

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

DIVERSITÉ ET PHÉNOLOGIE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES  
DE MILIEUX HUMIDES

THÈSE PRÉSENTÉE  
COMME EXIGENCE PARTIELLE DU  
DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

OFFERT PAR L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
EN ASSOCIATION AVEC  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

PAR  
GUILLAUME RHEAULT

DÉCEMBRE 2021

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT (PH. D.)

Programme offert par l'Université du Québec à Montréal (UQAM)

en association avec

l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)

l'Université du Québec à Rimouski (UQAR)

l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT)

et l'Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR)

**Direction de recherche :**

---

Raphaël Proulx Directeur de recherche

---

Esther Lévesque Codirectrice de recherche

**Jury d'évaluation :**

---

Raphaël Proulx Directeur de recherche

---

Esther Lévesque Codirectrice de recherche

---

Alexandre Roy Président de jury

---

Étienne Laliberté Évaluateur externe

---

Bérenger Bourgeois Évaluateur externe

Thèse soutenue le 22 octobre 2021

## REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier mes codirecteurs de thèse, M. Raphaël Proulx et Mme Esther Lévesque, pour l'opportunité qu'ils m'ont offerte de plonger avec eux dans cette aventure et ce projet ambitieux. La nature du projet auquel vous m'avez permis de collaborer aura su ouvrir mes horizons en me faisant voir différentes réalités de la recherche que ce soit dans les exigences de la planification des campagnes d'échantillonnage en milieu nordique ou encore l'importance d'avoir de bons partenaires et collaborateurs préalablement à la réalisation d'un projet. Je me considère plus que privilégié d'avoir pu bénéficier de votre vision scientifique et de votre expertise au cours de toutes ces années. Vous aurez su me transmettre votre passion pour l'écologie, mais surtout des valeurs humaines, professionnelles et scientifiques qui me serviront tout au long de ma carrière. Parmi celles-ci, l'importance de l'écoute, du sens de l'observation, de garder un esprit critique et l'importance d'avoir du plaisir dans son travail pour conserver sa passion sont celles qui résument le mieux la philosophie que vous m'aurez transmise. Vous m'avez donné de nombreuses occasions de bonifier mon expérience universitaire que ce soit à titre de professionnel de recherche, de chargé de cours ou la possibilité de participer à de nombreux congrès internationaux qui m'ont permis de grandir tant sur le plan académique que professionnel. Je tiens à souligner votre dévouement et votre soutien jusqu'à la toute fin de cette aventure qui se sera étirée jusqu'à son maximum. Pour être franc, j'aurais bien pris encore plusieurs années sous votre direction, mais toute bonne chose a forcément une fin et je ne peux qu'être reconnaissant de votre générosité. Ce sera toujours un plaisir pour moi d'échanger avec vous que je considère maintenant

beaucoup plus que mes codirecteurs de recherche. M. Proulx, Mme Lévesque, merci pour tout.

Je désire aussi remercier les membres de mon comité d'encadrement, soit M. Vincent Maire (UQTR) et Mme Monique Poulin (ULaval) pour leur générosité, leurs conseils judicieux et les discussions très intéressantes qui m'auront permis de faire progresser et améliorer mon projet de recherche. Je voudrais également remercier les membres du jury, MM. Étienne Laliberté (UdM) et Alexandre Roy (UQTR) et Bénédict Bourgeois (ULaval), pour le temps qu'ils ont accordé à la lecture et l'évaluation de ma thèse.

Je me dois également de remercier tous les membres des laboratoires de recherche en biologie systémique de la conservation, d'écologie végétale ainsi que la Chaire de recherche du Canada en intégrité écologique que j'ai côtoyé au fil du temps. Grâce à vous tous, le temps que j'ai passé à réaliser mon projet de thèse aura été stimulant du début à la fin. J'ai eu la chance de connaître des personnes extraordinaires tant au niveau scientifique que personnel et de développer de belles amitiés qui se poursuivront après la fin de ce projet. Nos nombreuses discussions font qu'aujourd'hui, il y a un peu de chacun de vous dans cette thèse. Un merci spécial à Irene Roca, Charles Martin, Louis Desrochers, Lucas Deschamps, Zaccaria Kacem, Caroline Beaulieu, Mariana Rodriguez Melo, Philippe Massicotte, Ian Seiferling, Chris Watson, Marilie Trudel et Isabelle Lussier pour votre aide sur le terrain et au laboratoire, votre soutien moral et votre présence tout au long de mon parcours au cycle supérieur.

Je remercie également tous les membres du Département des sciences de l'environnement qui auront aussi contribué à alimenter ma passion pour l'écologie par l'entremise de nos discussions sur nos sujets respectifs ou tout autre sujet connexe. Vous avez contribué au développement de ma personnalité et à l'établissement de mes valeurs en tant que scientifiques et vous avez su me redonner de la motivation dans les

moments plus difficiles. Grâce à vous tous, je ne me suis jamais senti seul dans cette aventure. Je tiens à remercier tout particulièrement Vincent Rainville, Matteo Giacomazzo, Marc Pépino, Luc Farly, Simon Boisvert et Dave Gadbois.

Je tiens également à remercier ma famille et ma belle-famille qui m'ont toujours soutenu moralement dans mes choix tout au long de cette aventure. Papa, Maman, Benjamin, Evelyne, Éianne et Alexis vous êtes une famille extraordinaire. C'est en grande partie grâce à vous si j'écris ces lignes aujourd'hui. Vous avez toujours été là pour moi et vous m'avez toujours fourni tout le support dont j'avais besoin au moment opportun. À ma belle-famille, Raymond, Christine, Anick (Renald), Pier-Luc (Catherine), Tommy (Jessica) c'est aussi grâce à votre support et votre présence dans les dernières années si je termine cette étape importante de ma formation. À vous tous, merci de faire partie de ma famille et d'avoir été présent dans cette aventure.

Finalement, je remercie la femme de ma vie, Patricia. Tu as toujours été là pour moi dans les bons, mais surtout dans les mauvais jours en me faisant voir le côté positif de chaque situation. Tu as continué de croire en moi quand je n'y croyais plus. Tu as été une source de motivation et d'inspiration constante tout au long de cette aventure. Tu es l'exemple même de persévérance et un modèle de vie tant tu maîtrises bien l'équilibre entre vie professionnelle et personnelle. Au travers nos innombrables discussions, tu as souvent su me faire voir l'envers de la médaille ce qui a grandement contribué à faire de moi une personne plus ouverte, qualité que je juge indispensable tant au niveau personnel que professionnel. Je ne pourrai jamais suffisamment te remercier pour tout ce que tu as fait pour moi durant toutes ces années et je ne peux qu'anticiper la suite de notre aventure commune avec nos deux beaux enfants avec un grand optimisme. Vous avez été une grande source de motivation, particulièrement à la fin du parcours. Je vous aime mes amours. Merci pour tout.

## DÉDICACE

Je dédie cette thèse à Patricia Bolduc et mes  
deux enfants qui m'ont donné la motivation  
nécessaire à ce que vous puissiez lire cette thèse.

*Species on earth reflect the millions of solutions to the problems of staying alive.*

*David Attenborough*

## AVANT-PROPOS

Les chapitres I, II et III sont présentés sous forme d'articles scientifiques. Les données qui ont été analysées dans cette thèse proviennent en grande partie des travaux liés à l'implantation d'un réseau de suivi automatisé de la végétation où j'ai activement participé à l'élaboration du plan d'échantillonnage avec la collaboration étroite de mes codirecteurs et aux travaux de terrains liés à l'installation et à la collecte de données. Je confirme avoir analysé les données, écrit la première version de chacun de ces chapitres et intégré les commentaires de mes coauteurs justifiant que je sois le premier auteur de chacun de ces articles. La version finale de chacun de ces articles est le résultat de la contribution active de l'ensemble des coauteurs. Le premier article associé au chapitre I de cette thèse a été publié dans la revue BMC Ecology and Evolution. Le second article associé au deuxième chapitre II a été soumis à la revue Journal of Vegetation Science. Le troisième article associé au chapitre III sera soumis à la revue Conservation Biology.



## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	vii
LISTE DES FIGURES.....	xi
LISTE DES TABLEAUX.....	xiv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES .....	xv
RÉSUMÉ .....	xvi
ABSTRACT .....	xix
INTRODUCTION .....	1
La phénologie des plantes.....	2
La phénologie du verdissement .....	3
Glossaire .....	15
CHAPITRE I DIVERSITY OF PLANT ASSEMBLAGES DAMPENS THE VARIABILITY OF THE GROWING SEASON PHENOLOGY IN WETLAND LANDSCAPES .....	17
1.1 Background.....	19
1.2 Results .....	22
1.3 Discussion.....	24
1.4 Conclusions .....	27
1.5 Methods .....	28
1.5.1 Experimental design .....	28
1.5.2 Field measurements.....	30
1.5.3 Plant phenology.....	30
1.5.4 Statistical analyses.....	31
1.6 Acknowledgements.....	33
1.7 References.....	33

1.8	Figure captions.....	42
1.9	Supplementary informations.....	47
	CHAPITRE II DIVERSITY OF PHENOLOGY PATTERNS, NOT SPECIES RICHNESS, AFFECTS THE GREENING SEASON LENGTH OF FREELY ASSEMBLED PLANT COMMUNITIES.....	56
2.1	Introduction.....	58
2.2	Methods .....	60
2.2.1	Study site .....	60
2.2.2	Timelapse monitoring.....	61
2.2.3	Species richness.....	62
2.2.4	Community phenology .....	62
2.2.5	Number of phenology patterns within plant communities .....	63
2.2.6	Statistical analysis .....	64
2.3	Results .....	65
2.4	Discussion.....	66
2.5	Conclusions .....	69
2.6	Acknowledgements.....	69
2.7	References.....	70
2.8	Figures .....	78
2.9	Supporting information.....	79
	CHAPITRE III ASSESSING DIVERSITY LOSS THROUGH NOISY TIME-SERIES WITHIN NATURALLY ASSEMBLED COMMUNITIES: HOW LONG IS ENOUGH?.....	82
3.1	Summary.....	83
3.2	Introduction.....	84
3.3	Methods .....	86
3.3.1	Plant communities .....	86
3.3.2	Bird communities .....	87
3.3.3	Statistical analysis .....	87

3.4	Results .....	89
3.5	Discussion.....	91
3.6	Acknowledgements.....	94
3.7	References.....	94
3.8	Supplementary informations.....	100
	CHAPITRE IV DISCUSSION GÉNÉRALE .....	102
4.1	Synthèse et contributions scientifiques de la thèse.....	102
4.1.1	Modélisation de la réponse phénologique des espèces .....	108
4.1.2	Imprécision de la mesure de la richesse en espèce et fonctionnement des écosystèmes naturels .....	109
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	110
	RÉFÉRENCES.....	111
	ANNEXE A BASE DE DONNÉES UTILISÉE DANS LE CADRE DU CHAPITRE I.....	127
	ANNEXE B BASES DE DONNÉES UTILISÉE DANS LE CADRE DU CHAPITRE II .....	147

## LISTE DES FIGURES

### INTRODUCTION

- Figure 1 Représentation schématique de la variabilité de la fenêtre temporelle disponible pour la croissance des plantes dans le temps et l'espace ..... 7

### CHAPITRE I

- Figure 1 Nested design of this study and definition of each component..... 43
- Figure 2 Contribution of different components to the growing season length of simulated plant communities: (a) Landscape identity, (b) Community temporal variance, (c) Community average functioning and (d) Community asynchrony ..... 44
- Figure 3 Percent relative contribution of the combined effect of Landscape identity and Community temporal variance (grey) and the combined effect of Species richness, Community average functioning and Community asynchrony (black) to the green-up and green-down dates, as well as the growing season length of 118 plant communities ..... 45
- Figure 4 Species richness relationships to the Green-up (left) and Green-down (right) phenology of plant communities for every combination of year and landscape. Each dot represents the observed day-of-year (DOY) phenology of a unique plant community (top panels), or its temporal fluctuation (coefficient of variation; CV) across years (bottom panels)..... 46

Figure S1	Latitudinal distribution of the five monitored landscapes within the SAuVER network.....	47
Figure S2	Edaphic conditions relationship with species richness within each landscape.....	49
Figure S3	Interannual trend of the green-up of the growing season of 1) Temperate wet meadows (SCIRBI), 2) fluvial marshes (Maskinongé), 3) Peatlands (Lac-à-la-Tortue), 4) Peatlands (Bog-à-lanières) and 5) Arctic wet meadows (Umiujaq).....	51
Figure S4	Interannual trend of the green-down of the growing season of 1) Temperate wet meadows (SCIRBI), 2) fluvial marshes (Maskinongé), 3) Peatlands (Lac-à-la-Tortue), 4) Peatlands (Bog-à-lanières) and 5) Arctic wet meadows (Umiujaq).....	52
Figure S5	Interannual trend of growing season length of 1) Temperate wet meadows (SCIRBI), 2) fluvial marshes (Maskinongé), 3) Peatlands (Lac-à-la-Tortue), 4) Peatlands (Bog-à-lanières) and 5) Arctic wet meadows (Umiujaq).....	53

## CHAPITRE II

Figure 1	Correlations between the diversity of greening phenology patterns detected (number of singular values) and simulations of a) the number of phenology patterns, b) the greening season length.....	78
Figure 2	Analysis of 20 freely assembled wet meadow plant communities of the SAuVER network in the period 2013-2016. Linear relationships between a) diversity of greening phenology patterns and species richness, b) greening season length and species richness and c) greening season length and diversity of greening phenology patterns.....	78
Appendix S2	Comparison of the discriminatory power of the SVD analysis to assess the diversity of phenology patterns in the image time-series.	81

## CHAPITRE III

Figure 1	Standard deviation calculated within bird (n=81) and plant (n=50) communities from species richness observation over four consecutive years .....	89
Figure 2	Power analysis of forest breeding bird and wetland plant communities under different scenarios of time-series length (left panel) and extinction rate, the latter expressed as the number of species lost per year (right panel) .....	90
Figure S1	Interannual variability in species richness of wetland plant communities for a) temperate wet grasslands, b-c) ombrotrophic bogs and d) Arctic wet grasslands between 2013 and 2016. In each ecosystem type, communities are ranked in order of mean species richness .....	100
Figure S2	Interannual variability in species richness of temperate forest bird communities of La Mauricie National Park between 2011 and 2014. Communities are ranked in order of mean species richness .....	101

## LISTE DES TABLEAUX

### CHAPITRE I

Table 1	Environmental context of the five wetland landscapes.....	22
Table 2	Hierarchical partitioning of the variation in plant phenology.....	23
Table S1	Contribution of soil pH, soil moisture and their interactions (fixed effect; Marginal R <sup>2</sup> ) and the landscape identity (random effect on the intercept of each phenophases; Conditional R <sup>2</sup> ) to green-up date (Green-up), green-down date (Green-down) and growing season length (Length) in 2015.....	50
Table S2	Number of time series analysed for green-up and green down dates and growing season length each year.....	50
Appendix S1	Rank abundance of plant species found within the 20 monitored plant communities from 2013-2016.....	79

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

CV	Coefficient of variation
Gcc	Green chromatic coordinate index
G-D	Green-Down
GSL	Growing season length
G-U	Green-up
SAuVER	Suivi Automatisé de la Végétation des Écosystèmes Riverains
Sd	Standard deviation
SVD	Singular values decomposition



## RÉSUMÉ

La perte de biodiversité et les changements climatiques observés à l'échelle globale ont alimenté l'implantation d'un grand nombre de programmes de suivis ayant pour objectif de comprendre les impacts de ces changements sur les écosystèmes. Plusieurs de ces programmes de suivis sont récents ou ont été réalisés sur de courtes périodes de temps ce qui soulève des questionnements quant à la possibilité d'obtenir un portrait réaliste de l'état de la biodiversité au sein des écosystèmes. Le verdissement est un trait fonctionnel associé à la réponse phénologique des plantes qui contrôle la dynamique de plusieurs fonctions écosystémiques et qui est sensible aux variations du climat. L'influence de la diversité végétale sur la phénologie des communautés végétales demeure encore peu documentée. Une meilleure compréhension de cette relation pourrait permettre de mettre en lumière comment la diversité végétale joue un rôle dans la dynamique saisonnière des communautés végétales et dans la mitigation des impacts des changements globaux. Les questions abordées dans cette thèse sont donc directement orientées sur ces deux axes soit : la variabilité spatiale et temporelle de la diversité, son influence sur notre interprétation de l'état de la biodiversité et sur la phénologie de croissance des communautés végétales au sein des milieux naturels.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons mis en place un réseau de suivi automatisé de la végétation des milieux humides (SAuVER). Ce réseau nous a permis de suivre la phénologie et la diversité végétale dans 118 communautés végétales réparties dans 5 milieux humides le long d'un gradient latitudinal s'étendant du lac Saint-Pierre à la côte est de la Baie d'Hudson pendant quatre ans. Dans chacun des milieux humides, 20 à 30 communautés végétales ont été sélectionnées sur une superficie restreinte de manière à maximiser le gradient de diversité végétale et à minimiser les différences de conditions environnementales auxquelles étaient exposées ces communautés.

Dans le chapitre I, les données issues de ce réseau nous ont permis de nous pencher sur la contribution relative de la diversité végétale et des conditions environnementales sur la phénologie des communautés végétales de milieux humides. Nous avons montré que les conditions environnementales exerçaient un contrôle plus important sur le début de la période de verdissement et contribuaient à la convergence de réponses des communautés végétales présentes au sein d'un même milieu humide, contribuant ainsi aux différences de réponse entre les milieux humides et entre les années. Au contraire, nous avons montré que la diversité végétale exerçait un contrôle sur la fin de la période

de verdissement, favorisant la divergence et une asynchronie de réponses au sein de chacun des milieux humides. Cette asynchronie de réponse entre les communautés a eu pour effet de réduire la différence dans la fin de la saison de verdissement entre les milieux humides et entre les années. Nous avons également montré que l'asynchronie de réponses observée était principalement associée à la diversité d'assemblage d'espèces et non à la richesse en espèce qui s'est avérée être un mauvais indicateur de la phénologie du verdissement des communautés végétales de milieux humides. Finalement, nous avons montré que la durée de la période de verdissement des communautés végétales de milieux humides était le résultat des forces opposées entre l'effet déstabilisant des conditions environnementales et l'effet stabilisant de la diversité végétale. Notre étude souligne donc l'importance de réorienter les efforts de conservation pour s'assurer de conserver la diversité d'assemblage d'espèce au sein des écosystèmes plutôt que le nombre d'espèces pour s'assurer que les milieux humides soient aptes à faire face aux changements globaux.

Dans le chapitre II, nous nous sommes intéressés à la relation entre la richesse en espèce, le nombre de patrons de verdissement au sein des communautés végétales de milieux humides et la durée de la période de verdissement de ces communautés. Nous avons développé un indice nous permettant d'estimer le nombre de patrons de verdissement présents dans chacune des communautés basé sur la décomposition en valeur singulière (angl. : Singular value decomposition; SVD) que nous avons appliqué aux séries temporelles de croissance issues du réseau de suivi. Cet indice s'est avéré efficace pour estimer le nombre de patrons de verdissement bien qu'il avait tendance à sous-estimer le nombre réel de patrons. Nous avons montré que la richesse en espèce avait une influence négligeable sur le nombre de patrons de verdissement ainsi que sur la longueur de la période de verdissement des communautés suivies. Par contre, nous avons montré que le nombre de patrons de verdissement observé au sein de chacune des communautés était positivement relié à la durée de la période de verdissement. La richesse en espèce est donc un mauvais indicateur de la diversité de réponses phénologique dans les communautés végétales de prairie humides. L'absence de relation entre le nombre d'espèces présentes, le nombre de patrons de verdissement et la durée de la période de verdissement suggère l'importance de l'identité des espèces et leur réponses phénologiques en tant qu'indicateurs de la durée de la période de croissance.

Dans le chapitre III, nous nous sommes intéressés à la précision de la mesure de la richesse en espèce et à son influence sur notre capacité à détecter un changement dans le nombre d'espèces présentes au sein des communautés végétales. Encore une fois, nous avons eu recours aux données issues du réseau SAuVER mais nous avons comparé la précision des mesures prises dans les communautés végétales avec les mesures prises dans les communautés d'oiseaux. Ainsi, nous avons quantifié la variabilité dans la richesse en espèces sur une période de 4 années consécutives dans

les communautés de plantes et d'oiseaux et l'avons utilisé comme une mesure de la précision de la richesse en espèce. Par la suite, à l'aide d'une approche par simulation, nous avons déterminé combien d'années il faudrait pour détecter la perte d'une seule espèce et nous avons dans un deuxième temps déterminé le nombre d'espèces qu'il faudrait perdre sur une période de 10 ans pour détecter une diminution dans la richesse en espèce. Nos résultats suggèrent une moins bonne précision de la mesure de la richesse en espèce dans les communautés d'oiseaux. Nos résultats montrent également qu'il faudrait plus d'une décennie pour détecter une diminution d'une espèce dans les communautés de plantes et d'oiseaux et qu'il faudrait perdre plus de trois espèces de plantes et 8 espèces d'oiseaux sur une décennie dans la majorité des communautés pour être en mesure de détecter une tendance en considérant la précision de la mesure de la richesse en espèces. Nos résultats suggèrent que, même dans les communautés végétales, il faut être prudent dans l'interprétation des tendances dans la richesse en espèce dans les différents réseaux de suivi existants depuis peu de temps ou ayant effectué le suivi des communautés sur une trop courte période. Nos résultats suggèrent également de considérer la précision de la mesure la richesse en espèces lors de la planification des ressources nécessaires au maintien des programmes de suivis sur des périodes de temps suffisamment longue pour être en mesure de détecter ces changements. Cette thèse aura contribué à améliorer nos connaissances sur la variabilité spatiale et temporelle de la richesse en espèces et son influence sur le fonctionnement des milieux naturels. Plus précisément, cette thèse a permis de montrer que la relation positive observée entre la richesse en espèces et le fonctionnement des écosystèmes, dans d'autres systèmes expérimentaux sous conditions contrôlées, n'était pas généralisable dans le temps et l'espace. Nous avons également mis en lumière les contraintes associées à la stochasticité dans les processus d'assemblage et l'imprécision de la mesure de la richesse en espèce dans la détection de tendances temporelles de la biodiversité. Cette thèse a donc permis de montrer les limitations de la richesse en espèces en tant qu'indicateur du fonctionnement des milieux naturels et de l'état de la biodiversité. Nous avons également montré pour la première fois que l'asynchronie entre les communautés végétales de milieux humides permettait de contrebalancer l'effet des variations spatiale et temporelle du climat et des conditions édaphiques en stabilisant la phénologie du verdissement des milieux humides. Nous avons également développé un nouvel indice de diversité fonctionnelle basé sur le nombre de patrons de verdissement observés au sein des communautés végétales de milieux humides. Parmi les forces de l'indice, il est indépendant de l'identité des espèces présentes et est un meilleur indicateur de la phénologie du verdissement que la richesse en espèces. Finalement, cette thèse aura permis de montrer la pertinence des réseaux de suivi automatisé et de l'imagerie numérique pour étudier la variabilité spatiale et temporelle de la biodiversité et les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des milieux naturels.

Mots clés : Phénologie des plantes, Communautés, Richesse en espèces, Milieux humides, Imagerie numérique, Patrons de verdissement, Asynchronie, Stabilité, Suivi des écosystèmes

## ABSTRACT

Biodiversity loss, climate change and ecosystem functions throughout the planet are the main focus of a large number of monitoring programs. Several of these monitoring programs are recent or were carried out over a short period of time, which raises questions about the possibility of getting realistic portraits of biodiversity and the possibility to detect changes in ecosystem biodiversity. Greening phenology is a species specific response trait of plants that is very sensitive to climate. The influence of plant diversity on the phenology of plant communities remains poorly understood. A better understanding of this relationship could clarify how plant diversity drives the seasonal dynamic of plant communities, its impact on ecosystem function and how it can be a key feature of ecosystem in mitigating the impact of global change. The questions addressed in this thesis are therefore focusing on these two dimensions of ecosystem dynamics: plant diversity variability, its influence on plant growth phenology and the possibility to detect changes in ecosystem biodiversity.

As part of this thesis, we established an automated monitoring network of wetland plant communities (SAuVER which stands for Suivi Automatisé de la végétation des Écosystèmes riverains) to monitor the taxonomic assemblage and plant phenology of 118 plant communities in five wetland landscapes along a latitudinal gradient extending from Lac Saint-Pierre to the east coast of the Hudson Bay over four consecutive year. In each of the wetlands, 20 to 30 plant communities were selected from a restricted area so as to maximize the species richness gradient and taxonomic assemblage diversity and to minimize the differences in environmental conditions to which these communities were exposed.

In Chapter I, we used the data from this network to examine the relative contribution of plant diversity and environmental conditions on the phenology of wetland plant communities. We showed that the environmental conditions exerted a greater control at green-up and contributed to the convergence of responses of plant communities present within the same wetland, promoting the differences between wetlands and years. On the contrary, plant diversity exerted a control at green-down, promoting divergence and asynchrony of responses among communities within each of the wetlands, thus reducing the differences between wetlands and between years. Community asynchrony was primarily associated with species assemblage diversity

and not species richness which was found to have a negligible effect on the greening phenology of wetland plant communities. Greening season length of wetland plant communities is the result of opposing forces between the destabilizing effect of environmental conditions and the stabilizing effect of plant diversity through communities asynchrony. Our study therefore underlines the importance of focusing conservation efforts to preserve plant assemblage diversity within ecosystems rather than focusing solely on the number of species to maintain wetland functions under anthropogenic pressure and global change.

In chapter II, we examined the relationship between species richness, the number of greening phenology patterns within wetland plant communities and the greening season length of these communities. We developed an index to estimate the number of greening phenology patterns in each of the communities based on the singular values decomposition (SVD) that we applied to the network growth phenology time series. While being effective in estimating the number of growth patterns, it tends to underestimate the real number of patterns. Species richness had a negligible influence on the number of greening phenology patterns in each plant communities as well as on growing season length. On the other hand, the number of greening phenology patterns observed within each of the communities was positively related to the length of the growing season. Species richness is therefore a poor indicator of the functional diversity of phenological responses in wet meadows communities. The lack of relationship between the number of species present, the number of greening phenology patterns and the length of the growing season suggests the importance of species identity and the functional trait diversity of phenological responses as predictors of greening season length.

