller than what is usually considered indicative of overly multicollinearity (Tab. 1, Tab. S4 and Tab. S5). Species identities and interaction terms among dissimilarities were excluded from the 10 best models, therefore we did not present them in Tab. 1. The retained variables explained more variance than models using only species identities (see Tab. S7). We observed that phylogenetic dissimilarity within plant neighborhood triggered synergy during litter-mixture decomposition, and functional dissimilarity between litter mixture and plant neighborhood turned antagonism into synergy (Tab. 1, Fig. 2, A, B). These results are not biased by the correlation between functional and phylogenetic dissimilarities within plant neighborhoods (Tab. S3): even after exclusion of phylogenetic dissimilarity within plant neighborhood, functional dissimilarity within plant neighborhood remained non-significant (albeit showed a tendency: $P=0.08$). Contrary to the neighborhood effect, functional dissimilarity within litter mixture turned synergy into antagonism, but with a weaker effect than the previously-mentioned effects related to plant neighborhood (Tab. 1, Fig. 2 C). The effect of functional dissimilarity within litter mixture and between litter mixture and plant neighborhood was especially due to one functional trait, LDMC (see Tab. S6). Finally, our models also showed that litter mixtures of low mean WHC, high mean C:N and high percentage of grasses decomposed more synergistically (Tab. 1).

Table 1. Summary of the best model explaining (i) non-additive effects of litter-mixture decomposition and (ii) decomposition *per se* of litter mixtures. Non-additive effects of litter-mixture decomposition as well as litter-mixture decomposition *per se* depended on phylogenetic and functional dissimilarities of litter-mixture and plant neighborhood, on litter-mixture trait means (Specific Leaf Area, SLA; Leaf Dry Matter Content, LDMC; Water Holding Capacity, WHC; Carbon:Nitrogen ratio, C:N) and on percentage of grasses within litter mixture. Variance inflation factors of independent variables were from 1.06 to 1.82 in the best model of non-additive effects and from 1.03 to 2.39 in the best model of decomposition *per se*. Given model parameters are the selected variables with their coefficient and significance (*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$), the degree of freedom (Df) the adjusted- R^2 (adj- R^2), the F statistic (F) and the probability of the model (P).

Variable	Phylogenetic dissimilarity			Functional dissimilarity			Litter-mixture trait mean				Grass % within LM	Df	adj- R^2	F	P
	within PN	within LM	between LM and PN	within PN	within LM	between LM and PN	SLA	LDMC	WHC	C:N					
Non-additive effects	0.18*				-0.30**	0.36**			-0.22*	0.21*	0.46***	108	0.19	5.5	$5 \cdot 10^{-5}$
Decomposition <i>per se</i>		0.16		0.23***	-0.13		-0.21**		0.19**	0.15*	-0.52***	107	0.55	20.7	$2 \cdot 10^{-16}$

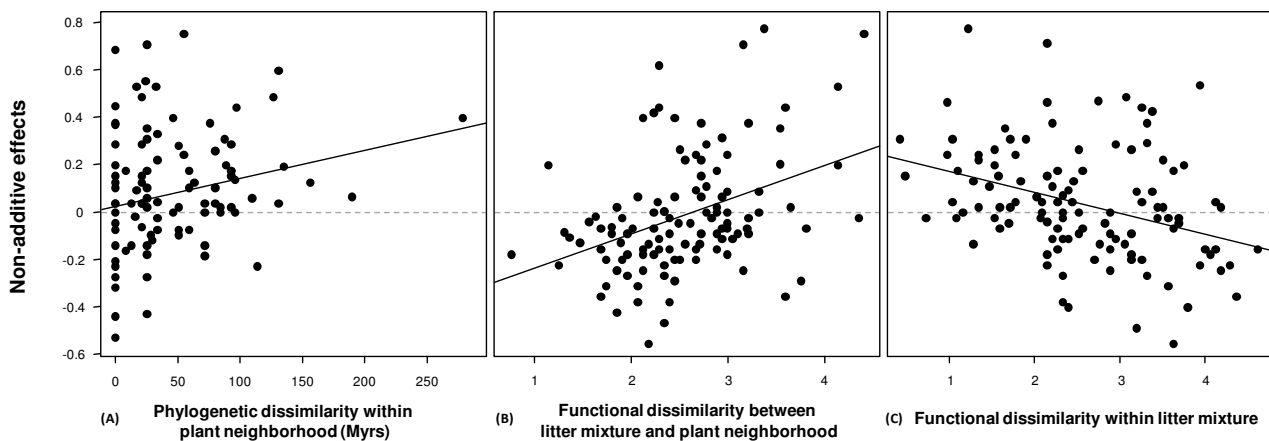


Figure 2. Non-additive effects of litter-mixture decomposition (positive values indicating synergy) depending on phylogenetic dissimilarity within ambient plant neighborhood (A, standardized regression coefficient = 0.05, $P < 0.05$), on functional dissimilarity between litter mixture and plant neighborhood (B, standardized regression coefficient = 0.09, $P < 0.01$), and on functional dissimilarity within litter mixture (C, standardized regression coefficient = -0.08, $P < 0.01$). Removing the isolated point at the right of the graph (A) does not reduce the strength of the relationship. Each graph presents partial residuals, *i.e.* accounting for the simultaneous effect of the other independent variables not presented in that graph – see Tab. 1 for full statistical results.

Poorly decomposable litters decompose more synergistically

Synergy among litter mixtures was high if species composing mixtures, in monospecific treatments, were poorly decomposable: mean monospecific decomposability of litter-mixture species decreased synergy among species ($P=0.001$, $r^2=0.08$, $F=11.4$, $df=114$, Fig. 3, A). Consistently, several variables that

decreased litter-mixture decomposition *per se* (see Tab. 1) increased synergy. Specifically, low WHC and high percentage of grasses within litter mixture decreased litter-mixture decomposition *per se*, but increased synergy (Fig. 3, B, C – note that high C:N ratio, in contrast, increased both decomposition and synergy).

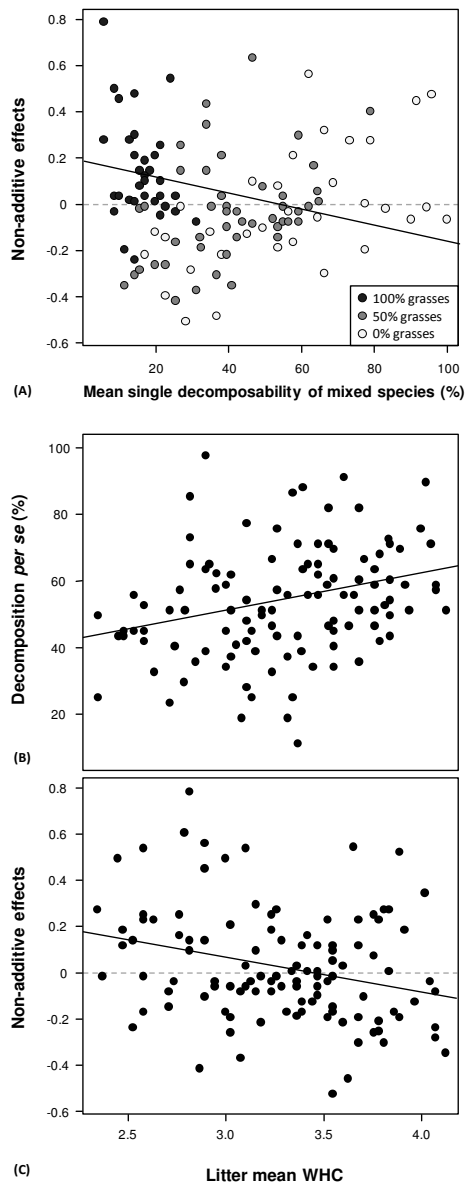


Figure 3. Litter-mixture decomposability decreased synergy. High decomposability of species composing litter mixtures (*i.e.* high average across their respective monospecific decomposition rates) was related to low synergy (A, $P=0.001$, $r^2=0.08$, $F=11.4$, $df=114$). Grasses decomposed slower but the more synergistically (A, see Tab. 1; note that interaction term between grass percentage and decomposability was not significant). Also, high mean WHC of litter mixture increased litter-mixture decomposition *per se* (B, standardized regression coefficient = 0.04, $P < 0.01$, see Tab. 1) while it decreased synergy (C, standardized regression coefficient = -0.06, $P < 0.05$, see Tab. 1). Data points in B and C are partial residuals of the best model showed in Tab. 1, so account for other independent variables.

DISCUSSION

We demonstrated that litter mixing in temperate grassland communities triggered both synergy and antagonism during decomposition, and that synergy and antagonism were driven by the characteristics of mixed-litter species as well as those of species of the ambient plant neighborhood. We note that

our results were correlations and not manipulative experiments that can establish certain causation. We observed that, within mixed-litter patch, functional dissimilarity tended to turn synergy into antagonism. However, plant neighborhoods had stronger and opposing effects: phylogenetic dissimilarity within neighborhood and functional dissimilarity between mixed-litter patch and neighborhood tended to turn antagonism into synergy. We also showed that poorly decomposable mixed-litter patches decomposed more synergistically.

A neighborhood of phylogenetically distant species might harbor diverse decomposers and detritivores thereby favoring synergistic decomposition of mixed-litter patches

We observed that phylogenetic dissimilarity within ambient plant neighborhood triggered synergy during decomposition of mixed-litter patches. The synergistic decomposition rate in dissimilar neighborhoods might be due to a larger range of biotic and abiotic conditions, caused by more distantly related species ultimately harboring a more diverse pool of detritivores and decomposers. From such a diverse pool, the mixed-litter patch might recruit the decomposers and detritivores capable of benefiting from litter mixing, which might be more efficient in decomposing litter mixtures rather than mono-specific litters (Wardle *et al.* 1999; Spehn *et al.* 2000; Milcu *et al.* 2006). As phylogenetic dissimilarity within neighborhood increased synergy and functional dissimilarity did not, the neighbors' functional traits involved in the effect of phylogenetic dissimilarity were not those we measured. Moreover, as phylogenetic dissimilarity influenced synergistic effects only within plant neighborhood, these unmeasured traits acted only at the scale of the plant neighborhood, *i.e.* acted rather on the pool of detritivores and decomposers than on the properties of mixed-litter patches. Candidate traits that differ among distantly related species (Pan *et al.* 2015) and likely to drive the composition of the pool of detritivores and decomposers may be root traits such as root density, root microbiota or root exudates (Kuzyakov, Hill & Jones 2007; Lindahl & Tunlid 2015; Soudzilovskaia *et al.* 2015). We stress, however, that we did not sample detritivores and decomposers nor measure their activity so this decomposer-pool mechanistic hypothesis remains to be tested: do ambient neighborhoods composed of distantly related plant species harbor pools of decomposers that are more efficient in decomposing mixed than mono-specific litters, and does this reflect diversity of niche conditions in the neighborhood?

Functional dissimilarity between neighborhood and mixed-litter patch might favor synergy through Away-Field Advantage

We found that ambient plant neighborhoods that are functionally dissimilar to the mixed-litter patch tended to turn antagonism into synergy. This is contrary to our hypothesis that similarity between patch and ambient neighborhood should favor synergy due to a Home-Field Advantage, *i.e.* the

availability of decomposers and detritivores being particularly adapted to mixed-litter quality (Ayres *et al.* 2009; Freschet *et al.* 2012; Austin *et al.* 2014; Veen *et al.* 2015). Instead, our result suggests that synergy within a mixed-litter patch might be favored by the uniqueness of the patch within its neighborhood: a functionally unique patch is one that attracts across a large scale the decomposers preferring the characters of this patch, possibly leading to an over-proportional decomposer activity facilitating synergy. Specifically, patches that have high or low LDMC compared to their neighborhood decomposed most synergistically (Tab. S6). These patches possibly attracted across a large neighborhood decomposers whose activity benefited from extreme LDMC: either decomposers whose colonization and activity was facilitated by low LDMC, or detritivores performing compensatory feeding on high LDMC (*i.e.* enhanced consumption rate on poor-quality litter to ensure sufficient resource assimilation to meet metabolic needs, Gessner *et al.* 2010). Alternatively, a functionally unique litter patch might be one that attracted from the pool of decomposers only the most generalist species, *i.e.* those that might be more efficient in decomposing a mixed litter and less efficient in decomposing a monospecific litter. Whatever the explanation for synergy due to dissimilarity between patch and neighborhood, we may speculate that this synergy might compensate for a possible negative effect of dissimilarity between patch and neighborhood on decomposition *per se* (as predicted by Home-Field Advantage), and might explain why we and other authors (Gießelmann *et al.* 2011; Veen *et al.* 2015) did not find this negative effect on decomposition *per se*. Future research should test whether litter patches that are functionally unique within their neighborhood do indeed attract specialist decomposers across large surfaces, or rather select for generalist decomposers within the available pool. Also, the consequences of decomposer assembly for litter decomposition and synergistic effects require further investigation.

Functional similarity within mixed-litter patch might favor synergy through increased resource concentration

We showed that functional similarity within mixed-litter patch tended to turn antagonism into synergy during decomposition. These results contradict numerous previous studies that mainly reported that functional trait similarity decreased synergistic effects (Pérez Harguindeguy *et al.* 2008; Berglund & Ågren 2012; Makkonen *et al.* 2013). We suggest that functional similarity among co-decomposing litter species increased concentration of litter resources, facilitating their colonization or consumption by specialist decomposers and detritivores (Pan *et al.* 2015). Specifically, we showed that this effect of functional dissimilarity was especially due to one particular trait, LDMC (see Tab. S6). In mixed-litter patches with such high LDMC dissimilarity, the litter species with high LDMC might have inhibited colonization of the other litter species, due to the dilution of easily decomposable compounds by recalcitrant compounds such as lignin and cellulose (Hedde *et al.* 2010; Vos *et al.* 2011). Future studies

would need to test whether abundance and activity of a given decomposer indeed declines overproportionally if traits of involved litter species become more dissimilar.

Poorly decomposable litters might decompose more synergistically due to a large margin between realized and maximal possible decomposition rate

Finally, and independently of the neighborhood effects, our results showed that high decomposability of litter species statistically decreased the synergy we observed when mixing these species. Consistently, some traits that increased mixed-litter decomposition *per se*, such as high mean WHC or low percentage of grasses, decreased synergy. We suggest that litter decomposition might have a maximum, basically the physiological optimum for fragmentation of leaves and respiration of carbohydrates. Synergy will not permit going beyond this maximal decomposition. For instance, in mixed litters with high mean WHC, the moisture level was already favorably high and constant. Therefore, the litter species with the relatively lowest quality probably did not benefit much from the presence of the other litter species. In contrast, in mixed litters with low mean WHC, moisture conditions were unfavorable for decomposers and the litter species with the lowermost WHC probably benefited more from the presence of another litter species with somewhat higher WHC. We note however that other studies have found a positive relationship between decomposability of mixed litters and synergistic effects (Cuchietti *et al.* 2014; Setiawan *et al.* 2016), the issue hence requires further investigation.

Possible feedbacks on community assembly processes

Synergistic or antagonistic nutrient recycling within a mixed-litter patch correlated with the functional and phylogenetic characteristics of the patch but also with those of the neighborhood. We hence demonstrated the combined effects of plant and litter assemblages across multiple scales on litter species interactions. At the local scale of a mixed-litter patch, synergistic decomposition was favored by similarity among litters suggesting that decomposers profited from high resource concentration. At the larger scale of neighborhoods, in contrast, synergistic decomposition within patch was favored by dissimilarities among neighbors (or between patch and neighbors), suggesting that such neighborhoods provided complementary resources and conditions which maintained detritivores and decomposers capable of profiting from a highly concentrated local patch. Overall, the results suggest that nutrient recycling is most synergistic in homogenous patches within a heterogeneous and distinct matrix. Such spatial vegetation structures occur for instance through clonal growth or low-dispersal distances (Herben & Hara 2003; Semchenko *et al.* 2013). We may hypothesize that synergistic decomposition among litters of two coexisting species might possibly contribute to the maintenance of such vegetation structures, through an increased availability of soil nutrient benefiting to the growth

of both coexisting species. However, our study was too short duration (6 weeks) to verify this hypothesis and more long-term studies (Mao, Yu & Zeng 2015) are needed.

Mixed litters also decomposed more synergistically when composed of species of low WHC or of grasses. Low WHC may be representative of a resource-conservative strategy as we find it in stressful environments (Wright *et al.* 2004). It has been suggested that facilitation is particularly important in such environments (Maestre *et al.* 2009; López *et al.* 2016). The observed synergy in decomposition might be another form of facilitation, which has not been recognized so far. Synergistic decomposition might indeed increase nutrient availability and benefit to both species providing the mixed litter. Similarly, facilitation through synergistic decomposition might also favour coexistence of grasses. Coexistence of grasses is a commonly observed phenomenon (Cahill *et al.* 2008) that increases the number of patches that can be occupied per grass species and might thereby reduce extinction probability (Prinzing *et al.* 2016). We may speculate that ultimately such facilitation in nutrient recycling has contributed to the impressive success of grasses, through feedback between ecological coexistence, ecosystem functioning and evolutionary diversification of lineages (Prinzing *et al.* 2017).

CONCLUSIONS

We demonstrated that in temperate grassland communities, phylogenetic dissimilarity within ambient plant neighborhood, and functional dissimilarity between mixed-litter patch and ambient plant neighborhood tended to turn antagonism during decomposition into synergy. This might be due, respectively, to a diverse pool of specialist detritivores and decomposers, and to the uniqueness of local resources, attracting specialists from far or filtering generalists from nearby. In contrast, functional-trait dissimilarity within mixed-litter patch tended to turn synergy into antagonism, probably via diluting local resources for specialist detritivores and decomposers. Synergy was in addition statistically higher in poorly decomposable mixed-litter patches, suggesting that litter decomposition has a maximum and high litter decomposability could not be further improved by any synergistic effect. Overall, our results suggest that decomposition of mixed-litter patches was synergistic if mixed species provided similar resources but the ambient plant neighborhood complementary resources. Thus, the relationship between increasing diversity due to mixing litters and the ecosystem function of decomposition was highly dependent on the plant community context. We hope these results open new insights and contribute to a more pluralistic view on diversity-ecosystem functioning relationships.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Marie-Lise Benot and Anne-Kristel Bittebiere for their participation in the plant mapping campaigns. We also acknowledge Valérie Gouesbet, Thierry Fontaine and Fouad Nassur for the maintenance of the experimental design.

AUTHOR'S CONTRIBUTION

L. Barbe, V. Jung, C. Mony and A. Prinzing conceived the experiments. L. Barbe performed the experiments, with help of V. Jung, C. Mony and A. Prinzing. L. Barbe analyzed the data, with help of A. Prinzing. L. Barbe wrote the manuscript, with help of V. Jung, C. Mony, A. Prinzing, M. Santonja and I. Bartish, who also provided the phylogenetic tree.

SUPPORTING INFORMATION

Table S1. Means and standard deviation of functional traits for the 20 species of the litter-mixture experiment (Specific Leaf Area, SLA; Leaf Dry Matter Content, LDMC; Water Holding Capacity, WHC; Carbon:Nitrogen ratio, C:N). The table also present the number of occurrence for each species in the litter mixtures. SLA is in mm²/mg, LDMC in mg/g, and WHC and C:N have no unit. Grass species are in bold.

Species	LDMC		SLA		C:N ratio		WHC		Occurrence in litter mixtures
	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	
<i>Cirsium arvense</i>	126.2	6.1	23.6	0.7	29.2	3.7	3.03	0.14	11
<i>Potentilla reptans</i>	238.0	16.1	27.9	1.7	33.5	6.8	3.66	0.23	5
<i>Plantago lanceolata</i>	133.1	14.9	27.7	4.3	33.9	2.9	3.44	0.28	7
<i>Filipendula ulmaria</i>	312.9	20.2	20.1	1.2	20.0	2.0	2.32	0.05	7
<i>Achillea millefolium</i>	143.6	22.8	23.3	4.3	31.1	5.7	3.98	0.31	10
<i>Angelica sylvestris</i>	212.6	12.4	20.5	1.3	32.3	6.1	3.58	0.43	9
<i>Symphytum officinale</i>	145.5	24.5	22.8	2.7	25.2	2.0	3.25	0.23	9
<i>Potentilla erecta</i>	325.8	12.2	25.0	2.3	41.9	2.8	2.79	0.27	8
<i>Rumex obtusifolius</i>	158.9	13.9	34.9	4.1	30.7	1.8	2.58	0.77	5
<i>Ranunculus repens</i>	177.0	13.4	28.5	3.0	21.7	5.3	3.30	0.21	18
<i>Succisa pratensis</i>	186.8	10.1	21.2	2.9	67.4	2.8	4.01	0.30	8
<i>Centaurea nigra</i>	207.3	17.5	19.5	2.2	43.5	1.7	3.16	0.29	21
<i>Deschampsia cespitosa</i>	326.4	23.6	11.3	1.3	18.0	2.1	3.86	0.39	12
<i>Holcus lanatus</i>	257.5	29.8	32.1	5.1	33.6	8.8	4.33	0.25	21
<i>Elytrigia repens</i>	356.0	12.6	21.2	1.7	19.5	4.1	2.68	0.29	17
<i>Dactylis glomerata</i>	283.9	16.0	23.0	1.5	19.7	1.0	3.73	0.41	18
<i>Festuca rubra</i>	284.8	48.2	19.0	2.6	22.2	0.9	3.73	0.20	13
<i>Holcus mollis</i>	495.2	15.7	23.4	3.6	21.3	2.3	2.43	0.38	19
<i>Brachypodium pinnatum</i>	380.1	47.3	23.3	5.1	46.4	1.9	2.22	0.34	12
<i>Molinia caerulea</i>	385.8	22.0	21.2	1.3	45.3	6.8	2.41	0.12	10

Table S2. Means and variances of functional and phylogenetic dissimilarities, measured within and between ambient plant neighborhoods (PN) and litter mixtures (LM), and means and variances of litter-mixture traits (Specific Leaf Area, SLA; Leaf Dry Matter Content, LDMC; Water Holding Capacity, WHC; Carbon:Nitrogen ratio, C:N). Phylogenetic dissimilarities are in million years, SLA in mm²/mg, LDMC in mg/g, and functional dissimilarities, WHC and C:N have no unit. The overall sample size is n.

Variable		n	Min	Max	Mean	SD
Phylogenetic dissimilarity	within PN	120	0	286.1	42.1	45.7
	within LM	120	13.9	286.1	194.9	109.8
	between LM and PN	120	20.8	286.1	164.9	92.7
Functional dissimilarity	within PN	120	0	2.4	1.1	0.7
	within LM	120	0.5	4.7	2.6	0.9
	between LM and PN	120	0.7	4.4	2.5	0.7
Litter-mixture trait mean	SLA	120	15.2	31.4	23.3	3.3
	LDMC	120	134.9	440.5	270.0	75.2
	WHC	120	2.3	4.1	3.3	0.4
	C:N	120	18.7	55.4	30.5	8.0

Table S3. Correlations between functional and phylogenetic dissimilarities, calculated within litter mixture (LM), within plant neighborhood (PN) and between both. Euclidian dissimilarity is the overall functional dissimilarity used in models (see calculations and explanations in Methods), and other functional dissimilarities are calculated for individual traits (specific leaf area, SLA; leaf dry matter content, LDMC; water holding capacity, WHC; carbon:nitrogen ratio, C:N). For each correlation, the given parameter is the Pearson's or the Spearman's coefficient (depending on the normality of the variable distribution), with its significance (*: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001).

			<i>Phylogenetic dissimilarity</i>		
			within LM	within PN	between LM and PN
<i>Functional dissimilarity</i>	within LM	Euclidian	-0.01		
		SLA	-0.01		
		LDMC	0.20*		
		WHC	-0.21		
		C:N	0.06		
	within PN	Euclidian		0.68***	
		SLA		0.63***	
		LDMC		0.54***	
		WHC		0.62***	
		C:N		0.45***	
	between LM and PN	Euclidian			0.28**
		SLA			-0.13
		LDMC			0.55***
		WHC			0.0001
		C:N			0.29**

Table S4. Summary of the 10 best models explaining non-additive effects of litter-mixture decomposition (positive values favoring synergy). Given model parameters are the selected variables with their coefficient and significance (*: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001), the degree of freedom (Df), the adjusted-R² (adj-R²), the F statistic (F), the probability of the model (P), the Akaike Information Criteria (AIC) and the Bayesian Information Criteria (BIC).