In chapter III, we focused on species richness measurement errors and its influence on our ability to detect changes in the number of species present within plant communities. Once again, we used data from the SAuVER network but we compared the precision of species richness measurements in plant communities with bird communities. We quantified the variability in species richness over a period of four consecutive years in plant and bird communities and used it as a measurement error. Then, using a simulation approach, we determined how long it would take to detect the loss of a single species and we evaluated the species extinction rate required to detect a decadal change through the noise caused by species richness measurements errors. Our results suggest greater measurement errors of species richness in bird communities. They also show that it would take more than a decade to detect a decrease of one unit in plant and bird species richness, and that it would take more than three plant and eight bird species to be lost in one decade in the majority of communities to be able to detect a trend considering species richness measurement errors. Caution is therefore warranted when interpreting the absence or presence of trends in species richness, especially at the observation scale of local communities. The necessary financial resources and logistics

involved in implementing and maintaining monitoring programs that extend over a decade should be considered upon their implementation.

This thesis has contributed to improving our knowledge on the spatial and temporal variation of species richness and its influence on the functioning of ecosystems in natural environments. More precisely, this thesis provided evidences that the positive relationship between species richness and the functioning of ecosystems, observed in other systems under controlled conditions, did not generalize in in wetlands. We also highlighted the importance of monitoring species richness over long periods of time for the detection of biodiversity trends because of the inherent variability associated to community assembly processes and the imprecision of species richness measures. For the first time, we showed that communities asynchrony counterbalance the effect of spatial and temporal variations in climate and edaphic conditions in natural environment, thus stabilizing the greening phenology of wetlands. We also developed a new index of functional diversity based on the number of greening patterns observed within time-lapse series of wetland plant communities. The main advantages of this index are that it is independent of species identity and is a better indicator of greening phenology. Finally, this thesis showed the relevance of automated monitoring networks and digital imagery to study the spatiotemporal variability of species diversity and to replicate the study of biodiversity and ecosystem functioning relationships in natural environments.

Keywords: Plant Phenology, Species richness, Communities, Wetlands, Digital Imagery, Growth phenology patterns, Asynchrony, Stability, Ecosystems monitoring

## INTRODUCTION

Dans le contexte des changements globaux, la variabilité dans le fonctionnement des écosystèmes et dans la biodiversité qui s'y retrouve suscite beaucoup d'intérêt dans la communauté scientifique. En effet, la disparition d'espèces qui est actuellement observée à l'échelle de la planète soulève bien des questionnements quant aux impacts potentiels sur le fonctionnement des écosystèmes. Dans ce contexte, de nombreuses études ont tenté de déterminer comment la disparition d'espèces observée globalement se reflète dans le nombre d'espèces observé au sein des écosystèmes de la planète et comment la biodiversité pouvait influencer le fonctionnement des écosystèmes (Naeem et al., 1994; Balvanera et al., 2006; Tilman et al., 2006; Vellend et al., 2013; Dornelas et al., 2014; Tilman et al., 2014). Cependant, peu d'études se sont penchées sur notre capacité à détecter un changement dans la biodiversité présente dans les écosystèmes à partir des suivis existants (Vellend et al., 2013; Dornelas et al., 2014). De même, peu d'études réalisées en milieux naturels ont permis de déterminer comment la diversité végétale et la diversité de réponses des plantes face aux changements globaux influencent la dynamique saisonnière des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes. Une meilleure connaissance de ces éléments permettrait une interprétation plus juste de l'état de la biodiversité dans les milieux naturels et d'expliquer comment la biodiversité peut s'avérer un facteur clé dans le contrôle du fonctionnement des milieux naturels et dans la mitigation des impacts des changements globaux sur le fonctionnement de ces milieux.

L'approche traditionnellement utilisée pour étudier les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes se base principalement sur un plan

d'échantillonnage où les conditions environnementales et la composition en espèces des communautés végétales sont contrôlées de manière à créer un gradient de richesse en espèces entre les communautés. Ce gradient est maintenu dans le temps artificiellement en retirant manuellement les espèces non-désirées dans chacune des communautés. Cette approche a permis de montrer que, sous des conditions environnementales similaires, les communautés végétales les plus diversifiées fonctionnent généralement mieux et sont généralement plus stables (Tilman et al., 1997, Balvanera et al. 2006; Cardinale et al. 2006, Cardinale et al., 2012). Ces résultats suggèrent que pour s'assurer que les milieux naturels fonctionnent à leur plein potentiel dans une large gamme de conditions, chaque communauté devrait contenir un maximum d'espèces à chacune des années. Or, la composition et le nombre d'espèces présentes dans les communautés assemblées naturellement dépendent des processus d'assemblage et varient dans le temps et l'espace (Vellend, 2017). Ainsi, les manipulations effectuées pour maintenir la composition des communautés et le gradient de richesse en espèces à travers le temps ont alimenté la controverse entourant la répétabilité et la représentativité des résultats obtenus en milieux contrôlés (Aarssen 1997; Huston 1997; Grime 1998, Srivastava & Velland 2005; Duffy 2009; Wardle et Jonsson 2010). La réplication de ces relations permettrait de déterminer à quel point celles-ci sont généralisables dans le temps et l'espace pour un même type d'écosystème.

### La phénologie des plantes

La phénologie des plantes est l'étude de la séquence chronologique des événements récurrents du cycle vital des plantes, comme la croissance, et la floraison, et des facteurs qui contrôlent cette séquence (Lieth, 1974). Dans certains cas, le suivi de ces événements s'est déroulé sur plusieurs siècles et représente l'une des plus anciennes formes de suivi environnemental (Aono et Saito, 2010). Par exemple, le suivi de la



floraison des cerisiers de Kyoto au Japon a été réalisé pendant près de 1300 ans. La date de floraison de ces cerisiers était initialement utilisée comme un indicateur des conditions climatiques favorables au semis des cultures annuelles. Ces observations permettent maintenant de dresser le portrait des variations du climat au cours de cette période (Aono et Saito, 2010). Les caractéristiques de la phénologie de la végétation sont aujourd'hui reconnues comme les traits de réponses des plantes les plus sensibles aux variations du climat en plus d'exercer un contrôle important sur la dynamique des communautés végétales et des interactions trophiques ( Parmesan, 2006; Violle et al., 2007; Gordo et Sanz, 2010; Rumpff et al., 2010; Pérez-Ramos et al., 2020). Les progrès réalisés dans ce domaine font qu'aujourd'hui, la phénologie est considérée comme une science intégrative qui requiert une approche multidisciplinaire où les concepts tirés de l'écologie, de la climatologie et de la biologie évolutive se combinent pour expliquer la variabilité dans la séquence chronologique des événements récurrents du cycle vital des organismes vivants (Pau et al., 2011; Wolkovich et al., 2014). Avec l'arrivée des nouvelles technologies dans le domaine, telle que l'imagerie satellitaire ou encore l'imagerie numérique, il est maintenant possible de suivre la phénologie de la végétation à diverses échelles spatiales et temporelles grâce aux images captées sur une base régulière par ces nouveaux instruments de suivis (Fisher et Mustard, 2007; Sonnentag et al., 2012; Brown et al., 2016; Xie et al., 2018a; Richardson, 2019; Bórnez et al., 2020).

### La phénologie du verdissement

À l'aide de l'imagerie numérique, il est possible de suivre la phénologie du verdissement de la végétation qui consiste à suivre l'évolution de la quantité de couleur verte présente dans les images recueillies tout au long de la saison. Plus précisément, la phénologie du verdissement de la végétation est l'étude de la période définie par l'apparition et la disparition de la couleur verte dans la végétation. La présence de la

couleur verte dans la végétation est associée à la présence de chlorophylle. Trois caractéristiques de cette période sont principalement étudiées: le début, qui est lié à l'émergence et au développement des feuilles; la fin, qui est liée à la sénescence; et la durée, qui constitue la période de temps écoulée entre le début et la fin du verdissement.

La chlorophylle intervient dans la photosynthèse en interceptant l'énergie lumineuse. Elle absorbe la majorité des longueurs d'ondes de la lumière associées aux couleurs rouge et bleu mais très peu celles associées à la couleur verte (Sims and Gamon 2002; Ustin and Gamon 2010). C'est cette dernière couleur qui est donc perçue par l'œil (Virtanen et al., 2020). L'énergie lumineuse ainsi absorbée sert à l'élaboration des sucres simples qui sont produits à partir d'eau et de dioxyde de carbone. Ces sucres servent à alimenter l'activité métabolique des plantes et seront, entre autre, utilisés dans la production de biomasse végétale lors de leur développement. La chlorophylle est donc intimement liée à la capacité photosynthétique des plantes et à leur croissance (Li et al., 2018).

La chlorophylle a une durée de vie limitée. Elle est continuellement synthétisée et détruite au sein de la plante. Sa synthèse requiert plusieurs éléments provenant du sol dont l'azote et le phosphore (Fredeen et al., 1990). Par conséquent les conditions édaphiques influençant la disponibilité de ces éléments peuvent avoir des répercussions sur celle-ci. La synthèse de la chlorophylle se faisant par l'entremise d'une série de réaction enzymatique, la température joue également un rôle important, où les températures trop chaudes ou trop froides peuvent ralentir sa production (Nagata et al., 2005, Wolken et al., 1955). L'eau est également essentielle à la synthèse de la chlorophylle puisqu'elle sert au transport des nutriments dans la plantes et que les minéraux doivent être dissous dans l'eau pour pouvoir être absorbés par la plante (Zhou, 2003). Ainsi, les conditions édaphiques et climatiques observées en milieux naturels

peuvent avoir une influence sur la dynamique saisonnière de la synthèse et la dégradation de la chlorophylle, et par conséquent, sur la phénologie du verdissement.

Au début de la période de verdissement, la dégradation de la chlorophylle se fait plus lentement que sa synthèse ce qui contribue à l'augmentation de l'activité photosynthétique et de la production de biomasse végétale. Ainsi, l'augmentation de la biomasse et de la densité des parties aérienne cause une augmentation de la couleur verte (Toomey et al., 2015). Lors de la sénescence, l'afflux d'eau et de nutriments provenant des racines et servant à la synthèse de la chlorophylle est considérablement réduit. Cette baisse survient en réponse à divers signaux environnementaux tels que la baisse des températures et de la lumière, la concentration en CO<sub>2</sub>, la disponibilité des nutriments (principalement l'azote et le phosphore), l'exposition à un stress ou encore à la présence de pathogène (Buchanan-Wollaston et al., 2002). À ce moment, la plante récupère les protéines chloroplastiques en séparant le complexe protéine-pigments. Il y a alors une réallocation des ressources au reste de la plante dans la perspective de leur réutilisation la saison suivante. Cette réallocation des ressources et la dégradation de la chlorophylle s'accompagne donc d'une diminution graduelle de la couleur verte (Hörtensteiner and Feller, 2002).

La phénologie du verdissement exerce un contrôle important sur de nombreuses fonctions écosystémiques (Noormets, 2009; Richardson et al., 2010; Aikens et al., 2020; Koebisch et al., 2020; Paoli et al., 2020,). Par exemple, le moment où émerge les feuilles et la durée de la période de verdissement des plantes ont toutes deux une influence sur la quantité de carbone absorbée annuellement par la végétation et sur la biomasse végétale produite dans les forêts et les écosystèmes de prairie (Richardson et al., 2010; Keenan et al., 2014). Le verdissement de la végétation est également impliquée dans la régulation de l'absorption de carbone par la végétation dans les milieux humides. En effet, l'étude de Koebisch (2020) a montré que, dans le contexte des changements climatiques, le moment où débute le verdissement et la durée du verdissement ont tous

deux un effet positif sur la quantité de carbone absorbée par la végétation dans les tourbières. La durée de la période de verdissement a également une influence sur le cycle de l'eau par l'entremise de l'évapotranspiration. Par exemple, dans la région des Appalaches aux États-Unis, la période de verdissement s'est allongée de près de 22 jours, entre 1982 et 2012, du au réchauffement des températures ce qui s'est traduit par une augmentation de l'évapotranspiration d'environ 12 mm pour la même période (Gaertner et al., 2019). La migration et la mise bas des grands herbivores sur la planète sont également étroitement synchronisées avec le début de la croissance de la végétation suivant la période hivernale ou les périodes de sécheresse (Aikens et al., 2020 ; Paoli et al., 2020). La phénologie des plantes est donc un facteur clé dans la régulation des processus et du fonctionnement des écosystèmes terrestres de la planète.

Les facteurs qui influencent la phénologie des plantes se divisent en deux catégories soient ceux liés aux conditions environnementales et ceux liés à la composition des communautés végétales (Wolkovich et al., 2014). L'influence des conditions environnementales est généralement plus importante à large échelle. Par exemple, à l'échelle de l'Amérique du Nord, les conditions climatiques varient avec la latitude ce qui explique pourquoi la saison de croissance débute de manière plus hâtive dans les basses latitudes et qu'elle dure plus longtemps (Pau et al., 2011). Les études réalisées à plus petites échelles ont quant à elles montré des différences importantes dans la phénologie entre les espèces (Al-Mufti et al., 1977; Abu-Asab et al., 2001; Cleland et al., 2007; Diez et al., 2012). Ainsi, aux échelles intermédiaires (p. ex. : écosystèmes et paysages), ces deux groupes de facteurs peuvent exercer un contrôle simultané sur la phénologie de la végétation et leur niveau d'influence peut varier au fil de la saison (Wolkovich et al., 2014). Les modèles théoriques suggèrent que les conditions environnementales contraignent la croissance des plantes à une fenêtre temporelle définie et variable dans l'espace et le temps tandis que l'occupation de cette fenêtre dépend de la composition en espèce et de la complémentarité dans leurs traits phénologiques (Pau et al., 2011).

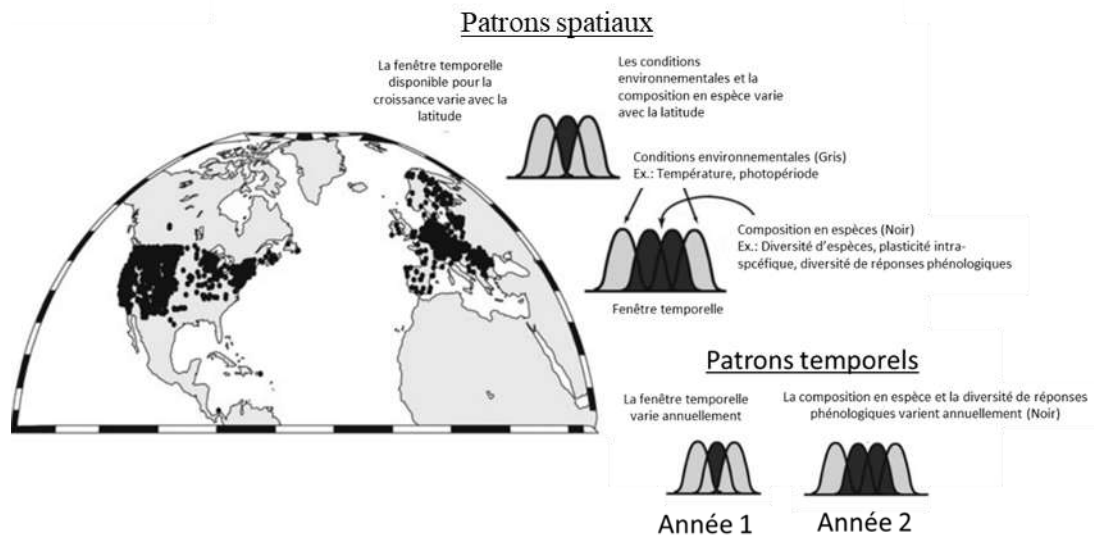


Figure 1 Représentation schématique de la variabilité de la fenêtre temporelle disponible pour la croissance des plantes dans le temps et l'espace.

La fenêtre temporelle disponible est définie par les conditions environnementales qui contraignent la croissance (Gris). L'occupation de la fenêtre temporelle dépend de la composition en espèce et de leurs traits phénologiques qui déterminent la complémentarité (niveau chevauchement des réponses phénologiques entre les espèces où chaque courbe de croissance représente une espèce ou un patron de croissance (Noir). Modifié de Pau et al., 2011.

Peu d'études *in situ* se sont penchées sur l'influence de la composition en espèces sur la phénologie de la végétation et les interactions potentielles avec les conditions environnementales. Les études actuelles sur le sujet sont principalement théoriques ou ont été réalisées dans des plans d'expérience où les compositions végétales sont contrôlées (p.ex. : Pau et al., 2011; Wolkovich et al., 2014; Whittington et al., 2015).

Les conditions environnementales qui influencent la phénologie des plantes dans les écosystèmes terrestres sont les mieux documentées et les effets de la température, de la photopériode et des précipitations sont les mieux décrits (Cleland et al., 2007; Wolkovich et al., 2014; Gill et al., 2015; Piao et al., 2019). Le facteur le plus influent sur la phénologie de la végétation est généralement le facteur le plus contraignant pour

l'activité photosynthétique et la croissance des plantes (Garonna et al., 2018). Par conséquent, l'identité des facteurs les plus influents sur la phénologie des plantes varie selon la latitude, l'altitude, le moment de l'année et entre les années (Cleland et al., 2007; Xie et al., 2015; Shen et al., 2016; Prevéy et al., 2017; Garonna et al., 2018; Gao et al., 2020). La température est généralement le facteur le plus influent sur l'initiation de la croissance de la végétation (Cleland et al., 2007, Jeong et al., 2011). Des températures plus chaudes en période printanière correspondent généralement à un début hâtif de la croissance des plantes et une période de croissance prolongée (Linderholm, 2006; Cleland et al., 2007; Piao et al., 2007; Jeong et al., 2011). La quantité de précipitation peut aussi devenir un facteur limitant pour la croissance lors d'années plus sèches ou dans les écosystèmes arides (Wolkovich et al., 2014; Shen et al., 2016; Garonna et al., 2018). L'influence des précipitations a été principalement observée en fin de saison et cause généralement une sénescence hâtive, réduisant l'influence de la température et de la photopériode (Shen et al., 2016; Garonna et al., 2018). De son côté, la photopériode a généralement le plus d'influence en fin de saison avec la diminution de la durée du jour qui réduit considérablement l'influence de la température à cette période (Delpierre et al., 2009 ; Xie et al., 2015).

La phénologie des plantes est reliée à leur métabolisme et leurs besoins en ressources pour assurer le maintien de l'activité métabolique. Les besoins en ressources nécessaires au métabolisme des plantes sont propres à chaque espèce ce qui se traduit par une réponse unique de chacune des espèces face aux conditions environnementales (Honour et al., 2009; Ishii et Asano, 2010; Flynn et Wolkovich, 2018). Les caractéristiques de la phénologie des plantes (ex. : début, fin et durée de la période de floraison) peuvent donc être considérés comme des traits fonctionnels qui déterminent comment elles répondent aux conditions environnementales et comment elles performant dans ces conditions (Violle et al., 2007). Ces réponses spécifiques favorisent la complémentarité dans l'utilisation de la fenêtre de temps disponible pour la croissance et des ressources permettant ainsi la coexistence entre les espèces d'une

même communauté tout en optimisant l'utilisation de l'espace et des ressources (Ishii et Asano, 2010, Potts et al., 2017, Xie et al., 2018a, Xie et al., 2018b).

L'importance de la plasticité intraspécifique de la phénologie des plantes face aux conditions environnementales est aussi propre à chaque espèce (Fajardo et Siefert, 2016; Osada et Hiura, 2019). Par exemple, les espèces indigènes dominantes et les espèces exotiques envahissantes vont généralement présenter une plasticité phénologique très importante qui leur permet de dominer les communautés et les écosystèmes où elles se trouvent, car elles sont en mesure de croître dans une large gamme de conditions environnementales et d'occuper une plus grande portion de l'espace et de la fenêtre temporelle disponible pour la croissance (Wolkovich et al., 2011; Zettlemyer et al., 2019). Ainsi, l'identité des espèces présentes et leur abondance pourraient être des facteurs importants à considérer pour expliquer la variabilité spatiale et temporelle de la phénologie de croissance des plantes au sein des écosystèmes (Diez et al., 2012; Pérez-Ramos et al., 2020).

La richesse en espèces dans les communautés végétales semble également être une des dimensions importantes de la composition en espèce qui pourrait permettre d'expliquer une part importante de la variabilité spatiale et temporelle dans la phénologie des communautés végétales et des écosystèmes (Lemmens et al., 2009; Diez et al., 2012; Rheault et al., 2015; Oehri et al., 2017; Peichl et al., 2018, Winkler et al., 2018; Oehri et al., 2020). Par exemple, la diversité végétale s'est avérée exercer un contrôle important sur la durée de période de croissance des communautés végétales présentes en milieu naturel en Europe et en Amérique du Nord, où les communautés les plus diversifiées sont caractérisées par des saisons de croissance plus longue (Rheault et al., 2015; Oehri et al., 2017; Oehri et al., 2020 ). Cependant, cette relation ne semble pas être généralisée à l'ensemble des écosystèmes et à travers le temps ce qui laisse supposer l'importance d'autres facteurs tels que l'identité des espèces présentes et la diversité fonctionnelle de réponses phénologiques (Lemmens et al., 2009; Rheault et al.,

2015, Du et al., 2019). La généralisation de cette relation et les mécanismes derrière celle-ci demeurent également à être déterminés.

L'effet de la diversité végétale sur le fonctionnement des écosystèmes peut se traduire de deux façons : elle permet de stabiliser le fonctionnement des écosystèmes et elle permet d'améliorer leur fonctionnement (Tilman et al., 2014). L'effet stabilisant est souvent associé à la complémentarité dans la réponse des espèces face aux conditions environnementales. Comme chaque espèce présente une réponse unique, il y a donc une asynchronie dans la réponse des plantes face aux conditions environnementales qui varient d'une année à l'autre, où celles qui performant mieux sous certaines conditions compenseront les réponses de celles qui performant moins bien (Wang et Loreau, 2016; Wilcox et al., 2017; Hammond et al., 2020). L'effet stabilisant de la diversité provient donc de cette asynchronie de réponse entre les espèces ou entre les communautés (Wang et Loreau, 2016; Wilcox et al., 2017; Hammond et al., 2020). Bien que cet effet stabilisant de la diversité ait été suggéré dans plusieurs études récentes sur les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, l'effet stabilisant de la diversité sur la phénologie de la végétation dans les milieux humides naturels demeure encore peu étudié.

De multiples indices ont été développés pour tenter de suivre l'état de la biodiversité et les conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes (Butchart et al., 2010; Cardinale et al., 2012; Vačkář et al., 2012; Dornelas et al., 2013). Un des indices les plus utilisés encore aujourd'hui est la richesse en espèce. Cet indice de diversité se démarque des autres indices de par la simplicité de sa mesure qui consiste à quantifier le nombre d'espèces différentes présentes en un endroit donné et un moment donné (Vellend et al., 2013; Dornelas et al., 2014).

Malgré sa simplicité, la richesse en espèce est tout de même sensible à certains facteurs qui pourraient influencer la précision de la mesure et biaiser l'évaluation de l'état de la



biodiversité au sein des écosystèmes (Walther et Moore, 2005; Dornelas et al., 2013). En effet, la mesure de la richesse en espèce est largement influencée par la probabilité de détection des espèces qui varient selon les caractéristiques des espèces et selon les conditions environnementales sous lesquelles les inventaires sont réalisés (Solymos et al., 2018; Denett et Nielsen, 2019). Par exemple, dans le cas des plantes, les espèces cryptiques, de petites tailles, de faibles abondances et ayant une phénologie particulièrement courte ont généralement moins de chances d'être détectées lors des inventaires réalisés de manière traditionnelle qui consiste en un dénombrement des espèces représentées dans la biomasse des parties aériennes uniquement (Burg et al., 2015, Roth et al., 2018). Certaines espèces vont également demeurer en dormance certaines années et croître uniquement lorsque les conditions leur sont favorables, ce qui cause une variabilité naturelle dans le nombre d'espèces représentées au niveau de la biomasse des parties aériennes à chacune des années (Reintal et al., 2010; Träger et al., 2019). La probabilité de détection des espèces combinée à la variabilité naturelle du nombre d'espèces végétales représentées en un endroit donné influence donc la précision de la mesure de la richesse en espèce et pourrait avoir une incidence sur notre capacité à détecter un changement (diminution) dans la richesse en espèce et influencer notre interprétation de l'état de la biodiversité au sein des écosystèmes. Cet élément est rarement pris en compte dans le suivi de l'évolution de la richesse en espèce présente au sein des communautés végétales et dans l'interprétation des tendances (p.ex. : Vellend et al., 2013; Dornelas et al., 2014).

Les milieux humides sont parmi les écosystèmes les plus dynamiques et les plus productifs de la planète en plus de fournir de nombreux services écosystémiques, notamment en réduisant l'impact des inondations et des activités anthropiques sur la qualité de l'eau (Brander et al., 2013). Partout sur la planète, les milieux humides sont soumis à d'importantes pressions anthropiques et aux changements globaux. À l'interface entre les écosystèmes aquatiques et les écosystèmes terrestres, les milieux humides sont influencés à la fois par les facteurs qui régulent le fonctionnement des

écosystèmes terrestres et aquatiques (Keddy, 2010). Ainsi en plus de la température, de la lumière et des nutriments, la quantité d'oxygène dans la colonne d'eau lors des périodes d'inondation qui caractérisent ces milieux peut avoir une influence sur les processus saisonniers tels que la croissance des plantes (Keddy, 2010). Malgré leur importance, les milieux humides sont moins représentés dans les études s'intéressant aux relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Il en va de même pour la phénologie des plantes en milieux tempérés qui est principalement documentée dans les forêts de feuillus et les prairies.

La variabilité spatiale et temporelle des conditions environnementales observées dans les milieux humides font que ces écosystèmes se retrouvent généralement à l'extrémité des gradients environnementaux (disponibilité en eau excessive en période d'inondations, disponibilité des nutriments pouvant être très basses (tourbières) ou très élevés (ex. : marais exondés)). Les espèces végétales de milieux humides peuvent être classées en deux grandes catégories, soient les espèces obligées et les espèces facultatives en fonction de leur association avec les milieux humides. Les espèces obligées se retrouvent exclusivement dans les milieux humides tandis que les espèces facultatives se retrouvent à la fois dans les milieux humides et les milieux terrestres. Ces espèces ont des stratégies de croissance différentes. Il existe principalement deux stratégies soient la tolérance et l'adaptation des conditions de saturation en eau. La stratégie associée à la tolérance se caractérise par une augmentation du métabolisme anaérobie lorsque les sols sont saturés en eau. La production de biomasse est alors grandement diminuée et les tiges cessent de s'allonger. Cette stratégie est avantageuse pour les courtes périodes de saturation et est généralement associée aux espèces facultatives (Tanentzap & Lee 2017). L'adaptation est caractérisé par une augmentation de la croissance des tiges, le développement d'aérenchyme et autres structures facilitant les échanges gazeux en conditions anaérobiques. Cette stratégie est avantageuse durant les périodes prolongées de submersion et est généralement associée aux espèces obligatoires (Tanentzap & Lee 2017).

Le spectre économique végétal (angl. : « leaf economic traits » ou « leaf economic spectrum ») vise à expliquer la co-variation entre certains traits le long de gradients environnementaux (Wright et al. 2004; Freschet et al. 2010; Reich 2014). Ces traits sont représentatifs des stratégies de croissance des plantes notamment dans l'acquisition des ressources disponibles. Ces traits incluent entre autres le contenu en nutriments des feuilles, les taux métaboliques, la longévité des structures végétatives et sont reliés aux processus démographiques comme la croissance et la survie. Ce concept stipule que les traits se distribuent sur un axe continu selon leur association à une acquisition « rapide » ou « lente » des ressources. Ainsi, si un trait se situe à l'extrémité « rapide » de cet axe, les autres traits seront également situés à l'extrémité rapide de cet axe. Par exemple, la longévité des feuilles étant associée à l'extrémité « lente » de ce spectre, le taux de photosynthèse est souvent plus faible, ce qui reflète une acquisition lente des ressources.

Il y a des coûts énergétiques associés à chacune des stratégies de croissance des plantes et d'adaptations aux conditions particulières retrouvées dans les milieux humides. Ces coûts ont une incidence sur la co-variation entre les traits et la position sur le spectre économique végétal. Par conséquent, on ne retrouve pas nécessairement d'association entre les stratégies de tolérance et la position des traits sur cet axe chez les plantes de milieux humides (Wright & Sutton-Grier 2012). À plus large échelle d'organisation, les plantes de milieux humides sont plutôt associées à l'extrémité du spectre économique de l'acquisition rapide des ressources (Pan et al., 2020). Cependant, il demeure difficile de prédire la dynamique de verdissement d'une communauté en se basant sur le nombre d'espèces facultatives et obligatoires qu'on y retrouve étant donné les relations contradictoires observées dans la littérature entre les traits d'adaptations et la position des espèces sur le spectre économique végétal (Pan et al., 2019). Ainsi, l'étude de traits fonctionnels directement associés à la dynamique du développement de la végétation, tel que les caractéristiques phénologiques, pourraient

permettre d'améliorer notre compréhension de l'influence de la composition et de la diversité fonctionnelle sur la phénologie du verdissement des milieux humides.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons implanté un réseau de suivi automatisé de la phénologie et de la diversité végétale présente dans les milieux humides que nous avons nommé SAuVER (Suivi automatisé de la végétation et des écosystèmes riverains). Ainsi, réparti sur un gradient latitudinal s'étendant du lac Saint-Pierre dans le sud du Québec à la côte est de la Baie d'Hudson dans le nord du Québec, ce réseau de suivi a permis de suivre la phénologie de la croissance des plantes et de la richesse en espèce sur une base quotidienne dans près de 120 communautés végétales dans cinq milieux humides de 2013 à 2016.

Malgré les nombreuses études réalisées sur la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, peu d'études se sont intéressées à quantifier la contribution relative du climat et de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Dans le chapitre I, nous nous sommes servis des données issues du réseau de suivi pour déterminer la contribution relative de la diversité végétale et des conditions environnementales à la variabilité spatiale et temporelle de la phénologie de la croissance de la végétation dans les communautés végétales suivies. Notre plan d'échantillonnage nous a permis d'effectuer un partitionnement de la variance hiérarchique où nous avons pu déterminer la contribution relative des conditions environnementales en isolant la proportion de variance déterminée par chacune de ces deux composantes.

Dans le chapitre II, nous avons voulu déterminer comment la diversité végétale pouvait influencer le nombre de patrons de croissance dans les communautés végétales suivies et la durée de la période de croissance de la végétation au sein des communautés suivies. Ainsi, nous avons développé un indice basé sur la décomposition en valeur singulière

de chacune des séries temporelles nous permettant d'estimer le nombre de patrons de croissance présent dans chacune des communautés suivies.

Finalement, dans le chapitre III, nous avons voulu déterminer quelle était la précision de la mesure de la diversité dans les communautés végétales de milieux humides et les communautés d'oiseaux présentes dans les forêts tempérées lors de la période de reproduction. Nous avons voulu déterminer comment elle pouvait influencer notre capacité à détecter des changements dans la richesse en espèces présentes au sein de ces communautés et comment ça pouvait influencer notre interprétation de l'état de la diversité présente dans ces écosystèmes.

## Glossaire

Phénologie de la saison de croissance (angl. : growing season phenology, Chapitre I) : Correspond à la phénologie du verdissement décrit au Chapitre II. Elle est définie par trois caractéristiques soit le début, la fin et la durée de la période caractérisée par la présence de couleur verte dans la végétation.

Durée de la saison de croissance (angl. : growing season length, Chapitre I) : Correspond à la durée de la période de verdissement décrit au Chapitre II. Elle est définie par le temps écoulé entre le début et la fin de la période de verdissement.

Identité des paysages (angl. : Landscape identity, Chapitre I) : réfère à chacun des milieux humides suivis dans le réseau SAuVER et au contexte environnemental qui est propre à chacun d'eux.

Écosystème (Ecosystem; Chapitre II) : Réfère au milieu humide de prairie humide suivi dans le réseau SAuVER.

Variance temporelle des communautés (angl. : Community temporal variance : Chapitre I) : réfère à la portion de variance expliquée par le contexte environnemental particulier de chacune des années de suivis (2013 à 2016).

Fonctionnement moyen des communautés (Community average functioning; Chapitre I) : réfère à la portion de variance expliquée par l'identité de chaque communauté. L'identité de chacune des communautés est associée à sa composition en espèces.

Richesse en espèces (Angl. : Species richness, Chapitre I, II et III) : Nombre d'espèces observées à un endroit et un moment donnée.

Patron de verdissement (Greening phenology pattern, Chapitre II) : Réfère à la forme de l'évolution saisonnière du verdissement.

Diversité de patrons de verdissement (Diversity of greening phenology patterns, Chapitre II) : Réfère au nombre de patrons de verdissement observés dans une communauté végétale.

## CHAPITRE I

### DIVERSITY OF PLANT ASSEMBLAGES DAMPENS THE VARIABILITY OF THE GROWING SEASON PHENOLOGY IN WETLAND LANDSCAPES

Guillaume Rheault, Esther Lévesque, Raphaël Proulx

Ce chapitre a été accepté pour publication dans la revue *BMC Ecology and Evolution*.

## Abstract

**Background:** The functioning of ecosystems is highly variable through space and time. Climatic and edaphic factors are forcing ecological communities to converge, whereas the diversity of plant assemblages dampens these effects by allowing communities' dynamics to diverge. This study evaluated whether the growing season phenology of wetland plant communities within landscapes is determined by the climatic/edaphic factors of contrasted regions, by the species richness of plant communities, or by the diversity of plant assemblages. From 2013 to 2016, we monitored the phenology and floristic composition of 118 wetland plant communities across five landscapes distributed along a gradient of edaphic and climatic conditions in the Province of Québec, Canada.

**Results:** The growing season phenology of wetlands was driven by differences among plant assemblage within landscapes, and not by the species richness of each individual community (<1% of the explained variation). Variation in the growing season length of wetlands reflected the destabilizing effect of climatic and edaphic factors on green-up dates, which is opposed to the dampening effect of plant assemblage diversity on green-down dates.

**Conclusions:** The latter dampening effect may be particularly important in the context of increasing anthropogenic activities, which are predicted to impair the ability of wetlands to adapt to fluctuating environmental conditions. Our findings suggest that stakeholders should not necessarily consider local species-poor plant communities of lower conservation value to the global functioning of wetland ecosystems.

**Keywords:** Plant phenology; Diversity stability relationship; Biodiversity ecosystem functioning; Temporal asynchrony; Marshes; Bogs; Wet meadows



## 1.1 Background

The spatial and temporal variability of ecosystems has received a great deal of attention in the last decades in the context of biodiversity loss, climate change and their impact on ecosystem functioning. Ecosystem functioning is known to vary i) among landscapes due to their environmental context, especially edaphic and climatic conditions [1]; ii) within landscapes because individual communities respond differently to local conditions at the landscape level [2, 3, 4, 5]; iii) inter-annually due to temporal variation in edaphic and climatic conditions [1, 5]; and iv) within communities because individual species respond differently to local conditions at the community level [6, 7, 8, 9, 10]. In temperate and arctic regions, factors such as climate constrain the onset and offset of ecosystem processes [1]. During the growing season, competition for resources induces species-specific responses to environmental conditions, which may drive the observed variation in growth among ecological communities within landscapes and dampen the effect of edaphic and climatic conditions [4, 11]. The relative importance of these different sources of variation on ecosystem functioning has yet to be quantified in natural conditions and the dampening effect of the diversity of plant assemblages remains to be investigated.

Plant phenology is a key functional trait that links growth and reproduction events to the functioning of ecosystems [1]. Over large geographic extents, phenology is driven by the effect of climatic and edaphic factors on plant growth and stress tolerance [12, 13, 14]. In turn, plant phenology determines several ecosystem functions, such as pollination [15], herbivory [16] and carbon uptake [17]. One main advantage of studying plant phenology is that the timing of biological events can be monitored at high spatial and temporal resolution through satellite or time-lapse imagery [18, 19].

Although climatic and edaphic factors are important determinants of plant phenology at both large and small observational scales, recent studies also emphasized the

importance of plant species richness and composition on phenology [20, 21, 22]. Species subjected to similar climatic and edaphic conditions tend to show large inter-specific differences in their phenology [19, 23, 24, 25, 26]. For example, Wilsey et al. [26] compared grassland communities in northern latitudes and found that their growing season length differed by nearly 40 days. A study by Meng et al. [24] reported large inter-annual variations in the flowering sequence (i.e., ranking order) of 15 co-occurring plant species. Thus, the biodiversity of plant assemblages could be an important driver of plant phenology by introducing spatial variability and temporal asynchrony between communities within landscapes.

Conservation biologists use estimates of plant species richness to characterize temporal changes in the ecological dynamics of both ecological communities and landscapes. Yet, the role of plant species richness on the regulation of plant phenology was investigated in a few cases only. A lengthening of the growing season with increasing plant species richness at the landscape level was observed across six biogeographic regions of central Europe, independently of altitude and land-use descriptors [21]. Rheault et al. [22] monitored 28 wetland plant communities and showed that the growing season length was, on average, 30 days longer in species-rich communities. However, the latter authors noted that the relationship between plant species richness and growing season length was contingent on the climatic conditions [22]. Studies of plant phenology have yet to disentangle the relative importance of species richness, community asynchrony, and community temporal variance on the dynamics of ecosystems.

The coefficient of variation of an ecosystem function (e.g., aerial biomass, growing season length) measured on several occasions is a standard measure of temporal variation; i.e., the reciprocal of stability. Using this metric, three key variables determine the temporal variability of a plant community [27]: i) species asynchrony, ii) species temporal variance and iii) species average functioning. Species asynchrony

is a measure of how temporally de-correlated is the functioning of each species relative to the others in the community. The variability of a plant community will be low (i.e., stability will be high) if species asynchrony is high and if species temporal variance is low [27]. The above principles can be scaled-up to the landscape level such that the variability is this time determined by: i) community asynchrony, ii) community temporal variance and iii) community average functioning. For the diversity of plant assemblages to stabilize the functioning of ecosystems, the expectation is that community asynchrony is an important determinant, while community temporal variance is comparatively less important. High spatial variability in the average functioning of communities is also stabilizing because it buffers differences among landscapes.

The objective of this study was to evaluate whether the growing season phenology of wetland plant communities within landscapes is determined by climatic and edaphic factors, by the diversity of species within plant communities, or by the diversity of plant assemblages among communities. The approach that we developed in this paper consists of partitioning the growing season phenology of plant communities (green-up and green-down dates, and growing season length) into five components using linear models: i) *Landscape identity*, ii) *Community temporal variance*, iii) *Community average functioning*, iv) *Species richness* and v) *Community asynchrony*. We present a schematic view of the nested design of our study (Figure 1) and the partitioning of the variation in plant phenology components (Figure 2). Disentangling between these alternative scenarios is critical because they involve different management scales and policies. We also provide a direct test of the diversity-stability relationship using the species richness of individual communities as a measure of plant diversity and the coefficient of variation of plant phenology as a standard measure of temporal variation.

## 1.2 Results

We successfully established the long-term SAuVER network, for Surveillance Automatisée de la Végétation des Écosystèmes Riverains, which monitors the seasonal phenology of 118 plant communities across five wetland landscapes that differ in their climatic and edaphic characteristics. Mean annual temperature in each of these landscapes ranged from -4.6 °C to 6.4 °C, mean total annual precipitation from 661 mm to 1085 mm, soil pH from 3.5 to 6.4 and soil moisture from 40% to nearly 80% (Table 1). Mean green-up dates varied by almost a month among landscapes, but mean green-down dates varied by no more than 12 days. The growing season length of plant communities was on average 33 days longer at lower latitudes (Table 1).

Table 1. Environmental context of the five wetland landscapes.

	Scirbi	Maskinongé	Lac-à-la-tortue	Bog-à-lanières	Umiujaq
Type	Wet meadows	Fluvial marshes	Peatlands	Peatlands	Wet meadows
Latitude	46.07	46.19	46.55	47.59	56.57
Nbr. Comm.	20	30	20	20	28
Temperature	6.40	5.10	4.80	2.00	-4.60
Precipitation	997.2	1009.3	1085.0	1016.4	660.8
Soil pH	5.48 ± 0.26	6.36 ± 0.28	3.47 ± 0.11	4.01 ± 0.11	5.38 ± 0.38
Soil moisture	39 ± 14	55 ± 15	78 ± 11	60 ± 13	58 ± 20
Green-up	160 ± 15	164 ± 8	147 ± 9	157 ± 7	172 ± 7
Green-down	266 ± 11	270 ± 15	263 ± 11	256 ± 8	258 ± 6
GSL	106 ± 15	112 ± 15	117 ± 12	99 ± 11	84 ± 10

Wetland type (Type), latitudinal location (Latitude; Decimal Degrees), number of surveyed plant communities (Nbr. Comm.), mean annual temperature (Temperature; °C), mean total annual precipitation (Precipitation; mm), soil pH (Soil pH; Mean ± Sd), soil moisture (Soil moisture; %, Mean ± Sd), green-up date

(Green-up, day of year, Mean  $\pm$  Sd), green-down date (Green-down, day of year, Mean  $\pm$  Sd), growing season length (GSL; number of days elapsed between Green-up and Green-down dates, Mean  $\pm$  Sd). Mean and Sd values for soil pH and soil moisture were calculated from four measures taken once (August 2015) in each plant community. Mean and Sd values for green-up, green-down dates and growing season length were calculated across all communities within each landscape over the period 2013-2016.

Using a hierarchical partitioning approach, we determined that Landscape identity was the most influential component for green-up dates, emphasizing the influence of climatic and edaphic factors on leaf-out events (Table 2). *Community temporal variance* (year identity within landscapes) was the second most influential component on green-up dates. However, its influence diminished during the season, explaining no more than 15 % of the variation in green-down dates. *Community average functioning and Community asynchrony* within landscapes explained the largest share of variation in green-down dates. *Species richness* explained no variation in the phenology of plant communities, whereas *Community asynchrony* explained more than 20% of green-up and green-down dates, highlighting the important role of compensatory dynamics in stabilizing the functioning of ecosystems (Table 2).

Table 2. Hierarchical partitioning of the variation in plant phenology.

Phenophases	Landscape identity	Community temporal variance	Species richness	Community average functioning	Community asynchrony
G-U	0.42	0.27	< 0.01	0.09	0.22
G-D	0.16	0.15	< 0.01	0.34	0.35
GSL	0.46	0.08	< 0.01	0.29	0.17

Plant phenology was explained by: *Landscape identity*, *Species richness*, *Community temporal variance* (year within landscape), *Community average*

*functioning* (community identity within landscape), and *Community asynchrony* (interaction year x community identity). The values show the coefficient of determination (R<sup>2</sup>) associated with each phenology component when modelling the green-up date (G-U), the green-down date (G-D) and the growing season length (GSL).

Climatic and edaphic factors, represented by the combination of Landscape identity and *Community temporal variance*, contributed to more than two thirds (69%) of the variation in green-up dates. The result was reversed when considering the diversity of plant assemblages within landscapes, represented by *Community average functioning* and *Community asynchrony*, which together explained 69% of the variation in green-down dates. The growing season length of wetland landscapes reflected the destabilizing effect of climatic/edaphic factors on green-up dates and the stabilizing effect of the diversity of plant assemblages on green-down dates (Figure 3).

Hierarchical partitioning of the variation unveiled the weak contribution of plant species richness in explaining the growing season phenology of plant communities. Among all possible combinations of years and landscapes, we did not find consistent relationships between plant species richness and growing season phenology (Table 2). Moreover, we did not find any evidence of a relationship between the average Species richness of a plant community and the inter-annual temporal instability of green-up or green-down dates (Figure 4, lower panels). To summarize, neither the phenology nor the inter-annual stability of a plant community was determined by its species richness (Figure 4).

### 1.3 Discussion

The growing season length of wetlands opposed the destabilizing effect of climatic and edaphic factors on green-up dates to the stabilizing effect of the diversity of plant assemblages on green-down dates. Climatic and edaphic factors, expressed through

*Landscape identity* and *Community temporal variance*, explained a larger relative proportion of the variation in green-up dates across landscapes and years. Conversely, the diversity of plant assemblages, expressed through *Community average functioning* and *Community asynchrony*, explained a larger relative proportion of the variation in green-down dates, thus revealing a seasonal shift in the factors that drive the phenology of wetland landscapes. Climatic and edaphic factors are destabilizing because they force plant communities in a given landscape, in a given year, to converge towards a similar phenology. In this context, the diversity of plant assemblages is stabilizing because it allows plant communities to diverge into a portfolio of growth phenology patterns over space and time.

In theory, species richness could increase the average functioning and temporal stability of a plant community by increasing species asynchrony and decreasing temporal variance [27]. Here, we found no influence of species richness on the growing season phenology of 118 plant communities. Nevertheless, our results show that growing season length varied by nearly one month between plant communities subjected to similar climatic and edaphic conditions (i.e., within the same landscape). We propose that the diversity of plant assemblages supports the growing season phenology and temporal stability of wetland landscapes, irrespective of the species richness of local communities. A recent study of 78 plant communities in two wetland landscapes revealed a consistently strong negative relationship between the uniqueness and species richness of plant communities [28]. Hence, unique assemblages of plant species in wetland landscapes are often species poor. These unique assemblages not only contribute to the diversity of plant assemblages, but also may be key to the resilience of wetlands.

*Landscape identity* and *Community temporal variance* explained most of the variation in green-up dates among plant communities of the SAuVER network. Because this represents the fraction of variation attributed to climatic and edaphic factors, and not

the diversity of plant assemblages, it is also harder to manage locally. The destabilizing effect of climatic and edaphic factors on green-up dates may be related to the large latitudinal gradient covered by the SAuVER monitoring network. In high-latitude landscapes, climatic factors control the activation of plant metabolism and growth onset [12, 29, 30]. In the specific case of wetlands, snowmelt and flooding events determine the light available at the ground level and temperature profiles, as well as O<sub>2</sub> availability to plants [31, 32]. Given that spring temperatures, snowmelt dates, flooding amplitude and duration not only vary over space, but also from year to year, factors such as species composition and richness only have a weak influence on green-up dates in comparison to climatic and edaphic factors.

Our findings showed that maintaining a diversity of plant assemblages dampens spatial and temporal variations in the growing season length of wetland landscapes. Previous studies have underlined the broad range of variation in the green-down dates of plant communities within landscapes [20, 22]. Such variations in plant phenology reflect community-specific responses and adaptations to a similar set of climatic and edaphic conditions. Said otherwise, the broad range of green-down dates observed within a given region is largely driven by the ecology of plant communities. Our analyses, however, did not disentangle community-specific from species-specific responses to climatic and edaphic factors. A critical question in this context is whether a few keystones, but functionally redundant, plant species in the landscape drive the green-down phenology of plant communities [33]. A better understanding of the phenological strategy of each individual species will be required to tackle this question in greater depth.

*Community asynchrony* consistently explained 20 to 40 % of the variation in the growing season length of plant communities, revealing the key role of compensatory dynamics in stabilizing wetlands' functioning. The early green-down of some plant assemblages in a given year was compensated by the late green-down of other plant



assemblages, and vice versa in other years. While previous studies identified species asynchrony as a key principle for dampening the functioning of local patches of vegetation over time [e.g., 8, 10], our results suggest that community asynchrony may be just as important for dampening the functioning of whole landscapes. Our findings did not support the hypothesis that local species richness stabilizes the functioning of plant communities, which contrasts with the results commonly reported from other biodiversity experiments [e.g.: 34, 35]. Among all possible combinations of years and landscapes, we did not find a consistent relationship between plant species richness and plant phenology. Neither did we find evidences of a stabilizing effect of plant species richness on inter-annual fluctuations (i.e., temporal CV) in the growing season length of plant communities.

There is a growing body of literature emphasizing the importance of conserving a diversity of plant assemblages and not only high levels of local plant species richness. Dampening of ecosystem functioning through community asynchrony was so far only hypothesized by theoretical models and revealed in experimental grasslands [4, 5, 36, 37]. The present study reports and replicates this dampening principle on a large network of freely assembled plant communities spanning several wetland types. We showed that the community asynchrony principle operates independently of the climate and edaphic factors that prolong, or constrain, the growing season of plant communities. For instance, climate warming in temperate and boreal landscapes should be associated to a longer growing season [e.g.: 38, 39]. Maintaining a diversity of plant assemblages may offer this insurance mechanism (aka portfolio effect; [3]) to the functioning of ecosystems in the face of rapid environmental changes.

#### 1.4 Conclusions

We revealed that dampening of temporal variation in the growing season of wetlands comes from the diversity of plant assemblages and their asynchronous responses,

and not from maximizing the species richness of each individual community. While comparable in duration to other diversity-stability experiments [e.g., 40, 41, 42, 43], we acknowledge that the observed variation in plant phenology is limited to only four years of data. Yet, the strength of the SAuVER network stems from monitoring contrasted landscapes using standard protocols. Years 2013-2016 were also not exceptional in terms of climatic conditions in the Quebec Province, so we are confident that our results will generalize on the long term. Dampening the functioning of ecosystems by maintaining a diversity of plant assemblages may be key in the context of increasing anthropogenic activities, which may impair the ability of wetlands to adapt to fluctuating environmental conditions [44, 45]. Stakeholders should not necessarily consider species-poor plant communities as of lower conservation value to the global functioning of ecosystems. This is particularly true of wetland landscapes, where local patches of vegetation are often naturally dominated by a few species. A reconsideration of conservation strategies is warranted to prioritize the conservation of natural wetland dynamics and the environmental heterogeneity that together promote the diversification of plant assemblages within landscapes.

## 1.5 Methods

### 1.5.1 Experimental design

Wetlands represent an ideal system for studying the dampening effect of plant diversity on ecosystem functioning, as these landscapes show large inter-annual variations in their growing season phenology and a high species turnover in space and time [22]. In 2013, we established a long-term monitoring network, called SAuVER, to monitor the taxonomic assemblage and growing season length of 118 plant communities across five wetland landscapes; e.g.: arctic wet meadows, two peatland ecosystems, fluvial marshes and temperate wet meadows. Plant communities were monitored from 2013 to 2016 in the five landscapes spatially distributed between 46°N and 56°N in Quebec,

Canada (See Additional file 1: Figure S1). To minimize the effect of environmental heterogeneity on the phenology of plant communities in each landscape, we selected, within an area of less than one square kilometer, 20-30 plant communities composed of herbaceous and low-shrub vegetation. We locally paired plant communities dominated by one or two species with nearby species-rich communities to create a species richness gradient that was independent of local environmental conditions (See Additional file 1: Figure S2 and Table S1). Differences in phenology among plant communities within landscapes reflected differences in their species composition. Plant diversity components were defined by both the number of species present (i.e.; species richness) and its unique species composition (i.e., community identity). Our experiment allowed us to evaluate the independent contribution of local species richness and community identity on plant phenology. By design, the SAuVER network emphasizes a gradient in species richness and diversity of plant assemblages within each landscape.

We used Wingscape timelapse cameras (Wingscape®, Albaster, USA) to monitor changes to the species assemblages (richness and identity), and the growing season phenology of plant communities. We programmed each camera to take three pictures per day (9 a.m., 12 p.m. and 3p.m.), from April to December at lower latitudes, and from June to October at higher latitudes. The size of each image was 2592 X 1944 pixels and images were stored in JPEG format (RGB images). We left the cameras in the field the whole season, except in the fluvial marsh landscape where we took pictures on a weekly basis to prevent poaching. In the latter, we mounted the camera on a metal post and followed the same procedure used in the other landscapes. We positioned the cameras at a height of 1.3 m in peatlands and Arctic wet meadows, and 1.5 m in fluvial marshes and temperate wet meadows. Each camera was pointing downward towards the vegetation with an angle of 45 degrees, capturing a ground area of approximately  $16 \text{ m}^2$  [22].

### 1.5.2 Field measurements

We conducted image-based taxonomic surveys of the overstory vegetation in each community through a visual assessment of four pictures taken on the 15th day of each month in June, July, August and September. We built a presence-absence community matrix and counted the total number of species present in the overstory of each plant community each year. To guide the identification process, we referred to an exhaustive botanical survey conducted in each ecosystem on a yearly basis. A pilot study of temperate wet meadows showed that the image-based taxonomic identification of plant species richness was highly correlated to field surveys [22]. Species richness of each community, each year, was determined as the mean number of observed species in the four samples. We used this variable in the variance partitioning procedure described below.