Determinants of non-additive effects																	
Model	Phylogenetic dissimilarity			Functional dissimilarity			Litter-mixture trait mean				Grass % within LM	Df	adj-R ²	F	P	AIC	BIC
	within PN	within LM	between LM and PN	within PN	within LM	between LM and PN	SLA	LDMC	WHC	C:N							
1	0.18*			-0.30**	0.36**				-0.22*	0.21*	0.46***	108	0.19	5.5	5.10 ⁻⁵	310.6	332.6
2	0.19*			-0.29**	0.36**		-0.06		-0.22*	0.21*	0.45***	107	0.19	4.8	1.10 ⁻⁴	312.2	336.9
3	0.18*	-0.07		-0.29**	0.34**				-0.22*	0.21*	0.40**	107	0.19	4.8	1.10 ⁻⁴	312.2	336.9
4	0.19*			-0.31**	0.36**			0.10	-0.17	0.22*	0.38*	107	0.19	4.7	1.10 ⁻⁴	312.4	337.1
5	0.15			0.05	-0.30**	0.35**			-0.22*	0.22*	0.45***	107	0.19	4.7	1.10 ⁻⁴	312.4	337.1
6	0.18*		-0.01		-0.30**	0.36**			-0.22*	0.21*	0.45	107	0.18	4.7	1.10 ⁻⁴	312.6	337.3
7	0.20*	-0.07			-0.28**	0.34**	-0.06		-0.21*	0.21*	0.39**	106	0.18	4.2	2.10 ⁻⁴	313.8	341.2
8	0.20*				-0.32**	0.31**		0.30		0.25*	0.24	108	0.18	5.2	9.10 ⁻⁵	312.0	333.9
9	0.15			0.07	-0.29**	0.35**	-0.07		-0.21*	0.22*	0.44***	106	0.18	4.2	2.10 ⁻⁴	313.8	341.3
10	0.22*		-0.44***		-0.30**	0.36**			-0.23*	0.22*		108	0.18	5.2	1.10 ⁻⁴	312.0	334.0

Table S5. Summary of the 10 best models explaining litter-mixture decomposition per se. Given model parameters are the selected variables with their coefficient and significance (*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$), the degree of freedom (Df) the adjusted- R^2 (adj- R^2), the F statistic (F), the probability of the model (P), the Akaike Information Criteria (AIC) and the Bayesian Information Criteria (BIC).

Determinants of litter-mixture decomposition																	
Model	Phylogenetic dissimilarity			Functional dissimilarity			Litter-mixture trait mean				Grass % within LM	Df	adj- R^2	F	P	AIC	BIC
	within PN	within LM	between LM and PN	within PN	within LM	between LM and PN	SLA	LDMC	WHC	C:N							
1		0.16		0.23***	-0.13		-0.21**		0.19**	0.15*	-0.52***	107	0.55	20.7	2.10^{-16}	244.8	269.5
2		0.16	-0.19	0.23***	-0.13		-0.21**		0.19**	0.16*	-0.70*	106	0.55	18.1	2.10^{-16}	246.3	273.7
3	0.06	0.15		0.19*	-0.14		-0.21**		0.19**	0.15*	-0.52***	106	0.55	18.1	2.10^{-16}	246.3	273.8
4		0.16		0.23***	-0.14		-0.20**	0.08	0.22*	0.16*	-0.57***	106	0.54	18.0	2.10^{-16}	246.6	274.0
5		0.15		0.23**	-0.12	-0.03	-0.21**		0.20**	0.16*	-0.53***	106	0.54	18.0	2.10^{-16}	246.6	274.1
6	0.22**	0.14	-0.51		-0.16*		-0.19**		0.19**	0.16*	-1.01**	106	0.54	17.7	2.10^{-16}	247.7	275.2
7	0.12		-0.37	0.15	-0.12		-0.21**		0.18**	0.15*	-0.99**	106	0.54	17.7	2.10^{-16}	247.9	275.4
8				0.23***	-0.10		-0.21**		0.18**	0.13	-0.63***	108	0.54	23.2	2.10^{-16}	246.1	268.1
9	0.07			0.18*	-0.11		-0.21**		0.18**	0.13	-0.64***	107	0.54	19.9	2.10^{-16}	247.5	272.2
10		0.12		0.24***			-0.23**		0.19**	0.11	-0.59***	108	0.54	23.0	2.10^{-16}	246.6	268.6

Table S6. As Table S4 but differentiating dissimilarities for individual traits (specific leaf area, SLA; leaf dry matter content, LDMC; water holding capacity, WHC; carbon:nitrogen ratio, C:N). Summary of the 10 best models explaining non-additive effects of litter-mixture decomposition; given model parameters are the selected variables with their coefficient and significance (*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$), the degree of freedom (Df), the adjusted- R^2 (adj- R^2), the F statistic (F), the probability of the model (P), the Akaike Information Criteria (AIC) and the Bayesian Information Criteria (BIC).

Best models explaining non-additive effects											
Parameter		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Phylogenetic dissimilarity	within PN	0.25**	0.21*	0.25**	0.25**	0.21*	0.24**	0.21*	0.25**	0.19*	0.25**
	within LM										
	between LM and PN	-0.35*		-0.33*	-0.32*	-0.31*	-0.31*		-0.32*	-0.31*	-0.31*
Trait dissimilarity within PN	SLA										
	LDMC										
	WHC										
	C:N					0.10				0.10	
Trait dissimilarity within LM	SLA	-0.14	-0.14		-0.16	-0.15	-0.14	-0.14	-0.16		-0.16
	LDMC	-0.22*	-0.21*	-0.21*	-0.26**	-0.28**	-0.26**	-0.24*	-0.26**	-0.23*	-0.27**
	WHC	-0.12	-0.13	-0.14			-0.11	-0.11		-0.14	
	C:N										
Trait dissimilarity between LM and PN	SLA			-0.11							
	LDMC	0.38***	0.35**	0.40***	0.39***	0.41***	0.36**	0.34**	0.39***	0.43***	0.38***
	WHC										
	C:N						0.20*	0.20*			0.09
Trait mean within LM	SLA										
	LDMC	0.32*	0.28	0.35*	0.32*	0.36*	0.33*	0.30	0.32*	0.39**	0.33*
	WHC										
	C:N	0.24*	0.23*	0.24*	0.21*	0.22*			0.21*	0.26**	0.14
Grass % within LM			0.36*					0.32*			
Df		106	106	106	107	106	106	106	107	106	106
Adj- R^2		0.22	0.22	0.21	0.21	0.21	0.21	0.21	0.21	0.21	0.21
F		5.0	4.9	4.9	5.4	4.9	4.9	4.8	5.4	4.8	4.8
P		3.10^{-5}	3.10^{-5}	4.10^{-5}	2.10^{-5}	4.10^{-5}	4.10^{-5}	5.10^{-5}	2.10^{-5}	5.10^{-5}	5.10^{-5}
AIC		308.5	309.0	309.3	308.5	309.5	309.5	309.8	308.5	309.9	309.9
BIC		336.0	336.5	336.8	333.2	336.9	336.9	337.3	333.2	337.3	337.3

Table S7. Non-additive effects of litter-mixture decomposition (positive values favoring synergy) depending on abundances of individual litter-mixture species and neighborhood species. Summary of the 10 best models explaining non-additive effects of litter-mixture decomposition only by the individual abundances of litter-mixture species and neighborhood species. Given model parameters are the selected species with their coefficient and significance (*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$), the degree of freedom (Df), the adjusted- R^2 (adj- R^2), the F statistic (F), the probability of the model (P), the Akaike Information Criteria (AIC) and the Bayesian Information Criteria (BIC).

Best models explaining non-additive effects										
Parameter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Neighborhood species	<i>Elytrigia repens</i>									
	<i>Agrostis stolonifera</i>									
	<i>Holcus mollis</i>	0.21*	0.20*	0.22*	0.20*	0.21*	0.22*	0.20*	0.21*	0.20*
	<i>Ranunculus repens</i>									
	<i>Brachypodium pinnatum</i>									
	<i>Festuca rubra</i>									
	<i>Agrostis tenuis</i>									
	<i>Dactylis glomerata</i>									
	<i>Holcus lanatus</i>									
	<i>Centaurea nigra</i>	0.21*	0.21*	0.19	0.20*	0.19	0.20*	0.17	0.19	0.18
	<i>Chamaemelum nobile</i>									
	<i>Lolium perenne</i>									
	<i>Cirsium arvense</i>	-0.27**	-0.22*	-0.23*	-0.24**	-0.20*	-0.27**	-0.24**	-0.24**	-0.27**
	<i>Plantago lanceolata</i>	-0.20*	-0.20*	-0.22*	-0.20*	-0.21*	-0.20*	-0.22*	-0.22*	-0.23*
	<i>Achillea millefolium</i>									
Litter-mixture species	<i>Symphytum officinale</i>									
	<i>Rumex obtusifolius</i>									
	<i>Ranunculus repens</i>	-0.23*	-0.22*	-0.23*	-0.19*	-0.20*	-0.23*	-0.20*	-0.20*	-0.24*
	<i>Succisa pratensis</i>									
	<i>Centaurea nigra</i>	-0.21*	-0.20*	-0.20*	-0.17	-0.16	-0.19*	-0.17	-0.17	-0.20*
	<i>Angelica sylvestris</i>									
	<i>Potentilla reptans</i>		-0.15	-0.17		-0.15				
	<i>Holcus lanatus</i>	-0.16		-0.15				-0.12	-0.15	
	<i>Dactylis glomerata</i>					-0.13				
	<i>Festuca rubra</i>									
	<i>Filipendula ulmaria</i>									
	<i>Potentilla erecta</i>	-0.18	-0.16		-0.14		-0.17			-0.16
	<i>Deschampsia cespitosa</i>						-0.12		-0.14	-0.12
	<i>Elytrigia repens</i>									
	<i>Brachypodium pinnatum</i>				0.14	0.15		0.15	0.14	
	<i>Molinia caerulea</i>									
	<i>Holcus mollis</i>									
Df	106	106	106	106	106	106	106	106	106	106
adj- R^2	0.15	0.15	0.15	0.15	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14
F	3.5	3.4	3.4	3.4	3.4	3.3	3.3	3.3	3.3	3.3
P	0.001	0.001	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002
AIC	318.2	318.8	318.9	318.9	319.0	319.5	319.7	319.7	319.7	319.7
BIC	345.7	346.2	346.4	346.4	346.5	347.0	347.1	347.1	347.1	347.2

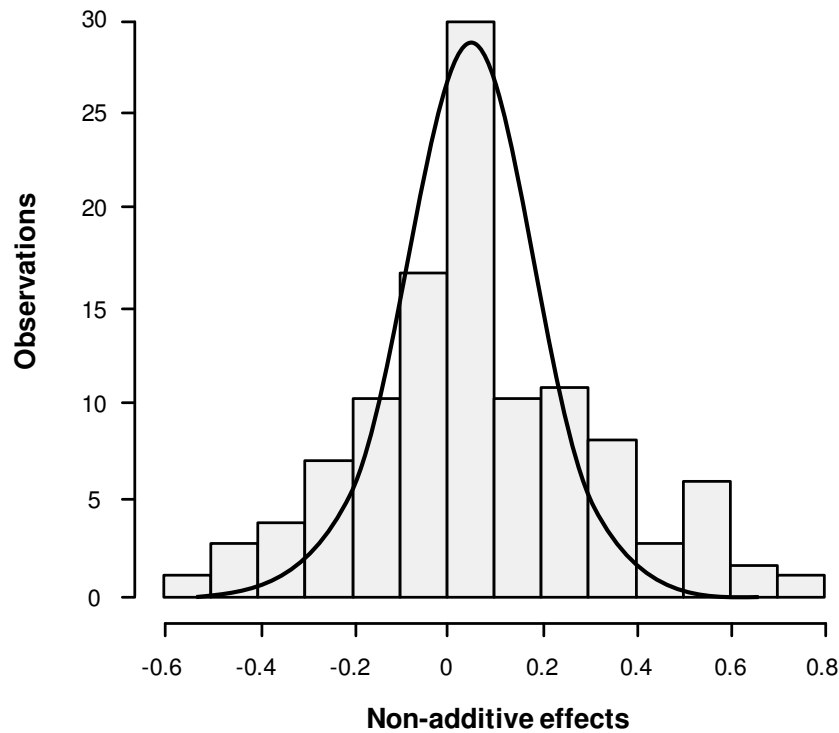


Figure S1. Distribution of non-additive effects of litter-mixture decomposition. The full range was from 60% less decomposition than expected (antagonism) to 80% more decomposition (synergy), with a mean of 8% more decomposition significantly larger than 0 ($t=3.0$, $P=0.004$, $df=114$).

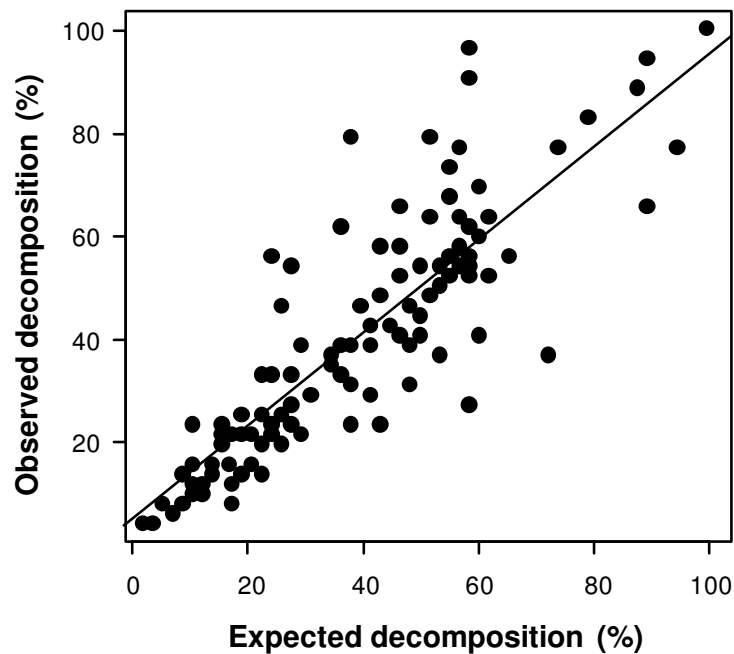


Figure S2. Relationship between the observed decomposition of litter mixtures and the expected decomposition, *i.e.* the mean of decomposition of the corresponding monospecific litters. Simple linear regression accounts for 76% of variance (R^2) and is highly significant ($P<2.10^{-16}$). Positive or negative deviations from the 1:1 line suggest synergistic or antagonistic effects of litter mixing on decomposition.

REFERENCES

- Austin, A.T., Vivanco, L., González-Arzac, A. & Pérez, L.I. (2014) There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter-decomposer affinity in terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, **204**, 307–314.
- Ayres, E., Steltzer, H., Berg, S. & Wall, D.H. (2009) Soil biota accelerate decomposition in high-elevation forests by specializing in the breakdown of litter produced by the plant species above them. *Journal of Ecology*, **97**, 901–912.
- Ball, B.A., Hunter, M.D., Kominoski, J.S., Swan, C.M. & Bradford, M.A. (2008) Consequences of non-random species loss for decomposition dynamics: experimental evidence for additive and non-additive effects. *Journal of Ecology*, **96**, 303–313.
- Barantal, S., Schimann, H., Fromin, N. & Hattenschwiler, S. (2014) C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**, 20141682.
- Bell, C.D., Soltis, D.E. & Soltis, P.S. (2010) The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany*, **97**, 1296–1303.
- Benot, M.-L., Bittebiere, A.-K., Ernoult, A., Clément, B. & Mony, C. (2013) Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours (ed M Semchenko). *Journal of Ecology*, **101**, 626–636.
- Berglund, S.L. & Ågren, G.I. (2012) When will litter mixtures decompose faster or slower than individual litters? A model for two litters. *Oikos*, **121**, 1112–1120.
- Bíla, K., Moretti, M., de Bello, F., Dias, A.T.C., Pezzatti, G.B., Van Oosten, A.R. & Berg, M.P. (2014) Disentangling community functional components in a litter-macrodetrivore model system reveals the predominance of the mass ratio hypothesis. *Ecology and Evolution*, **4**, 408–416.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Cahill, J.F., Kembel, S.W., Lamb, E.G. & Keddy, P.A. (2008) Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **10**, 41–50.
- Cameron, T. (2002) 2002: the year of the “diversity–ecosystem function” debate. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 495–496.

- Chapman, S.K. & Koch, G.W. (2007) What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem? *Plant and Soil*, **299**, 153–162.
- Chen, J. & Chen, Z. (2008) Extended Bayesian information criteria for model selection with large model spaces. *Biometrika*, **95**, 759–771.
- Cornelissen, J.H.C. (1996) An experimental comparison of leaf decomposition in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, **84**, 573–582.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H.M., Santiago, L.S., Wardle, D.A., Wright, I.J., Aerts, R., Allison, S.D., van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T.V., Díaz, S., Garnier, E., Gurvich, D.E., Kazakou, E., Klein, J.A., Read, J., Reich, P.B., Soudzilovskaia, N.A., Vaieretti, M.V. & Westoby, M. (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, **11**, 1065–1071.
- Coulis, M., Fromin, N., David, J.-F., Gavinet, J., Clet, A., Devidal, S., Roy, J. & Hättenschwiler, S. (2015) Functional dissimilarity across trophic levels as a driver of soil processes in a Mediterranean decomposer system exposed to two moisture levels. *Oikos*, **124**, 1304–1316.
- Crisp, M.D. & Cook, L.G. (2012) Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist*, **196**, 681–694.
- Cuchietti, A., Marcotti, E., Gurvich, D.E., Cingolani, A.M. & Pérez Harguindeguy, N. (2014) Leaf litter mixtures and neighbour effects: Low-nitrogen and high-lignin species increase decomposition rate of high-nitrogen and low-lignin neighbours. *Applied Soil Ecology*, **82**, 44–51.
- Doyle, J.A., & Hotton, C.L. (1991) Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. *Pollen and spores: patterns of diversification*, 169–195.
- Durka, W. & Michalski, S.G. (2012) Daphne: a dated phylogeny of a large European flora for phylogenetically informed ecological analyses. *Ecology*, **93**, 2297–2297.
- ESRI (2014). ArcGIS Desktop: Release 10.1. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P. & others. (2009) Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, **90**, 598–611.

- Freschet, G.T., Aerts, R. & Cornelissen, J.H.C. (2012) Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis: Substrate-matrix quality interactions in decay. *Journal of Ecology*, **100**, 619–630.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.-P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630–2637.
- Gartner, T.B. & Cardon, Z.G. (2004) Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, **104**, 230–246.
- Gessner, M.O., Swan, C.K., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H. & Hättenschwiler, S. (2010) Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 372–380.
- Gießelmann, U.C., Martins, K.G., Brändle, M., Schädler, M., Marques, R. & Brandl, R. (2011) Lack of home-field advantage in the decomposition of leaf litter in the Atlantic Rainforest of Brazil. *Applied Soil Ecology*, **49**, 5–10.
- Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems; immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902–910.
- Handa, I.T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M.P., Bruder, A., Butenschoten, O., Chauvet, E., Gessner, M.O., Jabiol, J., Makkonen, M., McKie, B.G., Malmqvist, B., Peeters, E.T.H.M., Scheu, S., Schmid, B., van Ruijven, J., Vos, V.C.A. & Hättenschwiler, S. (2014) Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, **509**, 218–221.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A.V. & Scheu, S. (2005) Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 191–218.
- Hedde, M., Bureau, F., Chauvat, M. & Decaëns, T. (2010) Patterns and mechanisms responsible for the relationship between the diversity of litter macro-invertebrates and leaf degradation. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 35–44.
- Herben, T. & Hara, T. (2003) Spatial pattern formation in plant communities. In *Morphogenesis and Pattern Formation in Biological Systems*, pp. 223–235. Springer Japan.
- Hermant, M., Hennion, F., Bartish, I., Yguel, B. & Prinzing, A. (2012) Disparate relatives: Life histories vary more in genera occupying intermediate environments. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **14**, 283–301.

- Hoorens, B., Aerts, R. & Stroetenga, M. (2002) Litter quality and interactive effects in litter mixtures: more negative interactions under elevated CO₂? *Journal of Ecology*, **90**, 1009–1016.
- Jonsson, M. & Wardle, D.A. (2008) Context dependency of litter-mixing effects on decomposition and nutrient release across a long-term chronosequence. *Oikos*, **117**, 1674–1682.
- Kazakou, E., Vile, D., Shipley, B., Gallet, C. & Garnier, E. (2006) Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, **20**, 21–30.
- Kershaw, K.A. (1963) Pattern in vegetation and its causality. *Ecology*, **44**, 377–388.
- Kuzyakov, Y., Hill, P.W. & Jones, D.L. (2007) Root exudate components change litter decomposition in a simulated rhizosphere depending on temperature. *Plant and Soil*, **290**, 293–305.
- Lindahl, B.D. & Tunlid, A. (2015) Ectomycorrhizal fungi - potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist*, **205**, 1443–1447.
- López, R.P., Squeo, F.A., Armas, C., Kelt, D.A. & Gutiérrez, J.R. (2016) Enhanced facilitation at the extreme end of the aridity gradient in the Atacama Desert: a community-level approach. *Ecology*, **97**, 1593–1604.
- Loreau, M. & de Mazancourt, C. (2013) Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms (ed E Duffy). *Ecology Letters*, **16**, 106–115.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2017) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31 <http://mesquiteproject.org>
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J. (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, **97**, 199–205.
- Magallon, S., Hilu, K.W. & Quandt, D. (2013) Land plant evolutionary timeline: Gene effects are secondary to fossil constraints in relaxed clock estimation of age and substitution rates. *American Journal of Botany*, **100**, 556–573.
- Makkonen, M., Berg, M.P., van Logtestijn, R.S.P., van Hal, J.R. & Aerts, R. (2013) Do physical plant litter traits explain non-additivity in litter mixtures? A test of the improved microenvironmental conditions theory. *Oikos*, **122**, 987–997.
- Mao, B., Yu, Z.-Y. & Zeng, D.-H. (2015) Non-additive effects of species mixing on litter mass loss and chemical properties in a Mongolian pine plantation of Northeast China. *Plant and Soil*, **396**, 339–351.

- Meier, C.L. & Bowman, W.D. (2008) Links between plant litter chemistry, species diversity, and below-ground ecosystem function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 19780–19785.
- Milcu, A., Partsch, S., Langel, R. & Scheu, S. (2006) The response of decomposers (earthworms, springtails and microorganisms) to variations in species and functional group diversity of plants. *Oikos*, **112**, 513–524.
- Miller, A. (2002) *Subset selection in regression*. CRC Press.
- Nielsen, U.N., Ayres, E., Wall, D.H. & Bardgett, R.D. (2011) Soil biodiversity and carbon cycling: a review and synthesis of studies examining diversity-function relationships. *European Journal of Soil Science*, **62**, 105–116.
- Pan, X., Berg, M.P., Butenschoten, O., Murray, P.J., Bartish, I.V., Cornelissen, J.H.C., Dong, M. & Prinzing, A. (2015) Larger phylogenetic distances in litter mixtures: lower microbial biomass and higher C/N ratios but equal mass loss. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **282**, 20150103.
- Pérez Harguindeguy, N., Blundo, C.M., Gurvich, D.E., Díaz, S. & Cuevas, E. (2008) More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant and Soil*, **303**, 151–159.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Cornelissen, J.H.C., Vendramini, F., Cabido, M. & Castellanos, A. (2000) Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil*, **218**, 21–30.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S. & Cornelissen, J.H.C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **61**, 167–234.
- Prinzing, A., Reiffers, R., Braakhekke, W.G., Hennekens, S.M., Tackenberg, O., Ozinga, W.A., Schamine, J.H.J. & van Groenendaal, J.M. (2008) Less lineages more trait variation: phylogenetically clustered plant communities are functionally more diverse. *Ecology Letters*, **11**, 809–819.
- Prinzing, A., Powrie, L.W., Hennekens, S.M., Bartish, I.V. & Ozinga, W.A. (2016) “High-co-occurrence genera”: weak but consistent relationships with global richness, niche partitioning, hybridization and decline: Local co-occurrence versus global richness. *Global Ecology and Biogeography*, **25**, 55–64.

- Prinzing, A., Ozinga, W.A., Brändle, M., Courty, P.-E., Hennion, F., Labandeira, C., Parisod, C., Pihain, M. & Bartish, I.V. (2017) Benefits from living together? Clades whose species use similar habitats may persist as a result of eco-evolutionary feedbacks. *New Phytologist*, **213**, 66–82.
- Quested, H., Eriksson, O., Fortunel, C. & Garnier, E. (2007) Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology*, **21**, 1016–1026.
- Reiss, J., Bridle, J.R., Montoya, J.M. & Woodward, G. (2009) Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 505–514.
- Santiago, L.S. (2007) Extending the leaf economics spectrum to decomposition: evidence from a tropical forest. *Ecology*, **88**, 1126–1131.
- Santonja, M., Fernandez, C., Gauquelin, T. & Baldy, V. (2015) Climate change effects on litter decomposition: intensive drought leads to a strong decrease of litter mixture interactions. *Plant and Soil*, **393**, 69–82.
- Santonja, M., Fernandez, C., Proffit, M., Gers, C., Gauquelin, T., Reiter, I.M., Cramer, W. & Baldy, V. (2016) Plant litter mixture partly mitigates the negative effects of extended drought on soil biota and litter decomposition in a Mediterranean oak forest. *Journal of Ecology*, **105**, 801–815.
- Schädler, M. & Brandl, R. (2005) Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures? *Soil Biology and Biochemistry*, **37**, 329–337.
- Semchenko, M., Abakumova, M., Lepik, A. & Zobel, K. (2013) Plants are least suppressed by their frequent neighbours: the relationship between competitive ability and spatial aggregation patterns (ed J Cahill). *Journal of Ecology*, **101**, 1313–1321.
- Setiawan, N.N., Vanhellefont, M., De Schrijver, A., Schelfhout, S., Baeten, L. & Verheyen, K. (2016) Mixing effects on litter decomposition rates in a young tree diversity experiment. *Acta Oecologica*, **70**, 79–86.
- Smith, S.A., Beaulieu, J.M. & Donoghue, M.J. (2010) An uncorrelated relaxed-clock analysis suggests an earlier origin for flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 5897–5902.
- Soudzilovskaia, N.A., van der Heijden, M.G.A., Cornelissen, J.H.C., Makarov, M.I., Onipchenko, V.G., Maslov, M.N., Akhmetzhanova, A.A. & van Bodegom, P.M. (2015) Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling. *New Phytologist*, **208**, 280–293.