### 1.5.3 Plant phenology

We assessed the growing season length of plant communities using an automatic R procedure [46, 47]. In each image, we calculated a green chromatic coordinate index (GCC) using the following equation:

$$G_{cc} = G / (R + G + B) \quad \text{Equation 1}$$

where R, G and B represented average red, green and blue pixels' digital numbers of each image [48]. We created Gcc time series for each community and year by assigning the median (50th percentile) of all available Gcc values within a non-overlapping moving window using the medianFilter function from "FBN" package [49, 50]. To extract the Gcc seasonal trend of each community, we applied a cubic smoothing spline function on each filtered time series using the gam function of the "mgcv" package [52]. The smoothing parameter used for each time series was determined automatically by minimizing the generalized cross-validation score. We then

implemented the method proposed by White et al. [53] in which green-up and green-down dates are determined by applying a threshold to the smoothing function. We used 50% of the rescaled greenness range as a threshold value. Green-up and green-down dates were found when  $G_{cc}$  increased above or decreased below the threshold value, respectively ([53], See Annexe 1). We defined the growing season length of each plant community as the number of days elapsed between the green-up and green-down dates. After removing time series that could not be used due to malfunctioning cameras, or modification to the field of view by wildlife (mostly moose and black bears), we ended up with 306 and 324 time series for green-up and green-down dates, respectively, and 286 complete time series that could be used to assess the growing season length (See Additional file 1: Tables S2 and Annexe 1).

#### 1.5.4 Statistical analyses

We performed a hierarchical partitioning of the variation to assess the contribution of *Landscape identity* and *Community temporal variance*, as well as Species richness, *Community average functioning*, and *Community asynchrony* on the growing season phenology of plant communities. Specifically, we calculated the proportion of the total variance explained by each independent variable for each of the three phenology variables (green-up and green-down dates, and growing season length) using linear models and the `lm` function in R [48]. We introduced each independent variable successively to account for the hierarchical structure of our data: Landscape identity and Species richness, followed by *Community temporal variance*, *Community average functioning* and *Community asynchrony*, with the last three variables nested within *Landscape identity* (see Supporting information, for an example). *Landscape identity* and *Species richness* are part of the SAuVER experimental design and were fitted first. We determined the contribution of Species richness after removing the contribution of *Landscape identity*. We modelled *Community temporal variance* and *Community average functioning* (both nested within Landscape identity) using year (2013, 2014,

2015, 2016) and *Community identity* (1:118), respectively (Figure 2). Finally, we modelled *Community asynchrony* as the interaction between year and community identity, thus capturing the residual variation associated with the de-correlated temporal dynamics of plant assemblages within landscapes (Figure 2). We included all components as factors (unordered levels), with the exception of Species Richness (continuous scale). Partitioning of the variation in plant phenology was purely additive such that the variance explained by the different components always sums to one. Including variables sequentially in the models may slightly underestimate the contribution of *Community average functioning* and *Community asynchrony*. However, fitting all terms simultaneously did not change the results, which indicated that there is no shared variation between variables.

At last, we directly tested whether plant *Species richness* increased the temporal stability (i.e., decreased year-to-year fluctuations) of plant phenology at the community level. This represents a standard test of the diversity-stability relationship at the level of plant communities. We used the coefficient of variation (CV) as a measure of instability [54, 55]:

$$CV=100\times SD/Mean \quad \text{Equation 2}$$

where SD represents the standard deviation of a phenology variable within one community and Mean represents the arithmetic average across years over the 2013-2016 period. We used the average number of species observed within each unique plant community for the period 2013-2016 as our measure of Species richness for this analysis. We tested for a linear relationship between the plant species richness of a community and the CV of green-up and green-down dates. We excluded the fluvial marsh landscape from this analysis because we did not have four years of data for all communities. Linear models and hierarchical partitioning procedures were performed in R 3.4.0 [46].

## 1.6 Acknowledgements

We would like to thank the Société d'Interprétation, de Conservation et de Recherche de Berthier et ses Îles (S.C.I.R.B.I), the Ministère du Développement durable, de l'Environnement et Lutte contre les Changements Climatiques (M.D.D.E.L.C.C) and the community of Umiujaq for granting us access to their wetlands. We are grateful for the help provided by all field assistants (A. Bérubé-Tellier, A. Bisson, B. Gosselin, C. Beaulieu, D. MacDougall, I. Lussier, I. T. Roca, J. Vertefeuille, L. Carignan-Guillemette, L. Deschamps, L. Desrochers, L. Tooktoo, M. Trudel and P. Bolduc) without whom the outcome of this project would not have been possible. We also thank the Centre d'Études Nordiques for their logistic support. We gratefully acknowledge J. Oehri and C.A. Martin for constructive comments and statistical advices, which greatly contributed to improve and clarify the main points of the paper.

## 1.7 References

1. Noormets A. Phenology of ecosystem processes: applications in global change research. New York: Springer-Verlag New York; 2009.
2. Brown BL, Downing AL, Leibold MA. Compensatory dynamics stabilize aggregate community properties in response to multiple types of perturbations. *Ecol.* 2016; 97: 2021-2033.
3. Tilman D, Reich PB, Knops JMH. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nat.* 2006; 441: 629-632.
4. Wang S, Loreau M. Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities. *Ecology Lett.* 2016; 19: 510-518.

5. Wilcox KR, Tredennick AT, Koerner SE, Grman E, Hallett LM, Avolio ML, La Pierre KJ, Houseman GR, Isbell F, Johnson DS, Alatalo JM, Baldwin AH, Bork EW, Boughton EH, Bowman WD, Britton AJ, Cahill JFJ, Collins SL, Du G, Eskelinen A, Gough L, Jentsch A, Kern C, Klanderud K, Knapp AK, Kreyling J, Luo Y, McLaren JR, Magonigal P, Onipchenko V, Prevéy J, Price JN, Robinson CH, Sala OE, Smith MD, Soudzilovskaia NA, Souza L, Tilman D, White SR, Xu Z, Yahdjian L, Yu Q, Zhang P, Zhang Y. Asynchrony among local communities stabilises ecosystem function of metacommunities. *Ecol Lett.* 2017; 20: 1534-1545.
6. Downing AL, Brown BL, Leibold MA. Multiple diversity–stability mechanisms enhance population and community stability in aquatic food webs. *Ecol.* 2014; 95: 173-184.
7. Isbell F, Polley, HW, Wilsey, BJ. Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: pattern and processes. *Ecol Lett.* 2009; 12: 443-451.
8. Loreau M, de Mazancourt C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecol Lett.* 2013; 16: 106-115.
9. Morin X, Fahse L, de Mazancourt C, Scherer-Lorenzen M, Bugmann H. Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecol Lett.* 2014; 17: 1526-1535.
10. Xu Z, Ren H, Li M-H, van Ruijven J, Han X, Wan S, Li H, Yu Q, Jiang Y, Jiang L. Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony. *J of Ecol.* 2015; 103: 1308-1316.



11. Wolkovich EM, Cleland EE. Phenological niches and the future of invaded ecosystems with climate change. *AoB Plants*. 2014; 6: 1-16.
12. Chimielewski FM, Rötzer T. Annual and spatial variability of the beginning of growing season in Europe in relation to air temperature changes. *Clim Res*. 2002; 19: 257-264.
13. Jolly WM, Nemani R, Running SW. A generalized, bioclimatic index to predict foliar phenology in response to climate. *Glob Chang Biol*. 2005; 11: 619-632.
14. Mäkiranta P, Laiho R, Mehtätalo L, Straková P, Sormunen J, Minkkinen K, Penttillä T, Fritze H, Tuittila E-S. Responses of phenology and biomass production of boreal fens to climate warming under different water-table level regimes. *Glob Chang Biol*. 2018; 24: 944-956.
15. Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes A-L, Totland Ø. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecol Lett*. 2009; 12: 184-195.
16. Rivrud IM, Heurich M, Krupczynski P, Müller J, Myrsterud A. Green wave tracking by large herbivores: an experimental approach. *Ecol*. 2016; 97: 3547-3553.
17. Richardson AD, Keenan TF, Migliavacca M, Ryu Y, Sonnentag O, Toomey M. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agric and For Meteorol*. 2013; 169: 156-173.
18. Fisher JI, Mustard JF. Cross-scalar satellite phenology from ground, Landsat, and MODIS data. *Remote Sens of Environ*. 2007; 109: 261-273.

19. Xie Y, Civco DL, Silander JA. Species-specific spring and autumn leaf phenology captured by time-lapse digital cameras. *Ecosphere*. 2018; 9: e02089.
20. Dragoni D, Rahman AF. Trends in fall phenology across the deciduous forests of the Eastern USA. *Agric and For Meteorol*. 2012; 157: 96-105.
21. Oehri J, Schmid B, Schaepman-Strub G, Niklaus PA. Biodiversity promotes primary productivity and growing season lengthening at the landscape scale. *Proc of the Natl Acad of Sci of the USA*. 2017; 114: 10160-10165.
22. Rheault G, Proulx R, Bonin L. Plant species richness prolongs the growing season of freely assembled riparian herbaceous communities under dry climatic conditions. *Agric, Ecosyst & Environ*. 2015; 200: 71-78.
23. Forrest J, Inouye DW, Thomson JD. Flowering phenology in subalpine meadows: Does climate variation influence community co-flowering patterns? *Ecol*. 2010; 91: 431-440.
24. Meng FD, Jiang LL, Zhang ZH, Cui SJ, Duan JC, Wang SP, Zhou Y, Li XE, Zhang LR, Li BW, Dorji T, Li YN, Du MY. Changes in flowering functional group affect responses of community phenological sequences to temperature change. *Ecol*. 2017; 98: 734-740.
25. Whittington HR, Tilman D, Wragg PD, Powers JS. Phenological responses of prairie plants vary among species and year in a three-year experimental warming study. *Ecosphere*. 2015; 6: 1-15.

26. Wilsey BJ, Martin LM, Kaul AD. Phenology differences between native and novel exotic-dominated grasslands rival the effects of climate change. *J of Appl Ecol.* 2017; 55: 1-11.
27. Thibaut LM, Connolly SR. Understanding diversity-stability relationships: towards a unified model of portfolio effects. *Ecol Lett.* 2013; 16: 140-150.
28. Dubois R, Proulx R, Pellerin S. Ecological uniqueness of plant communities as a conservation criterion in lake-edge wetlands. *Biol Cons.* 2020; 243: 108491.
29. Melaas EK, Sulla-Menashe D, Friedl MA. Multidecadal changes and interannual variation in springtime phenology of North American temperate and boreal deciduous forests. *Geophys Res Lett.* 2018; 45: 2679-2687.
30. Schwartz MD, Ahas R, Aasa A. Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Glob Chang Biol.* 2006; 12: 343-351.
31. Keddy PA. *Wetland ecology: principles and conservation.* United Kingdom: Cambridge University Press; 2010.
32. Voesenek LA, Colmer TD, Pierik R, Millenaar FF, Peeters AJ. How plants cope with complete submergence. *New Phytol.* 2006; 170: 213-226.
33. Walker B, Kinzig A, Langridge J. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosyst.* 1999; 2: 95-113.

34. Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, Reich PB, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Tilman D, van Ruijven J, Weigelt A, Wilsey BJ, Zavaleta ES, Loreau M. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nat.* 2011; 477: 199-202.
35. Proulx R, Wirth C, Voigt W, Weigelt A, Roscher C, Attinger S, Baade J, Barnard RL, Buchmann N, Buscot F, Eisenhauer N, Fischer M, Gleixner G, Halle S, Hildebrandt A, Kowalski E, Kuu A, Lange M, Milcu A, Niklaus PA, Oelmann Y, Rosenkranz S, Sabais A, Scherber C, Scherer-Lorenzen M, Scheu S, Schulze E-D, Schumacher J, Schwichtenberg G, Soussana J-F, Temperton VM, Weisser WW, Wilcke W, Schmid B. Diversity promotes temporal stability across levels of ecosystem organization in experimental grasslands. *PLoS One.* 2010; 5: e13382.
36. Craven D, Eisenhauer N, Pearse WD, Hautier Y, Isbell F, Roscher C, Bahn M, Beierkuhnlein C, Bönisch G, Buchmann N, Byun C, Catford JA, Cerabolini BEL, Cornelissen JHC, Craine JM, De Luca E, Ebeling A, Griffin JN, Hector A, Hines J, Jentsch A, Kattge J, Kreyling J, Lanta V, Lemoine N, Meyer ST, Minden V, Onipchenko V, Polley HW, Reich PB, van Ruijven J, Schamp B, Smith MD, Soudzilovskaia NA, Tilman D, Weigelt A, Wilsey B, Manning P. Multiple facets of biodiversity drive the diversity–stability relationship. *Nat Ecol & Evol.* 2018; 2: 1579-1587.
37. Isbell F, Cowles J, Dee LE, Loreau M, Reich PB, Gonzalez A, Hector A, Schmid B. Quantifying effects of biodiversity on ecosystem functioning across times and places. *Ecol Lett.* 2018; 21: 763-778.

38. Barichivich J, Briffa KR, Myneni RB, Osborn TJ, Melvin, TM, Ciais, P, Piao, L, Tucker C. Large-scale variations in the vegetation growing season and annual cycle of atmospheric CO<sub>2</sub> at high northern latitudes from 1950 to 2011. *Glob Chang Biol.* 2013; 19: 3167-3183.
39. Linderholm HW. Growing season changes in the last century. *Agric and For Meteorol.* 2006; 137: 1-14.
40. Hallett LM, Stein C, Suding KN. Functional diversity increases ecological stability in a grazed grassland. *Oecol.* 2017; 183: 831-840.
41. Hector A, Hautier Y, Saner P, Wacker L, Bagchi R, Joshi J, Scherer-Lorenzen M, Spehn EM, Bazeley-White E, Weilmann M, Caldeira MC, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Huss-Danell K, Jumpponen A, Mulder CPH, Palmborg C, Pereira JS, Siamantziouras ASD, Terry AC, Troumbis AY, Schmid B, Loreau, M. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony andoveryielding. *Ecol.* 2010; 91: 2213-2220.
42. Prieto I, Violle C, Barre P, Durand JL, Ghesquiere M, Litrico I. Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. *Nature Plants.* 2015; 1: 15033.
43. Tilman D, Downing JA. Biodiversity and stability in grasslands. *Nat.* 1994; 367: 363.
44. Anteau MJ. Do interactions of land use and climate affect productivity of waterbirds and prairie-pothole wetlands? *Wetl.* 2012; 32: 1-9.

45. McCauley LA., Anteau MJ, van der Burg MP, Wiltermuth MT. Land use and wetland drainage affect water levels and dynamics of remaining wetlands. *Ecosphere* 2015; 6:1-22.
46. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2017. <https://www.R-project.org/>.
47. Toomey M, Friedl MA, Froking S, Hufkens K, Klosterman S, Sonnentag O, Baldocchi DD, Bernacchi CJ, Biraud SC, Bohrer G, Brzostek E, Burns SP, Coursolle C, Hollinger DY, Margolis HA, McCaughey H, Monson RK, Munger JW, Pallardy S, Phillips RP, Torn MS, Wharton S, Zeri M, Richardson AD. Greenness indices from digital cameras predict the timing and seasonal dynamics of canopy-scale photosynthesis. *Ecol Appl.* 2015; 25: 99-115.
48. Sonnentag O, Hufkens K, Teshera-Sterne C, Young AM, Friedl M, Braswell BH, Milliman T, O’Keefe J, Richardson AD. Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agric and For Meteorol.* 2012; 152: 159-177.
49. Andronache A, Agnelli L. FBN: FISH Based Normalization and Copy Number inference of SNP microarray data. R package version 1.5.1. 2012; <https://CRAN.R-project.org/package=FBN>. Accessed Aug 2017.
50. Wood SN. Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *J of the Am Stat Assoc.* 2004; 99: 673-686.

51. White MA, Thornton PE, Running SW. A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. *Glob Biogeochem Cycles*. 1997; 11: 217-234.
52. Chapin FS, Sala OE, Burke IC, Grime JP, Hooper DU, Lauenroth WK, Lombard A, Mooney HA, Mosier AR, Naeem S, Pacala SW, Roy J, Steffen WL, Tilman D. Ecosystem consequences of changing biodiversity. *Biosci*. 1998; 48: 45-52.
53. Tilman D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecol*. 1996; 77: 350-363.

## 1.8 Figure captions

Figure 1. Nested design of this study and definition of each component. *Species richness*, *Community average functioning*, *Community temporal variance* and *Community asynchrony* are all nested within Landscape identity.

Figure 2. Contribution of different components to the growing season length of simulated plant communities: (a) *Landscape identity*, (b) *Community temporal variance*, (c) *Community average functioning* and (d) *Community asynchrony*. In each scenario, lines represent plant communities and colors represent different landscapes. Each dot represents the growing season length of a unique community for a given year, whereas each line shows its inter-annual trend. Scenarios (a) and (b) are destabilizing because communities respond to the climatic and edaphic factors that characterize each landscape each year, which increase variation in the growing season length among landscapes. In contrast, scenarios (c) and (d) are stabilizing because the diversity of plant assemblages averages the variation among landscapes. The percent of variation explained by one component is near 100% in each of the above scenarios

Figure 3. Percent relative contribution of the combined effect of *Landscape identity* and *Community temporal variance* (grey) and the combined effect of *Species richness*, *Community average functioning* and *Community asynchrony* (black) to the green-up and green-down dates, as well as the growing season length of 118 plant communities. The relative contribution of *Landscape identity* and *Community temporal variance* are summed to represent the effect of climatic and edaphic factors on plant phenology, while the relative contribution of *Species richness*, *Community average functioning* and *Community asynchrony* are summed to represent the effect of plant assemblage diversity on phenology.

Figure 4. *Species richness* relationships to the Green-up (left) and Green-down (right) phenology of plant communities for every combination of year and landscape. Each dot represents the observed day-of-year (DOY) phenology of a unique plant community (top panels), or its temporal fluctuation (coefficient of variation; CV) across years (bottom panels). Each color represents a different landscape: Scirbi (Green), Maskinongé (Blue), Lac-à-la-Tortue (Purple), Bog-à-lanières (Red), Umiujaq (Orange). In the upper panels, lines of the same color represent different years. In the lower panels, none of the relationships between plant species richness and inter-annual CV is statistically noteworthy ( $p > 0.05$ ,  $R^2 < 0.01$ ).



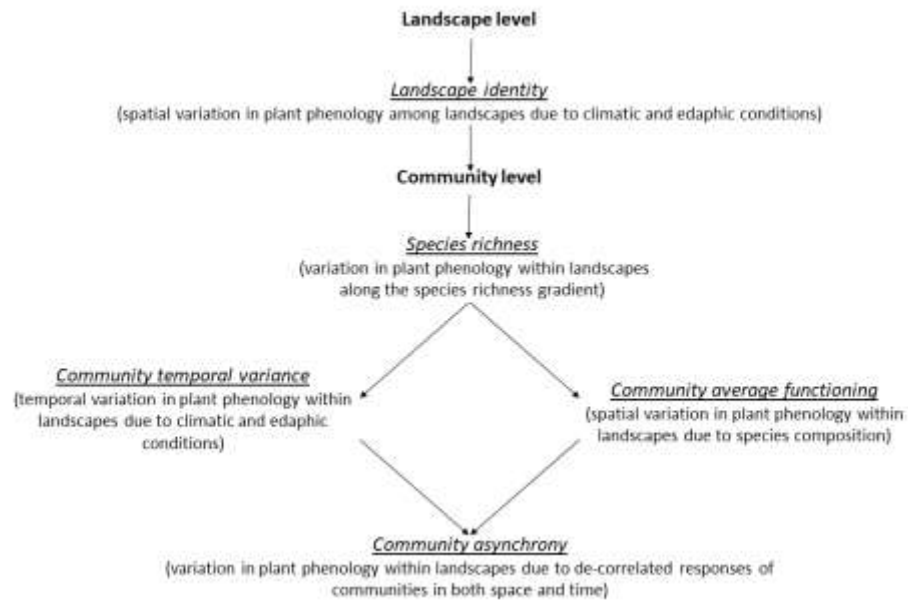


Figure 1 Nested design of this study and definition of each component.

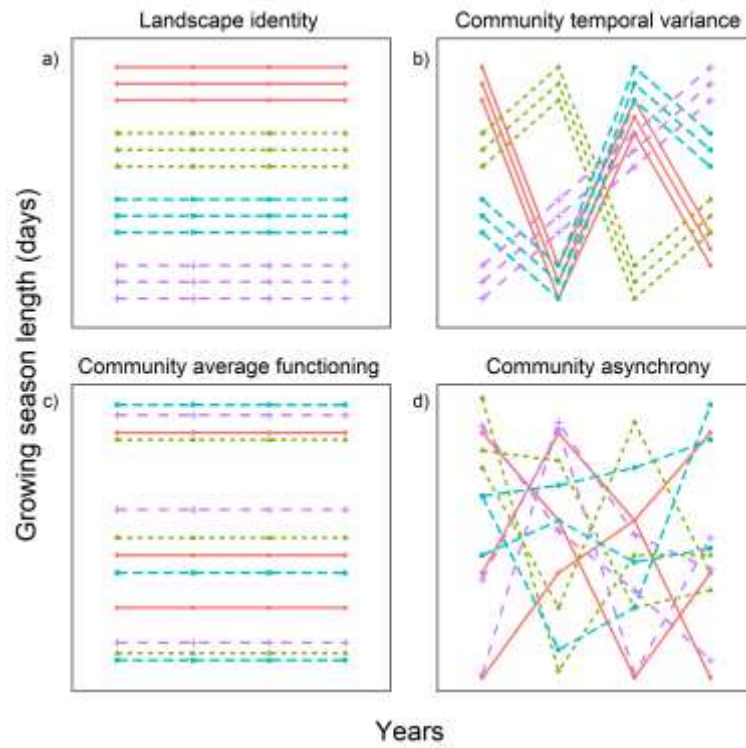


Figure 2 Contribution of different components to the growing season length of simulated plant communities: (a) Landscape identity, (b) Community temporal variance, (c) Community average functioning and (d) Community asynchrony.

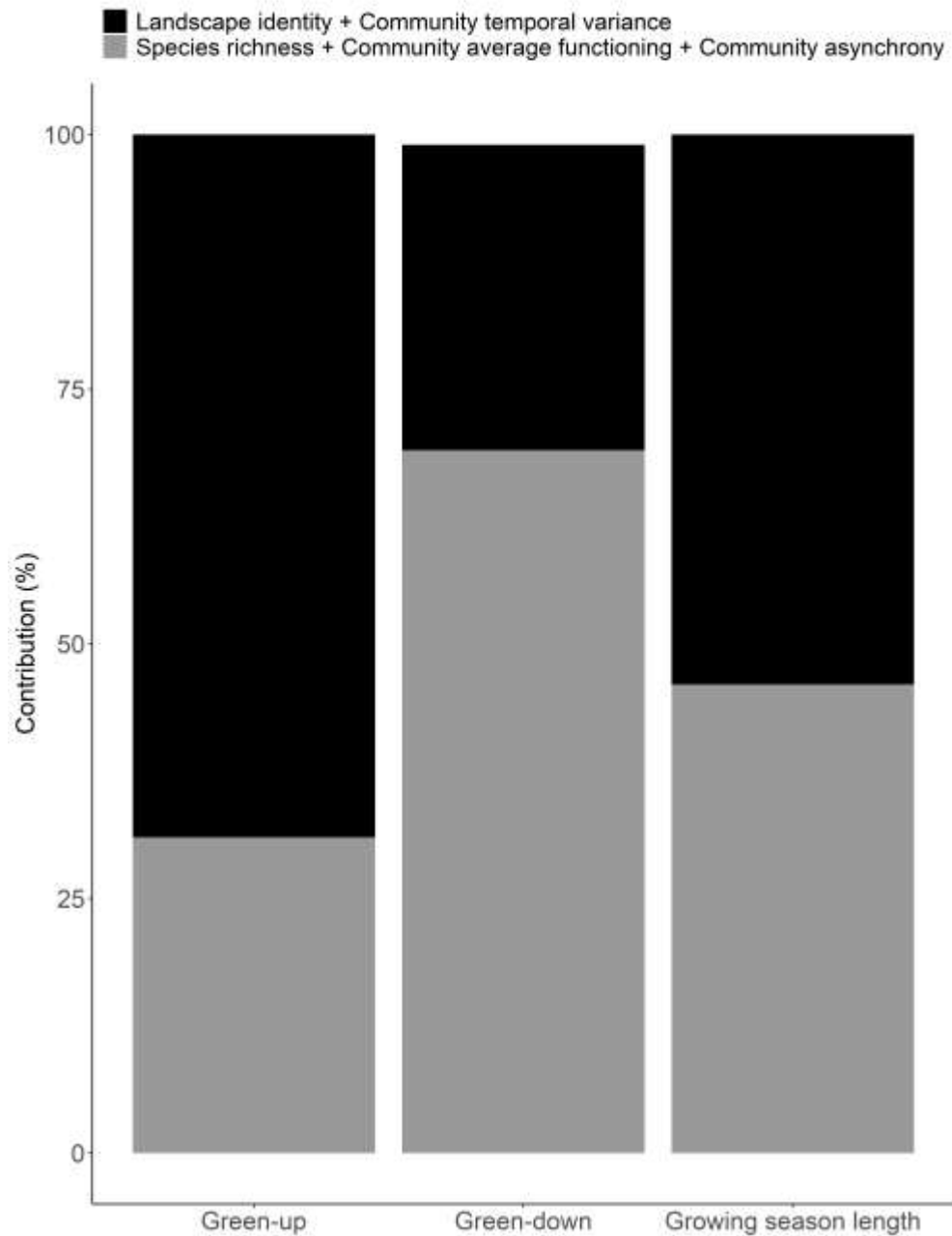


Figure 3 Percent relative contribution of the combined effect of Landscape identity and Community temporal variance (grey) and the combined effect of Species richness, Community average functioning and Community asynchrony (black) to the green-up and green-down dates, as well as the growing season length of 118 plant communities.

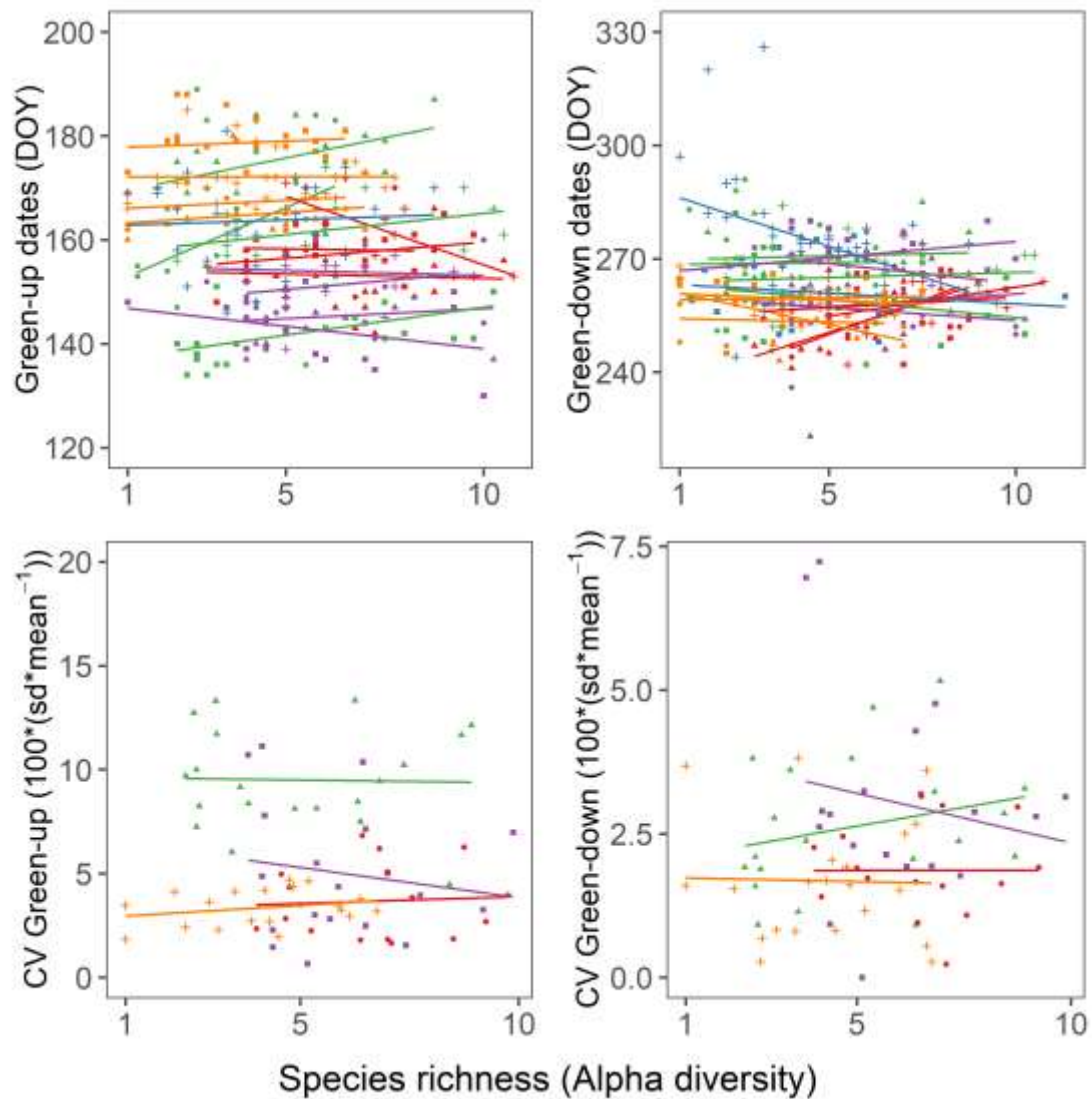


Figure 4 Species richness relationships to the Green-up (left) and Green-down (right) phenology of plant communities for every combination of year and landscape. Each dot represents the observed day-of-year (DOY) phenology of a unique plant community (top panels), or its temporal fluctuation (coefficient of variation; CV) across years (bottom panels).

## 1.9 Supplementary informations

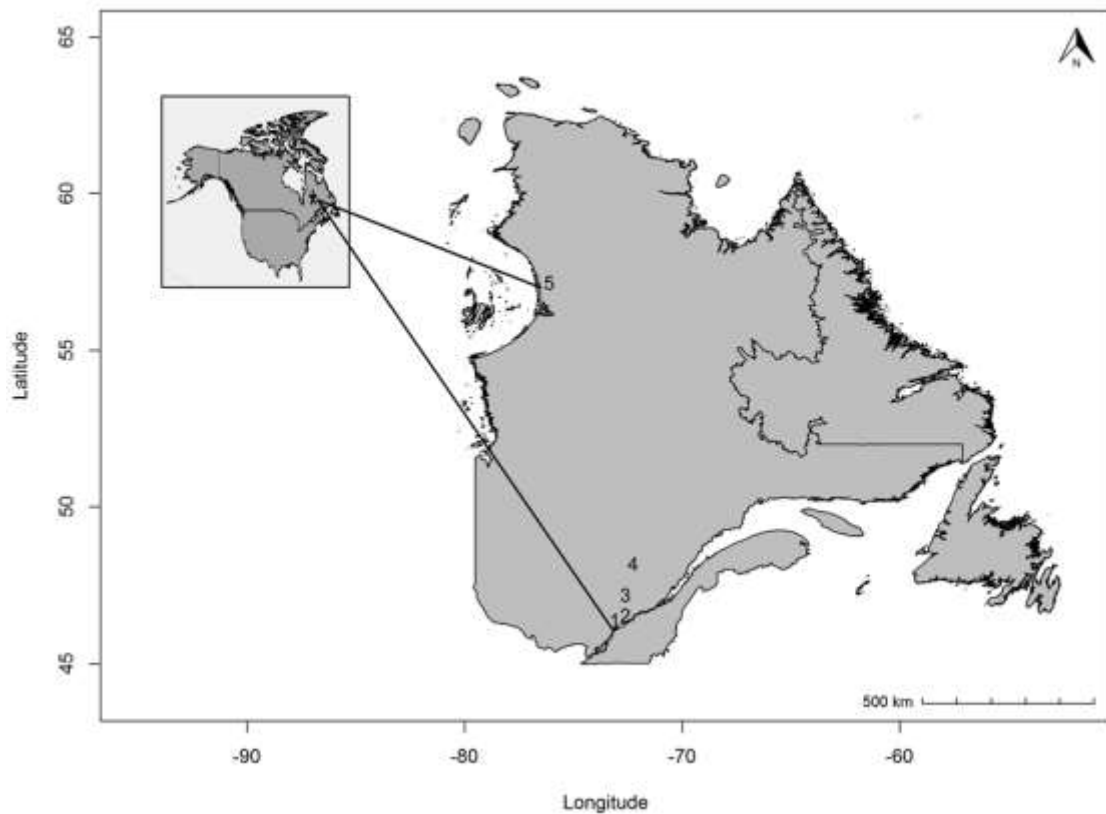


Figure S1 Latitudinal distribution of the five monitored landscapes within the SAuVER network. 1- SCIRBI: Temperate wet meadows, 2- Maskinongé: Fluvial marshes 3- Ecological reserve of Lac-à-la-Tortue; Peatlands, 4- Ecological reserve of Bog-à-lanières; Peatlands, 5- Umiujaq; Arctic wet meadows.

### Environmental context of each monitored ecosystem

Climatic data were extracted from the databases maintained by the Ministère du Développement Durable et de la Lutte aux Changements Climatiques during the period 1981 to 2010 (<http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/climat/normales/>). Edaphic conditions data were assessed during sampling period of August 2015. Mean pH and Moisture corresponds to the mean values of all measurement performed in each landscape which consist of four measures per plant communities in each landscape. In wet meadows and marshes, soil pH was measured in the lab from soil sample collected in the field using a 1:8 (v/v) soil:water solution. Samples were analyzed no later than one week after sampling. In ombrotrophic bogs, water pH was measured directly in the field. All pH measurements were taken using pH probe HI98121 (Hanna instrument, Smithfield, RI, USA). Soil moisture was assessed using WetSensor device (Delta-T Devices Ltd, Cambridge, UK) directly in the field. Within each landscape, field measurements were done within the same day.

### Edaphic conditions relationship with species richness

In 2015, plant communities within the same landscape were similar in terms of soil and water pH, but a gradient of soil moisture was observed. However, our analysis revealed that the species richness gradient among communities selected in each landscape was independent of these edaphic conditions. Indeed, no clear relationship was observed between edaphic conditions and local species richness in each landscape (Figure S2).

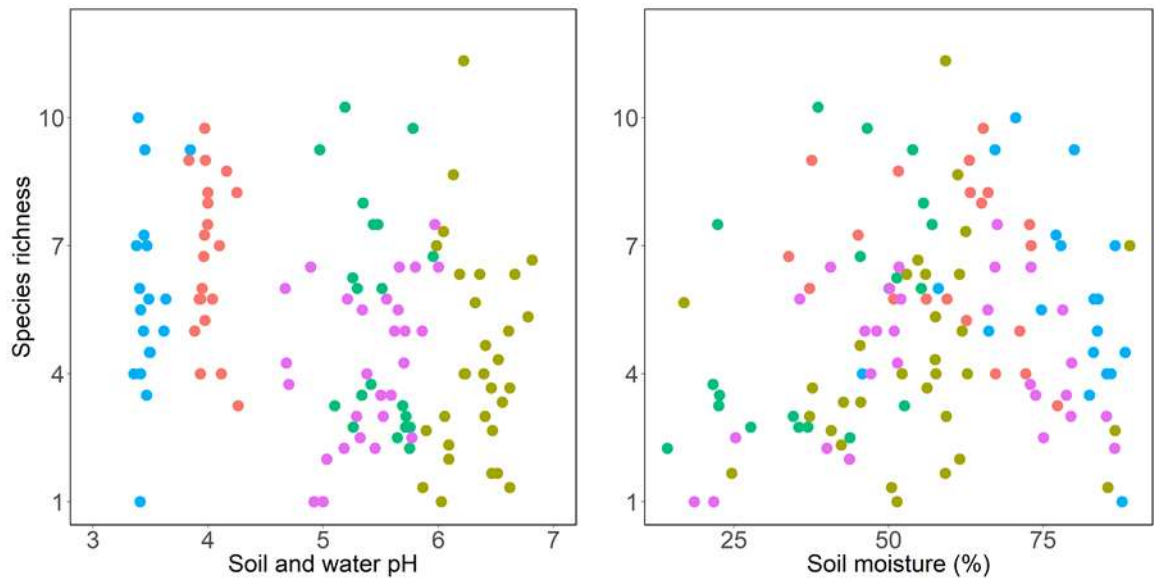


Figure S2 Edaphic conditions relationship with species richness within each landscape. pH (Left panel) and Soil moisture (Right panel) relationships with species richness (alpha diversity). 1- SCIRBI (Green), 2- Maskinongé (Brown), 3- Lac-à-la-Tortue (Red), 4- Bog-à-lanières (Blue), 5- Umiujaq (Purple).

#### Influence of edaphic conditions on the growing season phenology

Edaphic conditions observed in 2015 did not explain more than 10% of growing season variability, thus they did not play an important role on the regulation of plant phenology in 2015 (Table S1).

Table S1. Contribution of soil pH, soil moisture and their interactions (fixed effect; Marginal R<sup>2</sup>) and the landscape identity (random effect on the intercept of each phenophases; Conditional R<sup>2</sup>) to green-up date (Green-up), green-down date (Green-down) and growing season length (Length) in 2015.

Phenophases	Marginal R <sup>2</sup>	Conditional R <sup>2</sup>
Green-up	0.03	0.93
Green-down	0.10	0.52
Length	0.08	0.85

Table S2 Number of time series analysed for green-up and green down dates and growing season length each year.

Years	Green-up	Green-down	Growing season length
2013	54	53	50
2014	81	67	63
2015	76	107	78
2016	103	97	95
All years	306	324	286



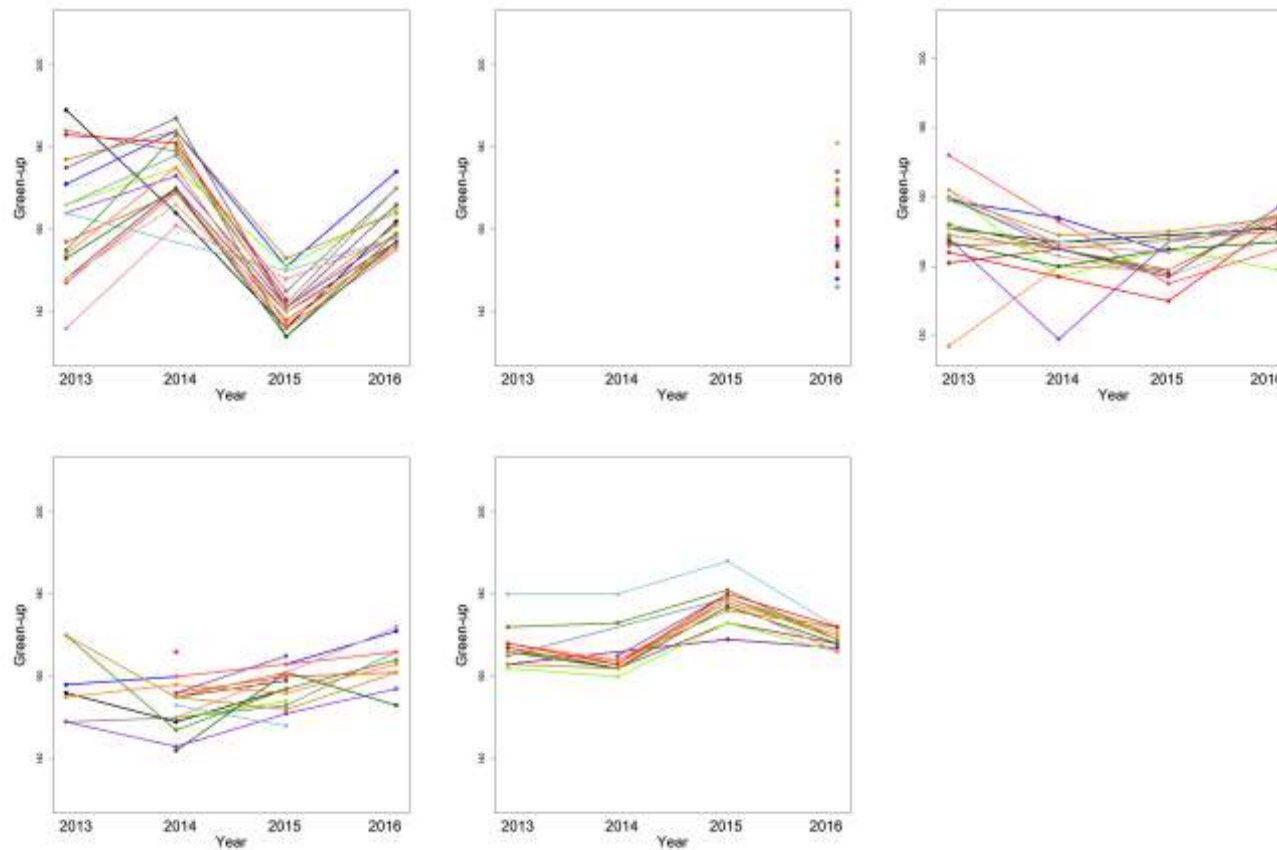


Figure S3 Interannual trend of the green-up of the growing season of 1) Temperate wet meadows (SCIRBI), 2) fluvial marshes (Maskinongé), 3) Peatlands (Lac-à-la-Tortue), 4) Peatlands (Bog-à-lanières) and 5) Arctic wet meadows (Umiujaq). Each color represents a unique plant community within each landscape(dots). Dots represent onset of a particular community in a given year and lines represent interannual trends of the green-up for each community.

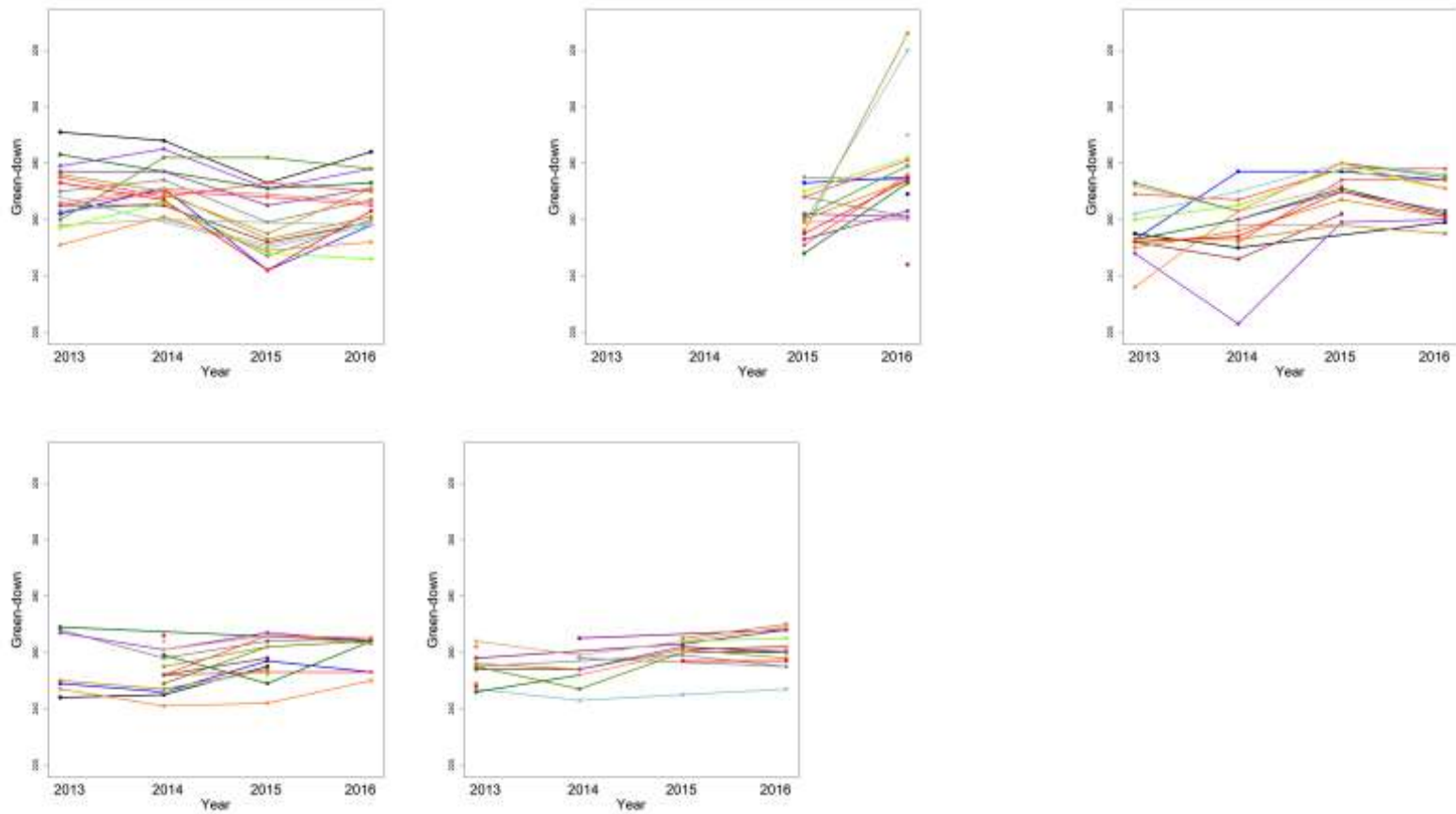


Figure S4 Interannual trend of the green-down of the growing season of 1) Temperate wet meadows (SCIRBI), 2) fluvial marshes (Maskinongé), 3) Peatlands (Lac-à-la-Tortue), 4) Peatlands (Bog-à-lanières) and 5) Arctic wet meadows (Umiujaq). Each color represents a unique plant community within each landscape(dots). Dots represent offset of a particular community in a given year and lines represent interannual trends of the green-down for each community.

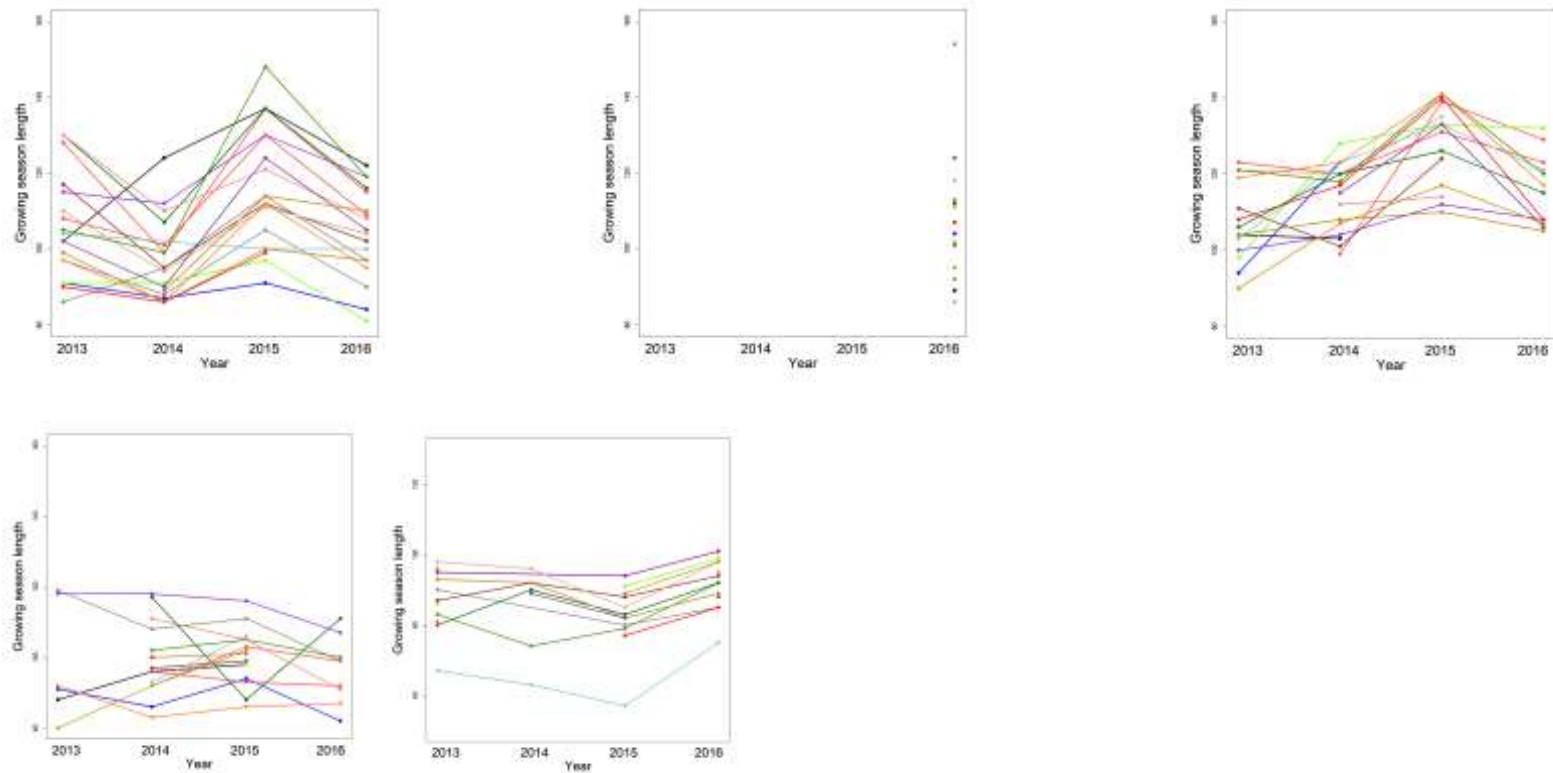


Figure S5 Interannual trend of growing season length of 1) Temperate wet meadows (SCIRBI), 2) fluvial marshes (Maskinongé), 3) Peatlands (Lac-à-la-Tortue), 4) Peatlands (Bog-à-lanières) and 5) Arctic wet meadows (Umiujaq). Each color represents a unique plant community within each landscape(dots). Dots represent length of a particular community in a given year and lines represent interannual trends of the length for each community.

Hierarchical modelling implementation using lm function within R environment

Example using Green.down

```
Factor1<- lm(pheno_off$Green.down~ pheno_off$Landscape)
```

```
resFactor2<- resid(Factor1)
```

```
Factor2<-lm(resFactor2~pheno_off$Species.richness)
```

```
resFactor2<-resid(Factor2)
```

```
Factor3<- lm(resFactor2~pheno_off$Landscape/(pheno_off$Year))
```

```
Factor4<- lm(resFactor2~pheno_off$Landscape(pheno_off$Year+pheno_off$Community.identity))
```

```
lm(resFactor2~pheno_off$Landscape/(pheno_off$Year+pheno_off$Community.identity + Year * Community.identity))
```

```
Landscape identity<- summary(Factor1)$adj.r.squared
```

```
Species richness<- ((1-Landscape identity)*summary(Factor2)$adj.r.squared)
```

```
Community temporal variance<- ((1 - Landscape identity- Species richness)*summary(Factor3)$adj.r.squared)
```

```
Community average functioning<- ((1-Landscape identity - Species richness)*(summary(Factor4)$adj.r.squared-summary(Factor3)$adj.r.squared))
```

```
Community asynchrony<- ((1-Landscape identity - Species  
richness)*(summary(Factor5-summary(Factor4)$adj.r.squared-  
summary(Factor3)$adj.r.squared))
```

## CHAPITRE II

### DIVERSITY OF PHENOLOGY PATTERNS, NOT SPECIES RICHNESS, AFFECTS THE GREENING SEASON LENGTH OF FREELY ASSEMBLED PLANT COMMUNITIES

Guillaume Rheault, Raphaël Proulx, Esther Lévesque

Cet article a été soumis à la revue *Journal of Vegetation Science*.

## Abstract

**Aim:** Plant communities with a diversity of phenology responses could show a longer greening season due to a more complete occupation of the temporal window available for growth. Plant greening phenology is also a key response trait that drives numerous ecosystem functions. However, it is unclear how species richness affects the diversity of phenology responses of local plant communities.

**Location:** This study was conducted in wet meadow landscapes of the St. Lawrence River in the province of Quebec, Canada (46.07° N; -73.17° W).

**Methods:** We used close-range digital imagery to monitor the greening phenology and species richness of 20 herbaceous plant communities from 2013 to 2016. We quantified greening phenology patterns observed each year within each plant community using singular value decomposition of close-range image time-series. The number of singular values corresponds to the number of greening phenology patterns observed within each time-series.