- Spehn, E.M., Joshi, J., Schmid, B., Alphei, J. & Körner, C. (2000) Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems. *Plant and Soil*, **224**, 217–230.
- Srivastava, D.S., Cardinale, B.J., Downing, A.L., Duffy, J.E., Jouseau, C., Sankaran, M. & Wright, J.P. (2009) Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology*, **90**, 1073–1083.
- Swift, M.J., Heal, O.W., & Anderson, J.M. (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems (Vol. 5)*. Univ of California Press.
- Tardif, A. & Shipley, B. (2014) The relationship between functional dispersion of mixed-species leaf litter mixtures and species' interactions during decomposition. *Oikos*, **124**, 1050–1057.
- Veen, G.F.C., Freschet, G.T., Ordonez, A. & Wardle, D.A. (2015) Litter quality and environmental controls of home-field advantage effects on litter decomposition. *Oikos*, **124**, 187–195.
- Villéger, S., Mason, N.W. & Mouillot, D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290–2301.
- Vos, V.C.A., van Ruijven, J., Berg, M.P., Peeters, E.T.H.M. & Berendse, F. (2011) Macro-detritivore identity drives leaf litter diversity effects. *Oikos*, **120**, 1092–1098.
- Vos, V.C.A., van Ruijven, J., Berg, M.P., Peeters, E.T.H.M. & Berendse, F. (2013) Leaf litter quality drives litter mixing effects through complementary resource use among detritivores. *Oecologia*, **173**, 269–280.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I., Barker, G.M., Yeates, G.W., Nicholson, K.S., Bardgett, R.D., Watson, R.N. & Ghani, A. (1999) Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monographs*, **69**, 535–568.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Nicholson, K.S. (1997) Biodiversity and Plant Litter: Experimental Evidence Which Does Not Support the View That Enhanced Species Richness Improves Ecosystem Function. *Oikos*, **79**, 247–258.
- Wardle, D.A., Nilsson, M.-C., Zackrisson, O. & Gallet, C. (2003) Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **35**, 827–835.
- Wardle, D., Yeates, G., Barker, G. & Bonner, K. (2006) The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry*, **38**, 1052–1062.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H., Diemer, M. & others. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.

Zanne, A.E., Tank, D.C., Cornwell, W.K., Eastman, J.M., Smith, S.A., FitzJohn, R.G., McGlenn, D.J., O'Meara, B.C., Moles, A.T., Reich, P.B., Royer, D.L., Soltis, D.E., Stevens, P.F., Westoby, M., Wright, I.J., Aarssen, L., Bertin, R.I., Calaminus, A., Govaerts, R., Hemmings, F., Leishman, M.R., Oleksyn, J., Soltis, P.S., Swenson, N.G., Warman, L. & Beaulieu, J.M. (2013) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, **506**, 89–92.

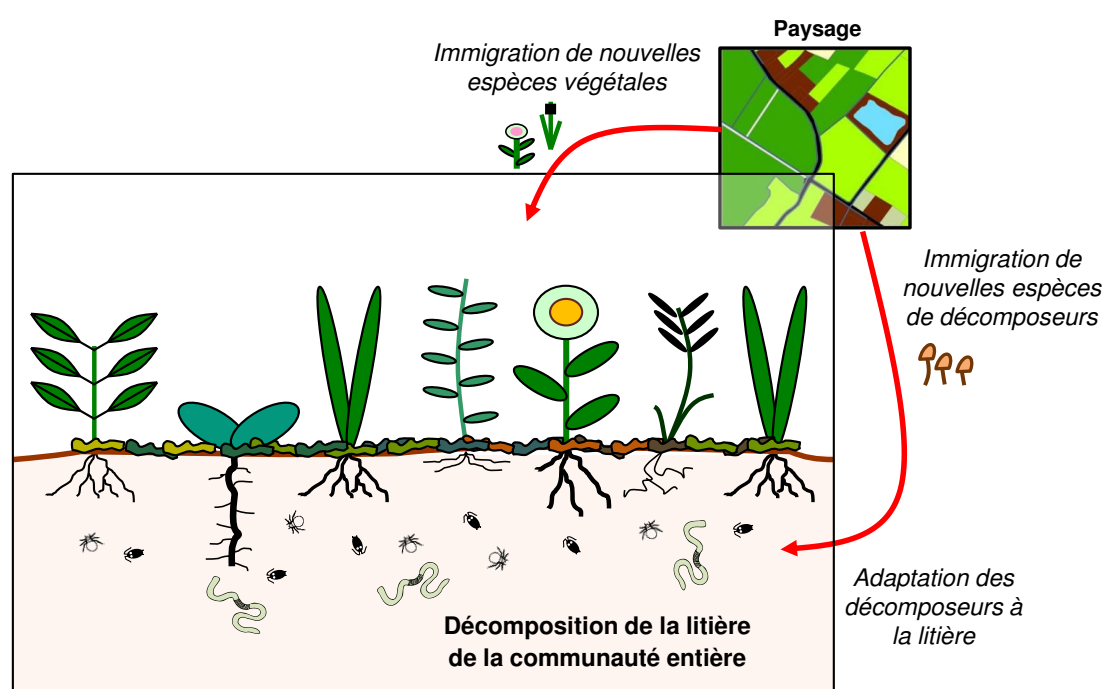
CHAPITRE 3

Influence globale des processus d'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de leur litière

Le troisième chapitre correspond à un article soumis à la revue Ecology le 23 septembre 2017.

Objectifs de l'étude

Le but de cette expérimentation était d'évaluer les conséquences globales de l'assemblage des communautés végétales sur la décomposition de la litière de l'ensemble de la communauté. Précisément, nous avons cherché à savoir comment évoluait la décomposition de la litière de toute la communauté au cours de l'assemblage, donc au cours du temps. De plus, nous avons cherché à savoir si ces éventuelles modifications de la décomposition au cours de l'assemblage étaient du à des changements de traits des espèces végétales, des changements dans la composition de la communauté de décomposeurs et détritivores, ou à l'apparition ou l'augmentation de l'adaptation des décomposeurs et des détritivores aux traits des espèces végétales (« Home-Field Advantage » dans la littérature).



Méthodologie

Nous avons sélectionné 27 prairies âgées de 1 à 25 ans, localisées au sein de la Zone Atelier Armorique (*Long Term Ecological Research network*). Dans ces prairies, nous avons échantillonné l'ensemble de la communauté végétale et mesuré 4 de ses traits impliqués dans la décomposition de la litière : la SLA

(Specific Leaf Area), la LDMC (Leaf Dry Matter Content), le ratio C:N et la concentration en phénols. Nous avons échantillonné l'ensemble de la communauté de décomposeurs et de détritivores : la macrofaune de vers de terre, la mésofaune (Collemboles, Acariens, Enchytréides) et le ratio C:N des microorganismes du sol. Nous avons mesuré la décomposition de la litière de l'ensemble de la communauté dans les différentes prairies, et nous avons réalisé une expérience de transplantation de litière pour tester l'adaptation des décomposeurs et des détritivores à la litière.

Principaux résultats

Nos résultats indiquent que la décomposition de la litière de toute la communauté végétale n'a pas varié et est restée la même au cours de l'assemblage. Cela n'est pas dû à une absence d'impact de l'assemblage sur le compartiment végétal ou sur le compartiment de décomposeurs et détritivores. Au contraire, l'assemblage a eu de nombreux effets : hausse de la SLA, du ratio C:N de la litière et du ratio C:N des microorganismes du sol, et baisse de la LDMC. Simplement, tous ces changements ont fortement impacté la décomposition et se sont annulés, maintenant le même taux de décomposition sur l'ensemble de la communauté au cours de l'assemblage. Par ailleurs, nous n'avons observé ni adaptation des décomposeurs et détritivores à la litière, ni apparition de cette adaptation au cours de l'assemblage au sein de ces écosystèmes prairiaux.

Opposing effects of community assembly maintain constant litter decomposition over a 25-years grassland chronosequence

Authors: L. Barbe⁽¹⁾, A. Prinzing⁽¹⁾, C. Mony⁽¹⁾, B. W. Abbott^(1,2), M. Santonja⁽¹⁾, K. Hoeffner⁽¹⁾, S. Guillocheau⁽¹⁾, D. Cluzeau⁽¹⁾, A.-J. Francez⁽¹⁾, N. Le Bris⁽¹⁾ and V. Jung⁽¹⁾

(1) Université de Rennes 1 – OSUR, UMR CNRS 6553 ECOBIO

Avenue du G^{al} Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France

(2) Brigham Young University, Department of Plant and Wildlife Sciences, Provo, USA

Article submitted in Ecology

Running headline: Community assembly drives decomposition

Key-words: grasslands, community assembly, litter decomposition, functional traits, Home-Field Advantage, chronosequence, decomposers, detritivores

ABSTRACT

Litter decomposition is central to ecosystem functioning and depends on litter quality and decomposer activity. During the assembly of a plant community, litter quality is expected to decrease, due to increasing proportion of resource-conservative species, whereas decomposer activity is expected to increase, due to establishment of decomposer populations and their response to local vegetation ("Home-Field Advantage", HFA). To date, the combined effect of these processes remains unknown. We studied 27 semi-natural grasslands in western France, ranging from 1 to 25 years since last cultivation. We measured the functional composition of plant communities using litter traits, characterized the whole community of decomposers (macrofauna, mesofauna, microbes) and performed reciprocal litter transplant to quantify HFA. We found that while there was substantial among-grassland variation of HFA and decomposition, neither changed with grassland age. However, grassland age determined all measured litter traits, increased abundance of Oribatids (Acari, mesofauna), and decreased soil microbial C:N ratio. Though these changes may have individually affected decomposition, together they cancelled out, maintaining constant decomposition across the chronosequence. Our results suggest that simultaneous assembly processes have opposing and therefore stabilizing effects on decomposition. Moreover, processes driving decomposition differ not only among biomes and successional stages, but also within successional stages.

INTRODUCTION

The decomposition of plant litter is one of the main bottlenecks regulating carbon storage and nutrient cycling in terrestrial ecosystems (Swift *et al.* 1979). Under a given set of abiotic conditions, litter decomposition is controlled by three main biotic parameters (Coûteaux *et al.* 1995): litter quality (Cornelissen *et al.* 1999, Makkonen *et al.* 2012), decomposer community (Petersen and Luxton 1982, Bardgett and van der Putten 2014), and response of decomposers to local litter (Austin *et al.* 2014, Veen *et al.* 2015). These biotic factors explain differences in decomposition among biomes and successional stages (e.g. grassland versus forest), but it remains unclear whether and how they operate during the assembly of a successional stage.

Throughout the assembly of a plant community, litter quality of plant species might decrease. Litter quality is determined by the appetence and digestibility of litter for decomposers, which depends on functional traits of plants. For instance, litter quality decreases with high phenol content or high C:N ratio (Hättenschwiler and Vitousek 2000, Qested *et al.* 2007, Bakker *et al.* 2011). Along a succession sequence, these functional traits are likely to differ among successional stages, because traits are involved in plant-plant interactions and community assembly (Hättenschwiler and Vitousek 2000, Garnier *et al.* 2004, Violle *et al.* 2009, Barbe *et al.* 2017). Specifically, resource-conservative traits, reducing litter quality (for instance, high C:N or high leaf dry matter content [LDMC]) may be expressed only in old-succession stages, where plant species are already established and competition is high (Wright *et al.* 2004). During the community assembly of a given successional stage, similar mechanisms might occur, such as plant species present at the end of the community assembly might display rather resource-conservative than resource-acquisitive traits. These dynamics could hence result in litter quality decreasing with community assembly.

The abundance and activity of detritivores and decomposers might increase with time. Both detritivore macrofauna (earthworms) and mesofauna (Collembola, Acari and Enchytraeidae) fragment litter, accelerating mineralization and respiration of carbohydrates by fungi and bacteria (Petersen and Luxton 1982, Coûteaux *et al.* 1995, Bardgett and van der Putten 2014). Many decomposers are largely immobile and some have slow population growth rates. Therefore, at the beginning of community assembly, decomposer abundance may limit decomposition, in particular for communities with few decomposers from preceding stages, for instance communities following a major natural or anthropogenic disturbance (Ponge *et al.* 2003, 2013; Chauvat *et al.* 2007). Decomposer abundance and activity may increase through time, because of reproduction of resident populations and arrival of immigrants from adjacent patches (Decaëns *et al.* 2008), which might ultimately accelerate litter decomposition.

Local decomposer communities can respond to the specificities of local plant communities, but this might take time. Decomposer communities can adapt to locally-derived litter, *i.e.* more efficiently break down litter from "Home" than from another place – a phenomenon called Home-Field Advantage (HFA, Freschet *et al.* 2012, Austin *et al.* 2014, Veen *et al.* 2015). This can occur due to species sorting or selection of particular genotypes, increasing decomposition rate of a particular type of litter through time. However, there is mixed evidence about the consistency and prevalence of HFA (Gießelmann *et al.* 2011, Veen *et al.* 2015). Notably, the response of decomposers to litter quality may have a lag time depending on particular litter traits or decomposer assemblages. The net effect of changes in decomposer response may therefore depend on the stage of community assembly, so that HFA might only occur in mature communities.

Grasslands are the largest terrestrial ecosystems in the globe. In grassland ecosystems, between 50 and 90% of net plant primary production ends up as litter (Cebrian 1999). In natural or semi-natural grasslands, litter decomposition is a central ecosystem process, providing numerous ecosystem services including nutrient mineralization for plant regrowth. In this study, we investigated how litter quality, decomposer community, and their interaction affect litter decomposition during community assembly, using semi-natural grasslands as a model system. We used a 25-years grassland chronosequence to test whether and how litter decomposition changes with grassland age. Specifically, we tested the following hypotheses: (i) grassland age slows litter decomposition due to a decrease of litter quality, (ii) grassland age accelerates litter decomposition due to an increase in decomposer abundance, and (iii) grassland age increases litter decomposition due to emergence or increase of HFA. The chronosequence consisted of 27 grasslands in an agricultural landscape in western France (Brittany), ranging from 1 to 25 years since last crop. We measured four functional traits aggregated at the plant community level – specific leaf area (SLA), LDMC, C:N ratio, and phenolic concentration. We characterized the entire decomposer community: macrofauna, mesofauna and microbes. We performed a reciprocal litter transplant experiment, to quantify the adaptation of decomposer communities to local litter quality.

METHODS

Study site and grassland selection

We carried out the study in the Long Term Ecological Site (LTER) « Zone Atelier Armorique », a 150 km² research area in Brittany, France (48°36'N, 1°32'W). Row crops and pastureland occupy approximately 90% of the landscape, which is intersected by a well-developed hedgerow network ranging from 50 to 100 m.ha⁻¹ (Thomas *et al.* 2016). We used ground-truthed aerial photos, which were taken every year

since 1990, to construct a detailed land-use history for all sites, allowing us to precisely determine the time since cultivation for each grassland. Based on this land-use history and verification with grassland owners, we selected 27 grasslands ranging from 1 to 25 years since last row cropping. The grasslands were similar in regards to the initial sowing (*Lolium perenne* (L.) and *Trifolium repens* or *pratensis*), environmental conditions (similar soil nature, and mesophilic grasslands), and management practices (pasture and yearly mowing). Parcels were 3 ha $\pm$ 1.4 ha.

Characterization of plant community and plant functional traits

We characterized the coverage percentage of plant species in each grassland in spring of 2015 using 10 quadrats of 1m² evenly distributed within the grassland. We identified the most abundant species, *i.e.* species accounting for 80% of the total abundance of the community (Pakeman and Quested 2007), which represented from 2 to 5 species for each grassland (total richness from 8 to 27). For these species, we measured four functional traits related to litter quality: specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf C:N ratio and leaf phenolic concentration. These traits mainly reflect the physical and chemical properties of litter (Hättenschwiler and Vitousek 2000, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000, Santiago 2007, Quested *et al.* 2007). To obtain a representative mean value for each trait from each species, we measured traits on 10 individuals collected from different grasslands. Phenolic concentration was measured colorimetrically with gallic acid as a standard (Santonja *et al.* 2015). We measured SLA and LDMC following the standard protocols of Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), and we measured C:N ratio using an elemental analyzer (FLASH EA 1112 Thermo Finnigan, Waltham, Massachusetts, USA). For each grassland, we aggregated species trait values to obtain an abundance-weighted mean for each trait – see Appendix Table S1 for species trait values and Appendix Table S2 for correlations between traits.

Characterization of decomposer community

We sampled detritivore macrofauna – *i.e.* earthworms – in each grassland in spring 2016, according to the method of Ponge *et al.* (2013) and Cluzeau *et al.* (2012). Briefly, three 1x1m quadrats were watered three times with ten liters of formalin at increasing concentration every 15 min (0.075, 0.075 and 0.12% formaldehyde solution), and a soil block (25x25cm and 20cm depth) was extracted at the end of sampling and hand sorted. Earthworms expelled to the surface by the irritant solution, or recovered during sorting of the soil block, were collected. Identification was done in the laboratory following the identification key of Cluzeau *et al.* (unpublished, available upon request), based on Bouché (1972). Earthworms were characterized by abundance and biomass (fresh weight) and grouped into ecological categories: epigeic or anecic – we excluded endogeic earthworms as they do not directly influence decomposition of surface litter (Bouché 1977). Then, we sampled soil detritivore mesofauna using a

cylindrical soil corer (5 cm diameter × 8 cm depth; three soil cores by grassland at two sampling dates). Mesofauna was extracted from the soil cores using the Tullgren funnel method (Berlese 1905) over a 10 day period. Collected organisms were stored in 95% ethanol, counted using a binocular scope and separated in Acari (Oribatids), Collembola and Enchytraeidae groups. Finally, we measured soil microbial C:N ratio, as a proxy of the composition of the microbial community, *i.e.* dominance of fungi or dominance of bacteria. We measured microbial C:N ratio using the fumigation-extraction method from Brookes *et al.* (1985) and Vance *et al.* (1987); we collected and aggregated 15 soil cores of the top 10 cm in each grassland to measure the carbon and nitrogen biomass and to obtain a representative sample and a mean value of microbial C:N ratio. Correlations between variables of decomposer community are summarized in Appendix Table S2.

Abiotic parameters and local landscape and management

Abiotic parameters such as soil moisture and soil pH can also affect plant traits, decomposer community and litter decomposition (Coûteaux *et al.* 1995). Thus, we quantified soil moisture and pH in each grassland in spring 2016 with soil samples of the top 15 cm collected with a 20 cm diameter stainless steel hand corer. After manual removal of rocks and roots > 2 mm, soil moisture was determined by mass loss at 105°C for 24 hours and pH was determined with a 1:10 soil, de-ionized water suspension, following standard methods (Robertson 1999). We also accounted for the local landscape surrounding the selected grasslands, which can influence plant traits and decomposer community. Using the database of historical land-use data, we quantified the percentage of each grassland perimeter that was in contact with grasslands older than 5 years, *i.e.* adjacent grasslands which represent a significant source of propagules and fauna for the selected grasslands.

Litter decomposition and transplant experiment

In each grassland, we collected litter in the fall of 2016 for the species accounting for 80% of the total plant abundance. For all species, we collected green material for litter as in semi-natural grasslands, the main portion of plant material contributing to the litter pool is green material and not senesced litter. Litter was cleaned, air-dried, and placed into 8x8 cm mesh bags. Litterbags had 2 mm mesh on their upper side to avoid contamination by allochthonous litter, and 5 mm mesh on their lower side to allow decomposers to freely access the litter – during the period of exposure, litter always remained moist and was never brittle. Each litterbag contained 1g of litter, oven-dried equivalent (air-dry/oven-dry ratio calculated from subsamples that were oven-dried but not exposed to decomposition), and recomposed with relative proportion of species from the grassland. We constructed 15 litterbags for each grassland, 5 of which we placed in their originating grassland – “Home” decomposition – and 10 of which we randomly placed in 10 other grasslands – “Away” decomposition – to measure HFA. We

performed decomposition experiments in early spring of 2016 and litterbags were collected 10 days later, when they reached 30-60% mass loss. Very high decomposition rates result from the very high decomposability of green litter of graminoids and *Trifolium sp.* (Sanaullah *et al.* 2010 for similar decomposition rates), and also from the humid and relatively warm, frost-free winter in the study region which increases decomposer activity. Mass loss was measured on all samples after cleaning the litter, oven-dried at 65°C for three days. Mass loss (%) was calculated as $1 - (m_1/m_0) \times 100$, where m_0 is the initial oven-dry equivalent dry weight and m_1 the oven-dry weight at collection. We averaged the five “Home” litterbags to obtain a representative mean value of “Home” decomposition of a given grassland, we did the same for the 10 “Away” litterbags and we calculated HFA for each grassland as (“Home” mass loss) - (“Away” mass loss).

Statistical analyses

Prior to all statistical tests, we centered-scaled all variables to permit comparisons of regression coefficients in models. We used multiple ordinary least square (OLS) regression models to quantify the effect of grassland age on plant functional traits (SLA, LDMC, C:N ratio, phenolics) and decomposer community (soil microbial C:N ratio, abundances and biomass of epigeic earthworms and anecic earthworms, and abundances of Acari, Collembola and Enchytraeidae) accounting for abiotic parameters and local landscape (soil moisture, soil pH and percentage of adjacent grasslands). We used multiple OLS regression models to test the effect of plant functional traits and decomposer community on litter mass loss and HFA – also accounting for abiotic parameters, local landscape and grassland age. We also used simple OLS models to quantify the overall effect of grassland age on litter mass loss and HFA. To summarize the results of the above individual regression analyses, we conducted a path analysis (Wright 1934) permitting to visualize the strength of the indirect effects of grassland age on litter mass loss and HFA, *i.e.* effects mediated by plant functional traits and decomposer community. For each indirect effect, we calculated a compound path by multiplying (i) the standardized regression coefficient from the model relating grassland age to plant functional traits or decomposer community with (ii) the standardized regression coefficient from the model relating plant functional traits or decomposer community to litter mass loss. Finally, we compared, for litter mass loss and HFA, the sum of indirect effects of grassland age with the single overall effect of grassland age. We graphically examined residuals using probability plots and predicted vs residual plots, indicating that all residual distributions fulfilled the assumption of normality and homogeneity. All statistical analyses were performed with R 3.0.3 (R Development Core Team, 2016).

RESULTS

Influence of grassland age on plant functional traits and decomposer community

We observed large differences in functional traits of plant community and in composition of decomposer community among grasslands. Grassland age strongly explained all functional traits of plant community (simple regression analyses, Fig. 1A and Fig. 2): age increased leaf C:N ratio ($F_{18}=11.07$, $P=7.10^{-4}$, $\text{adj-}R^2=0.50$), leaf phenolic concentration ($F_{18}=4.19$, $P=0.03$, $\text{adj-}R^2=0.24$) and SLA ($F_{19}=3.71$, $P=0.04$, $R^2=0.20$), while it decreased LDMC ($F_{25}=31.64$, $P=7.10^{-6}$, $\text{adj-}R^2=0.52$). Grassland age also increased soil microbial C:N ratio ($F_{20}=5.32$, $P=0.03$, $R^2=0.17$, Fig. 1A and Fig. 2), as well as abundances of Acari ($F_{23}=9.20$, $P=6.10^{-3}$, $R^2=0.25$, Fig. 1A and Fig. 2). Earthworm abundance was not associated with grassland age, however, the percentage of adjacent grasslands increased abundance of anecic earthworms. Additionally, leaf phenolic concentration increased with soil pH and soil moisture decreased leaf C:N ratio (Fig. 2).

Effects of plant functional traits and decomposer community on litter decomposition and HFA

We observed large among-grassland differences in litter mass loss and HFA. Grassland age, overall, did not influence litter mass loss ($F_{79}=0.02$, $P=0.90$, Fig. 1B) nor HFA ($F_{25}=0.003$, $P=0.96$, Fig. 1B). However, plant functional traits and soil microbial C:N ratio strongly explained litter mass loss ($F_{56}=12.43$, $P=7.10^{-9}$, $\text{adj-}R^2=0.53$, Fig. 1C and Fig. 2): leaf C:N ratio decreased litter mass loss, as well as LDMC and SLA (Fig. 1C and Fig. 2). Soil microbial C:N also decreased litter mass loss (Fig. 1C and Fig. 2). We note that soil moisture decreased litter mass loss (Fig. 2), and triggered Home-Field Disadvantage ($F_{20}=8.27$, $P=0.009$, $R^2=0.26$). None of the plant functional traits or groups of decomposers influenced HFA. We also note that, when explaining litter mass loss with functional traits and decomposer community, a positive effect of grassland age on litter mass loss was detected (Fig. 2), *i.e.* another, positive effect of grassland age on litter mass loss which was hence mediated via one or several parameters we did not measure. Finally, as plant functional traits and soil microbial C:N were driven by grassland age, we obtained the following indirect effects of grassland age on litter mass loss: -0.42 via leaf C:N ratio, -0.26 via SLA, 0.53 via LDMC, -0.15 via soil microbial C:N ratio and 0.22 via an unmeasured parameter (Fig. 2). The sum of all indirect effects of grassland age on litter mass loss was -0.08, *i.e.* no significant total effect, consistent with the lack of overall effect of grassland age on litter mass loss that we initially observed (Fig. 1B).