**Results:** The number of plant species within plant communities was independent of the number of greening phenology patterns, or the length of the greening season. However, the number of phenology patterns was positively related to the greening season length in all four years of monitoring.

**Discussion:** The relationship between the number of phenology patterns and the greening season length suggests a complementary use of the temporal window available for growth within plant communities. The absence of a positive relationship between the number of plant species and the number of greening phenology patterns, or the length of the greening season, suggests that species richness is a poor indicator

of the functional diversity of phenology responses and greening phenology of wetland plant communities.

Key words: Singular value decomposition, Plant phenology, Wetlands, Timelapse imagery, Species richness, Functional diversity, Remote sensing, Biodiversity-ecosystem function relationship

## 2.1 Introduction

The capacity of ecosystems to cope with environmental stress and disturbance is a topic of utmost importance in the context of global change. When subjected to environmental pressure such as land use and climate change, species can either adjust to the prevailing conditions, become increasingly maladapted, or communities can re-assemble through local extinction – colonisation dynamics (Becklin et al., 2016; Sirami et al., 2008). The functional response of species, however, also depends on their local biotic and abiotic context; i.e., resource availability and ecological interactions. Even when exposed to similar environmental conditions, species in different assemblages may show a broad range of functional responses. The latter is particularly obvious in so-called biodiversity experiments, where plants are subjected to similar climatic and edaphic conditions, whereas only the composition of species assemblages is manipulated. In such experiments, the growth of individual species in assemblages vs monocultures (i.e., species relative yield) varies both ways by a factor 10 in forbs (Marquard et al., 2009) and a factor 3 in trees (Tobner et al., 2016). Thus, relative yield of communities either increase or decrease depending on the biotic context. These results highlight the broad range of realised functional responses among individuals within species embedded in different local assemblages.

Greening phenology is attracting increasing attention in biodiversity research (e.g., Barry et al., 2019; Kraft et al., 2014; Oehri et al., 2017; Wolkovich et al., 2014).



A practical definition of greening phenology for seasonal plants is the timing of green-on and green-off dates, which together determine the greening season length, as well as other ecosystem functions like herbivory and carbon fluxes (Richardson et al., 2013; Rivrud et al., 2016). Plant phenology data are now widely available at multiple observation scales, ranging from satellite imagery products (Bórnez et al., 2020; Jin et al., 2019; Li et al., 2019) to close-range networks of ground cameras (Brown et al., 2016; Mariani et al., 2012; Rheault et al., 2020; Richardson, 2019). While the various monitoring approaches tend to be correlated (Richardson et al., 2018; Watson et al., 2019; Zhang et al., 2018), it is still unclear how species richness affect the phenology of plants across spatial scales. Only close-range monitoring approaches have the level of spatial resolution required for assessing variation in plant phenology within and between communities.

The functioning of plant communities is determined by how species complement each other across space and time in response to environmental variation (Isbell et al., 2018; Wagg et al., 2017). Plant communities with a diversity of phenology responses could show a longer greening season due to a more complete occupation of the temporal space available for growth (Lasky et al., 2016; Rathcke and Lacey, 1985; Schofield et al., 2018). Two recent studies reported that the greening season length increases with increasing habitat heterogeneity and species richness of vascular plants in 1 km<sup>2</sup> landscapes (Oehri et al., 2017; Oehri et al., 2020). Similarly, close-range monitoring of 118 wetland plant communities by Rheault et al. (2021), over four consecutive years, revealed strong temporal and spatial complementarity effects of species assemblages on the greening season length at the landscape scale. Yet, the latter study showed that plant species richness per se did not influence the greening season of local communities within landscapes (Rheault et al., 2020). Further studies conducted in unmanaged ecosystems also did not systematically find a relationship between species richness and plant phenology (Lemmens et al., 2008, Rheault et al., 2015, Rheault et al., 2021), suggesting that other factors are at play.

The above studies and results propose that the diversity of plant phenology patterns over space and time is a key determinant of the greening season length, which may or may not be associated with species richness per se. A phenology pattern in this context is the unique green-on and -off seasonal signature of plants experiencing the same environmental forcing (e.g., Rathcke and Lacey, 1985). In the present study, we monitored the greening season length of 20 wetland plant communities over four consecutive years to: i) quantify greening phenology patterns within plant communities using singular value decomposition; ii) evaluate if the number of greening phenology patterns in plant communities correlates positively to species richness; iii) evaluate which of the two community measures (plant species richness or number of greening phenology patterns) better explain the greening season length. Based on the traditional relationship between biodiversity and ecosystem functions, we hypothesized that species richness should be a good indicator of greening phenology patterns and enhance the greening season length due to a more complete use of the temporal space available for growth by promoting greening phenology patterns diversity (Tilman et al, 2006).

## 2.2 Methods

### 2.2.1 Study site

From 2013 to 2016, we monitored the greening phenology of 20 herbaceous wetland plant communities at the Société de Conservation, d'Interprétation et de Recherches de Berthier et ses îles (SICRBI, Quebec, Canada; 46.07°N; -73.17° W), part of the Réseau de suivi Automatisé de la Végétation et des Écosystèmes riverains (SAuVER). It is located within the biosphere reserve of Lake Saint-Pierre which is also recognized as a RAMSAR site under the international convention on wetlands. The land has multiple vocation where agriculture, ecotourism and the conservation of wetlands coexist. Wetlands are mostly represented by wet meadows. The territory is flooded from April or May each year following snow. A small dam controls the flooding duration locally

on the territory to enhance waterfowl and fish breeding habitats. The mean annual temperature is 6.40 °C while the mean annual precipitation is 997.2 mm (Ministère du Développement Durable et de la Lutte aux Changements Climatiques, 2010). Soils are mostly acid (mean soil pH was 5.48).

We selected communities to represent the gradient of plant species richness observed within this ecosystem, with values ranging from 2 to 11 species. All plant communities were located within an area of approximately 1 km<sup>2</sup>. We paired species rich plant communities with nearby dominated, species-poor, plant communities to minimize the influence of local edaphic conditions on plant species richness. The most dominant plant species was *Phalaris arundinacea*, an invasive species. The other abundant species were *Onoclea sensibilis*, *Calamagrostis canadensis*, *Sparganium eurycarpum*, *Sagittaria lathifolia*, *Lythrum salicaria*. Overall, 46 different plant species were observed during the study period (See Appendix S1 in Supplementary information for more details).

### 2.2.2 Timelapse monitoring

We used timelapse cameras (Timelapse PRO, Wingscape, Alabaster, USA) to track changes in species richness and plant greening phenology using the method presented in a published study (Rheault et al., 2015). At the margin of each plant community, we mounted a camera on a metal post at a height of 1.5 m. The camera pointed at the overstory vegetation with an angle of approximately 45° below the horizon and photographed an area of approximately 16 m<sup>2</sup>. We took three images per day (9h, 12h and 15h) and monitored plant communities from April until December of each year (2013 to 2016). All images were at a resolution of 1944 x 2592 pixels and stored in JPEG format.

### 2.2.3 Species richness

We quantified species richness of the overstory layer of each plant community through a visual assessment of four pictures taken on the 15<sup>th</sup> of June, July, August and September of each year. We validated the taxonomic identity of the species observed within each image using exhaustive field surveys conducted once a year in each plot. We previously demonstrated the effectiveness of this approach at capturing the true species richness of these plant communities (see Rheault et al., 2015).

### 2.2.4 Community phenology

Greening phenology of plant communities was monitored using green chromatic coordinate index (Gcc). We quantified the average green chromatic coordinate index (Gcc) of image pixels using the following equation:

$$G_{cc} = G / (R + G + B) \quad , \quad \text{Eq. 1}$$

where R, G and B represents the digital numbers in red, green and blue channels extracted from each pixels using the raster package (Hijman, 2020; Sonnentag et al., 2012). We resized each image to 194 x 259 cells by averaging the local Gcc values using the *aggregate* function in base R. Since the full field of view of each camera was approximately 16 m<sup>2</sup>, each resized cell represented an area of approximately 3 cm<sup>2</sup>. Green chromatic coordinate time-series were then filtered to reduce short-term variability and noise using the *medianFilter* function from the *FBN* package and were rescaled between 0 and 1 (Andronache et Agnelli, 2012). We fitted a smoothing spline on each rescaled time-series using the *gam* function from the *mgcv* package to reveal the seasonal trend of Gcc values (Wood, 2017). Green-up and green-down dates were found when rescaled Gcc values increased above or decreased below a threshold value of 50% respectively (White et al., 1997). We defined the greening season length of each plant community as the number of days elapsed between green-up and

green-down dates (for more details, see Rheault et al., 2021). We performed image processing and time-series analyses under the R programming environment (R Core Team, 2018).

### 2.2.5 Number of phenology patterns within plant communities

For present purposes, we define a greening phenology pattern as sub-areas of the Gcc image of a plant community that follows similar trajectories over the season. For example, if the greening phenology pattern of plants on the left of the image differ from those on the right (e.g., because they represent different species assemblages), then the community presents two phenology patterns. We note that sub-areas of the image that are nonadjacent may share the same phenology pattern.

To extract the number of greening phenology patterns within each plant community, we used singular value decomposition analysis (SVD). We performed the SVD analysis on the resized images of Gcc greenness values stacked over the growing season (Proulx et al., 2009). Thus, each community was represented by a spatial vector of 194 x 259 Gcc values monitored over 154 days ( June 15th to November 15th) and 462 pictures (three pictures per day) each year. We then extracted the singular values of each of these matrices of 462 rows by 50,246 columns (194 x 259 cells). We retained the number of singular values that explained 30% of spatio-temporal variance of Gcc values (Proulx et al., 2009). The percentage of explained variation is a user-defined parameter (Appendix S2). If the percentage is too small (e.g., < 20%), only a few singular values are retained and we lose discriminatory power. Conversely, if the percentage is too high (e.g., > 50%), noisy greening patterns are extracted instead of deterministic ones and, again, we lose discriminatory power (Proulx et al., 2009). Thus, we used the number of retained singular values at the 30% cut off as an index of the diversity of greening phenology patterns observed on each time series. SVD analyses were performed with the *svd* function in base R (R Core Team, 2018).

While we sought to quantify phenology patterns for each plant community in a given year, we also performed SVD analyses on synthetic communities built with a prescribed number of phenology patterns. For creating these synthetic communities, we used the Gcc time series of the 20 plant communities monitored in 2015 as our pool of greening phenology patterns. We then simulated 100 Gcc matrices of 194 x 259 cells and randomly assigned (with replacement) between 1 and 20 greening phenology patterns to these cells. We performed SVD analysis on synthetic communities using the same procedure described above for natural communities.

#### 2.2.6 Statistical analysis

We used the simulated synthetic communities as a benchmark to validate that the SVD analysis effectively captured the diversity of phenology patterns, and that the number of extracted phenology patterns did not artificially correlate with the length of the greening season. We first inspected the relationship between the number of singular values extracted through SVD analysis and the number of simulated phenology patterns in synthetic communities. We also looked at the relationship between the number of singular values and greening season length in the same synthetic communities.

We evaluated the independent contribution of plant species richness and number of phenology patterns (i.e., number of singular values) on the greening season length of natural communities. We inspected the following three bivariate relationships, with year as a random effect: i) species richness vs number of greening phenology patterns, ii) species richness vs greening season length, iii) number of greening phenology patterns vs greening season length. We assessed all the above relationships using linear regression models fitted with the *lmer* function within the *lme4* package (Bates et al., 2015). For each model, we calculated the marginal and conditional  $R^2$ , representing the variance explained by fixed factors and the variance explained by both

fixed and random factors, respectively, using the R Package ‘performance’ (Lüdecke et al., 2020).

### 2.3 Results

We simulated 100 synthetic plant communities randomly combining between 1 to 20 different phenology patterns. The greening season length of these communities varied from 100 to 145 days (Figure 1). We found a strong relationship between the number of singular values extracted through SVD analysis and the number of simulated phenology patterns (Figure 1a;  $R^2 = 0.96$ , slope = 3.94). The slope of the model indicates that SVD analysis underestimated the number of phenology patterns by a factor of four, although the correlation is overall strong. As expected, we did not find any relationship between the number of singular values and the greening season length (Figure 1b;  $R^2 = 0.03$ , slope = 0.88).

Out of the 80 natural plant communities monitored (20 communities over four years), we could not use the information from 10 of those because of camera displacement or malfunctioning issues resulting in the loss of numerous pictures and difference in time-series length. The gradient of species richness in the remaining 70 communities varied from 2 to 11 species, and the greening season length from 81 to 148 days (Figure 2). We did not find any relationship between plant species richness and the number of singular values (i.e., diversity of greening phenology patterns; Figure 2a; marginal  $R^2 < 0.01$ , overall slope = -0.08), neither between plant species richness and greening season length (Figure 2b; marginal  $R^2 = 0.04$ , overall slope = -1.31). However, we did find a positive relationship between the greening season length and the diversity of greening phenology patterns within freely assembled plant communities of the SAuVER network (Figure 2c; marginal  $R^2 = 0.21$ , slope = 1.30). We observed the later relationship in each of the four years, suggesting that the result is highly replicable (Figure 2c).

## 2.4 Discussion

We herein showed that increasing the number of phenology patterns prolongs the greening season length of freely assembled plant communities. We observed the relationship between the number of phenology patterns and greening season length in each of the four years of monitoring. In contrast, the number of plant species present in each community did not affect the number of phenology patterns, nor the greening season length. These results support the prediction that plant communities with a greater diversity of phenology patterns show a longer greening season due to a more complete occupation of the temporal window available for growth. However, species richness is not the driver of this temporal complementarity in phenology patterns, suggesting that other mechanisms are at work.

Environmental pressure in temperate wet meadows comes in various forms, ranging from flooding, drought, or freezing events, to herbivory and disease induced stress. If species richness is the operational principle by which plant communities adapt to new environmental conditions, then richness should correlate to the number of greening phenology patterns. Alternatively, species richness may control the greening season length of plant communities for reasons that are unrelated to temporal complementarity in phenology, such as the sampling effect; i.e., the probability of finding species with long greening period increases with increasing species richness (Hector et al., 2002, Tilman et al., 1997b). Neither of the above propositions were supported by our results, which point towards a species identity effect; the probability of finding species with the ability to adapt to new conditions. In a comprehensive synthesis of 119 experiments conducted on freely assembled plant communities, the results showed that in 75% of cases functional composition (i.e., species identity effect) was more important than biodiversity (i.e., species richness or related metrics) as a driver of ecosystem functioning (van der Plas, 2019). The same study also revealed that biodiversity - ecosystem functioning relationships, whether strong or not,



are unaffected by functional composition, indicating that biodiversity and functional composition operates along different pathways (van der Plas, 2019).

The number of greening phenology patterns we observed within wet meadow communities, a measure of functional diversity, was independent of species richness. This result contrasts with an abundant literature reporting strong positive correlations between species diversity and functional diversity metrics in plant communities (Hector et al., 1999, Petchey and Gaston, 2002, Schnoor et al., 2015, Tilman et al., 1997a). The discrepancy between our results and the literature can be resolved along two lines of reasoning. First, a majority of functional diversity metrics are species based by construction and sensitive to both functional dissimilarities and species richness. By comparison, the diversity of phenology patterns extracted herein relied only on the observed greening signature of plants. Second, functional diversity is often measured from “traits” that share an indirect relationship to the ecosystem function under investigation. For example, the LHS framework proposes that three fundamental traits (i.e., specific leaf area, maximum vegetative height, seed size) determine the response of species along environmental gradients (Westoby, 1998). According to the leaf economic spectrum, species with a higher specific leaf area display a shorter leaf lifespan, which could influence the greening season length. Thus, plant communities of higher functional diversity on this trait would host species with both long and short leaf lifespans. However, such functional diversity translates into a longer greening season only if species’ phenology does not overlap over the season. In contrast, the more direct approach developed here was to extract the number of phenology patterns within plant communities, irrespective of species’ identities. These patterns could be any temporal signature in the green-on and -off trajectory over the season. Our approach has the advantage of measuring the response trait of interest at two nested spatial scales; individuals and plant communities. Other fundamental response traits, like plant height and nitrogen status, could be assessed in the same way.

Complementarity in greening phenology was proposed as an important driver of plant community assembly and primary productivity (e.g., Wagg et al., 2017). We provided evidence that the SVD analysis of image time-series is useful to assess the number of different greening phenology patterns within plant communities. The approach does not require information about species identity or richness. As shown by our simulations, the positive effect of functional diversity on the greening season length is independent of the random combination of phenology patterns. Yet, increasing the number of greening phenology patterns detected within natural plant communities increased the greening season length through a more complete occupation of the temporal window available for growth.

Recent studies emphasized the importance of intraspecific variation in functional traits for species coexistence (Jung et al., 2010; Messier et al., 2010; Violle et al., 2012). The ability of individuals to adjust to environmental conditions is common in dominant or invasive species (Martina and von Ende, 2012). In our study, the invasive *Phalaris arundinacea* was often a dominant species in species-poor communities (Rheault et al., 2015). This species shows high levels of phenotypic adaptation and is able to persist in variable environments (Martina and von Ende, 2012; Rheault et al., 2015). Thus, communities dominated by a few species should not always be considered of lower conservation values, at least with regard to greening season length, since they can be just as functionally diverse as species-rich communities (Cadotte et al., 2011). Furthermore, species richness of wetland plant communities and the ecological uniqueness of species assemblages are often negatively correlated, as illustrated by the strong negative relationship observed between richness and uniqueness in freshwater wetlands (Dubois et al., 2020).

## 2.5 Conclusions

The positive influence of species richness on ecosystem functioning in naturally assembled communities is often far less substantial than the relative effects of species composition and climatic factors (van der Plas, 2019). Studies focused on the greening season length as an ecosystem variable also reached similar conclusions (e.g., Oehri et al., 2017; Rheault et al., 2020). This was again obvious from our results, where year-to-year variation in environmental conditions and functional diversity in greening phenology patterns drove the greening season length of wet meadow communities, irrespective of species richness. Further work that disentangle the independent contribution of species and functional diversity on ecosystem functioning is critically needed. Measures of functional diversity that are pattern-based rather than species-based could be a step in that direction. The SVD analysis of image time-series proposed here provides such basis for the rapid assessment of phenology pattern diversity within plant communities. Community ecology is a traditionally species-oriented research field. Time is ripe for the biodiversity-ecosystem functioning agenda to test other dimensions of biodiversity that are less species focused or dependent on species identity, especially in naturally assembled communities.

## 2.6 Acknowledgements

We would like to thank the Societe d'Interpretation, de Conservation et de Recherche de Berthier et ses Iles (S.C.I.R.B.I) for granting us access to the wetlands they manage. We would also like to thank all the field assistants (B. Gosselin, C. Beaulieu, I. T. Roca, L. Carignan-Guillemette, L. Deschamps, L. Desrochers, and P. Bolduc) for all the help they provided which led to the completion of this project.

## 2.7 References

Adrian Andronache and Luca Agnelli (2012). A: FISH Based Normalization and Copy Number inference of SNP microarray data. R package version 1.5.1. <https://CRAN.R-project.org/package=FBN>

Barry, K.E., Mommer, L., Van Ruijven, J., Wirth, C., Wright, A.J., Bai, Y. et al. (2019) The future of complementarity: disentangling causes from consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 167-180. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.10.01>

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. and Walker, S. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>

Becklin, K.M., Anderson, J.T., Gerhart, L.M., Wadgymar, S.M., Wessinger, C.A. and Ward, J. K. (2016) Examining plant physiological responses to climate change through an evolutionary lens. *Plant Physiology*, 172, 635-649. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00793>

Bórnez, K., Descals, A., Verger, A. and Peñuelas, J. (2020) Land surface phenology from VEGETATION and PROBA-V data. Assessment over deciduous forests. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 84, 101974. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2019.101974>

Brown, T.B., Hultine, K.R., Steltzer, H., Denny, E.G., Denslow, M.W., Granados, J. et al. (2016) Using phenocams to monitor our changing Earth: toward a global phenocam network. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(2), 84-93. <https://doi.org/10.1002/fee.1222>

Cadotte, M.W., Carscadden, K. and Mirotchnick, N. (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>

Dubois, R., Proulx, R. and Pellerin, S. (2020) Ecological uniqueness of plant communities as a conservation criterion in lake-edge wetlands. *Biological Conservation*, 243, 108491. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108491>

Kraft, N.J., Godoy, O. and Levine, J.M. (2015) Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(3), 797-802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>

Hector, A., Bazeley - White, E., Loreau, M., Otway, S. and Schmid, B. (2002) Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecology Letters*, 5(4), 502-511. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00337.x>

Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G. et al.(1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286(5442), 1123-1127. <https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1123>

Hijmans, R.J. (2020). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.4-5. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>

Isbell, F., Cowles, J., Dee, L.E., Loreau, M., Reich, P.B., Gonzalez, A. et al. (2018) Quantifying effects of biodiversity on ecosystem functioning across times and places. *Ecology Letters*, 21(6), 763-778. <https://doi.org/10.1111/ele.12928>

Jin, H., Jönsson, A. M., Olsson, C., Lindström, J., Jönsson, P. and Eklundh, L. (2019) New satellite-based estimates show significant trends in spring phenology and complex sensitivities to temperature and precipitation at northern European latitudes. *International Journal of Biometeorology*, 63(6), 763-775. <https://doi.org/10.1007/s00484-019-01690-5>

Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. and Muller, S. (2010) Intraspecific variability and trait - based community assembly. *Journal of Ecology*, 98(5), 1134-1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x>

Lasky, J.R., Uriarte, M. and Muscarella, R. (2016) Synchrony, compensatory dynamics, and the functional trait basis of phenological diversity in a tropical dry forest tree community: effects of rainfall seasonality. *Environmental Research Letters*, 11, 115003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/11/115003>

Lemmens, C.M.H.M., Boeck, H., Zavalloni, C., Nijs, I. and Ceulemans, R. (2008) How is phenology of grassland species influenced by climate warming across a range of species richness?. *Community Ecology*, 9, 33-42. <https://doi.org/10.1556/ComEc.9.2008.S.6>

Li, X., Zhou, Y., Meng, L., Asrar, G., Sapkota, A. and Coates, F. (2019) Characterizing the relationship between satellite phenology and pollen season: A case study of birch. *Remote Sensing of Environment*, 222, 267-274. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.12.036>

Lüdecke, D., Makowski, D., Waggoner, P. and Patil, I. (2020) performance: Assessment of regression models performance. CRAN. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3952174>

Marquard, E., Weigelt, A., Roscher, C., Gubsch, M., Lipowsky, A. and Schmid, B. (2009) Positive biodiversity–productivity relationship due to increased plant density. *Journal of Ecology*, 97, 696-704. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01521.x>

Mariani, L., Alilla, R., Cola, G., Dal Monte, G., Epifani, C., Puppi, G. and Osvaldo, F. (2013) IPHEN—a real-time network for phenological monitoring and modelling in Italy. *International Journal of Biometeorology*, 57, 881-893. <https://doi.org/10.1007/s00484-012-0615-x>

Martina, J.P. and von Ende, C.N. (2012) Highly plastic response in morphological and physiological traits to light, soil-N and moisture in the model invasive plant, *Phalaris arundinacea*. *Environmental and Experimental Botany*, 82, 43-53. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.03.010>

Messier, J., McGill, B.J. and Lechowicz, M.J. (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait - based ecology. *Ecology Letters*, 13, 838-848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01476.x>

Oehri, J., Schmid, B., Schaepman-Strub, G. and Niklaus, P.A. (2017) Biodiversity promotes primary productivity and growing season lengthening at the landscape scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 10160-10165. <https://doi.org/10.1073/pnas.1703928114>

Oehri, J., Schmid, B., Schaepman-Strub, G. and Niklaus, P.A. (2020) Terrestrial land-cover type richness is positively linked to landscape-level functioning. *Nature Communications*, 11, 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-14002-7>

Petchey, O.L. and Gaston, K.J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402-411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-024>

Proulx, R., Côté, P. and Parrott, L. (2009) Multivariate recurrence plots for visualizing and quantifying the dynamics of spatially extended ecosystems. *Ecological Complexity*, 6(1), 37-47 <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2008.10.003>

R Core Team. (2018) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.

Rathcke, B. and Lacey, E.P. (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 179-214

Rheault, G., Lévesque, E. and Proulx, R. (2021) Diversity of plant assemblages has a strong stabilizing effect on the growing season phenology of wetland ecosystems. *BMC Ecology and Evolution*, 21, 1-11.

Rheault, G., Proulx, R. and Bonin, L. (2015) Plant species richness prolongs the growing season of freely assembled riparian herbaceous communities under dry climatic conditions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200, 71-78. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.11.007>

Richardson, A.D., Keenan, T.F., Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O. and Toomey, M. (2013) Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 169, 156-173. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.012>



Richardson, A.D., Hufkens, K., Milliman, T. and Frohking, S. (2018) Intercomparison of phenological transition dates derived from the PhenoCam Dataset V1.0 and MODIS satellite remote sensing. *Scientific reports*, 8, 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23804-6>

Richardson, A.D. (2019) Tracking seasonal rhythms of plants in diverse ecosystems with digital camera imagery. *New Phytologist*, 222, 1742-1750. <https://doi.org/10.1111/nph.15591>

Rivrud, I. M., Heurich, M., Krupczynski, P., Müller, J. and Mysterud, A. (2016) Green wave tracking by large herbivores: an experimental approach. *Ecology*, 97(12), 3547-3553. <https://doi.org/10.1002/ecy.1596>

Schnoor, T., Bruun, H.H. and Olsson, P.A. (2015) Soil disturbance as a grassland restoration measure—effects on plant species composition and plant functional traits. *Plos One*, 10(4), e0123698. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123698>

Schofield, E.J., Rowntree, J.K., Paterson, E. and Brooker R.W. (2018) Temporal dynamism of resource capture: a missing factor in ecology? *Trends in Ecology & Evolution*, 33(4), 277-286. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.01.009>

Sirami, C., Brotons, L. and Martin, J.L. (2008) Spatial extent of bird species response to landscape changes: colonisation/extinction dynamics at the community - level in two contrasting habitats. *Ecography*, 31, 509-518. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.05403.x>

Sonnentag O., Hufkens K., Teshera-Sterne C., Young A.M, Friedl M., Braswell B.H. et al. (2012) Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 15, 152:159-77. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.09.009>

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. and Siemann, E. (1997a) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>

Tilman, D., Lehman, C.L. and Thomson, K.T. (1997b) Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(5), 1857-1861. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.5.1857>

Tobner, C.M., Paquette, A., Gravel, D., Reich, P.B., Williams, L.J. and Messier, C. (2016) Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities. *Ecology Letters*, 19(6), 638-647. <https://doi.org/10.1111/ele.12600>

van der Plas, F. (2019) Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews*, 94(4), 1220-1245. <https://doi.org/10.1111/brv.12499>

Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L.I.N., Albert, C.H., Hulshof, C et al. (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 244-252. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>

Wagg, C., Ebeling, A., Roscher, C., Ravenek, J., Bachmann, D., Eisenhauer, N. et al. (2017) Functional trait dissimilarity drives both species complementarity and competitive disparity. *Functional Ecology*, 31, 2320-2329. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12945>

Watson, C.J., Restrepo-Coupe, N. and Huete, A.R. (2019) Multi-scale phenology of temperate grasslands: improving monitoring and management with near-surface phenocams. *Frontiers in Environmental Science*, 7, 14. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00014>

Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199(2), 213-227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>

White, M.A., Thornton, P. E. and Running, S.W. (1997) A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. *Global Biogeochemical Cycles*, 11, 217-234. <https://doi.org/10.1029/97GB00330>

Wolkovich, E.M., Cook, B.I. and Davies, T.J. (2014) Progress towards an interdisciplinary science of plant phenology: building predictions across space, time and species diversity. *New Phytologist*, 201, 1156-1162. <https://doi.org/10.1111/nph.12599>

Wood, S.N. (2017) *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (2nd edition). Chapman and Hall/CRC.

Zhang, X., Jayavelu, S., Liu, L., Friedl, M.A., Henebry, G.M., Liu, Y. et al. (2018) Evaluation of land surface phenology from VIIRS data using time series of PhenoCam imagery. *Agricultural and Forest Meteorology*, 256, 137-149. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.03.003>

## 2.8 Figures

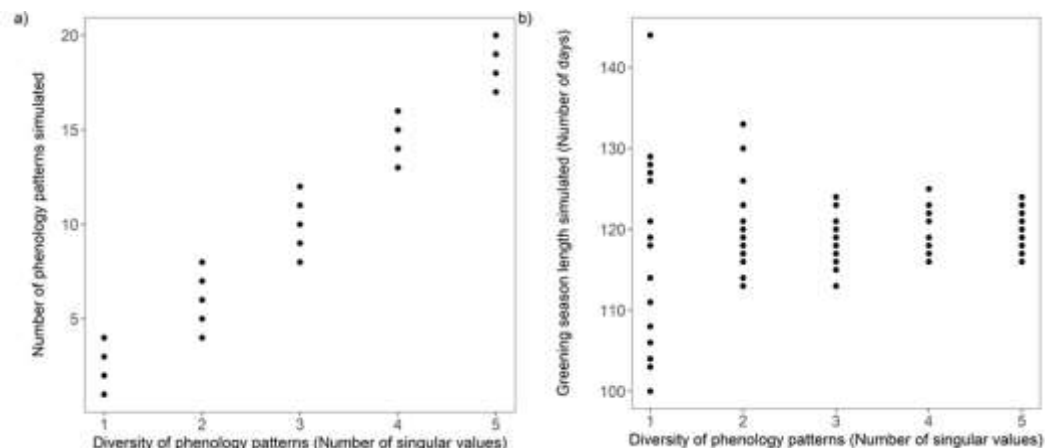


Figure 1 Correlations between the diversity of greening phenology patterns detected (number of singular values) and simulations of a) the number of phenology patterns, b) the greening season length.

The diversity of greening phenology patterns was extracted from the singular value decomposition (SVD) of 100 simulated image time-series randomly combining 1 to 20 phenology patterns elapsing from 100 to 145 greening days.

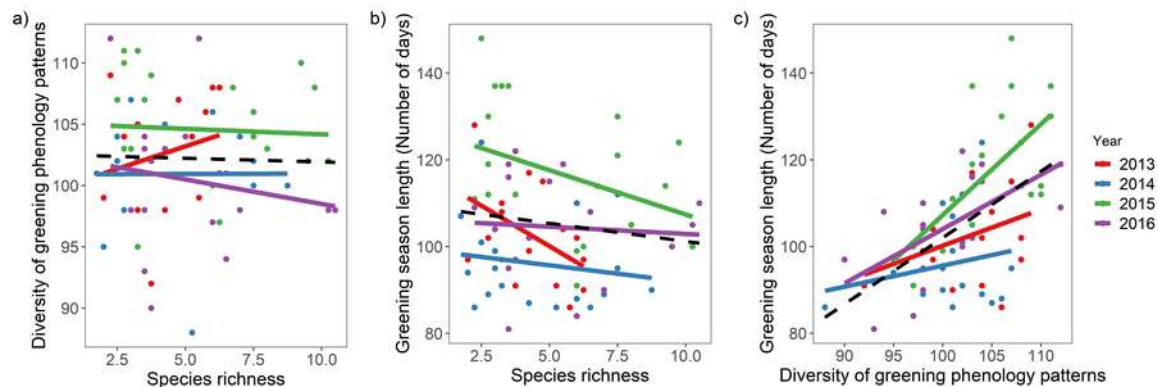


Figure 2 Analysis of 20 freely assembled wet meadow plant communities of the SAuVER network in the period 2013-2016. Linear relationships between a) diversity of greening phenology patterns and species richness, b) greening season length and species richness and c) greening season length and diversity of greening phenology patterns.

Each color represents a different year and the dashed line represents the global relationship across all years. The diversity of greening phenology patterns is the number of singular values extracted from the singular value decomposition (SVD) of image time-series.

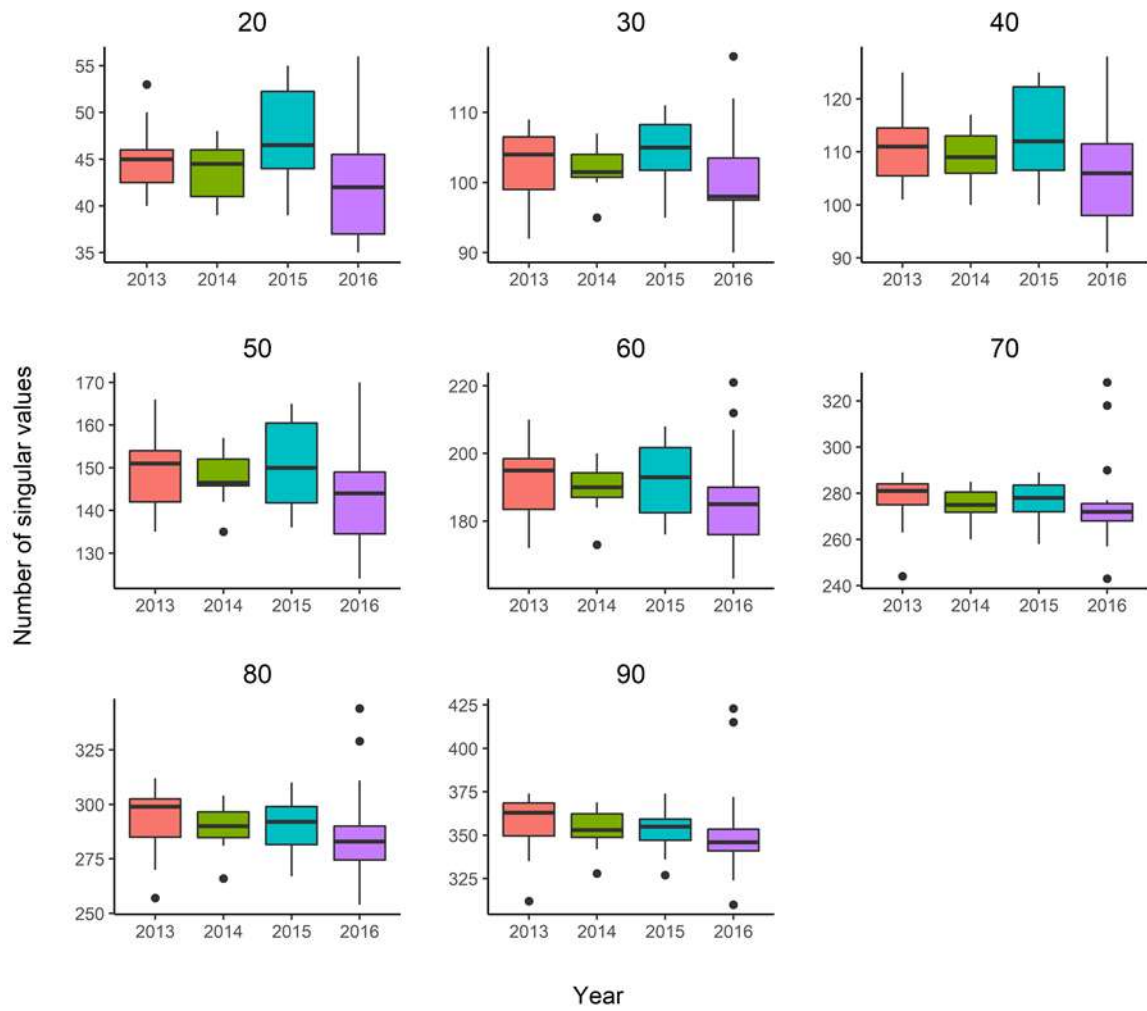
## 2.9 Supporting information

Rheault, G., Proulx, R., Lévesque, E. Diversity of phenology patterns, not species richness, affect the greening season length of freely assembled plant communities

Appendix S1 Rank abundance of plant species found within the 20 monitored plant communities from 2013-2016.

Species	Rank	Proportion (%)	Cumulative frequencies (%)
<i>Phalaris arundinacea</i>	1	26.6	26.6
<i>Onoclea sensibilis</i>	2	17.6	44.2
<i>Calamagrostis canadensis</i>	3	9.6	53.8
<i>Sparganium eurycarpum</i>	4	8.1	61.9
<i>Sagittaria latifolia</i>	5	6.2	68.1
<i>Lythrum salicaria</i>	6	5.1	73.2
<i>Scirpus pedicellatus</i>	7	3.8	77
<i>Eupatorium maculatum</i>	8	2.9	79.9
<i>Leersia oryzoides</i>	9	1.7	81.7
<i>Vitis riparia</i>	10	1.6	83.3
<i>Solanum dulcamara</i>	11	1.4	84.7
<i>Bolboschoenus fluviatilis</i>	12	1.4	86.1
<i>Carex crinita</i>	13	1.3	87.4
<i>Comarum palustre</i>	14	1.2	88.6
<i>Lathyrus palustris</i>	15	1.2	89.8
<i>Typha latifolia</i>	16	1	92.0
<i>Vicia cracca</i>	17	1	93.0
<i>Butomus umbellatus</i>	18	0.8	93.8
<i>Acorus calamus</i>	19	0.7	94.5
<i>Polygonum sagittatum</i>	20	0.7	95.3
<i>Lysimachia thyrsoiflora</i>	21	0.5	96.5

Species	Rank	Proportion (%)	Cumulative frequencies (%)
<i>Asclepias incarnata</i>	22	0.5	96.9
<i>Typha angustifolia</i>	23	0.5	97.4
<i>Scirpus cyperinus</i>	24	0.4	97.9
<i>Equisetum fluviatile</i>	25	0.4	98.2
<i>Calystegia sepium</i>	26	0.3	98.5
<i>Bidens cernua</i>	27	0.2	98.8
<i>Asclepias syriaca</i>	28	0.2	99.0
<i>Hydrocharis morsus ranae</i>	29	0.2	99.2
<i>Impatiens capensis</i>	30	0.2	99.4
<i>Carex scoparia</i>	31	0.1	99.5
<i>Rorripa amphibia</i>	32	0.1	99.5
<i>Cornus stolonifera</i>	33	0.1	99.7
<i>Bidens frondosa</i>	34	0.1	99.7
<i>Scutellaria lateriflora</i>	35	0	99.8
<i>Lycopus americanus</i>	36	0	99.8
<i>Rumex verticillatus</i>	37	0	99.8
<i>Apios americana</i>	38	0	99.9
<i>Triadenum fraseri</i>	39	0	99.9
<i>Dulichium arundinaceum</i>	40	0	99.9
<i>Spartina pectinata</i>	41	0	99.9
<i>Stellaria longifolia</i>	42	0	100
<i>Equisetum arvense</i>	43	0	100
<i>Sium suave</i>	44	0	100
<i>Cicuta bulbifera</i>	45	0	100
<i>Cuscuta gronovii</i>	46	0	100



Appendix S2 Comparison of the discriminatory power of the SVD analysis to assess the diversity of phenology patterns in the image time-series.

The header of each panel represents the amount of explained variance used as a cut-off criterion.

## CHAPITRE III

### ASSESSING DIVERSITY LOSS THROUGH NOISY TIME-SERIES WITHIN NATURALLY ASSEMBLED COMMUNITIES: HOW LONG IS ENOUGH?

Guillaume Rheault, Raphaël Proulx, Esther Lévesque

Cet article sera soumis à la revue *Conservation Biology*.



### 3.1 Summary

The concepts of measurement error for species richness and stochasticity in plant and bird communities are very intuitive for most ecologists. However, their influence on our capacity to detect shifts in temporal trends of biodiversity observed within a community is rarely taken into consideration when analysing change in species richness over time. The objectives of this study are to 1) determine the species richness measurement accuracy in natural communities of wetland plants and temperate forest birds monitored for four consecutive years, and 2) determine how species richness measurement accuracy can influence our capacity to detect change in species richness over time. We used data from two different monitoring programs over four consecutive years: the first of plant communities in four distinct wetland ecosystems; the second of forest breeding bird communities. We conducted power analyses where the “nuisance parameter” was defined as the standard deviation of species richness values obtained at each location (i.e., ecological community) over the four consecutive years. Our results show an average standard deviation slightly higher than 1 for plant communities monitored and greater than 2 for bird communities. Given that this standard deviation represents the species richness measurement accuracy, we determined that a loss of more than 3 species of plants and 8 bird species would be necessary to detect a change in the species richness over a decade. On average, 15 to 18 years of monitoring would be necessary to accurately detect a change in species richness in plant and bird communities respectively, considering the current extinction rates. We therefore suggest that an absence of trends in species richness for plant and bird communities inventoried over a period less than a decade should be interpreted with caution considering the species richness measurement accuracy. The resources required to maintain monitoring networks for many decades should be considered upon the initial implementation.

Key words: Species richness, Power analysis, Wetland plant communities, Forest bird communities

### 3.2 Introduction

The current biodiversity crisis is rooted into observations of species extinction and extirpation rates across several taxonomic groups at the world scale (IPBES, 2019). Rates at which species are disappearing in the last century are estimated to be 10 to 100 times faster than any other era in history (Barnosky et al., 2011; Butchard et al., 2010; Ceballos et al., 2015; Pereira et al., 2012). By contrast, the BioTime species-richness indicator, estimated as the average trend from a compilation of time-series data from local animal communities, shows a slight gain of species on average with large variation from place to place (Dornelas et al. 2014). Similarly, a reanalysis of > 300 datasets on local plant communities showed that mean temporal change in species richness over periods of 5–261 years does not differ from zero, with increases at least as likely as declines over time (Vellend et al. 2013). While the scientific community acknowledges that the global species pool is eroding rapidly, our inability to detect such changes at the level of local communities is puzzling. Although several factors could explain such discrepancy, two can be readily addressed and framed in the form of general questions: How long should local time-series be to detect the species richness trends reported at the world scale? What rate of change is needed to detect a decadal trend in species loss?

Species richness remains amongst the most widespread metrics used to monitor biodiversity change over time (Magurran, 2013; Whittaker, 1972). Variation in the number of species observed at a given time and place can be attributed to stochasticity in the assembly of ecological communities, as well as measurement errors during the inventory. Year-to-year variation in species richness and composition mainly stems from drift processes, by which species' presence or absence is due to probabilistic processes (Vellend, 2016). On the other hand, measurement error originates from the range of species detection probabilities associated to a particular sampling protocol and taxonomic group (Burg et al., 2015; Mason et al., 2018; Mc New and Handel, 2015;

Roth et al., 2018). Species detection is influenced by a number of factors such as the physiological, morphological and phenological characteristics of the species, relative abundances, sampling effort, as well as the observer's expertise (Dennett and Nielsen, 2019; Sólymos and al., 2018). The combined effect of these two stochastic processes (ecological drift and measurement error) influence our ability to detect temporal trends in species richness change.

The detection of a trend in a time-series depends on five closely interrelated quantities (Gerrodette, 1987): the significance level, the statistical power, the sample size, the effect size, and a nuisance parameter describing the amount of uncertainty in the data. Hence, each species richness monitoring protocol comes with its unique sample size (i.e., time-series length) and nuisance parameter (i.e., intrinsic variation in the data). Assuming that the significance level and statistical power of a test are fixed quantities, as is typically the case, then the true effect size that can be detected by some monitoring protocol is predetermined. This is the essence of a power analysis. Historically, the significance level and statistical power of a test were chosen to be 0.05 and 0.8, respectively (Cohen, 2013). Although somewhat arbitrary, these values are always defined a priori and do not compromise the power analysis. In the context of estimating temporal trends of species richness change, power analysis provides an answer to the above questions: How long should a time-series be and what is the minimum rate of change that can be detected over a given timeframe?

Plant and bird communities are amongst the most widely represented taxa in existing biodiversity monitoring programs (Dornelas et al., 2018; Pereira and Cooper, 2006). These communities are dynamic in space and time and susceptible to ecological drift and measurement error (Chen et al., 2009; Hull et al., 2010; Maron et al., 2005; Scott and Hallam, 2003). The main objective of this study was to conduct a power analysis using data from two monitoring programs, one on wetland plant communities and the other on temperate forest breeding birds. More specifically, the study aimed at

1) fixing the rate of species change on the basis of literature values to estimate the minimum time-series length needed to detect a trend, and 2) fixing the time-series length to estimate the minimum rate of species change needed to detect a decadal trend.

### 3.3 Methods

We used data from two monitoring programs conducted in the Quebec province, Canada. The first program monitored plant communities across contrasted wetland landscapes of the SAUVER network, which stands for Surveillance Automatisée de la Végétation des Écosystèmes Riverains (Rheault et al., 2020). The second program surveys breeding bird communities on an annual basis in the temperate forest ecosystems of La Mauricie National Park (46.7697° N, 72.9522° W) (Masse et al., 2014). These two programs are representative of multi-year surveys conducted by other research groups and governmental agencies.

#### 3.3.1 Plant communities

The SAuVER network was established in 2013 to monitor the taxonomic assemblage and growing season length of 118 plant communities in five wetland landscapes; e.g.: arctic wet meadows, two peatland ecosystems, fluvial marshes and temperate wet meadows. Wetland plant communities were predominantly composed of herbaceous perennials and shrub species (< 2 meters in height). Plants surveys were conducted using close-range images (Timelapse Cam, Wingscape, Alabaster, USA) taken at a daily interval between April and November from 2013 to 2016. Cameras were installed at a height of 1.3-1.5 m on metal poles at a distance of 3 m from the center of the plant community. Cameras were pointing downward with an angle of 45° from the horizontal plane. This position allowed the camera to stand above the vegetation throughout the season while avoiding the horizon line in the images. The camera's field-of-view was approximately 16 m<sup>2</sup>. The species inventory of each community was

taken from clear images captured on August 15th ( $\pm 1$  day) over the period 2013 - 2016. The abundance of each visible species was evaluated using the Braun-Blanquet scale (<1%, 1-5%, 5-25%, 25-50%, 50-75%, >75%) and then converted into a presence-absence matrix. Species identification from photographic images was assessed in the lab by the same experienced botanist to maintain consistency. The procedure showed to be accurate for canopy species but to underestimate species richness (Rheault and al., 2015). This could add to measurement errors in species richness since understorey and low-abundance species have a decreased probability of detection (Burg and al., 2015; Roth and al., 2018). Species richness and composition were available for 50 plant communities over four consecutive years.

### 3.3.2 Bird communities

Surveys of temperate forest breeding birds in La Mauricie National Park were undertaken using the point count method described in the Québec breeding bird protocol (Regroupement Québec Oiseaux, 2011). Each year from 2011 to 2014, 81 forest stands were visited by the same ornithological expert at the peak of the breeding season (May 18 to July 2) between 5 AM and 10 AM. The method consisted of counting birds seen or heard within a 5-minute stop. Bird counts were then converted to species presence-absence and filtered to keep only singing forest bird species ( $n = 68$ ) (Martin and Proulx 2016).

### 3.3.3 Statistical analysis

To determine how measurement error and stochastic year-to-year variation for species richness could influence our ability to detect long-term changes at a particular location, we performed a power analysis. The “nuisance parameter” in simulations was defined as the standard deviation of species richness values obtained at each location (i.e., ecological community) over the four years of monitoring.

We conducted two series of simulations. In the first instance, we simulated time-series of species richness values ranging from 2 to 50 years, by steps of one year. Simulated rates of species extinction were chosen on the basis of observed long-term trends at the world scale: -0.15 species per year for plants and -0.27 species per years for birds (Ceballos et al., 2015, Gray, 2018). We used standard deviation values ranging from 0.01 to 5, by steps of 0.05, to parameterize the normal distribution of residuals (see Results section). Each combination of time-series length and standard deviation was simulated 2000 times. A linear regression model with a fixed intercept of 10 species was fitted to each simulation and the p-value recorded. The minimum number of years allowing the detection of a trend was determined where 80% of the simulations returned a p-value level below 0.05.

The second analysis was conducted using a fixed period of 10 years to evaluate the species extinction rate required to detect a decadal change. Extinction rates varied between -2 and -0.01 species per year, by steps of 0.01. Once again, we varied standard deviation between 0.01 and 5. Each combination of species extinction rate and standard deviation was replicated 2000 times. A linear regression model with a fixed intercept of 10 species was fitted to each simulation and the p-value recorded. The minimum extinction rate necessary to detect a decadal change in species richness was determined where 80% of the simulations returned a p-value below 0.05.

Simulations relied on the assumption that plant and bird species richness in a given community remained stable in the absence of major disturbances, before, during and after the years of monitoring activity. Thus, variability in species richness estimates mainly reflected measurement error as well as natural stochasticity in community assembly processes.

### 3.4 Results

From 2013 to 2016, the average standard deviation in species richness among all plant communities was 1.01 and the maximum value was 3. For bird communities, from 2011 to 2014, the average standard deviation was 2.13 and the maximum value was 4.03 (Figure 1). We observed that in certain plant and bird communities, the number of species recorded from one year to the next had doubled or halved (see supplementary information Fig. S1 and Fig. S2). In addition, our results reveal that variation in species richness occurs at the same magnitude in species-poor and species-rich plant communities (see supplementary information Fig. S1 and Fig. S2).

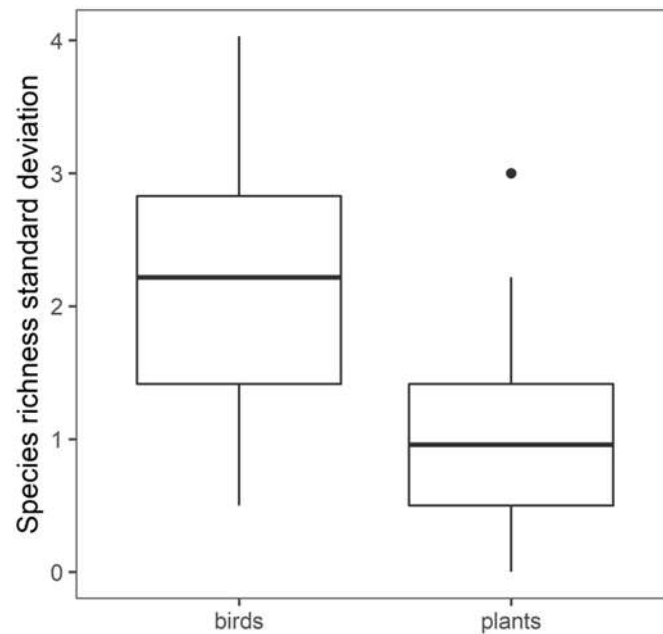


Figure 1 Standard deviation calculated within bird (n=81) and plant (n=50) communities from species richness observation over four consecutive years.

The standard deviation was calculated using observations for species richness between 2013 and 2016 for plant communities and between 2011 and 2014 for bird communities.

For wetland plant communities, the time-series length required to detect an extinction rate  $-0.15$  species per year represented 15 years for more than half of the observed communities. The maximum length needed to reach this threshold was 34 years. By comparison, 18 years of monitoring were needed on average to detect an extinction rate of  $-0.27$  species per year in forest bird communities, with some simulations reaching up to 30 years.

To detect a decreasing trend in species richness over a 10-year window, forest bird communities must lose 8 species on average, whereas wetland plant communities must lose 3 species (Figure 2). These estimates reached extinction rates up to  $-14$  bird species and  $-11$  plant species to detect a decadal change.

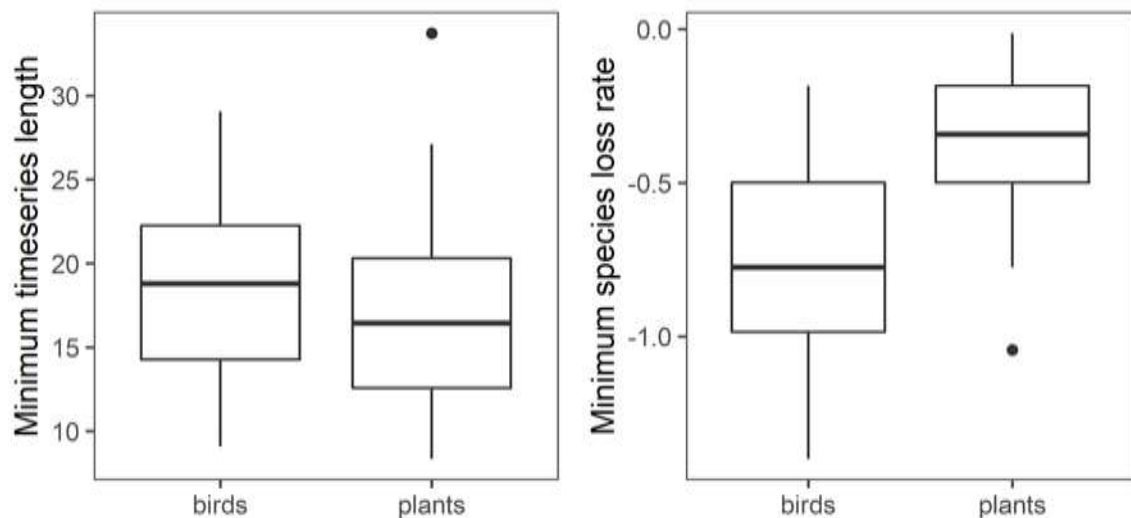


Figure 2 Power analysis of forest breeding bird and wetland plant communities under different scenarios of time-series length (left panel) and extinction rate, the latter expressed as the number of species lost per year (right panel).