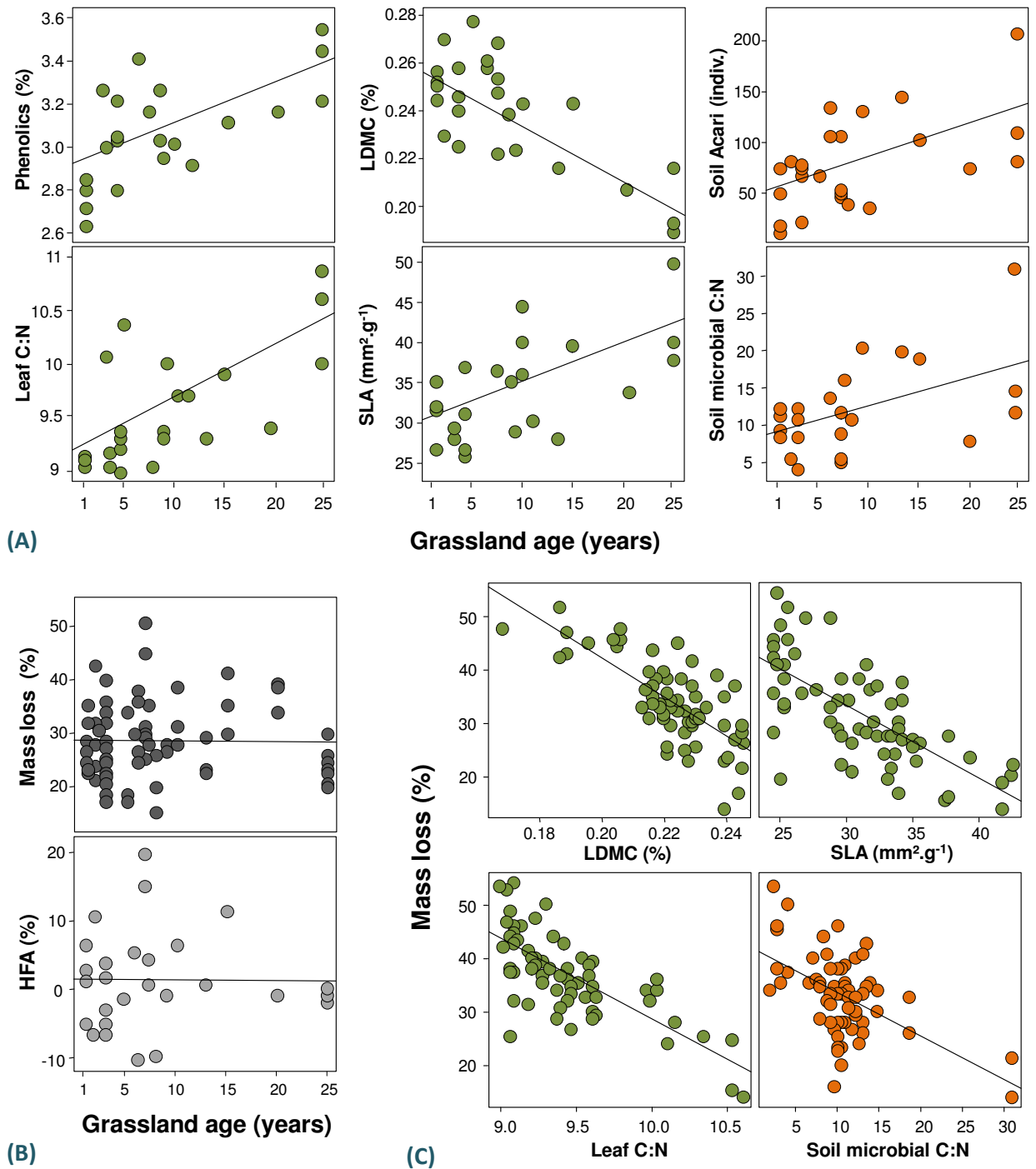


Figure 1. Community assembly did not impact litter mass loss nor HFA, due to offsetting above and below-ground effects. (A) Grassland age significantly influenced all aggregated functional traits of plant community (phenolics, leaf C:N ratio, Leaf Dry Matter Content, and Specific Leaf Area) as well as abundance of soil Acari (mesofauna), and soil microbial C:N ratio. (B) Overall, grassland age did not influence mass loss nor Home-Field Advantage. (C) Three aggregated functional traits of plant community (Leaf Dry Matter Content, Specific Leaf Area, Leaf C:N ratio) and soil microbial C:N ratio decreased litter mass loss. See Results for all model parameters and Methods for the transplantation treatment.

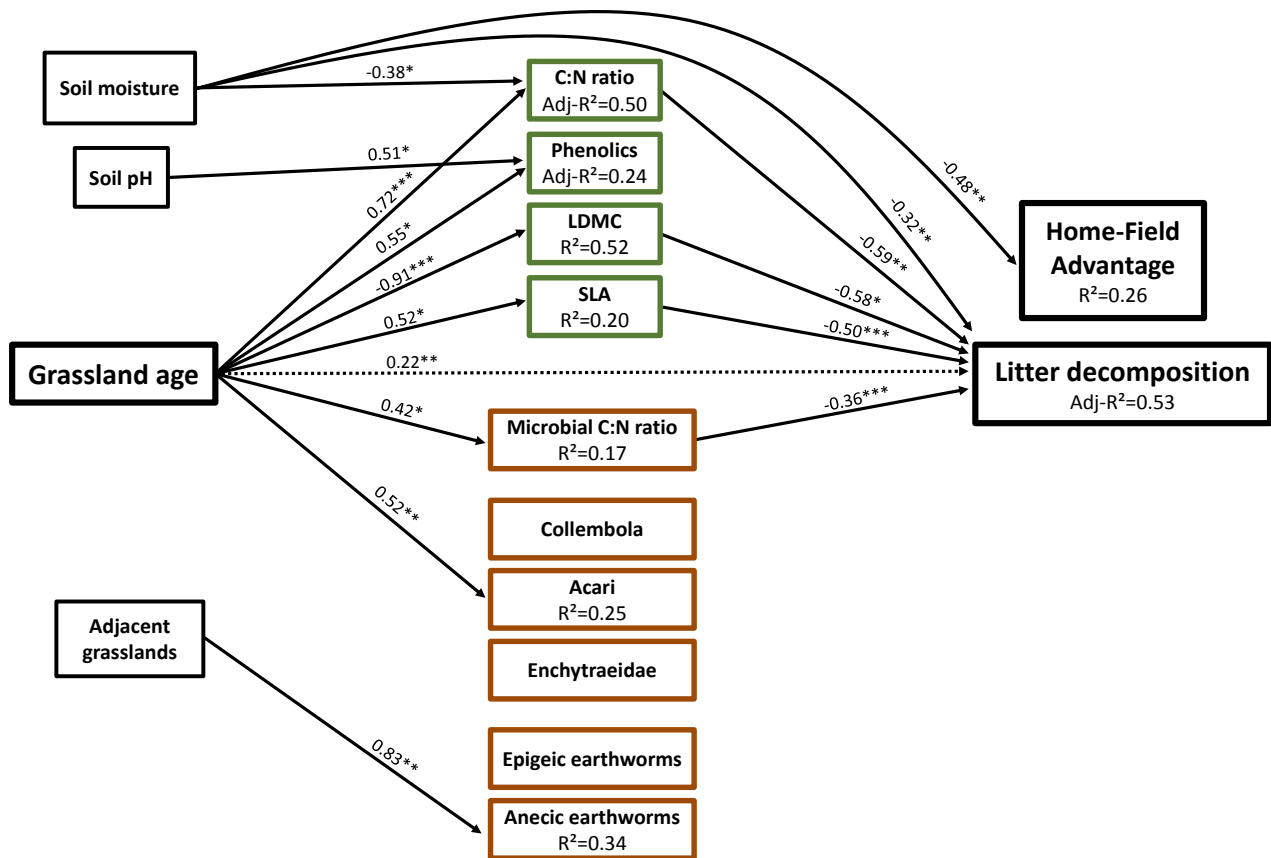


Figure 2. Path analysis model for the indirect effects of grassland age on litter decomposition and Home-Field Advantage, *i.e.* effects mediated by functional traits of plant community and by decomposer community. The figure also presents effects of abiotic and landscape variables accounted for in the models. Effects are indicated as the standardized regression coefficients of the model, *i.e.* the sign and magnitude of the effect. Explained variance is indicated in the box of each dependent variable, with R^2 for simple regressions and $Adj-R^2$ for multiple regressions. The dotted line represent an effect of grassland age on litter decomposition in the model, *i.e.* an effect of grassland age mediated via a parameter we did not measured.

DISCUSSION

No trend towards resource-conservative strategies nor reduced litter quality due to community assembly

The four functional traits we measured on plant communities strongly responded to grassland age: plant communities of old grasslands displayed higher leaf C:N ratio and phenolic concentration, and higher SLA and lower LDMC. Thus, grassland assembly favored resource-conservative as much as resource-acquisitive trait values, contrary to what we expected from other studies (Wright *et al.* 2004, Quested *et al.* 2007). These changes in functional traits were probably due to plant turnover during grassland assembly, with new species establishing and dominating initial species having higher C:N and phenolics concentration. These new species were possibly more resistant to herbivory and phytophagy pressure, given that species establishing had higher SLA and lower LDMC, so high resource acquisition

probably ensuring better regrowth between herbivory periods (Briske 1996). This plant succession during grassland assembly might be due to the immigration of new plant species from the surrounding landscape or by germination of seeds already present in the soil seed bank. In turn, these changes in plant traits impacted litter decomposition, but they did not reduce litter quality: increase in SLA and C:N ratio decreased litter decomposition (consistent with Bakker *et al.* 2011), but this was compensated by the decrease in LDMC which increased litter decomposition (consistent with Pakeman *et al.* 2011). Leaf phenolic concentration did not influence decomposition, possibly due to the lower leaf phenolic concentration in grasslands compared to other systems (Hättenschwiler and Vitousek 2000) which might have rendered effects undetectable. Therefore, contrary to what we expected, community assembly did not reduce litter quality within the grassland successional stage. These results together suggest that assembly processes have compensating effects on litter quality and litter decomposition.

More abundant detritivores but slightly lower decomposer efficiency

Only some components of decomposer communities responded to grassland age, partially supporting our predictions. Earthworms (macrofauna) did not respond to grassland age – however, abundance of anecic earthworms strongly increased in grasslands with large contact surface with other grasslands, suggesting immigration of anecics from the surrounding landscape, consistently with their high dispersal ability (Caro *et al.* 2013). Considering mesofauna and microbes, we observed two shifts: abundance of Oribatids (Acari, detritivore mesofauna) increased with grassland age, as did soil microbial C:N ratio. The increase of abundance of Oribatids might be due to the recovery of populations of these soil organisms after land-use turnover and the disruptive agricultural practices before grassland sowing. Recovery might be permitted by immigration of new species from adjacent landscape, or by demographic development of the remaining initial species. The increase of soil microbial C:N ratio with grassland age might be due to the reduction of mineral N input after cropping, ultimately causing a microbial N depletion. Surprisingly, macrofauna and mesofauna abundance did not influence decomposition (Milcu *et al.* 2008), suggesting that microbial and fungal decomposition was not directly dependent on fragmentation of leaves. However, the increase in soil microbial C:N ratio decreased litter mass loss, possibly due to a change in the composition of the microbial community, from a dominance of bacteria to a dominance of fungi, which were less efficient in decomposing litter. This slight decrease in litter mass loss was compensated by a slight increase of litter mass loss due to an effect of grassland age on one or several parameters we did not measure (this effect appeared in the full model explaining mass loss), explaining why litter decomposition remained globally similar among grasslands. Overall, time for assembly slightly decreased litter

decomposition through a decrease in efficiency of microbial decomposers, but not through the influence on detritivores.

Community assembly did not drive Home-Field Advantage, nor did plant traits and decomposer identities

We found important variation in HFA, from + 20% to -10% mass loss (*i.e.* Home-Field Disadvantage). However, we found no relationship between community assembly and HFA: grassland age did not influence HFA, nor did plant functional traits and decomposer community. The difference in plant traits or decomposers among grasslands might be insufficient to drive HFA, which might be triggered by traits or decomposers only in very contrasted situations, for instance with transplantations between forest and grassland (Gießelmann *et al.* 2011). In our study, we found a Home-Field Disadvantage in grasslands with high soil moisture. Similarly to grasslands of our study having high soil moisture and slower decomposition rate, this Home-Field Disadvantage might be due to waterlogging triggering anoxia in the top soil, decreasing bacterial and fungal activity. These results show that community assembly did hence not drive HFA and that previously-documented biotic parameters driving HFA (Freschet *et al.* 2012, Austin *et al.* 2014) may be less important than abiotic parameters in grassland ecosystems. Overall, HFA did hence not require long experience of local decomposers with local plants but rather required environments favorable for aerobic decomposers.

CONCLUSION

We found that community assembly maintained a similar litter decomposition along a 25-years chronosequence. Moreover, Home-Field-Advantage did not respond to community assembly nor did it change with grassland age. However, our results showed that several plant functional traits and soil microbial C:N ratio changed during community assembly. In turn, these changes acted on decomposition, but they cancelled out, resulting in the same decomposition rate. These results suggest that processes driving litter decomposition differ not only between succession stages or different environments but also within a given successional stage. These results also suggest that in grassland ecosystems, numerous and important changes in plant and decomposer communities can lead to the same levels of ecosystem functions, possibly explaining the outstanding resilience of many grassland ecosystems despite being a transitional stage.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Aurélien Pierre for the measures of soil microbial C:N ratio, and we acknowledge Albin Fertil, Daniel Cyllly, André Bastin, Valentin Blanchard, Romain Georges, Olivier Jambon, Jérémy Guy, Nathan Vannier and Stéphanie Llopis for help sampling earthworms. We are very grateful to Mathilde Le Moing for earthworm identification. The work benefited from the support of the LTER site “ZA Armorique”.

SUPPORTING INFORMATION

Table S1. Mean values of functional traits measured on plant species composing 80% of the grassland communities of our experimental design (see Material and Methods) and accounted for in the decomposition experiment. Phenolics and LDMC (Leaf Dry Matter Content) are in %, SLA (Specific Leaf Area) is in $\text{mm}^2.\text{g}^{-1}$, and C:N ratio has no unit.

Species	Functional traits							
	Phenolics		C:N ratio		LDMC		SLA	
	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
<i>Agrostis stolonifera</i>	3.32	0.19	10.78	1.35	21.67	2.09	36.22	3.38
<i>Agrostis tenuis</i>	3.02	0.07	10.36	0.07	32.90	0.66	22.60	1.23
<i>Dactylis glomerata</i>	3.58	0.27	10.47	0.30	16.81	1.19	37.48	8.03
<i>Holcus lanatus</i>	2.92	0.09	9.79	0.16	19.92	2.40	43.53	9.50
<i>Lolium italicum</i>	2.56	0.12	9.30	0.09	22.11	1.78	36.25	5.65
<i>Lolium perenne</i>	2.80	0.10	9.17	0.05	25.00	2.78	22.81	2.71
<i>Ranunculus repens</i>	3.58	0.30	12.22	0.51	14.79	2.62	31.70	7.61
<i>Trifolium pratense</i>	3.82	0.15	9.36	0.20	21.31	1.45	18.90	4.59
<i>Trifolium repens</i>	3.76	0.16	8.93	0.09	20.22	2.01	29.45	5.64

Table S2. Correlations between plant functional traits, between decomposers and between plant functional traits and decomposers (Leaf Dry Matter Content, LDMC; Specific Leaf Area, SLA). For each correlation, the given parameter is the Pearson's or Spearman's coefficient (depending on the normality of variable distribution) with its significance (*: $P < 0.05$; ***: $P < 0.001$).

		Plant functional traits				Decomposer community				
		LDMC	SLA	Leaf C:N ratio	Phenolics	Microbial C:N ratio	Collembola	Acari	Enchytraeidae	Anecics
Plant functional traits	SLA	-0.13								
	Leaf C:N ratio	-0.07	0.45*							
	Phenolics	0.01	0.20	0.79***						
	Microbial C:N ratio	-0.34	0.26	0.26	0.18					
Decomposer community	Collembola	-0.22	-0.24	0.07	0.23	0.15				
	Acari	-0.54*	0.14	0.39	0.35	0.43*	0.54*			
	Enchytraeidae	-0.13	-0.16	-0.03	0.31	-0.09	-0.09	0.07		
	Anecics	0.01	-0.34	-0.10	0.22	-0.04	0.30	0.17	0.25	
	Epigeics	0.08	0.04	0.02	-0.01	-0.17	-0.23	-0.10	0.40	0.14

REFERENCES

- Austin, A. T., L. Vivanco, A. González-Arzac, and L. I. Pérez. 2014. There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter-decomposer affinity in terrestrial ecosystems. *New Phytologist* 204:307–314.
- Bakker, M. A., G. Carreño-Rocabado, and L. Poorter. 2011. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types: Leaf economics traits and decomposition. *Functional Ecology* 25:473–483.
- Barbe, L., V. Jung, A. Prinzing, A.-K. Bittebiere, O. Butenschoten, and C. Mony. 2017. Functionally dissimilar neighbors accelerate litter decomposition in two grass species. *New Phytologist* 214:1092–1102.
- Bardgett, R. D., and W. H. van der Putten. 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515:505–511.
- Berlese A. 1905. Apparicchio per raccogliere presto ed in gran numero di piccolo artropodi. *Redia* 2: 85-89.
- Bouché, M. B. 1972. *Lombriciens de France: écologie et systématique*.
- Bouché, M. B. 1977. Strategies lombriciennes. *Ecological Bulletins*, 122–132.
- Briske, D. D. 1996. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. *The ecology and management of grazing systems*, 37-67.
- Brookes, P. C., A. Landman, G. Pruden, and D. S. Jenkinson. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 17:837–842.
- Caro, G., T. Decaens, C. Lecarpentier, and J. Mathieu. 2013. Are dispersal behaviours of earthworms related to their functional group? *Soil Biology and Biochemistry* 58:181–187.
- Cebrian, J. 1999. Patterns in the fate of production in plant communities. *The American Naturalist* 154:449–468.
- Chauvat, M., V. Wolters, and J. Dauber. 2007. Response of collembolan communities to land-use change and grassland succession. *Ecography* 30:183–192.
- Cluzeau, D., M. Guernion, R. Chaussod, F. Martin-Laurent, C. Villenave, J. Cortet, N. Ruiz-Camacho, C. Pernin, T. Mateille, L. Philippot, A. Bellido, L. Rougé, D. Arrouays, A. Bispo, and G. Pérès. 2012.

Integration of biodiversity in soil quality monitoring: Baselines for microbial and soil fauna parameters for different land-use types. *European Journal of Soil Biology* 49:63–72.

Cornelissen, J. H. C., N. Pérez-Harguindeguy, S. Diaz, J. P. Grime, B. Marzano, M. Cabido, F. Vendramini, and B. Cerabolini. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143:191–200.

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

Decaëns, T., P. Margerie, M. Aubert, M. Hedde, and F. Bureau. 2008. Assembly rules within earthworm communities in North-Western France—A regional analysis. *Applied Soil Ecology* 39:321–335.

Freschet, G. T., R. Aerts, and J. H. C. Cornelissen. 2012. Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis: Substrate-matrix quality interactions in decay. *Journal of Ecology* 100:619–630.

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

Gießelmann, U. C., K. G. Martins, M. Brändle, M. Schädler, R. Marques, and R. Brandl. 2011. Lack of home-field advantage in the decomposition of leaf litter in the Atlantic Rainforest of Brazil. *Applied Soil Ecology* 49:5–10.

Güsewell, S., and M. O. Gessner. 2009. N : P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Functional Ecology* 23:211–219.

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

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

Milcu, A., S. Partsch, C. Scherber, W. W. Weisser, and S. Scheu. 2008. Earthworms and legumes control litter decomposition in a plant diversity gradient. *Ecology* 89:1872–1882.

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

- Pakeman, R. J., and H. M. Quested. 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10:91–96.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, J. H. C. Cornelissen, F. Vendramini, M. Cabido, and A. Castellanos. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218:21–30.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167–234.
- Petersen, H., and M. Luxton. 1982. A Comparative Analysis of Soil Fauna Populations and Their Role in Decomposition Processes. *Oikos* 39:288–388.
- Ponge, J. ., S. Gillet, F. Dubs, E. Fedoroff, L. Haese, J. . Sousa, and P. Lavelle. 2003. Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. *Soil Biology and Biochemistry* 35:813–826.
- Ponge, J.-F., G. Pérès, M. Guernion, N. Ruiz-Camacho, J. Cortet, C. Pernin, C. Villenave, R. Chaussod, F. Martin-Laurent, A. Bispo, and D. Cluzeau. 2013. The impact of agricultural practices on soil biota: A regional study. *Soil Biology and Biochemistry* 67:271–284.
- Quested, H., O. Eriksson, C. Fortunel, and E. Garnier. 2007. Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology* 21:1016–1026.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Robertson, G. P. 1999. *Standard soil methods for long-term ecological research (Vol. 2)*. Oxford University Press.
- Sanaullah, M., A. Chabbi, G. Lemaire, X. Charrier, and C. Rumpel. 2010. How does plant leaf senescence of grassland species influence decomposition kinetics and litter compounds dynamics? *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 88:159–171.
- Santiago, L. S. 2007. Extending the leaf economics spectrum to decomposition: evidence from a tropical forest. *Ecology* 88:1126–1131.

- Santonja, M., C. Fernandez, T. Gauquelin, and V. Baldy. 2015. Climate change effects on litter decomposition: intensive drought leads to a strong decrease of litter mixture interactions. *Plant and Soil* 393:69–82.
- Swift, M. J., Heal, O. W., & Anderson, J. M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems* (Vol. 5). Univ of California Press.
- Thomas, Z., B. W. Abbott, O. Troccaz, J. Baudry, and G. Pinay. 2016. Proximate and ultimate controls on carbon and nutrient dynamics of small agricultural catchments. *Biogeosciences* 13:1863–1875.
- Vance, E. D., P. C. Brookes, and D. S. Jenkinson. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19:703–707.
- Veen, G. F. C., G. T. Freschet, A. Ordonez, and D. A. Wardle. 2015. Litter quality and environmental controls of home-field advantage effects on litter decomposition. *Oikos* 124:187–195.
- Violle, C., E. Garnier, J. Lecoer, C. Roumet, C. Podeur, A. Blanchard, and M.-L. Navas. 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia* 160:747–755.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. Cornelissen, M. Diemer, and others. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.
- Wright, S. 1934. The method of path coefficients. *The Annals of Mathematical Statistics* 5:161–215.

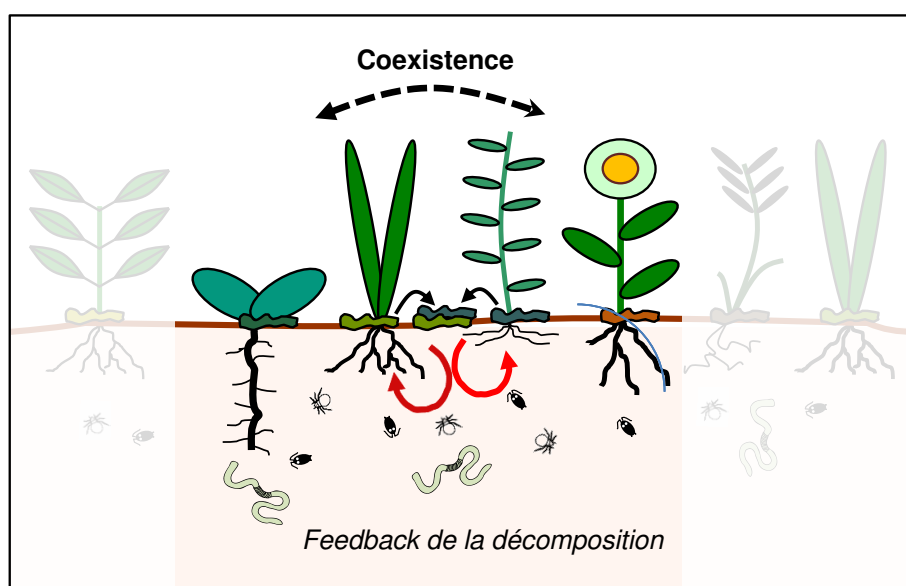
CHAPITRE 4

Rétroaction de la décomposition de la litière sur l'assemblage de la communauté végétale

Le quatrième chapitre correspond à un article qui sera soumis à la revue Oikos.

Objectifs de l'étude

Le but de cette expérimentation était d'évaluer la rétroaction de la décomposition de la litière sur l'assemblage de la communauté végétale. En effet, la décomposition de la litière modifie les conditions microclimatiques du sol, ses communautés d'organismes, et la remise à disposition des nutriments pour les plantes. La décomposition de la litière est donc particulièrement susceptible d'agir sur la manière dont une communauté végétale s'assemble. En particulier, nous avons cherché à savoir si la décomposition d'une litière mixte produite par un couple d'espèces rétroagissait sur la coexistence de ce couple d'espèces. De plus, nous avons cherché à savoir si cette rétroaction éventuelle se produisait à travers la décomposition en elle-même, ou bien à travers les effets mixités lors de la décomposition (synergies ou antagonismes).



Méthodologie

À partir de 8 espèces différentes, nous avons sélectionné 27 couples d'espèces dont nous avons mesuré le degré de coexistence au sein d'un dispositif de mésocosmes expérimentaux. Nous avons mesuré ce degré de coexistence à 4 dates : 2010, 2012, 2014 et 2016. Pour les 8 espèces, nous avons mesuré des traits verts reliés à l'acquisition des ressources et à la propagation clonale, et des traits reliés à la qualité de la litière. Ainsi, pour chaque couple d'espèce, nous avons pu calculer une moyenne

et une dissimilarité pour tous ces traits. Nous avons conçu une litière mixte pour chaque couple, dont nous avons mesuré la décomposition en elle-même ainsi que les effets mixités lors de la décomposition.

Principaux résultats

Nos résultats indiquent que les traits gouvernant la décomposition (SLA, LDMC, Water Holding Capacity [WHC]) gouvernent également la coexistence des espèces. Notamment, les traits qui favorisent la décomposition favorisent également la coexistence : ainsi, plus une litière mixte se décompose vite, plus les deux espèces qui ont produit cette litière tendent à coexister. Par ailleurs, lors de la dernière année (2016), nous avons observé que les effets mixités lors de la décomposition contrôlaient également la coexistence : plus la décomposition de la litière mixte était synergique, plus les deux espèces ayant produit la litière coexistaient. Nos résultats indiquent que les moyennes des traits verts reliés à l'acquisition des ressources et à la propagation clonale impactent également la coexistence, alors que, globalement, les dissimilarités de traits n'ont eu que de très faibles effets sur la coexistence.

Litter traits and litter mixing effects drive coexistence of plant species

Authors: L. Barbe⁽¹⁾, C. Mony⁽¹⁾, V. Jung⁽¹⁾, and A. Prinzing⁽¹⁾

(1) Université de Rennes 1 – OSUR, UMR CNRS 6553 ECOBIO

Avenue du G^{al} Leclerc, 35042 Rennes Cedex, France

Running headline: Litter decomposition drives coexistence

Key-words: plant coexistence, litter decomposition, litter mixing, non-additive effects, functional traits, grassland ecosystems, ecosystem functioning, feedback of litter decomposition

ABSTRACT

Coexistence between two plant species is ensured by their living traits, for instance ensuring low competition between both species for space or resources, but the role of after-life traits, and especially leaf litter traits, remains unknown. In particular, two coexisting plant species produce a litter mixture whose decomposition locally impacts the soil biotic and abiotic conditions. Such decomposition might in turn feedback on their coexistence. Here, we investigated the role of litter traits and litter-mixture decomposition in the coexistence of 27 pairs of grassland species (involving 8 distinct species) over time. In a long-term mesocosm experiment, we measured the coexistence of the species pairs at four different periods – 2010, 2012, 2014, 2016 – by using a spatial aggregation index at fine scale. We measured for each pair the mean and dissimilarity in (i) living traits related to resource-acquisition (specific leaf area and leaf dry matter content) and related to clonal-dispersion (spacer length and number of connections), and in (ii) litter traits central to decomposition (water holding capacity and C:N ratio). We measured decomposition of litter mixtures and whether it is synergistic or antagonistic compared to decomposition of the corresponding monoculture. We found that mean values of living traits and of litter traits strongly explained species coexistence during most years of the experiment, while dissimilarities had a much smaller influence. Overall, litter traits and resource-acquisition traits which increased coexistence also increased litter decomposition. Consistently, we found that synergistic litter-mixture decomposition improved coexistence - but only in the last year of the experiment. These results together suggest that litter decomposition might exert an important feedback on species coexistence, occurring through after-life interactions between plants via synergistic decomposition. We argue that litter decomposition might be an under evaluated process of community assembly.

INTRODUCTION

The understanding of plant species coexistence is an important issue in ecology which remains partly unresolved (Angert *et al.* 2009; Wilson 2011; Jiang *et al.* 2017). Two plant species locally coexisting may strongly compete with one another, which should result in exclusion of one of both species. However, if plant species occupy sufficiently different niches, competition should be weaker and coexistence enabled (Schwilk & Ackerly 2005; Violle *et al.* 2011; Wilson & Stubbs 2012). Recently, several studies suggested a novel kind of mechanisms promoting plant coexistence: negative feedbacks of plant species on themselves mediated by root-associated soil microorganisms, which might prevent plant species from becoming competitively dominant (Bonanomi *et al.* 2005; Kulmatiski *et al.* 2008; van der Putten *et al.* 2013; Kardol *et al.* 2015). However, the effects of plant-soil feedbacks on plant species coexistence still remain to be tested. Moreover, plant-soil feedbacks can also occur through litter decomposition, but this issue received very little attention (but see Zhang *et al.* 2016). Litter decomposition can indeed strongly impact soil microclimatic conditions, nutrient availability and below-ground organisms, which might feedback on plant fitness (Hobbie 2015; Kardol *et al.* 2015). In particular, two plant species coexisting in direct contact produce a litter mixture whose properties differ from those of single species (Wardle *et al.* 2002, 2003; Gartner & Cardon 2004). The decomposition of this litter mixture might locally impact the soil biotic and abiotic conditions, and then provide a feedback on the fitness of both coexisting plant species. A positive feedback on both species might facilitate or stabilize their coexistence, and a negative one might reduce their coexistence.

First of all, coexistence of plant species depends on their living traits, especially those involved in competitive interactions. The theory of limiting similarity states that plant species having dissimilar resource-acquisition traits can exploit different niches, facilitating their coexistence (Schwilk & Ackerly 2005; Violle *et al.* 2011; Wilson & Stubbs 2012). Such resource-acquisition traits may involve foliar traits such as specific leaf area (SLA) or leaf dry matter content (LDMC), driving plant ability to uptake light and soil resources (Quested *et al.* 2007; Santiago 2007). Two plant species expressing similar traits and hence collecting similar resources will strongly compete, which should result in the competitive exclusion of one of both species, impeaching local coexistence. Plant species having dissimilar clonal-dispersion traits, or clonal-dispersion traits leading to a sparse space colonization, may also more coexist locally. Clonal-dispersion traits, for instance the number of connections between ramets (*i.e.* branching degree) or the spacer length, represent the strategy of plants for colonizing space (Lovett Doust 1981). A plant species which colonizes space with a dense clonal network may not locally coexist with other species, but a plant with a scattered clonal network may (Benot *et al.* 2013; Saiz *et al.* 2016). For a pair of plant species, having a low number of connections between ramets or a high spacer length may favor their coexistence. Moreover, as suggested by the theory of limiting similarity, pairs of plant

species having dissimilar clonal-dispersion traits might also more coexist because they occupy spatially different niches. Overall, we hypothesize that dissimilar resource-acquisition or clonal-dispersion traits may facilitate the coexistence of pairs of plant species.

Coexistence of plants might also depend on traits of litter traits, determining litter decomposability. Two coexisting plant species produce a litter mixture which decomposes right underneath both plants, impacting many soil functions (Swift *et al.* 1979). Decomposition of a litter mixture might affect the very two heterospecific plants that produced the litter mixture (Barot *et al.* 2014). In particular, two coexisting plant species might more easily coexist if these species each produce a highly decomposable litter or trigger synergistic effects among their litters, mutually accelerating their decomposition. A rapid litter-mixture decomposition may increase nutrient recycling and hence nutrient availability (Hobbie 1992, 2015) for both plant growth, improving fitness of both plants when they coexist. High decomposition rate may also ensure low competition between microbial decomposers and root-associated microorganisms (Lindahl & Tunlid 2015; Soudzilovskaia *et al.* 2015; Fernandez & Kennedy 2016), which may ultimately benefit to both plant growth. Rapid decomposition may be due to high-quality litter traits, for instance high mean in water holding capacity (WHC) or low mean in C:N ratio. However, the dissimilarity in litter traits may also be important, as it can trigger synergistic effects during decomposition (Wardle *et al.* 2003; Gartner & Cardon 2004; Pérez Harguindeguy *et al.* 2008; Makkonen *et al.* 2013). Synergistic effects occur when litter-mixture decomposition is quicker than expected from the decomposition of single species. Such synergistic effects, accelerating decomposition, might also facilitate plant coexistence, as explained above. Overall, we hence hypothesize that pairs of plant species producing a litter mixture which decomposes quickly or synergistically might more coexist.

In this study, we investigated the role of living traits, litter traits and litter interactions during decomposition for the coexistence of pairs of grassland species. Specifically, we hypothesized that coexistence between two plant species may be favored by: (i) dissimilar resource-acquisition traits, (ii) clonal-dispersion traits that are either dissimilar or lead to sparse space colonization, (iii) high litter decomposability of coexisting species, and (iv) synergistic effects during litter-mixture decomposition. We used a long-term mesocosm experiment to measure the coexistence of 27 pairs of grassland species, from a pool of the 8 more abundant species of the experiment. We measured coexistence at four dates: 2010, 2012, 2014, 2016. We measured for each pair the trait mean and trait dissimilarity in SLA (Specific Leaf Area), LDMC (Leaf Dry Matter Content), number of connections between ramets, spacer length, WHC (Water Holding Capacity), and C:N ratio. We also accounted for the phylogenetic distance between both species, as this distance may illustrate dissimilarity in traits we did not measure (Cadotte *et al.* 2010; Pan *et al.* 2015). We conceived a litter mixture for each pair, and we measured

litter-mixture decomposition per se as well as synergistic or antagonistic effects during litter-mixture decomposition.

METHODS

Study site and experimental design

We used a long-term mesocosm experiment at the University of Rennes 1 to conduct this study (Western France, 48°06'58.6"N 1°38'15.5"W). This experiment was setup in 2009 and consists of 120 mesocosms (1.30 x 1.30 m) which contain 12 different mixtures of grassland species replicated 10 times (see Benot *et al.* 2013). Mixtures had four levels of species richness (1, 4, 8, and 12) with three distinct specific compositions for each level (except for the 12-species level, which has only one specific composition: all the species involved in the experiment). Mesocosms were mowed once a year and plant material was exported to mimic semi-natural grasslands, but grassland species grow and produce litter quite continuously through the year. The 12 sown species were: *Agrostis stolonifera* (L.), *Agrostis tenuis* (L.), *Brachypodium pinnatum* (L.), *Centaurea nigra* (L.), *Chamaemelum nobile* (L.), *Dactylis glomerata* (L.), *Elytrigia repens* (L.), *Festuca rubra* (L.), *Holcus lanatus* (L.), *Holcus mollis* (L.), *Lolium perenne* (L.) and *Ranunculus repens* (M.). Among these 12 species, we selected 8 species: *Brachypodium pinnatum*, *Centaurea nigra*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Holcus mollis*, and *Ranunculus repens*. From these 8 species, we selected 27 pairs of species in order to obtain an important range of trait means and trait dissimilarities among pairs.

Plant mapping and measure of coexistence

We mapped plant species distribution in each mesocosm in early spring 2010, 2012, 2014 and 2016. We used an 80 x 80 cm square grid of 5-cm cell size (256 cells per grid), and we noted for each cell the presence of each rooted species. In each mesocosm, we calculated for each pair present in this mesocosm the co-occurrence observed between both species (COobs), as the number of cells where both species were present together. We also calculated the expected co-occurrence between both species (COexp), as: $COexp_{i,j} = A_i \times A_j / 256$, where A_i is the number of cells (*i.e.* abundance) occupied by species *i* and A_j is the number of cells occupied by species *j*. Based on observed and expected co-occurrence, we calculated the coexistence between both species ($C_{i,j}$) using a spatial aggregation index, following Saiz *et al.* (2016): $C_{i,j} = \frac{COobs_{i,j} - COexp_{i,j}}{COexp_{i,j}}$, where $COobs_{i,j}$ is the observed co-occurrence between species *i* and *j* and $COexp_{i,j}$ the expected co-occurrence between species *i* and *j*. Negative values of $C_{i,j}$ indicate that two species coexist less than expected at random (*i.e.* spatial segregation between species) while positive values indicate that two species coexist more than expected at

random (*i.e.* spatial aggregation between species). For each species pair, we calculated the average coexistence across mesocosms, to obtain a robust mean value of coexistence between both species.

Functional trait measurements and calculations

We measured for the 8 species two living traits related to resource-acquisition (SLA and LDMC), two living traits related to clonal-dispersion (number of connections and spacer length) and two litter traits related to litter decomposition (WHC and C:N ratio). WHC mainly determines the litter microclimate (Makkonen *et al.* 2013) whereas C:N ratio is related to the litter nutrient content (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Quested *et al.* 2007). SLA and LDMC, representing respectively the thinness of green leaves and their palatability, can also be involved in litter decomposition (Quested *et al.* 2007; Santiago 2007). We measured SLA, LDMC, WHC and C:N ratio on 5 different individuals, collected in different mesocosms, to obtain a representative mean value for each species and each trait. We measured SLA and LDMC on green leaves according to the protocols of Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). We measured WHC and C:N ratio on naturally senesced leaves. 5-10 dead leaves were immersed in distilled water during 24h, drained and weight, then dried at 65°C during 48h and weighed again. WHC was calculated as water-saturated weight / dry weight. We measured C:N ratio on 1-5 dead leaves using an elemental analyzer (FLASH EA 1112 Thermo Finnigan, Waltham, Massachusetts, USA). We measured the number of connexions and the spacer length of each species on 10 different individuals grown in controlled pots, to obtain a representative mean value of these traits without competition (Benot *et al.* 2013). Trait distributions are summarized in Tab. 1, and trait correlations in Tab. S1. For each species pair, we calculated the dissimilarity in the 6 measured functional traits, simply as the absolute value of the difference between both means for the considered trait.

Table 1. Means and standard deviations of species functional traits (Specific Leaf Area, SLA; Leaf Dry Matter Content, LDMC; Water Holding Capacity, WHC; Carbon:Nitrogen ratio, C:N). SLA is in mm²/mg, LDMC in mg/g, spacer length in cm, and number of connections, WHC and C:N have no unit. The table also presents the number of pairs in which the species are represented.

Species	SLA		LDMC		Number of connections		Spacer length		WHC		C:N ratio		Occurrence in couples
	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	
<i>Ranunculus repens</i>	28.5	3.0	177.0	13.4	27.6	15.8	14.98	0.70	3.30	0.21	21.7	5.3	6
<i>Centaurea nigra</i>	19.5	2.2	207.3	17.5	1.4	0.5	0.44	0.04	3.16	0.29	43.5	1.7	6
<i>Holcus lanatus</i>	32.1	5.1	257.5	29.8	33.5	15.6	0.28	0.02	4.33	0.25	33.6	8.8	7
<i>Elytrigia repens</i>	21.2	1.7	356.0	12.6	57.0	35.2	2.78	0.11	2.68	0.29	19.5	4.1	7
<i>Dactylis glomerata</i>	23.0	1.5	283.9	16.0	4.5	3.9	0.51	0.04	3.73	0.41	19.7	1.0	7
<i>Festuca rubra</i>	19.0	2.6	284.8	48.2	7.8	21.6	0.87	0.09	3.73	0.20	22.2	0.9	7
<i>Holcus mollis</i>	23.4	3.6	495.2	15.7	19.5	6.8	4.03	0.23	2.43	0.38	21.3	2.3	7
<i>Brachypodium pinnatum</i>	23.3	5.1	380.1	47.3	28.3	14.7	1.03	0.05	2.22	0.34	46.4	1.9	7

Characterization of phylogenetic distance

We measured phylogenetic distance for each species pair, using a dated tree of the Dutch flora based on rbcL DNA sequences (see Hermant *et al.* 2012). We used dated molecular phylogenies as a fixed age constraint for estimating the age of the crown node of Angiospermae. For each species pair, we calculated the patristic distance, which is the distance among both species (path-length distance) along branches of tree from one species to the other one. These distances represent hence twice the age of the species' last common ancestor. Calculations were made using the software Mesquite (Maddison & Maddison 2017).

Litter decomposition and non-additive effects

We collected naturally senesced litter for the 8 species in autumn 2014. Litter was air-dried, and we conceived a litter mixture for the 27 species pairs. Both species composing litter mixtures were in equivalent proportions (50/50) and we noted their precise proportion. Litter mixtures were placed into 8 x 8 cm litterbags, which had 5 mm mesh on their lower side to allow decomposers to freely access the litter, and 2 mm mesh on their upper side to avoid contamination by allochthonous litter. Each litterbag contained 1g of litter (oven-dried equivalent).

We randomly exposed each litter mixture in a mesocosm in February 2015, and started the decomposition experiment. Exposition at random ensured that decomposition was only the result of litter-mixture traits, and did not involve the effect of both species providing the litter mixture on the decomposer community. To calculate synergistic or antagonistic effects during litter-mixture decomposition, we also exposed near each litter mixture two litterbags containing the corresponding mono-specific litters alone. These litterbags also contained 1g of litter (oven-dried equivalent) and had meshes identical to those of litter-mixture litterbags. We collected all litterbags 6 weeks later, when they reached 30-60% mass loss. High decomposition rate results from the humid and relatively warm, frost-free winter in the study region which increases decomposer activity. We cleaned the litter by hand and oven-dried it for three days at 65°C. We calculated mass loss (%) as $1 - (m_1/m_0) \times 100$, where m_1 is the oven-dry weight at collection and m_0 the initial oven-dry equivalent dry weight. We calculated the expected decomposition of litter mixtures, as the mean decomposition between the two mono-specific litters weighted by the precise proportion of the two species in the litter mixture. Then, we calculated non-additive effects (NAE) of litter-mixture decomposition as $NAE = (O - E) / E$, where O is the observed decomposition of litter mixture and E is the expected decomposition of litter mixture. Litter-mixture decomposition could be additive ($NAE = 0$, *i.e.* no significant difference between observed and expected decomposition), synergistic ($NAE > 0$, *i.e.* observed decomposition higher than expected), or antagonistic ($NAE < 0$, *i.e.* observed decomposition lower than expected; see

Wardle *et al.* 1997). As non-additive effects may also depend on plant neighborhoods where litter mixtures decompose (Barbe *et al.* 2017, unpubl), we corrected non-additive effects by removing the variance explained by plant neighborhoods, to obtain for each species pair a value of non-additivity during litter decomposition that was independent from local conditions during decomposition (*i.e.* only due to the traits of both species providing the litter mixture).

Statistical analyses

Prior to analyses, we centered-reduced all independent and dependent variables to permit comparisons of regression coefficients among and within models. We used multiple ordinary least square regression models to explain the coexistence of species pairs by means and dissimilarities in their traits related to (i) resource-acquisition, (ii) clonal dispersion and (iii) litter decomposition, as well as by non-additive effects during decomposition and phylogenetic distance between both species. This approach was applied separately for each of the four dates (2010, 2012, 2014, 2016). For each date, we built all possible models (*i.e.* all possible combinations of independent variables) and we performed a best subset search to select the best model based on AIC and BIC (Burnham & Anderson 2002; Chen & Chen 2008). We also tested coexistence against each of (i), (ii) and (iii) separately (see Tab. S2), and found the power and robustness of these models to be always lower than those of the full model. We hence only present the full model in the body of the manuscript. We graphically explored residuals using QQ and predicted-vs-residual plots and we excluded two residual outliers (caused by extreme positive values of non-additive effects) to fulfill the assumption of normality and homogeneity of residuals. All statistical analyses were performed with R 3.0.3 software (R Development Core Team, 2016).

RESULTS

Effects of litter traits, phylogenetic distance, and litter mixing on decomposition and non-additive effects

Decomposition of litter mixtures was increased by large phylogenetic distance as well as high mean WHC and low mean SLA (Tab. S3). Meanwhile, trait dissimilarities had no effect. Mixing litters triggered strong non-additive effects on decomposition, from -8.7% (antagonism) to +64.8% (synergy). The mean of non-additive effects was overall +14% synergy and was significantly larger than 0 ($t = 3.8$, $P = 8.10 \times 10^{-4}$, $df = 24$).

Effects of litter traits, phylogenetic distance, and litter mixing on coexistence

Mean WHC and mean C:N of litter mixtures increased coexistence in 2010, 2012 and 2014 (Fig. 1), while mean WHC decreased coexistence in 2016. Trait dissimilarities did not affect coexistence. Non-additive effects of litter-mixture decomposition were associated with coexistence at the most recent date of the experiment: synergy during litter-mixture decomposition increased coexistence of species pairs in 2016 (Tab. 2 and Fig. 1). Phylogenetic distance between species increased coexistence in 2012, but had no effect in the other three years of the experiment (Tab. 2).

Table 2. Pairwise coexistence among species at each date of the experiment explained by the combination of trait means and dissimilarities in (i) green traits related to resource-acquisition (SLA, Specific Leaf Area; LDMC, Leaf Dry Matter Content), (ii) green traits related to clonal-dispersion, (iii) litter traits (WHC, Water Holding Capacity), (iv) non-additive effects of litter decomposition and (v) phylogenetic distance. Variables selected in the model are presented by their standardized regression coefficients and significances (***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$). Model parameters are the adjusted R^2 (Adj- R^2), the F statistic (F) with the degree of freedom (df) and the probability of the model (P-value). See Appendix Tab. S2 for analyses based on subsets of variables, giving consistent results. See Methods for model construction.

Variables		Coexistence			
		2010	2012	2014	2016
Resource-acquisition traits	Mean SLA	-1.33**	-1.15**	-0.69*	
	Mean LDMC	0.93.	1.96**	1.30*	
	Dissimilarity SLA				
	Dissimilarity LDMC			-0.47*	
Clonal-dispersion traits	Mean number of connections	1.00***	0.78**		
	Mean spacer length	1.52**		2.18***	
	Dissimilarity number of connections			0.38*	
	Dissimilarity spacer length		1.06*		
Litter traits	Mean C:N	1.05*	0.79*	1.32**	
	Mean WHC	1.59*	1.66*	1.31*	-0.44**
	Dissimilarity C:N				
	Dissimilarity WHC				
	Non-additive effects during decomposition				0.39*
	Phylogenetic distance		0.96**		0.15
Model parameters	Adj- R^2	0.56	0.50	0.61	0.46
	F _{df}	6.4 ₂₀	4.7 ₁₉	6.8 ₁₉	7.9 ₂₁
	P-value	7.10 ⁻⁴	4.10 ⁻³	4.10 ⁻⁴	4.10 ⁻⁴

Effects of living traits on coexistence

Functional traits of species pairs strongly explained coexistence across the four dates of the experiment (adjusted- R^2 ranging from 0.46 to 0.61, see Tab. 2). Trait means for resource-acquisition

traits and clonal-dispersion traits impacted coexistence. Mean SLA decreased, and mean LDMC increased, coexistence in 2010, 2012, and 2014 (Fig. 1). The mean number of connections per ramet, and the mean of spacer length, increased coexistence respectively in 2010 and 2012, and in 2010 and 2014 (Fig. 1). In contrast, we observed that trait dissimilarities had only very few effects on coexistence: only dissimilarity in LDMC decreased coexistence in 2014, and dissimilarity in number of connections per ramet increased coexistence in 2014 (Tab. 2).

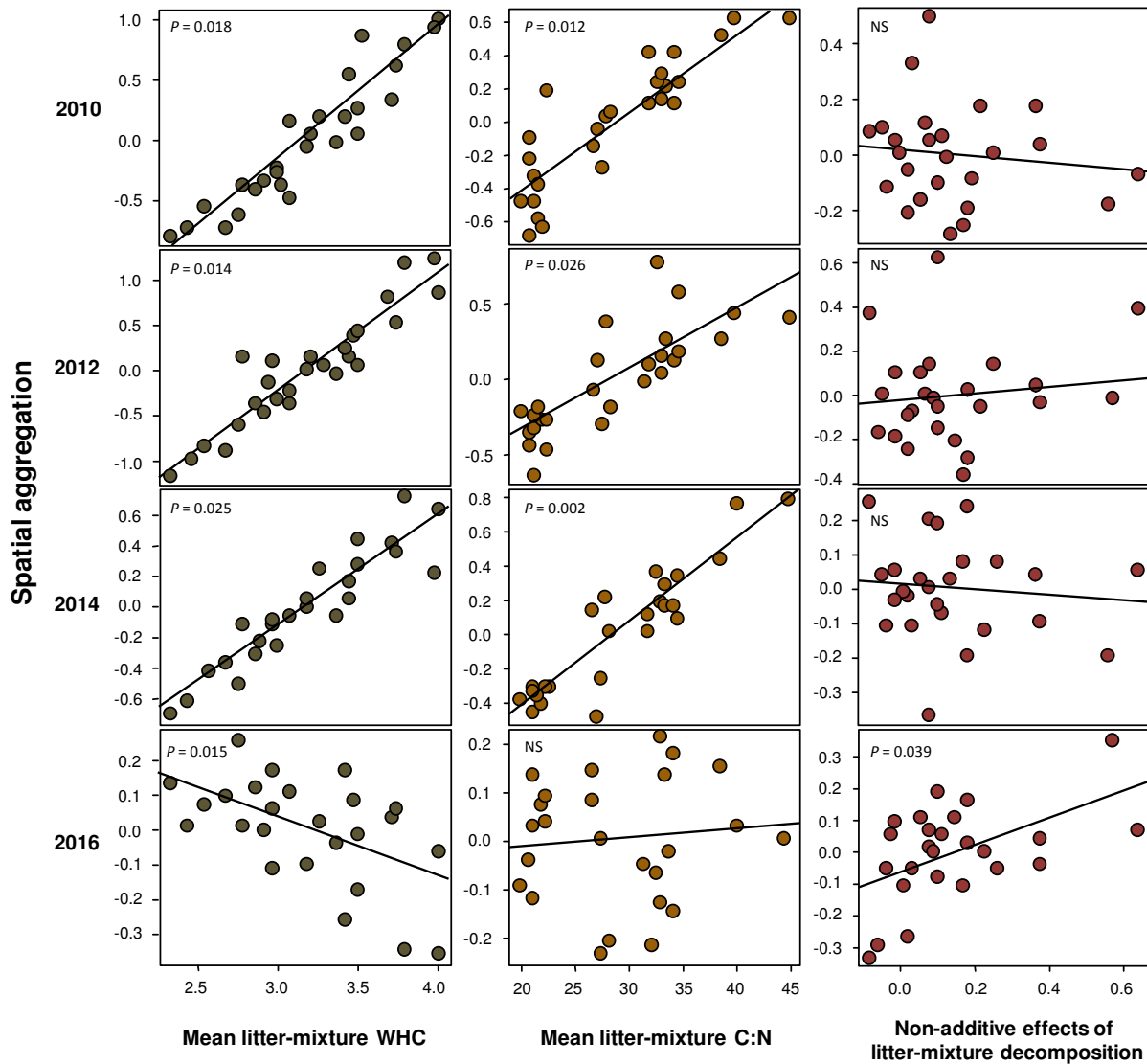


Figure 1. Consequences of means of litter-mixture traits (Water Holding Capacity, WHC; C:N ratio, C:N) and non-additive effects during litter-mixture decomposition, on spatial aggregation of species pairs at the four dates the experiment. We inferred coexistence between species from spatial aggregation. Significant relationships are indicated with the P -value, and non-significant ones with NS. Each graph presents partial residuals, *i.e.* accounts for the simultaneous effect of the other independent variables not presented in that graph. See Methods for model construction and Tab. 2 for model parameters.

DISCUSSION

We observed that litter traits favoring litter decomposition also favored coexistence. Moreover, synergistic litter-mixture decomposition favored coexistence of species pairs at the end of the experiment. Overall, we observed that the three types of functional traits we measured on species pairs - resource-acquisition traits, clonal-dispersion traits, and litter traits - impacted coexistence of species pairs. Trait means rather than trait dissimilarities explained coexistence.

Predominant influence of trait means on coexistence

Trait means were the strongest drivers of species coexistence during the main part of the experiment. Contrary to what we expected, dissimilarity in traits related to resource acquisition only slightly influenced coexistence (only a small effect of LDMC in 2014), suggesting that coexistence was not based on niche differentiation processes in the present experiment. Coexistence between two species rather required that both species have low values of resource-acquisition traits, which might reduce resource competition between the species. Coexistence was also favored by high mean of spacer length and number of connections between ramets. These results suggest again that species do not need to be very different to coexist (only a small effect of dissimilarity in number of connections in 2014), but rather need not to strongly compete. Coexistence indeed required species with a sparse clonal dispersion which enable them to mix with other species, more easily than densely-aggregated species (Benot *et al.* 2013). Finally, coexistence was favored by high mean WHC and C:N ratio of litter mixtures, and was never influenced by litter-mixture trait dissimilarities. In particular, high trait means in WHC and C:N ratio increased coexistence. As high means of these traits also increased litter decomposition, these traits might improve coexistence of species pairs through a positive feedback of rapid litter decomposition. This feedback could reduce competition between species, thereby facilitating their local coexistence. Overall, our results suggest that coexistence of species pairs did not require niche differentiation, but rather required particular trait means of species pairs which reduced competition between both species.

Acceleration in litter-mixture decomposition improves coexistence

Traits that increased litter decomposability also often favored coexistence, while at the end of the experiment (2016), we observed that coexistence of species pairs increased with synergistic effects during their litter-mixture decomposition. For one year, our results hence showed that after-life interactions through synergistic decomposition led to alive coexistence. Thus, our results demonstrated a new kind of biotic interaction promoting plant coexistence. In addition, high WHC increased decomposition, consistently with previous studies (Makkonen *et al.* 2012, 2013), while high SLA surprisingly diminished decomposition. This last pattern might be explained by a compensatory

feeding of detritivores on litter mixtures (*i.e.* enhanced consumption rate on poor-quality litter to ensure sufficient resource assimilation to meet metabolic needs, Gessner *et al.* 2010). Overall, whatever decomposition was due to high-quality litter traits or synergistic effects, rapid decomposition might improve nutrient recycling and hence nutrient availability in the soil right underneath the coexisting plants (Hobbie 2015), increasing their fitness. Another explanation of increased coexistence with accelerated decomposition might be that the litter layer around coexisting plants stayed very thin, which might favor clonal dispersion. Accelerated decomposition might also increase activity of mutualist organisms in the local soil, for instance detritivores which participate to soil bioturbation (Eisenhauer *et al.* 2009, 2012) or root-associated microorganisms (Kardol *et al.* 2015; Fernandez & Kennedy 2016), improving local soil conditions for growth of both plants. Therefore, our results together suggest that high decomposition rate of litter mixtures might feedback on and improve coexistence of species pairs.

Accounting for litter decomposition into community assembly theory

We first emphasize that our work was experimental but that the mechanisms discussed remain interpretations and have as such not been tested. However, as litter decomposition was correlated with species coexistence, we might speculate about the general role of litter decomposition during community assembly. Litter decomposition has been considered so far as a process impacting overall ecosystem functions such as elemental fluxes or primary production (Garnier *et al.* 2004; Cornwell *et al.* 2008), but the feedback on local processes driving coexistence has been little investigated. Moreover, community assembly can drive traits of plant species (Dwyer & Laughlin 2017; Loughnan & Gilbert 2017), in particular the living or after-life traits related to decomposition (SLA, LDMC, WHC or C:N ratio). These trait distributions, locally, are responsible for the means and dissimilarities of litter-mixture traits. In our experiment, litter-mixture traits correlated to coexistence, thus coexistence during community assembly might feedback on coexistence through litter decomposition. Overall, litter decomposition might be a significant parameter of community assembly, partly determining the outcome of competition between species and regulating the persistence or disappearance of species through time.

CONCLUSION

We demonstrated a positive effect of litter-mixture decomposition on the coexistence of pairs of plant species. High decomposition rate could be caused by high-quality traits, either living (SLA) or litter traits (WHC), or by synergistic effects during litter-mixture decomposition. Living traits related to resource-acquisition and clonal-dispersion also affected coexistence, probably by determining the strength of

plant-plant competition. These results suggest that decomposition might feedback on species coexistence through after-life interactions affecting soil parameters, for instance microclimatic conditions, microorganism communities or nutrient availability. Litter decomposition might hence participate to community assembly, and in particular reinforce biotic filters which control the outcome of assembly.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Marie-Lise Benot and Anne-Kristel Bittebiere for their participation in the plant mapping campaigns. We also acknowledge Valérie Gouesbet, Thierry Fontaine and Fouad Nassur for the maintenance of the experimental design. We thank Léa Uroy and Hugo Saiz for their help in designing the measure of coexistence.

SUPPORTING INFORMATION

Table S1. Pearson correlations between functional traits of species (specific leaf area, SLA; leaf dry matter content, LDMC; water holding capacity, WHC; carbon:nitrogen ratio, C:N). None of the correlations were significant, except a trend ($P=0.09$) for correlation between SLA and WHC.

	LDMC	Number of connections	Spacer length	WHC	C:N
SLA	-0.22	0.35	0.37	0.41	0.001
LDMC		0.24	-0.29	-0.64	-0.12
Number of connections			0.22	-0.27	-0.16
Spacer length				-0.12	-0.36
WHC					-0.19

Table S2. Models explaining coexistence at the four dates of the experiment by (1) only resource-acquisition traits, (2) only clonal-dispersion traits, (3) only litter traits and (4) all parameters. Phylogenetic distance was included in all models. Model parameters are the adjusted R^2 (Adj- R^2), the F statistic (F) with the degree of freedom (df) and the probability of the model (P -value). See Methods for model selection.

Model	Variables	Coexistence			
		2010	2012	2014	2016
Resource-acquisition traits	Mean SLA				
	Mean LDMC		0.69**		0.64**
	Dissimilarity SLA				
	Dissimilarity LDMC				
	Phylogenetic distance		0.72**	0.39*	0.51*
	Adj- R^2	-	0.33	0.12	0.20
	F_{df}	-	7.4 ₂₄	4.6 ₂₅	4.3 ₂₄
	P -value	-	3.10 ⁻³	0.04	0.025
	AIC	-	70.6	77.0	75.3
Clonal-dispersion traits	Mean connections	0.64***			
	Mean spacer length				
	Dissimilarity connections				
	Dissimilarity spacer length			0.68***	
	Phylogenetic distance	0.35*			
	Adj- R^2	0.39	-	0.44	
	F_{df}	9.3 ₂₄	-	21.0 ₂₅	
	P -value	1.10 ⁻³	-	1.10 ⁻⁴	
	AIC	68.1	-	65.1	
Litter decomposition	Mean C:N				
	Mean WHC		-0.49**		-0.44**
	Dissimilarity C:N				
	Dissimilarity WHC				
	Non-additive effects				0.39*
	Phylogenetic distance			0.39*	0.15
	Adj- R^2	-	0.21	0.12	0.47
	F_{df}	-	7.9 ₂₅	4.61 ₂₅	7.9 ₂₁
	P -value	-	9.10 ⁻³	0.04	1.10 ⁻³
	AIC	-	74.2	77.0	61.1
Full model	Mean SLA	-1.33**	-1.15**	-0.69*	
	Mean LDMC	0.93	1.96**	1.30*	
	Dissimilarity SLA				
	Dissimilarity LDMC			-0.47*	
	Mean connections	1.00***	0.78**		
	Mean spacer length	1.52**		2.18***	
	Dissimilarity connections			0.38*	
	Dissimilarity spacer length		1.06*		
	Mean C:N		0.79*	1.32**	
	Mean WHC	1.59*	1.66*	1.31*	-0.44**
	Dissimilarity C:N	1.05*			
	Dissimilarity WHC				
	Non-additive effects				0.39*
	Phylogenetic distance		0.96**		0.15
	Adj- R^2	0.56	0.50	0.61	0.46
	F_{df}	6.4 ₂₀	4.7 ₁₉	6.8 ₁₉	7.9 ₂₁
	P -value	7.10 ⁻⁴	4.10 ⁻³	4.10 ⁻⁴	1.10 ⁻³
	AIC	62.6	66.6	59.6	61.1

Table S3. Expected and observed decomposition of litter mixtures explained by means and dissimilarities in litter traits (Water Holding Capacity [WHC] and C:N ratio) and in resource-acquisition traits (also related to litter decomposition, Specific Leaf Area [SLA] and Leaf Dry Matter Content [LDMC]), and by phylogenetic distance within mixture. Observed decomposition is the effective decomposition of the litter mixture, and expected decomposition is the decomposition of the litter mixture which was expected from the decomposition of single species alone. Variables selected in the model are presented with their standardized regression coefficient and its significance (***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$). Model parameters are the degree of freedom (df), the adjusted R^2 (Adj- R^2), the F statistic (F) and the probability of the model (P-value).

Variable	Trait mean				Trait dissimilarity				Phylogenetic distance	Df	adj- R^2	F	P
	SLA	LDMC	WHC	C:N	SLA	LDMC	WHC	C:N					
Expected decomposition	-0.43***	0.53**	0.72***	0.17*					1.16***	21	0.91	50.9	5.10^{-11}
Observed decomposition	-0.46***		0.32**						0.80***	23	0.79	34.2	1.10^{-8}

REFERENCES

- Angert, A.L., Huxman, T.E., Chesson, P. & Venable, D.L. (2009). Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 106, 11641–11645.
- Barot, S., Bornhofen, S., Loeuille, N., Perveen, N., Shahzad, T. & Fontaine, S. (2014). Nutrient enrichment and local competition influence the evolution of plant mineralization strategy: a modelling approach. *J. Ecol.*, 102, 357–366.
- Benot, M.-L., Bittebiere, A.-K., Ernoult, A., Clément, B. & Mony, C. (2013). Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours. *J. Ecol.*, 101, 626–636.
- Bonanomi, G., Giannino, F. & Mazzoleni, S. (2005). Negative plant–soil feedback and species coexistence. *Oikos*, 111, 311–321.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Cadotte, M.W., Jonathan Davies, T., Regetz, J., Kembel, S.W., Cleland, E. & Oakley, T.H. (2010). Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecol. Lett.*, 13, 96–105.
- Chen, J. & Chen, Z. (2008). Extended Bayesian information criteria for model selection with large model spaces. *Biometrika*, 95, 759–771.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., et al. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. Lett.*, 11, 1065–1071.
- Dwyer, J.M. & Laughlin, D.C. (2017). Constraints on trait combinations explain climatic drivers of biodiversity: the importance of trait covariance in community assembly. *Ecol. Lett.*, 20, 872–882.
- Eisenhauer, N., Milcu, A., Sabais, A.C.W., Bessler, H., Weigelt, A., Engels, C., et al. (2009). Plant community impacts on the structure of earthworm communities depend on season and change with time. *Soil Biol. Biochem.*, 41, 2430–2443.
- Eisenhauer, N., Reich, P.B. & Isbell, F. (2012). Decomposer diversity and identity influence plant diversity effects on ecosystem functioning. *Ecology*, 93, 2227–2240.
- Fernandez, C.W. & Kennedy, P.G. (2016). Revisiting the “Gadgil effect”: do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytol.*, 209, 1382–1394.

- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., et al. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gartner, T.B. & Cardon, Z.G. (2004). Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, 104, 230–246.
- Gessner, M.O., Swan, C.K., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., et al. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends Ecol. Evol.*, 25, 372–380.
- Hermant, M., Hennion, F., Bartish, I., Yguel, B. & Prinzing, A. (2012). Disparate relatives: Life histories vary more in genera occupying intermediate environments. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 14, 283–301.
- Hobbie, S.E. (1992). Effects of Plant Species on Nutrient Cycling. *TRENDS Ecol. Evol.*, 7, 336–339.
- Hobbie, S.E. (2015). Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. *Trends Ecol. Evol.*, 30, 357–363.
- Jiang, J., Moore, J.A., Priyadarshi, A. & Classen, A.T. (2017). Plant-mycorrhizal interactions mediate plant community coexistence by altering resource demand. *Ecology*, 98, 187–197.
- Kardol, P., Veen, G.F., Teste, F.P. & Perring, M.P. (2015). Peeking into the black box: a trait-based approach to predicting plant–soil feedback. *New Phytol.*, 206, 1–4.
- Kulmatiski, A., Beard, K.H., Stevens, J.R. & Cobbold, S.M. (2008). Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecol. Lett.*, 11, 980–992.
- Lindahl, B.D. & Tunlid, A. (2015). Ectomycorrhizal fungi - potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytol.*, 205, 1443–1447.
- Loughnan, D. & Gilbert, B. (2017). Trait-mediated community assembly: distinguishing the signatures of biotic and abiotic filters. *Oikos*, 126, 1112–1122.
- Lovett Doust, L. (1981). Population Dynamics and Local Specialization in a Clonal Perennial (*Ranunculus repens*): The Dynamics of Ramets in Contrasting Habitats. *J. Ecol.*, 69, 743–755.
- Makkonen, M., Berg, M.P., Handa, I.T., Hättenschwiler, S., van Ruijven, J., van Bodegom, P.M., et al. (2012). Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecol. Lett.*, 15, 1033–1041.

- Makkonen, M., Berg, M.P., van Logtestijn, R.S.P., van Hal, J.R. & Aerts, R. (2013). Do physical plant litter traits explain non-additivity in litter mixtures? A test of the improved microenvironmental conditions theory. *Oikos*, 122, 987–997.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2017). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31 <http://mesquiteproject.org>
- Pan, X., Berg, M.P., Butenschoen, O., Murray, P.J., Bartish, I.V., Cornelissen, J.H.C., et al. (2015). Larger phylogenetic distances in litter mixtures: lower microbial biomass and higher C/N ratios but equal mass loss. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 282, 20150103.
- Pérez Harguindeguy, N., Blundo, C.M., Gurvich, D.E., Díaz, S. & Cuevas, E. (2008). More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant Soil*, 303, 151–159.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Cornelissen, J.H.C., Vendramini, F., Cabido, M. & Castellanos, A. (2000). Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant Soil*, 218, 21–30.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., et al. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 61, 167–234.
- van der Putten, W.H., Bardgett, R.D., Bever, J.D., Bezemer, T.M., Casper, B.B., Fukami, T., et al. (2013). Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *J. Ecol.*, 101, 265–276.
- Quested, H., Eriksson, O., Fortunel, C. & Garnier, E. (2007). Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Funct. Ecol.*, 21, 1016–1026.
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Saiz, H., Bittebiere, A.-K., Benot, M.-L., Jung, V. & Mony, C. (2016). Understanding clonal plant competition for space over time: a fine-scale spatial approach based on experimental communities. *J. Veg. Sci.*, 27, 759–770.
- Santiago, L.S. (2007). Extending the leaf economics spectrum to decomposition: evidence from a tropical forest. *Ecology*, 88, 1126–1131.
- Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2005). Limiting similarity and functional diversity along environmental gradients: Diversity and gradients. *Ecol. Lett.*, 8, 272–281.

- Soudzilovskaia, N.A., van der Heijden, M.G.A., Cornelissen, J.H.C., Makarov, M.I., Onipchenko, V.G., Maslov, M.N., et al. (2015). Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling. *New Phytol.*, 208, 280–293.
- Swift, M. J., Heal, O. W., & Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems* (Vol. 5). Univ of California Press.
- Violle, C., Nemergut, D.R., Pu, Z. & Jiang, L. (2011). Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion: Phylogenetic relatedness and competition. *Ecol. Lett.*, 14, 782–787.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Nicholson, K.S. (1997). Biodiversity and Plant Litter: Experimental Evidence Which Does Not Support the View That Enhanced Species Richness Improves Ecosystem Function. *Oikos*, 79, 247–258.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Barker, G.M. (2002). Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Funct. Ecol.*, 16, 585–595.
- Wardle, D.A., Nilsson, M.-C., Zackrisson, O. & Gallet, C. (2003). Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biol. Biochem.*, 35, 827–835.
- Wilson, J.B. (2011). The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored: The twelve theories of co-existence in plant communities. *J. Veg. Sci.*, 22, 184–195.
- Wilson, J.B. & Stubbs, W.J. (2012). Evidence for assembly rules: limiting similarity within a saltmarsh: Limiting similarity within a saltmarsh. *J. Ecol.*, 100, 210–221.
- Zhang, N., Van der Putten, W.H. & Veen, G.F.C. (2016). Effects of root decomposition on plant-soil feedback of early- and mid-successional plant species. *New Phytol.*, 212, 220–231.

DISCUSSION

Synthèse des résultats

Nous avons démontré, lors du premier chapitre, qu'un individu (d'une espèce végétale) qui possédait des plantes voisines fonctionnellement dissimilaires produisait une litière plus décomposable, et pouvait également abriter des décomposeurs plus efficaces pour dégrader sa litière. Toujours à l'échelle locale du voisinage, nous avons démontré lors du deuxième chapitre qu'une litière mixte, produite par un couple d'individus, se décomposait avec davantage de synergies lorsqu'elle était entourée de plantes voisines fonctionnellement dissimilaires et évolutivement diversifiées. À l'échelle de l'ensemble de la communauté végétale (toutes les espèces prises ensemble), nous avons démontré dans le troisième chapitre que les processus d'assemblage des communautés n'influençaient pas le taux de décomposition global de la litière : quelle que soit la durée de l'assemblage, le taux de décomposition de la litière de la communauté entière restait le même. En revanche, ces processus impactaient fortement les traits de la communauté ainsi que le compartiment de décomposeurs. Les traits et les décomposeurs influençaient ensuite la décomposition, mais leurs effets s'annulaient, maintenant le même taux de décomposition de la litière. Enfin, lors du quatrième chapitre, nous avons montré à l'échelle locale du voisinage que le degré de coexistence entre deux plantes voisines était plus élevé lorsque ces plantes produisaient une litière mixte qui se décomposait rapidement, que ce soit du à des traits entraînant une forte décomposabilité de la litière ou bien des effets synergiques lors de la décomposition de leur litière.

L'assemblage de la communauté végétale contrôle, localement, les déterminants biotiques de la décomposition

L'assemblage de la communauté végétale conditionne la distribution des traits de la communauté, ainsi que leur répartition spatiale au sein de cette communauté (Dwyer & Laughlin 2017; Loughnan & Gilbert 2017; Saar *et al.* 2017). L'assemblage de la communauté végétale impacte également la composition évolutive de la communauté (Cadotte *et al.* 2010). Localement, l'assemblage d'une communauté est donc responsable des traits des plantes voisines que possède une plante donnée ou un couple de plantes donné. Lors des deux premiers chapitres, nous avons démontré que ces traits des plantes voisines avaient un impact important sur les différents déterminants de la décomposition. Tout d'abord, une plante entourée de voisins fonctionnellement dissemblables produisait une litière plus facilement décomposable, très probablement parce que la compétition pour les ressources était moins forte, ce qui améliorait le contenu nutritif des feuilles. De plus, ce type de voisinage pouvait aussi abriter des décomposeurs plus efficaces pour dégrader la litière de la plante donnée, probablement car cette litière représentait une ressource nouvelle et complémentaire pour les décomposeurs et

détritivores présents au sein de ce voisinage. Le voisinage a donc eu des effets importants sur la décomposition à un niveau intraspécifique. L'effet du voisinage sur les décomposeurs s'est également retrouvé à un niveau interspécifique, *i.e.* lors de la décomposition de litières non plus individuelles mais mixtes: des voisins fonctionnellement éloignés d'un couple d'espèces, ainsi que des voisins évolutivement diversifiés, engendraient des effets synergiques plus importants lors de la décomposition de la litière produite par ce couple d'espèces. Ces effets étaient probablement dus au fait que ces voisins abritaient des décomposeurs très généralistes capables de profiter de litières certes différentes mais complémentaires pour leur nutrition. À l'échelle locale du voisinage, l'assemblage de la communauté végétale a donc impacté tous les déterminants biotiques de la décomposition: la qualité intra-spécifique des litières, les interactions interspécifiques lors de la décomposition, ainsi que l'efficacité du pool de décomposeurs et de détritivores. Ces résultats démontrent que les conséquences de l'assemblage des communautés végétales ne se limitent pas aux traits de vie des espèces mais s'étendent aux traits d'après-vie des espèces, ainsi qu'aux processus biotiques qui y sont associés.

Au sein d'une même communauté végétale et d'un même stade successional, nous avons observé que les processus d'assemblages contrôlent localement une partie importante de la décomposition et de ses déterminants. En particulier, le ratio C:N des litières, qui contrôle fortement la décomposition, a varié fortement selon les traits des plantes voisines. La LDMC d'une litière mixte et de ses plantes voisines semble quant à elle avoir eu un effet important sur les décomposeurs et les détritivores présents dans le voisinage local et actifs lors de la décomposition. Ces deux traits pourraient donc être les principaux marqueurs des conséquences de l'assemblage des communautés sur la décomposition de la litière à l'échelle locale. La SLA, un trait dont le rôle a pourtant souvent été mis en évidence dans la littérature pour expliquer la décomposition ou étudier l'assemblage (Santiago 2007 ; Violle *et al.* 2009), semble quant à elle jouer un rôle beaucoup plus mineur lors des conséquences de l'assemblage sur la décomposition de la litière à l'échelle locale du voisinage.

À l'échelle de l'ensemble de la communauté végétale, l'assemblage ne modifie pas le taux global de décomposition mais influence fortement ses déterminants

Concernant la dynamique de l'ensemble de la communauté végétale, nous avons montré que l'assemblage ne changeait pas le taux global de décomposition. En revanche, ce n'est pas parce que l'assemblage n'influençait pas les déterminants de la décomposition, mais parce que tous les effets de l'assemblage sur les traits de la communauté (SLA, LDMC, ratio C:N) et sur les décomposeurs (ratio C:N microbien) s'annulaient, et maintenaient le même taux de décomposition. L'assemblage de l'ensemble

de la communauté a donc un impact sur les traits d'après-vie de l'ensemble de la communauté, et sur le compartiment de décomposeurs, bien que la résultante de ces effets soit nulle. En termes de recyclage de la matière organique, le vieillissement des communautés prairiales agricoles semble ainsi présenter peu d'intérêt, bien que nous n'ayons pas mesuré les conséquences de la décomposition de la litière sur le long terme (un même taux de décomposition pouvant correspondre à différents taux de reminéralisation et de remise à disposition effective des nutriments dans le sol). De manière appliquée, pour les parcelles agricoles, le délai minimal de mise en prairie avant le turnover vers la culture, 5 ans actuellement, ne semble donc pas comporter de bénéfice ni même de changement pour le recyclage de la matière organique végétale. En revanche, ces effets compensatoires de l'assemblage de la communauté végétale pourraient apporter une explication à la remarquable capacité de résilience des écosystèmes prairiaux: quels que soient les processus subis par la communauté végétale, l'histoire de cette communauté ou son âge, les conséquences pour les fonctions écosystémiques globales seraient les mêmes, et les écosystèmes prairiaux garderaient ainsi toutes leurs fonctionnalités, notamment leur capacité de production primaire. Enfin, en démontrant que l'assemblage d'une communauté prairiale ne modifie pas la décomposition de l'ensemble de sa litière, nos résultats montrent qu'une mesure de la décomposition de la litière à n'importe quel moment de l'assemblage est bien représentative du taux de décomposition de la litière de l'ensemble de ces communautés végétales au cours de leur stade successional.

La décomposition de la litière peut rétroagir sur l'assemblage de la communauté en contrôlant les coexistences locales entre espèces

Nous avons démontré lors du dernier chapitre que deux espèces de plantes avaient tendance à coexister plus fortement si la litière mixte qu'elles produisaient se décomposait rapidement, que ce soit parce que cette litière était facilement décomposable ou bien parce que des effets synergiques se produisaient lors de sa décomposition. L'assemblage d'une communauté végétale est en partie responsable des coexistences locales entre espèces (Wilson 2011), car les filtres de l'assemblage sélectionnent les espèces ou les traits présents sur l'ensemble de la communauté, et de cette communauté entière découlent les voisinages locaux où la coexistence peut être observée. Ces coexistences locales génèrent des litières mixtes dont la décomposition agit sur la coexistence elle-même. Si l'action de la litière sur diverses propriétés du sol ou sur les traits individuels des espèces avait déjà été démontré (Hobbie 2015; Kardol *et al.* 2015), sa rétroaction sur les relations de coexistence entre espèces végétales ne l'avait pas été. On pourrait ainsi parler d'interactions d'après-vie, pour désigner les conséquences de la décomposition de la litière sur les relations biotiques entre espèces végétales. De plus, en impactant les coexistences locales entre plantes, c'est l'ensemble de

l'assemblage de la communauté que la décomposition pourrait influencer. Ces changements locaux pourraient en effet interagir avec les autres processus d'assemblage en cours. En particulier, la décomposition pourrait renforcer les filtres biotiques de l'assemblage, qui sélectionnent des espèces diversifiées du point de vue fonctionnel et évolutifs et qui génèrent des effets de complémentarité au sein de différentes fonctions de la communauté. Il serait intéressant de tester cette hypothèse, notamment dans des situations d'assemblage contrôlé : par exemple, dans des systèmes avec de faibles contraintes environnementales, laissant une part prépondérante aux filtres biotiques, la litière pourrait être exclue ou non et l'on pourrait ainsi mesurer la part relative de la décomposition dans le filtre biotique. Nos résultats permettent donc globalement de penser que la décomposition de la litière pourrait être un paramètre à part entière de l'assemblage des communautés végétales, faisant notamment partie intégrante du filtre biotique de l'assemblage.

Par ailleurs, il est difficile de dire si cet effet de la décomposition sur la coexistence ferait partie des mécanismes promouvant la coexistence qui sont dits stabilisants (*i.e.* qui favorisent les espèces ou les processus lorsque ceux-ci sont rares et les défavorisent lorsque ceux-ci sont abondants, ce qui stabilise la communauté ; on pourrait comparer ces mécanismes au comportement d'un ressort ou d'un élastique, qui tendent à reprendre leur forme initiale plus fortement lorsque la contrainte qu'on leur applique est extrême) ou des mécanismes dits égalisants (*i.e.* qui réduisent les différences de fitness entre espèces au cours de l'assemblage, ce qui "fige" ainsi la nature des relations entre espèces au sein de la communauté ; ces mécanismes tendent donc à niveler les différences entre les espèces). On pourrait tout de même postuler, du fait que la décomposition semble avoir une rétroaction intraspécifique positive, qu'elle ne fait pas partie des mécanismes stabilisants. En effet, ces mécanismes stabilisants impliquent des rétroactions intraspécifiques négatives, qui sont d'autant plus fortes que les espèces concernées sont abondantes, d'où la stabilisation de la communauté. La décomposition pourrait en revanche faire partie des mécanismes égalisants : la stratégie optimale pour la fitness et la coexistence consisterait à produire une litière fortement décomposable, ainsi au cours du temps les plantes tendraient à adopter toutes cette stratégie, amoindrissant les différences de fitness entre elles et améliorant leur coexistence. Nos résultats permettraient donc de proposer que la décomposition de la litière participerait aux mécanismes qui promeuvent la coexistence qui sont dits égalisants, mais cette hypothèse demeure entièrement à tester.

Effets cascade de l'assemblage de la communauté végétale sur l'ensemble du réseau trophique via la décomposition de la litière

Les processus d'assemblage ont impacté la décomposition de la litière, notamment au niveau local du voisinage, ils ont donc impacté le réseau trophique au sein duquel la litière se situe. Potentiellement,

cela devrait donc entraîner des conséquences pour l'ensemble du réseau trophique local ainsi que pour les propriétés du micro-écosystème dans lequel la litière se trouve. Plusieurs expérimentations auxquelles j'ai collaboré, réalisées hors de ce cadre de thèse *sensu stricto* mais impliquant les mêmes systèmes et le processus de décomposition, ont ainsi été menées et sont en cours d'analyse pour étudier les conséquences en cascade de l'assemblage. Notamment, une expérimentation a été menée pour relier, entre autres, l'assemblage de la communauté végétale prairiale et la communauté de dénitrificateurs, qui a besoin de matière organique carbonée, donc de litière, pour réaliser la dénitrification (Abbott *et al.* 2017, *in prep*). Une autre expérience, sur ces mêmes systèmes prairiaux, a été menée pour étudier le lien entre l'assemblage de la communauté végétale et l'assemblage de la communauté de décomposeurs, notamment via la décomposition de la litière (Hoeffner *et al.* 2017, *in prep*). Enfin, une expérience a été menée pour étudier le rôle de l'assemblage de la mésofaune de détritivores sur les interactions interspécifiques (synergies, antagonismes) lors de la décomposition de litières mixtes. Les résultats préliminaires tendent à montrer un effet important des processus d'assemblage des communautés sur tout le fonctionnement écosystémique, en partie médiés par la décomposition de la litière, ainsi que les organismes qui y sont associés et les interactions biotiques que le réseau trophique implique.

La décomposition de la litière est-elle reliée au mode de dispersion clonale?

Les conséquences de la décomposition sont nécessairement spatialisées, c'est-à-dire que leur impact est localisé et pas forcément uniformément réparti. La localisation la plus évidente de cet impact se situe sous la litière qui s'est décomposée, elle-même située sous la ou les plantes dont elle provient. Les processus qui déterminent la répartition spatiale des espèces végétales devraient donc être particulièrement susceptibles de corréler avec la décomposition de la litière, car ils vont déterminer dans quelle mesure la décomposition va rétroagir sur la plante. La dispersion clonale, notamment (et en particulier dans nos expérimentations, qui ont impliqué un grand nombre de plantes clonales), va contrôler le degré avec lequel la décomposition d'une litière va impacter la plante qui a produit cette litière. Par exemple, une espèce avec une forte tendance à l'aggrégation clonale (comme les Phalanx, *sensu* Lovett Doust 1981) va faire pousser tous ses nouveaux ramets de manière très proche, et la décomposition de sa litière devrait donc influencer fortement l'ensemble des ramets. À l'inverse, les espèces avec une forte tendance à la dispersion clonale (par exemple les Guerrilla) devraient subir moins de rétroaction de leur propre décomposition, car la croissance des nouveaux ramets se fera plus loin de la litière de la plante. En détails, les résultats de notre première expérimentation permettent d'apporter du crédit à cette hypothèse: chez *Brachypodium pinnatum*, une espèce Phalanx, le voisinage a eu une influence plus forte sur la décomposition de la litière et sur les traits qui contrôlent

le processus que chez *Elytrigia repens*, une espèce Guerrilla. Cela pourrait être du au fait que chez *B. pinnatum*, la décomposition de la litière est davantage impliquée dans la fitness de la plante et dans ses interactions écologiques avec les voisins. Dans notre deuxième expérimentation, nous avons montré que les synergies dans les litières mixtes étaient plus fortes quand les voisins étaient dissimilaires par rapport au patch de litière mixte, mais aussi quand le patch de litière mixte était fortement similaire. Ce type de patron spatial au sein des communautés végétales est typiquement celui créé par les modes de dispersion clonale: les plantes clonales produisent des patches de ramets assez denses et situés dans une matrice végétale bien distincte (Herben & Hara 2003; Benot *et al.* 2013). La décomposition synergique de la litière pourrait alors participer au maintien de ces structures spatiales créées par la dispersion clonale. Globalement, nos résultats permettent donc de proposer l'existence d'un lien entre le mode de dispersion clonale des espèces, et le rôle de la décomposition dans la stratégie écologique globale de ces espèces. Notamment, des effets particulièrement forts de la décomposition seraient attendus chez les espèces dont la croissance est agrégée.

La décomposition de la litière fait-elle partie de la stratégie écologique des espèces?

La décomposition de la litière était perçue jusqu'à présent comme une conséquence assez collatérale des traits des espèces végétales, impactant l'écosystème ou la communauté de manière assez globale et diffuse. Nous avons montré au cours de cette thèse que la décomposition de la litière d'une plante répondait à l'assemblage local de la communauté végétale et qu'elle rétroagissait ensuite sur la coexistence de cette plante avec d'autres espèces. Les réponses d'après-vie d'une plante à son voisinage ont donc des conséquences sur la plante elle-même, et notamment sur ses interactions avec son propre voisinage biotique. Il est donc permis de penser que la décomposition de la litière n'est pas une conséquence collatérale des traits des espèces, mais un processus qui s'intègre dans la stratégie écologique des espèces au même titre que des processus déjà documentés comme, par exemple, les types d'acquisition des ressources ou encore les modes de dispersion et de reproduction. Les traits de la litière impactant la fitness des plantes, ils devraient être eux aussi soumis à une pression de sélection. En particulier, les espèces de plantes qui tendent à coexister avec d'autres pourraient globalement exprimer des traits rendant leur litière plus facilement décomposable, et permettant ainsi de réaliser une facilitation plus forte encore avec les autres espèces. Une plante pourrait aussi exprimer des traits qui lui permettent de coexister avec des espèces qui lui permettent d'améliorer le recyclage de sa litière. On pourrait alors parler de décomposition associationnelle, de la même manière qu'on parle de résistance associationnelle lorsqu'une plante subit moins de pression de pathogènes en présence de certains voisins. En revanche, des plantes avec des stratégies de colonisation extrêmement denses et lentes, qui n'ont pas besoin d'une forte acquisition des ressources et qui

excluent souvent les autres espèces et tendent à dominer fortement, pourraient globalement produire des traits rendant leur litière faiblement décomposable, pour pénaliser les plantes compétitrices qui elles ont besoin d'un taux de recyclage important des ressources. Cela leur permettrait ainsi de maintenir ou d'accroître leur position de dominance dans la communauté. Ces plantes réduiraient donc le recyclage de leur litière, et augmenteraient plutôt leur capacité de réabsorption des ressources, pour réduire l'association avec d'autres espèces. De manière générale, nos résultats suggèrent donc que la décomposition de la litière pourrait faire partie intégrante de la stratégie écologique des espèces.

Ces traits de la litière, s'ils impactent bel et bien la fitness des plantes, devraient par ailleurs comme n'importe quel autres traits de la plante être soumis à des trade-offs (Aerts 1997; Fine *et al.* 2006; Lind *et al.* 2013) impliquant d'autres traits de la plante. En effet, une forte décomposition implique souvent que la plante possède des feuilles vertes avec une forte palatabilité, c'est-à-dire des feuilles avec peu de défenses contre l'herbivorie, une cuticule fine et globalement peu de préservation des ressources, notamment de l'eau (Cornelissen *et al.* 1999; Kurokawa *et al.* 2010). Améliorer la décomposition de sa litière pourrait donc produire des bénéfices pour une plante, mais pourrait aussi impliquer des coûts comme une plus grande pression de phytophagie, réduisant la fitness de la plante. Les possibilités d'amélioration de la décomposition pourraient donc être bornées, car cette décomposition n'est pas indépendante des autres processus qui impactent la plante. Il ne serait pas étonnant qu'une multitude de trade-offs existent au sein du règne végétal, entre les bénéfices liés à la décomposition et les coûts associés sur d'autres organes de la plante. Nos résultats permettent donc, *in globo*, de proposer l'hypothèse que la décomposition de la litière s'intégrerait dans leur spectre de relations biotiques et de trade-offs de traits qui y sont associés.

Une décomposition accélérée de la litière pourrait-elle contribuer à expliquer le succès évolutif spectaculaire des graminées et les nombreuses relations de facilitation observées à l'intérieur de ce clade?

Au cours de nos différentes expérimentations, une majorité d'espèces de graminées a été utilisée, puisque ce sont ces graminées qui composent une grande partie des milieux prairiaux. Ce groupe évolutif des graminées est un groupe phylogénétique récent (agé d'environ 50 millions d'années, selon différentes estimations; Prasad *et al.* 2011), au succès évolutif assez spectaculaire. En effet, les graminées ont colonisé de manière très abondante un grand nombre de biomes terrestres sur tous les continents, et cette famille comporte près de 800 genres et 12 000 espèces différentes. De plus, on observe une coexistence très importante à l'intérieur de ce clade, illustrant probablement des relations

de facilitation fortes entre espèces de graminées (Cahill *et al.* 2008; Bennett *et al.* 2013). Les graminées coexistent donc très bien entre elles, or, un fort degré de coexistence entre espèces est généralement attendu dans le cas où les espèces sont très différentes et ainsi complémentaires dans leurs effets. Les graminées étant souvent similaires entre elles, leur forte coexistence reste donc en grande partie inexpliquée. Les résultats obtenus lors de nos différentes expérimentations permettraient d'apporter une nouvelle hypothèse pour expliquer ce phénomène: les graminées pourraient augmenter leur fitness en améliorant leur propre décomposition, quand elles sont présentes dans une communauté diversifiée impliquant de nombreuses autres graminées. Cette accélération de la décomposition pourrait se produire à travers une amélioration de la qualité de leur propre litière (première expérimentation, dont les espèces-cibles étaient des graminées) dans les communautés prairiales diversifiées où les graminées coexistent. Cette accélération pourrait aussi se produire via des synergies lors de la décomposition des litières mixtes formées par de la litière de graminées en situation de coexistence (donc une accélération mutuelle de la décomposition, seconde expérimentation). Cette amélioration de leur fitness liée à une décomposition plus rapide pourrait se produire via une croissance de la plante favorisée par une plus grande disponibilité des nutriments dans le sol, une plus forte efficacité des champignons mutualistes associés aux racines, ou bien encore une meilleure activité bioturbatrice de la macrofaune. Ces mécanismes demeurent cependant entièrement à tester. Nos résultats permettraient donc, globalement, d'apporter une nouvelle hypothèse pour expliquer le succès évolutif des graminées et leur fort degré de coexistence entre elles.

Quelle généralisation possible des résultats aux autres types de communautés végétales ?

Enfin, nos résultats ont été obtenus au sein des communautés végétales prairiales, et il n'est à l'heure actuelle pas possible de les généraliser à d'autres communautés, bien que nous sachions que des mécanismes d'assemblage assez similaires œuvrent régulièrement dans des communautés végétales de nature très différente (forêt, friches, landes...). Le rôle de la décomposition lors de l'assemblage de ces autres communautés demeure donc entièrement à tester. Néanmoins, l'on peut supposer que des effets similaires de l'assemblage peuvent se produire dans des communautés qui bien qu'impliquant des espèces très différentes, sont soumises à des contraintes abiotiques et biotiques comparables: notamment, des communautés avec une forte perturbation mais un faible stress, et qui sont également fortement connectées entre elles. Il est cependant permis de douter que la coïncidence que nous avons observée, c'est-à-dire les effets de l'assemblage sur la décomposition de la litière qui s'annulent à l'échelle de l'ensemble de la communauté, se produirait également dans d'autres types de communautés. Il serait plus raisonnable de penser qu'au sein d'un stade successional quel qu'il soit, les processus d'assemblage pourraient aussi influencer les caractéristiques d'après-vie des

espèces et les décomposeurs qu'elles abritent, mais ensuite modifier significativement le taux de décomposition de la litière. Une attention particulière est donc portée sur le fait que la mesure à un moment unique du taux de décomposition d'une communauté donnée est actuellement considérée comme totalement représentative de ce taux au sein de la communauté et de son stade successional (Cornwell *et al.* 2008; Makkonen *et al.* 2012). Il est tout à fait envisageable que ce taux de décomposition fluctue de manière assez importante dans les communautés végétales, selon le degré d'avancement de l'assemblage de la communauté, et qu'une mesure ponctuelle puisse passer complètement à côté du taux de décomposition moyen de la communauté au cours de son stade successional. Nos résultats interrogent donc quant au caractère parfois grossier mais communément admis des mesures de décomposition de la litière sur les communautés végétales.

De nouvelles possibilités pour utiliser la décomposition de la litière en écologie de la restauration ?

Nos résultats ont, dans leur ensemble, démontré que les relations biotiques et les processus d'assemblage des communautés végétales prairiales impactaient de multiples manières la décomposition de la litière et ses déterminants au sein de ces communautés. Ces différentes relations que nous avons mis en évidence pourraient ouvrir une nouvelle voie pour l'optimisation de la restauration écologique des sols, notamment agricoles, ayant subi des stress ou des perturbations importantes ayant altéré leur fonctionnement. Dans ces sols, semer une communauté végétale engendrant une forte décomposition de la litière pourrait comporter d'importants bénéfices pour tout le fonctionnement écosystémique, et notamment pour les communautés d'organismes du sol, ainsi que pour la production primaire – via une remise à disposition accélérée des nutriments pour les plantes (Diallo *et al.* 2008, Versini 2012, Hobbie 2015). Nos résultats indiquent qu'une telle amélioration de la décomposition de la litière pourrait être obtenue en semant des espèces dont les interactions biotiques vont optimiser la décomposition de leur litière, telles les espèces que nous avons étudiées lors de nos expérimentations. Une perspective appliquée importante de nos travaux pourrait donc être de rechercher des combinaisons d'espèces qui, de part leur interactions biotiques une fois établies, optimiseraient toutes la décomposition de leur litière, et donc maximiseraient le taux de décomposition de la litière à l'échelle de l'ensemble de la communauté. Cela pourrait permettre d'assurer ou d'accélérer fortement la résilience et la restauration d'écosystèmes dont les fonctions auraient été dégradées. Si les mécanismes d'assemblage des communautés influencent la décomposition de la litière également chez les types de communautés végétales que nous n'avons pas étudiées, comme les forêts ou les landes, ce type de restauration pourrait également y être utilisé.

RÉFÉRENCES

- Aerts, R. (1995). The advantages of being evergreen. *Trends Ecol. Evol.*, 10, 402–407.
- Aerts, R. (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *J. Ecol.*, 597–608.
- Aerts, R. (1997). Nitrogen Partitioning between Resorption and Decomposition Pathways: A Trade-Off between Nitrogen Use Efficiency and Litter Decomposability? *Oikos*, 80, 603–606.
- Aerts, R. (2006). The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes: Global warming and litter decomposition. *J. Ecol.*, 94, 713–724.
- Alberti, J., Bakker, E.S., Klink, R., Olff, H. & Smit, C. (2017). Herbivore exclusion promotes a more stochastic plant community assembly in a natural grassland. *Ecology*, 98, 961–970.
- Allison, S.D. (2012). A trait-based approach for modelling microbial litter decomposition. *Ecol. Lett.*, 15, 1058–1070.
- Allison, S.D., Lu, Y., Weihe, C., Goulden, M.L., Martiny, A.C., Treseder, K.K., et al. (2013). Microbial abundance and composition influence litter decomposition response to environmental change. *Ecology*, 94, 714–725.
- Andrade, J., & Abreu, F. (2004). Litter layer influence on the thermal regime of a sandy soil under a pine forest in mediterranean Portugal.
- Austin, A.T. & Ballare, C.L. (2010). Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 107, 4618–4622.
- Austin, A.T., Vivanco, L., González-Arzac, A. & Pérez, L.I. (2014). There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter-decomposer affinity in terrestrial ecosystems. *New Phytol.*, 204, 307–314.
- Ayres, E., Steltzer, H., Berg, S. & Wall, D.H. (2009a). Soil biota accelerate decomposition in high-elevation forests by specializing in the breakdown of litter produced by the plant species above them. *J. Ecol.*, 97, 901–912.
- Ayres, E., Steltzer, H., Simmons, B.L., Simpson, R.T., Steinweg, J.M., Wallenstein, M.D., et al. (2009b). Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biol. Biochem.*, 41, 606–610.

- Bakker, M.A., Carreño-Rocabado, G. & Poorter, L. (2011). Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types: Leaf economics traits and decomposition. *Funct. Ecol.*, 25, 473–483.
- Barantal, S., Schimann, H., Fromin, N. & Hattenschwiler, S. (2014). C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity effects on decomposition. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 281, 20141682.
- Bardgett, R.D. & van der Putten, W.H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.
- Bennett, J.A., Lamb, E.G., Hall, J.C., Cardinal-McTeague, W.M. & Cahill, J.F. (2013). Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. *Ecol. Lett.*, 16, 1168–1176.
- Benot, M.-L., Bittebiere, A.-K., Ernoult, A., Clément, B. & Mony, C. (2013). Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours. *J. Ecol.*, 101, 626–636.
- Boddy, L. (1999). Saprotrophic Cord-Forming Fungi: Meeting the Challenge of Heterogeneous Environments. *Mycologia*, 91, 13–32.
- Brzostek, E.R., Dragoni, D., Brown, Z.A. & Phillips, R.P. (2015). Mycorrhizal type determines the magnitude and direction of root-induced changes in decomposition in a temperate forest. *New Phytol.*, 206, 1274–1282.
- Cadotte, M.W., Jonathan Davies, T., Regetz, J., Kembel, S.W., Cleland, E. & Oakley, T.H. (2010). Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecol. Lett.*, 13, 96–105.
- Cahill, J.F., Kembel, S.W., Lamb, E.G. & Keddy, P.A. (2008). Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? Perspect. *Plant Ecol. Evol. Syst.*, 10, 41–50.
- Cárdenas, R.E., Hättenschwiler, S., Valencia, R., Argoti, A. & Dangles, O. (2015). Plant herbivory responses through changes in leaf quality have no effect on subsequent leaf-litter decomposition in a neotropical rain forest tree community. *New Phytol.*, 207, 817–829.
- Cebrian, J. (1999). Patterns in the fate of production in plant communities. *Am. Nat.*, 154, 449–468.
- Chagnon, P.-L., Bradley, R.L., Maherali, H. & Klironomos, J.N. (2013). A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends Plant Sci.*, 18, 484–491.

Chapin, F.S., Matson, P.A., Mooney, H.A. (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, New York, USA.

Chauvat, M., Wolters, V. & Dauber, J. (2007). Response of collembolan communities to land-use change and grassland succession. *Ecography*, 30, 183–192.

Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D. & Díaz, S. (2007). Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *J. Veg. Sci.*, 18, 911–920.

Conradi, T., Temperton, V.M. & Kollmann, J. (2017). Resource availability determines the importance of niche-based versus stochastic community assembly in grasslands. *Oikos*, 126, 1134–1141.

Corbeels, M., Hofman, G. & Van Cleemput, O. (2000). Nitrogen cycling associated with the decomposition of sunflower stalks and wheat straw in a Vertisol. *Plant Soil*, 218, 71–82.

Cornelissen, J.H.C. (1996). An experimental comparison of leaf decomposition in a wide range of temperate plant species and types. *J. Ecol.*, 84, 573–582.

Cornelissen, J.H.C., Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Grime, J.P., Marzano, B., Cabido, M., et al. (1999). Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytol.*, 143, 191–200.

Cornelissen, J.H.C., Quested, H.M., Gwynn-Jones, D., Van Logtestijn, R.S.P., De Beus, M.A.H., Kondratchuk, A., et al. (2004). Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types. *Funct. Ecol.*, 18, 779–786.

Cornelissen, J.H.C. & Thompson, K. (1997). Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plant. *New Phytol.*, 135, 109–114.

Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., et al. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. Lett.*, 11, 1065–1071.

Cotrufo, F., Ineson, P. & Roberts, D. (1995). Decomposition of birch leaf litters with varying C-to-N ratios. *Soil Biol. Biochem.*, 27, 1219–1221.

Coulis, M., Fromin, N., David, J.-F., Gavinet, J., Clet, A., Devidal, S., et al. (2015). Functional dissimilarity across trophic levels as a driver of soil processes in a Mediterranean decomposer system exposed to two moisture levels. *Oikos*, 124, 1304–1316.

- Coûteaux, M.-M., Bottner, P. & Berg, B. (1995a). Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends Ecol. Evol.*, 10, 63–66.
- Coûteaux, M.-M., Bottner, P. & Berg, B. (1995b). Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends Ecol. Evol.*, 10, 63–66.
- Decaëns, T., Margerie, P., Renault, J., Bureau, F., Aubert, M. & Hedde, M. (2011). Niche overlap and species assemblage dynamics in an ageing pasture gradient in north-western France. *Acta Oecologica*, 37, 212–219.
- Diallo, M.-D., Chotte, J.-L., Guissé, A., Sall, S.N. (2008). Influence de la litière foliaire de cinq espèces végétales tropicales sur la croissance du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) et du maïs (*Zea mays* L.). *Science et changements planétaires / Sécheresse*, 19, 207–210.
- Dwyer, J.M. & Laughlin, D.C. (2017). Constraints on trait combinations explain climatic drivers of biodiversity: the importance of trait covariance in community assembly. *Ecol. Lett.*, 20, 872–882.
- Eisenhauer, N., Milcu, A., Nitschke, N., Sabais, A.C.W., Scherber, C. & Scheu, S. (2009a). Earthworm and belowground competition effects on plant productivity in a plant diversity gradient. *Oecologia*, 161, 291–301.
- Eisenhauer, N., Milcu, A., Sabais, A.C.W., Bessler, H., Weigelt, A., Engels, C., et al. (2009b). Plant community impacts on the structure of earthworm communities depend on season and change with time. *Soil Biol. Biochem.*, 41, 2430–2443.
- Eisenhauer, N., Milcu, A., Sabais, A.C.W. & Scheu, S. (2009c). Earthworms enhance plant regrowth in a grassland plant diversity gradient. *Eur. J. Soil Biol.*, 45, 455–458.
- Eisenhauer, N., Reich, P.B. & Isbell, F. (2012). Decomposer diversity and identity influence plant diversity effects on ecosystem functioning. *Ecology*, 93, 2227–2240.
- Facelli, J.M. & Pickett, S.T. (1991). Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.*, 57, 1–32.
- Fernandez, C.W. & Kennedy, P.G. (2016). Revisiting the “Gadgil effect”: do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytol.*, 209, 1382–1394.
- Fierer, N., Nemergut, D., Knight, R. & Craine, J.M. (2010). Changes through time: integrating microorganisms into the study of succession. *Res. Microbiol.*, 161, 635–642.
- Fine, P.V., Miller, Z.J., Mesones, I., Irazuzta, S., Appel, H.M., Stevens, M.H.H., et al. (2006). The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology*, 87, 150–162.

- Freschet, G.T., Aerts, R. & Cornelissen, J.H.C. (2012a). Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis: Substrate-matrix quality interactions in decay. *J. Ecol.*, 100, 619–630.
- Freschet, G.T., Aerts, R. & Cornelissen, J.H.C. (2012b). Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis: Substrate-matrix quality interactions in decay. *J. Ecol.*, 100, 619–630.
- Frey, S.D., Elliott, E.T., Paustian, K., & Peterson, G.A. (2000). Fungal translocation as a mechanism for soil nitrogen inputs to surface residue decomposition in a no-tillage agroecosystem. *Soil. Biol. Biochem.*, 32, 689–698.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., et al. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gartner, T.B. & Cardon, Z.G. (2004). Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, 104, 230–246.
- Germain, R.M., Johnson, L., Schneider, S., Cottenie, K., Gillis, E.A., & MacDougall, A. S. (2013). Spatial variability in plant predation determines the strength of stochastic community assembly. *Am. Nat.*, 182, 169–179.
- Gessner, M.O., Swan, C.K., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., et al. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends Ecol. Evol.*, 25, 372–380.
- Gießelmann, U.C., Martins, K.G., Brändle, M., Schädler, M., Marques, R. & Brandl, R. (2011). Lack of home-field advantage in the decomposition of leaf litter in the Atlantic Rainforest of Brazil. *Appl. Soil Ecol.*, 49, 5–10.
- Godoy, O. & Levine, J.M. (2014). Phenology effects on invasion success: insights from coupling field experiments to coexistence theory. *Ecology*, 95, 726–736.
- Grime, J.P. (2006). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons.
- Güsewell, S. & Gessner, M.O. (2009). N : P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Funct. Ecol.*, 23, 211–219.
- Handa, I.T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M.P., Bruder, A., Butenschoen, O., et al. (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, 509, 218–221.

- Hättenschwiler, S., Tiunov, A.V. & Scheu, S. (2005). Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 191–218.
- Hättenschwiler, S. & Vitousek, P.M. (2000). The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends Ecol. Evol.*, 15, 238–243.
- Hedde, M., Bureau, F., Chauvat, M. & Decaëns, T. (2010). Patterns and mechanisms responsible for the relationship between the diversity of litter macro-invertebrates and leaf degradation. *Basic Appl. Ecol.*, 11, 35–44.
- Herben, T. & Hara, T. (2003). Spatial pattern formation in plant communities. In: *Morphogenesis and Pattern Formation in Biological Systems*. Springer, pp. 223–235.
- Hobbie, S.E. (2015). Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. *Trends Ecol. Evol.*, 30, 357–363.
- Horn, S., Hempel, S., Ristow, M., Rillig, M.C., Kowarik, I. & Caruso, T. (2015). Plant community assembly at small scales: Spatial vs. environmental factors in a European grassland. *Acta Oecologica*, 63, 56–62.
- Janeček, Š. & Lepš, J. (2005). Effect of litter, leaf cover and cover of basal internodes of the dominant species *Molinia caerulea* on seedling recruitment and established vegetation. *Acta Oecologica*, 28, 141–147.
- Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*, 104, 501–528.
- Janzen, T., Alzate, A., Muschick, M., Maan, M.E., van der Plas, F. & Etienne, R.S. (2017). Community assembly in Lake Tanganyika cichlid fish: quantifying the contributions of both niche-based and neutral processes. *Ecol. Evol.*, 7, 1057–1067.
- Jensen, K. & Gutekunst, K. (2003). Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. *Basic Appl. Ecol.*, 4, 579–587.
- Jonsson, M. & Wardle, D.A. (2008). Context dependency of litter-mixing effects on decomposition and nutrient release across a long-term chronosequence. *Oikos*, 117, 1674–1682.
- Kardol, P., Veen, G.F., Teste, F.P. & Perring, M.P. (2015). Peeking into the black box: a trait-based approach to predicting plant–soil feedback. *New Phytol.*, 206, 1–4.
- Kendall, L.K. & Ward, D.F. (2016). Habitat determinants of the taxonomic and functional diversity of parasitoid wasps. *Biodivers. Conserv.*, 25, 1955–1972.

- Kershaw, K.A. (1963). Pattern in vegetation and its causality. *Ecology*, 44, 377–388.
- Kraft, N.J.B., Crutsinger, G.M., Forrestel, E.J. & Emery, N.C. (2014). Functional trait differences and the outcome of community assembly: an experimental test with vernal pool annual plants. *Oikos*, 123, 1391–1399.
- Kurokawa, H. & Nakashizuka, T. (2008). Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest. *Ecology*, 89, 2645–2656.
- Kurokawa, H., Peltzer, D.A. & Wardle, D.A. (2010). Plant traits, leaf palatability and litter decomposability for co-occurring woody species differing in invasion status and nitrogen fixation ability. *Funct. Ecol.*, 24, 513–523.
- Kuzyakov, Y., Hill, P.W. & Jones, D.L. (2007). Root exudate components change litter decomposition in a simulated rhizosphere depending on temperature. *Plant Soil*, 290, 293–305.
- Lasky, J.R., Sun, I.-F., Su, S.-H., Chen, Z.-S. & Keitt, T.H. (2013). Trait-mediated effects of environmental filtering on tree community dynamics. *J. Ecol.*, 101, 722–733.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.*, 16, 545–556.
- Lecerf, A. & Chauvet, E. (2008). Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream. *Basic Appl. Ecol.*, 9, 598–605.
- Leibold, M.A., Chase, J.M. & Ernest, S.K. (2017). Community assembly and the functioning of ecosystems: how metacommunity processes alter ecosystems attributes. *Ecology*, 98, 909–919.
- Levine, J.M. & HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461, 254–257.
- Lilleskov, E.A., Bruns, T.D. (2005). Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella subulilacina*, via soil food webs. *Mycologia*, 97, 762–769.
- Lind, E.M., Borer, E., Seabloom, E., Adler, P., Bakker, J.D., Blumenthal, D.M., et al. (2013). Life-history constraints in grassland plant species: a growth-defence trade-off is the norm. *Ecol. Lett.*, 16, 513–521.
- Lindahl, B.D. & Tunlid, A. (2015). Ectomycorrhizal fungi - potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytol.*, 205, 1443–1447.
- Long, Z.T., Mohler, C.L. & Carson, W.P. (2003). Extending the resource concentration hypothesis to plant communities: effects of litter and herbivores. *Ecology*, 84, 652–665.

- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., et al. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., et al. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107, 433–438.
- Loughnan, D. & Gilbert, B. (2017). Trait-mediated community assembly: distinguishing the signatures of biotic and abiotic filters. *Oikos*, 126, 1112–1122.
- Lovett Doust, L. (1981). Population Dynamics and Local Specialization in a Clonal Perennial (*Ranunculus repens*): The Dynamics of Ramets in Contrasting Habitats. *J. Ecol.*, 69, 743–755.
- Madritch, M.D. & Hunter, M.D. (2004). Phenotypic diversity and litter chemistry affect nutrient dynamics during litter decomposition in a two species mix. *Oikos*, 105, 125–131.
- Makkonen, M., Berg, M.P., Handa, I.T., Hättenschwiler, S., van Ruijven, J., van Bodegom, P.M., et al. (2012). Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecol. Lett.*, 15, 1033–1041.
- Makkonen, M., Berg, M.P., van Logtestijn, R.S.P., van Hal, J.R. & Aerts, R. (2013). Do physical plant litter traits explain non-additivity in litter mixtures? A test of the improved microenvironmental conditions theory. *Oikos*, 122, 987–997.
- Marinissen, J.C.Y. & Van den Bosch, F. (1992). Colonization of new habitats by earthworms. *Oecologia*, 91, 371–376.
- Mary, B., Recous, S., Darwis, D., & Robin, D. (1996). Interactions between decomposition of plant residues and nitrogen cycling in soil. *Plant Soil*, 181, 71–82.
- Massey, F.P., Massey, K., Press, M.C. & Hartley, S.E. (2006). Neighbourhood composition determines growth, architecture and herbivory in tropical rain forest tree seedlings: Neighbourhood effects on *S. leprosula*. *J. Ecol.*, 94, 646–655.
- Massey, F.P., Massey, K., Roland Ennos, A. & Hartley, S.E. (2009). Impacts of silica-based defences in grasses on the feeding preferences of sheep. *Basic Appl. Ecol.*, 10, 622–630.
- Meentemeyer, V. (1978). Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, 59, 465–472.
- Meier, C.L. & Bowman, W.D. (2008). Links between plant litter chemistry, species diversity, and below-ground ecosystem function. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 105, 19780–19785.

- Milcu, A., Partsch, S., Langel, R. & Scheu, S. (2006). The response of decomposers (earthworms, springtails and microorganisms) to variations in species and functional group diversity of plants. *Oikos*, 112, 513–524.
- Moorhead, D.L. & Sinsabaugh, R.L. (2006). A theoretical model of litter decay and microbial interaction. *Ecol. Monogr.*, 76, 151–174.
- Ojima, M.N. & Jiang, L. (2017). Interactive effects of disturbance and dispersal on community assembly. *Oikos*, 126, 682–691.
- O'Malley, M.A. (2008). 'Everything is everywhere: but the environment selects': ubiquitous distribution and ecological determinism in microbial biogeography. *Stud. Hist. Phil. Sci. P. C: Stud. Hist. Phil. Biol. Biomed. Sci.*, 39, 314–325.
- Pan, X., Berg, M.P., Butenschoen, O., Murray, P.J., Bartish, I.V., Cornelissen, J.H.C., et al. (2015). Larger phylogenetic distances in litter mixtures: lower microbial biomass and higher C/N ratios but equal mass loss. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 282, 20150103.
- Parent, S., Walsh, D., Simard, M.J., Morin, H., & Gagnon, R. (2006). Emergence of balsam fir seedlings under increasing broadleaf litter thickness. *Can. J. For. Res.*, 36, 1976–1981.
- Paterson, E. (2003). Importance of rhizodeposition in the coupling of plant and microbial productivity. *Eur. J. Soil Sci.*, 54, 741–750.
- Pérez Harguindeguy, N., Blundo, C.M., Gurvich, D.E., Díaz, S. & Cuevas, E. (2008). More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant Soil*, 303, 151–159.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Cornelissen, J.H.C., Vendramini, F., Cabido, M. & Castellanos, A. (2000). Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant Soil*, 218, 21–30.
- Petersen, H. & Luxton, M. (1982). A Comparative Analysis of Soil Fauna Populations and Their Role in Decomposition Processes. *Oikos*, 39, 288–388.
- van der Plas, F., Janzen, T., Ordonez, A., Fokkema, W., Reinders, J., Etienne, R.S., et al. (2015). A new modeling approach estimates the relative importance of different community assembly processes. *Ecology*, 96, 1502–1515.
- Ponge, J., Gillet, S., Dubs, F., Fedoroff, E., Haese, L., Sousa, J., et al. (2003). Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. *Soil Biol. Biochem.*, 35, 813–826.

- Ponge, J.-F., Pérès, G., Guernion, M., Ruiz-Camacho, N., Cortet, J., Pernin, C., et al. (2013). The impact of agricultural practices on soil biota: A regional study. *Soil Biol. Biochem.*, 67, 271–284.
- Powers, J.S., Montgomery, R.A., Adair, E.C., Brearley, F.Q., DeWalt, S.J., Castanho, C.T., et al. (2009). Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *J. Ecol.*, 97, 801–811.
- Prasad, V., Strömberg, C.A.E., Leaché, A.D., Samant, B., Patnaik, R., Tang, L., et al. (2011). Late Cretaceous origin of the rice tribe provides evidence for early diversification in Poaceae. *Nat. Commun.*, 2, 480–485.
- Pugnaire, F.I. & Lozano, J. (1997). Effects of soil disturbance, fire and litter accumulation on the establishment of *Cistus clusii* seedlings. *Plant Ecol.*, 131, 207–213.
- van der Putten, W.H., Bardgett, R.D., Bever, J.D., Bezemer, T.M., Casper, B.B., Fukami, T., et al. (2013). Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *J. Ecol.*, 101, 265–276.
- Quested, H., Eriksson, O., Fortunel, C. & Garnier, E. (2007). Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Funct. Ecol.*, 21, 1016–1026.
- Rawlins, A., Bull, I., Poirier, N., Ineson, P. & Evershed, R. (2006). The biochemical transformation of oak (*Quercus robur*) leaf litter consumed by the pill millipede (*Glomeris marginata*). *Soil Biol. Biochem.*, 38, 1063–1076.
- Riihimäki, J., Kaitaniemi, P., Koricheva, J. & Vehviläinen, H. (2005). Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia*, 142, 90–97.
- Rolhauser, A.G. & Pucheta, E. (2017). Directional, stabilizing, and disruptive trait selection as alternative mechanisms for plant community assembly. *Ecology*, 98, 668–677.
- Root, R.B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol. Monogr.*, 43, 95–124.
- Russell, E.P. (1989). Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environ. Entomol.*, 18, 590–599.
- Saar, L., de Bello, F., Pärtel, M. & Helm, A. (2017). Trait assembly in grasslands depends on habitat history and spatial scale. *Oecologia*, 184, 1–12.
- Santiago, L.S. (2007). Extending the leaf economics spectrum to decomposition: evidence from a tropical forest. *Ecology*, 88, 1126–1131.

- Scherer-Lorenzen, M. (2008). Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. *Funct. Ecol.*, 22, 547–555.
- Scheu & Wolters,. (1991). Influence of fragmentation and bioturbation on the decomposition of ¹⁴C-labelled beech leaf litter. *Soil Biol. Biochem.*, 23, 1029–1034.
- Schuman, M.C., van Dam, N.M., Beran, F. & Harpole, W.S. (2016). How does plant chemical diversity contribute to biodiversity at higher trophic levels? *Curr. Opin. Insect Sci.*, 14, 46–55.
- Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2005). Limiting similarity and functional diversity along environmental gradients: Diversity and gradients. *Ecol. Lett.*, 8, 272–281.
- Semchenko, M., Zobel, K. & Hutchings, M.J. (2010). To compete or not to compete: an experimental study of interactions between plant species with contrasting root behaviour. *Evol. Ecol.*, 24, 1433–1445.
- Silfver, T., Mikola, J., Rousi, M., Roininen, H. & Oksanen, E. (2007). Leaf litter decomposition differs among genotypes in a local *Betula pendula* population. *Oecologia*, 152, 707–714.
- Soudzilovskaia, N.A., van der Heijden, M.G.A., Cornelissen, J.H.C., Makarov, M.I., Onipchenko, V.G., Maslov, M.N., et al. (2015). Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling. *New Phytol.*, 208, 280–293.
- Spehn, E.M., Joshi, J., Schmid, B., Alphei, J. & Körner, C. (2000). Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems. *Plant Soil*, 224, 217–230.
- Stubbs, W.J. & Bastow Wilson, J. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *J. Ecol.*, 92, 557–567.
- Swift, M. J., Heal, O. W., & Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems* (Vol. 5). Univ of California Press.
- Tardif, A. & Shipley, B. (2014). The relationship between functional dispersion of mixed-species leaf litter mixtures and species' interactions during decomposition. *Oikos*, 124, 1050–1057.
- Unsicker, S.B., Baer, N., Kahmen, A., Wagner, M., Buchmann, N. & Weisser, W.W. (2006). Invertebrate herbivory along a gradient of plant species diversity in extensively managed grasslands. *Oecologia*, 150, 233–246.
- Vasconcelos, H.L. & Laurance, W.F. (2005). Influence of habitat, litter type, and soil invertebrates on leaf-litter decomposition in a fragmented Amazonian landscape. *Oecologia*, 144, 456–462.

- Veen, G.F.C., Freschet, G.T., Ordonez, A. & Wardle, D.A. (2015a). Litter quality and environmental controls of home-field advantage effects on litter decomposition. *Oikos*, 124, 187–195.
- Veen, G.F.C., Sundqvist, M.K., & Wardle, D.A. (2015b). Environmental factors and traits that drive plant litter decomposition do not determine home-field advantage effects. *Funct. Ecol.*, 29, 981–991.
- Versini, A. (2012). Effet de la manipulation des litières aériennes sur les cycles du C et de N dans les sols en plantation d'Eucalyptus au Congo. Thèse de l'INRA Nancy.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., et al. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Violle, C., Garnier, E., Lecoœur, J., Roumet, C., Pothier, C., Blanchard, A., et al. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, 160, 747–755.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., et al. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 27, 244–252.
- Visser, S. (1985). Role of the soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. In: *Ecological Interactions in Soil*. Blackwell, Oxford.
- Vos, V.C.A., van Ruijven, J., Berg, M.P., Peeters, E.T.H.M. & Berendse, F. (2011). Macro-detritivore identity drives leaf litter diversity effects. *Oikos*, 120, 1092–1098.
- Vos, V.C.A., van Ruijven, J., Berg, M.P., Peeters, E.T.H.M. & Berendse, F. (2013). Leaf litter quality drives litter mixing effects through complementary resource use among detritivores. *Oecologia*, 173, 269–280.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I., Barker, G.M., Yeates, G.W., Nicholson, K.S., Bardgett, R.D., et al. (1999). Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecol. Monogr.*, 69, 535–568.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Nicholson, K.S. (1997). Biodiversity and Plant Litter: Experimental Evidence Which Does Not Support the View That Enhanced Species Richness Improves Ecosystem Function. *Oikos*, 79, 247–258.
- Wardle, D.A., Nilsson, M.-C., Zackrisson, O. & Gallet, C. (2003). Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biol. Biochem.*, 35, 827–835.
- Wilson, J.B. (2011). The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored: The twelve theories of co-existence in plant communities. *J. Veg. Sci.*, 22, 184–195.

- Wilson, J.B. & Stubbs, W.J. (2012). Evidence for assembly rules: limiting similarity within a saltmarsh: Limiting similarity within a saltmarsh. *J. Ecol.*, 100, 210–221.
- Wolters, V. (2000). Invertebrate control of soil organic matter stability. *Biol. Fertil. Soils*, 31, 1–19.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Yguel, B., Bailey, R., Tosh, N.D., Vialatte, A., Vasseur, C., Vitrac, X., et al. (2011). Phytophagy on phylogenetically isolated trees: why hosts should escape their relatives: Phytophagy on phylogenetically isolated trees. *Ecol. Lett.*, 14, 1117–1124.
- Zhang, S. & Lamb, E.G. (2012). Plant competitive ability and the transitivity of competitive hierarchies change with plant age. *Plant Ecol.*, 213, 15–23.
- Zimmer, M. & Topp, W. (2002). The role of coprophagy in nutrient release from feces of phytophagous insects. *Soil Biol. Biochem.*, 34, 1093–1099.

ABSTRACT

During its assembly, a plant community will be strongly modified: immigration of new plant species with new traits, disappearance of particular species with other traits, immigration of new plant-associated organisms (insects, fungi...), trait changes in existing species... All these changes are likely to drive the decomposition of litter produced by the plant community. Litter decomposition is indeed controlled by plant traits, activity of decomposer community, and adaptation of decomposer organisms to plant traits. However, the consequences of plant-community assembly on plant litter decomposition remain entirely unknown.

This thesis aims at determining the consequences of plant-community assembly on plant litter decomposition, at distinct scales. First of all, we studied, locally, the consequences of neighboring plants on litter decomposition of plant individuals (*i.e.* intraspecific scale). We distinguished the case where litter of plant individuals was alone from the case where litter of plant individuals was mixed with litter from other species. Then we studied, more globally, the consequences of plant-community assembly on decomposition at the scale of the entire plant community (*i.e.* interspecific scale). Finally, we investigated whether plant litter decomposition feedbacks on plant-community assembly. We used two experimental approaches, the first one using a long-term mesocosm experiment for manipulating the local plant neighborhood of plant individuals, and the second one using of *Long Term Ecological Research* network involving grasslands with different time for assembly.

At the local scale, our results indicate that plant individuals grown in functionally dissimilar neighborhood produce a more decomposable litter, and can also harbor more efficient decomposers. When the litter of these individuals is mixed with litter from other species, the decomposition of the litter mixture is accelerated by synergistic effects when neighboring plants are phylogenetically diverse, and functionally dissimilar to the litter mixture. At the scale of whole plant community, our results show that numerous trait changes occur during assembly (leaf C:N ratio, leaf dry matter content...), as well as changes in the composition of the decomposer community (soil microbial C:N ratio). These changes strongly affect litter decomposition but offset each other, maintaining litter decomposition constant. Finally, our result show that the faster the decomposition of mixed-litter from two species is, the more both species coexist.

This thesis demonstrates the major influence of plant-community assembly on plant litter decomposition in grassland ecosystems, from the scale of plant individuals to the scale of entire plant community. Plant-community assembly hence affects after-life ecosystem processes like litter decomposition. This influence occurs through plant traits and decomposer activity. In turn, litter decomposition feedbacks on plant-community assembly. Consequently, litter decomposition does not seem to be a collateral consequence of plant traits, but rather an important part of their ecological strategies and biotic interactions, participating to a feedback loop involving community assembly processes.

RÉSUMÉ

Au cours de son assemblage, une communauté végétale va subir de nombreux changements : immigration de nouvelles espèces de plantes possédant de nouveaux traits, disparition de certaines espèces de plantes avec d'autres traits, immigration de nouveaux organismes associés aux plantes (insectes, champignons...), changements de traits chez les espèces présentes... Tous ces changements sont susceptibles de modifier la décomposition de la litière produite par la communauté végétale. En effet, la décomposition de la litière est gouvernée par les traits des espèces végétales, par l'activité des organismes décomposeurs, et par le degré d'adaptation de ces organismes aux traits des espèces végétales. Cependant, les conséquences de l'assemblage de la communauté végétale pour la décomposition de la litière demeurent inconnues.

L'objectif de cette thèse est de déterminer les conséquences de l'assemblage des communautés végétales prairiales sur la décomposition de leur litière, et ce à différentes échelles. Tout d'abord, nous avons étudié, très localement, les conséquences des plantes voisines que possèdent un individu pour la décomposition de sa litière (*i.e.* échelle intraspécifique). Nous avons distingué le cas où la litière de l'individu était seule, du cas où sa litière était mélangée à de la litière provenant d'autres espèces végétales. Puis, nous avons étudié les conséquences de l'assemblage sur la décomposition de la litière au niveau plus global de l'ensemble de la communauté végétale (*i.e.* échelle interspécifique). Enfin, nous avons exploré la rétroaction de la décomposition sur l'assemblage de la communauté. Deux grandes démarches expérimentales ont été développées, la première utilisant un dispositif de mésocosmes permettant de manipuler le voisinage local des individus, la seconde utilisant un dispositif *Long Term Ecological Research* (LTER) impliquant un vaste réseau de prairies avec différentes durées d'assemblage.

À l'échelle locale, nos résultats indiquent qu'un individu qui possède des plantes voisines fonctionnellement dissemblables produit une litière plus décomposable et peut également abriter des décomposeurs plus efficaces. Lorsque la litière de cet individu est mélangée avec de la litière d'autres espèces, la décomposition du mélange est accélérée par des effets synergiques lorsque les plantes voisines sont évolutivement dissemblables et fonctionnellement éloignées du mélange. À l'échelle globale de l'ensemble de la communauté, nos résultats indiquent que tout au long de l'assemblage, de nombreux changements de traits fonctionnels des espèces végétales ont lieu (ratio C:N foliaire, teneur en matière sèche des feuilles, etc.) ainsi que des changements dans la composition de la communauté de décomposeurs (ratio C:N microbien). Ces changements impactent fortement la décomposition de la litière de la communauté prairiale mais s'annulent, maintenant le même taux global de décomposition. Enfin, nos résultats indiquent que plus la litière de couples d'espèces se décompose vite, notamment via des effets synergiques, plus ces espèces coexistent entre elles.

Cette thèse met en évidence l'influence majeure de l'assemblage des communautés végétales prairiales sur la décomposition de leur litière, de l'individu jusqu'à la communauté végétale toute entière. L'assemblage des communautés végétales peut donc influencer les processus écosystémiques d'après-vie tels que la décomposition de la litière. Cette influence se produit via les traits des plantes et l'activité de leurs décomposeurs. En retour, la décomposition de la litière impacte l'assemblage de la communauté végétale. La décomposition de la litière ne semble donc pas une conséquence collatérale des traits des espèces végétales, mais bien un élément important de leur stratégie écologique et de leurs interactions biotiques, situé au cœur d'une boucle de rétroaction avec les processus d'assemblage des communautés.