For all simulations, power was set to 0.8 and the significance level to 0.05.



### 3.5 Discussion

The processes by which change in species composition and richness occurs in a given community are of four main types: selection, dispersal, drift and speciation (Vellend 2016). Selection and dispersion are considered deterministic processes as they depend on the set of local (biotic and abiotic) conditions that are necessary for a species to thrive as well as the presence of conspecifics in the vicinity of the local community. By contrast, drift and speciation are stochastic processes that depend on the local and regional demographic of the species. Thus, any temporal trend in species richness must be associated to changes in species composition, either through addition, removal or replacement of species. Whenever the species richness of a local community shows a trend, all four processes may be at play, in various rank of importance.

The present study assumed that deterministic processes (i.e., selection and dispersal) did not affect change in species richness over the short timeframe covered by the monitoring protocols. Under this assumption, results show that time-series of 15 to 20 years are necessary to detect the rates of species richness change reported in the literature. Detectable rates of change over one decade should be -2 to -5 species for plants and -5 to -10 species for forest birds, which correspond to relative losses of -20% to -50% for plants and -50% to -100% for birds for an average local community of 10 species. The latter values should be interpreted under the light of recent syntheses of biodiversity change. For instance, a vast majority of time-series in the comprehensive BioTime dataset are shorter than 10 years and only a few span longer than 25 years, while species loss or gain across several thousands of time-series in the BioTime dataset only rarely exceeds  $\pm 5\%$  (Blowes et al. 2019). A similar pattern was observed in the data compiled for  $> 3\,000$  plant communities, where time-series have a median duration of 18 years and the bulk of species richness rates of change were comprised between -5% and +5% (Vellend et al. 2013). The contrast between changes

in species richness observed at the level of local communities and those expected to detect a decadal trend illustrates the challenge of monitoring the biodiversity crisis.

It is often difficult to distinguish the interannual variability that is due to stochasticity from that of measurement errors associated with species richness when surveying the number of species in a given location. Some studies have shown that measurement errors can be as important as stochasticity in explaining species composition divergence between two sampling events (Mason et al., 2018). Here, we assessed the standard deviation of species richness estimates across four consecutive years for 50 plant and 81 bird communities to parameterize simulations. Standard deviation values were superior for the bird point counts protocol than for wetland plant species assessed from a close-range digital image protocol. In the latter, plant communities are composed of wetland perennial herbaceous and shrub species. Some plant species in these ecosystems stay dormant in the form of organs associated with vegetation propagation such as rhizomes, stolons, or bulbs (Reintal et al., 2010; Träger et al., 2019), which generate interannual variation in species richness. Species of smaller stature, shorter growing season, or plants in low relative abundance may be easily overlooked during the inventorying process and contribute to uncertainties in species richness estimation (Burg et al., 2015; Roth et al., 2018). Nevertheless, our identification of species from image interpretation could have overrepresented species forming the canopy and led to more consistent estimates from year to year.

Forest bird communities monitored during this study were composed of species associated to temperate forest ecosystems. In these ecosystems, bird communities disassemble every year during fall migration and reassemble during following spring migration. At the time of our surveys, migration to summer breeding areas is complete, hence should not affect species detection (Regroupement Québec oiseau et al., 2011). During the point count, if a bird species does not sing at all or loud enough to be detected by the observer, its presence will not be recorded. Thus, the intensity of the

bird song, the frequency and the distance relative to the listening point are all factors susceptible of influencing the detection of each species and, in turn, influencing the measurement of species richness (Sólymos et al., 2018). The stochasticity in bird community assembly is also a well-documented phenomenon contributing to the interannual variability of bird species richness (Martin et al., 2018).

Central to the analyses conducted in the present study is the notion that each monitoring protocol comes with its unique uncertainty parameters. These are expected to fall within the range of standard deviation values implemented in our simulations. A closer inspection to species richness monitoring protocols of the BioTime dataset (Dornelas et al. 2018) illustrates the broad range of geographic contexts, sampling approaches and revisit intervals implemented by research groups and governmental agencies. With detectable local species extinction rates of -2 to -10 species per decade exceeding global extinction by a factor of 10 to 100, our results suggest that our ability to assess species loss is greatly impaired by our current toolbox of monitoring approaches and temporal coverage. The magnitude of the inter-annual variability in species richness in natural communities, in addition to the use of excessively short time series, can hinder the interpretation of these trends (Gonzalez and al., 2016).

Biodiversity monitoring programs have become a centerpiece for conservation biology. Species richness will probably remain the most used diversity index due to the relative rapidity and simplicity in collecting data permitting public solicitations. However, it is important to be aware of the limitations associated with the approaches used to determine the state of biodiversity indicators inside a community or ecosystem. Considering the temporal scope of existing biodiversity monitoring networks, caution is warranted when interpreting the absence or presence of trends in species richness, especially at the observation scale of local communities. The necessary financial resources and logistics involved in implementing and maintaining monitoring programs that extend over a decade should be considered upon their implementation.

### 3.6 Acknowledgements

We would like to thank the Société d'Interprétation, de Conservation et de Recherche de Berthier et ses Îles (S.C.I.R.B.I), the Ministère du Développement durable, de l'Environnement et Lutte contre les Changements Climatiques (M.D.D.E.L.C.C) and the community of Umiujaq for granting us access to their wetlands. We also thank La Mauricie National Park of Canada and M. Denis Masse for sharing bird communities data. We would also like to thank all the field assistants (B. Gosselin, C. Beaulieu, I. T. Roca, L. Carignan-Guillemette, L. Deschamps, L. Desrochers, and P. Bolduc) for all the help they provided which led to the completion of this project. We also thank the Centre d'Études Nordiques for their logistic support. We gratefully acknowledge J. C. Watson for constructive comments which greatly contributed to improving and clarifying the manuscript.

### 3.7 References

Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E. A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471: 51-57.

Blowes, S.A., Supp, S.R., Antão, L.H., Bates, A., Bruelheide, H., Chase, J.M., Moyes, F., Magurran, A., McGill, B., Myers-Smith, I.H., Winter, M., 2019. The geography of biodiversity change in marine and terrestrial assemblages. *Science*, 366: 339-345.

Burg, S., Rixen, C., Stöckli, V., Wipf, S., 2015. Observation bias and its causes in botanical surveys on high - alpine summits. *Journal of Vegetation Science*, 26: 191-200.

Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 80: 1187512.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1: e1400253.

Chen, G., Kery, M., Zhang, J., Ma, K. 2009. Factors affecting detection probability in plant distribution studies. *Journal of Ecology*, 97: 1383-1389.

Cohen, J., 2013. *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. Routledge.

Dennett, J.M., Nielsen, S.E., 2019. Detectability of species of *Carex* varies with abundance, morphology, and site complexity. *Journal of Vegetation Science*, 30: 352-361.

Díaz, S., Settele, J., Brondízio E.S., Ngo, H. T., Guèze, M., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K. A., S. H. M. Butchart, S. H. M, Chan, K. M. A, Garibaldi, L. A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S. M., Midgley, G. F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razzaque, J., Reyers, B., Roy Chowdhury, R., Shin, Y. J., Visseren-Hamakers, I. J., K. J. Willis, K. J., C. N. Zayas, C. N., 2019. IPBES (2019): Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>

Dornelas M, et al. 2018. BioTIME: a database of biodiversity time series for the Anthropocene. *Global Ecology and Biogeography*, 27: 760– 786.

Dornelas, M., Gotelli, N.J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., Magurran, A.E. 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*, 344: 296–299.

Gerrodette, T., 1987. A power analysis for detecting trends. *Ecology*, 68: 1364-1372.

Gray, A., 2018. The ecology of plant extinction: rates, traits and island comparisons. *Oryx* 1–5. <https://doi.org/10.1017/S0030605318000315>

Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286: 1123-1127.

Hull, J.M., Fish, A.M., Keane, J.J., Mori, S.R., Sacks, B.N., Hull, A.C., 2010. Estimation of species identification error: Implications for raptor migration counts and trend estimation. *Journal of Wildlife Management*, 74: 1326-1334.

Magurran, A.E., 2013. *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons.

Mapstone, B.D., 1995. Scalable decision rules for environmental impact studies: effect size, type I, and type II errors. *Ecological Applications*, 5: 401-410.

Maron, M., Lill, A., Watson, D.M., Nally, R. Mac, 2005. Temporal variation in bird assemblages: how representative is a one - year snapshot? *Australian Ecology*, 30: 383-394.

Martin, C.A., Proulx, R., 2016. Habitat geometry, a step toward general bird community assembly rules in mature forests. *Forest Ecology and Management*, 361: 163-169.

Martin, C. A., Bolduc, P., Rainville, V., Rheault, G., Desrochers, L., Giacomazzo, M., Roca, I.T., Bertolo, A., Proulx, R. 2018. Importance of the study context in community assembly processes: a quantitative synthesis of forest bird communities. *Ecosphere*, 9: e02142.

Masse, D, J. C. Bourgeois et C. A. Martin. 2014. Situation des oiseaux forestiers-sous mesures des oiseaux chanteurs forestiers. Programme de surveillance de l'intégrité écologique -parc national de la Mauricie. Service de la conservation des ressources. Parc national de la Mauricie. 106 p.

Mason, N.W.H., Holdaway, R.J., Richardson, S.J., 2018. Incorporating measurement error in testing for changes in biodiversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 9: 1296-1307.

Mc New, L.B., Handel, C.M., 2015. Evaluating species richness: biased ecological inference results from spatial heterogeneity in detection probabilities. *Ecological Application* 25: 1669–1680.

Pereira, H.M., David Cooper, H., 2006. Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 123-129. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2005.10.015>

Pereira, H.M., Navarro, L.M., Martins, I.S., 2012. Global biodiversity change: the bad, the good, and the unknown. *Annual Review of Environment and Resources*, 37: 25-50.

Reintal, M., Tali, K., Haldna, M., Kull, T., 2010. Habitat preferences as related to the prolonged dormancy of perennial herbs and ferns. *Plant Ecology*, 210: 111-123.

Roscher, C., Temperton, V.M., Scherer - Lorenzen, M., Schmitz, M., Schumacher, J., Schmid, B., Buchmann, N., Weisser, W.W., Schulze, E., 2005. Overyielding in experimental grassland communities – irrespective of species pool or spatial scale. *Ecology Letters* 8: 419-429.

Roth, T., Allan, E., Pearman, P.B., Amrhein, V., 2018. Functional ecology and imperfect detection of species. *Methods in Ecology and Evolution*, 9: 917-928.

Scott, W.A., Hallam, C.J., 2003. Assessing species misidentification rates through quality assurance of vegetation monitoring. *Plant Ecology*, 165: 101-115.

Sólymos, P., Matsuoka, S.M., Stralberg, D., Barker, N.K.S., Bayne, E.M., 2018. Phylogeny and species traits predict bird detectability. *Ecography*, 41: 1595-1603.

Tilman, D., Downing, J.A., 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367: 363.

Tittensor, D.P., Walpole, M., Hill, S.L.L., Boyce, D.G., Britten, G.L., Burgess, N.D., Butchart, S.H.M., Leadley, P.W., Regan, E.C., Alkemade, R., 2014. A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science*, 346: 241-244.

Träger, S., Öpik, M., Vasar, M., Wilson, S.D., 2019. Belowground plant parts are crucial for comprehensively estimating total plant richness in herbaceous and woody habitats. *Ecology*, 100: e02575.



Vellend, M., Baeten, L., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Beauséjour, R., Brown, C.D., De Frenne, P., Verheyen, K., Wipf, S., 2013. Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. *Proceedings of the National Academy of Science*, 110: 19456-19459.

Vellend, M., 2016. *The theory of ecological communities*. Princeton NJ: Princeton Univ. Press.

Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 213-251.

## 3.8 Supplementary informations

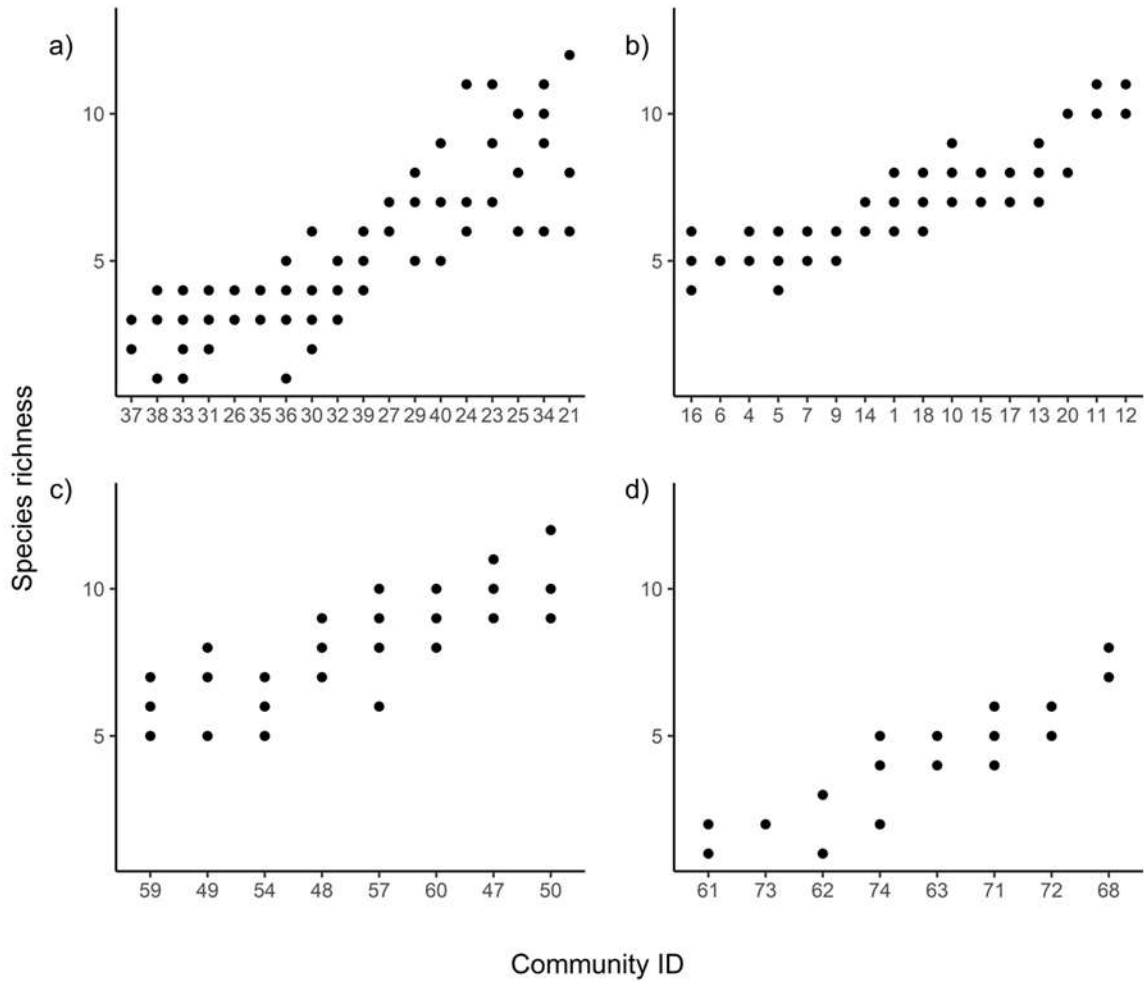


Figure S1 Interannual variability in species richness of wetland plant communities for a) temperate wet grasslands, b-c) ombrotrophic bogs and d) Arctic wet grasslands between 2013 and 2016. In each ecosystem type, communities are ranked in order of mean species richness.

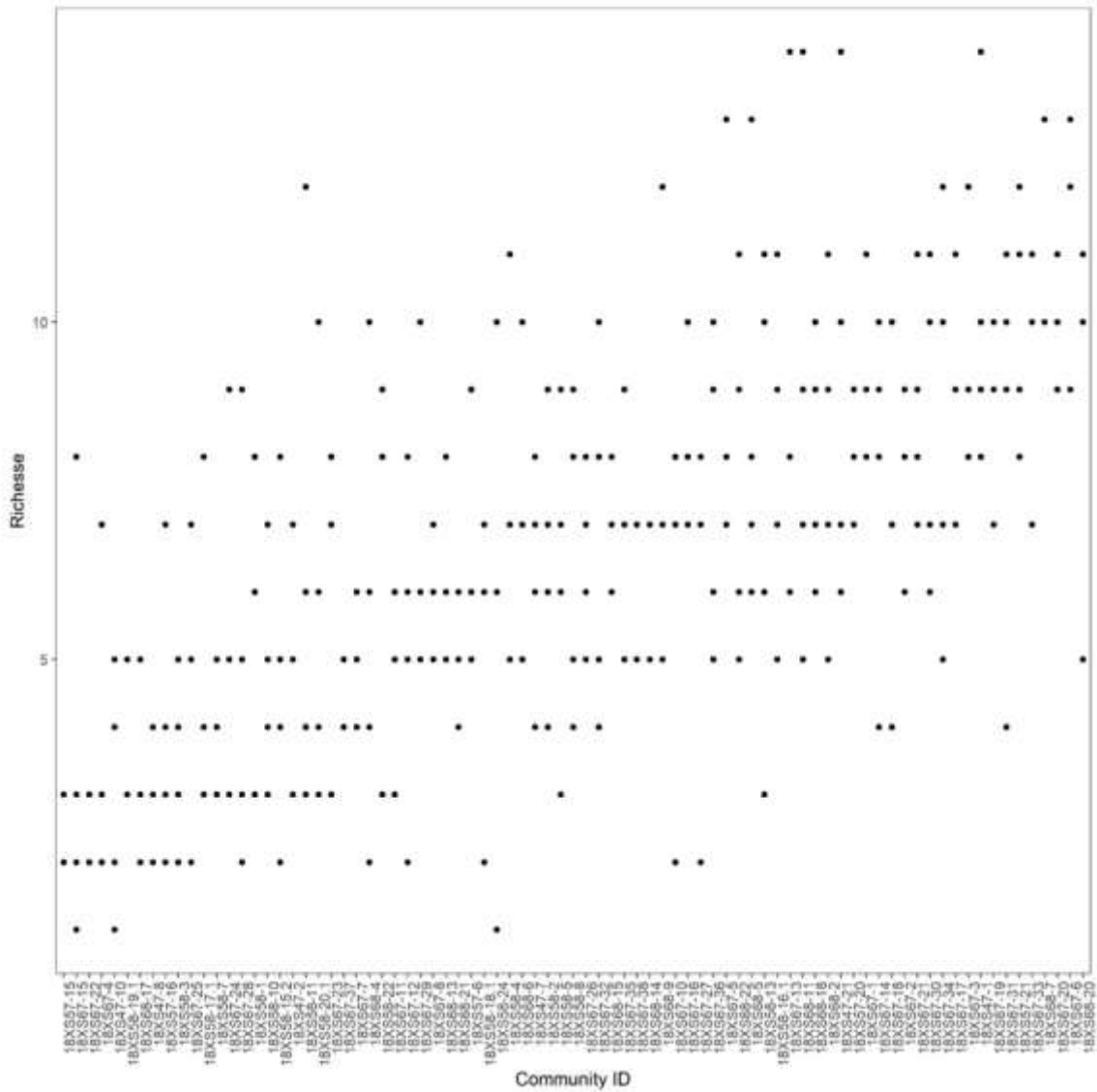


Figure S2 Interannual variability in species richness of temperate forest bird communities of La Mauricie National Park between 2011 and 2014. Communities are ranked in order of mean species richness.

## CHAPITRE IV

### DISCUSSION GÉNÉRALE

#### 4.1 Synthèse et contributions scientifiques de la thèse

La compréhension de la dynamique de la biodiversité, des changements climatiques et des facteurs qui contrôlent le fonctionnement des écosystèmes sont des enjeux fondamentaux de l'écologie contemporaine qui orientent les efforts de conservation des milieux naturels. Dans le contexte des changements globaux, la diversité végétale s'avère être un facteur exerçant un contrôle important sur de nombreuses fonctions écosystémiques en plus de réduire l'influence des changements globaux sur ces fonctions. Cependant, malgré le déclin actuel de la biodiversité observé globalement, ce déclin ne semble pas observé dans tous les écosystèmes et peu d'études se sont penchées sur notre capacité à suivre l'état de la diversité végétale présente dans les écosystèmes à partir des indices existants. De même, le rôle joué par la diversité végétale sur la dynamique de la phénologie de verdissement des communautés végétales de milieux humides demeure à ce jour peu documenté. Cette thèse s'est donc penchée sur ces deux éléments à l'aide des données issues du réseau SAuVER que nous avons implanté et qui a permis de suivre la diversité végétale et la phénologie de la végétation dans 5 milieux humides de la province de Québec (Canada) de 2013 à 2016. Plus précisément, nous avons voulu mettre en lumière l'importance de la diversité végétale dans le contrôle de la dynamique de la phénologie de verdissement de la végétation des milieux humides (Chapitre I et II) et l'importance de prendre en compte

la précision de la mesure de la richesse en espèce pour évaluer notre capacité à détecter un changement dans le nombre d'espèces observées à un endroit donné et dans notre interprétation de l'état de la biodiversité observée au sein des écosystèmes (Chapitre III). Cette thèse a permis de montrer que la richesse en espèce est une facette de la diversité végétale de moindre importance pour expliquer la variabilité spatiale et temporelle dans la phénologie de la croissance de la végétation dans les milieux humides ainsi que pour expliquer le nombre de patrons de croissance observés au sein des communautés végétales de milieux humides (Chapitre I et II). Nous avons également montré que la phénologie de croissance des plantes est influencée par la diversité d'assemblage (angl. : « diversity of plant assemblages », Chapitre I) des communautés et par la richesse des patrons de croissance au sein des communautés (Chapitre I et II). La diversité d'assemblage au sein des milieux humides s'est avérée jouer un rôle important dans la stabilisation de la durée de la période de croissance. Cet effet stabilisant de la diversité serait en grande partie attribué à l'asynchronie de réponse entre les communautés associées aux différences d'assemblage. Le nombre de patrons de croissance a quant à lui eu un effet positif sur la durée de la période de croissance des communautés végétales de milieux humides. Finalement, cette thèse a également permis de mettre en lumière l'imprécision de la mesure de la richesse en espèces dans les communautés de plantes et d'oiseaux et l'importance de la considérer dans l'interprétation des changements dans la biodiversité présente au sein des communautés en milieux naturels (Chapitre III).

Le chapitre I a évalué la contribution relative de la diversité végétale et des conditions environnementales sur la variabilité spatiale et temporelle de la phénologie de croissance de la végétation dans 5 milieux humides de 2013 à 2016. Nous avons développé un plan d'échantillonnage où la sélection des communautés a été effectuée de manière à réduire la variabilité des conditions environnementales entre les communautés végétales suivies au sein de chacun des milieux humides, à ce qu'elle soit représentative de la diversité d'assemblage d'espèces dans chaque milieu humide

et à maximiser le gradient de richesse en espèce indépendamment des conditions environnementales présentes dans chaque milieu humide. Nous avons utilisé une méthode d'analyse permettant d'isoler la contribution relative des conditions environnementales, de la richesse en espèce et de la diversité d'assemblage en effectuant un partitionnement hiérarchique de la variance expliquée par chacun de ces facteurs inspiré par les travaux de Wang et Loreau (2016). Cette analyse a permis de mettre en évidence la différence de contribution de chacun de ces facteurs au fil des saisons de croissance. En effet, l'initiation de la période de croissance était principalement associée aux différences de conditions environnementales observées entre les milieux humides suivis et entre chacune des années de suivis tandis que la fin de cette période était principalement influencée par les différences dans les assemblages d'espèces entre les communautés au sein de chacun des milieux humides. Ce résultat est en accord avec certains modèles théoriques qui suggèrent que l'influence des conditions environnementales soit particulièrement importante en début de saison et que l'influence des facteurs associés à la composition en espèce s'exprime par la suite (Pau et al., 2011; Wolkovich et al., 2014). Cette différence dans les facteurs régulant l'initiation et la fin de la période de croissance s'est traduite par une contribution similaire des conditions environnementales et de la diversité végétale sur la durée de cette période. Les conditions environnementales ont contribué à la convergence dans la réponse phénologique des communautés au sein de chacun des milieux humides, ce qui s'est traduit par une différence importante dans le moment où débute la croissance entre les différents milieux humides et entre les années. Au contraire, la diversité végétale a contribué à la divergence de réponse à la fin de la période de croissance des communautés de plantes. Cette divergence a eu pour effet de réduire les différences entre les milieux humides et entre les années. Par conséquent, la diversité végétale, par l'entremise de la diversité d'assemblage et de l'asynchronie de réponse entre les communautés, s'est avérée avoir un effet stabilisant sur la phénologie de verdissement des communautés végétales de milieux humides, ce qui supporte les observations effectuées dans d'autres études (p.ex. : Wilcox et al., 2017).

Donc, la durée de la période de verdissement des plantes s'est avérée être un équilibre dynamique entre l'effet déstabilisant des conditions environnementales au début de la période de verdissement et l'effet stabilisant de la diversité végétale à la fin de la saison. À notre connaissance, il s'agit de la première étude à montrer l'interaction entre les conditions environnementales et la composition en espèces des communautés et l'impact de cette interaction sur la phénologie des milieux humides. Basé sur nos observations, ce chapitre propose une nouvelle perspective dans les orientations des efforts de conservation des milieux humides qui devraient être orientés vers le maintien de la diversité des assemblages d'espèces plutôt que vers le maintien de la richesse en espèces au sein de l'ensemble des communautés pour s'assurer que les milieux humides soient aptes à s'adapter aux perturbations anthropiques et aux changements globaux.

Le chapitre II a exploré le potentiel d'un indice permettant d'estimer le nombre de patrons de verdissement au sein des communautés végétales de prairies humides. Nous avons développé un indice basé sur la décomposition en valeur singulière que nous avons appliquée aux séries temporelles de croissance dans un écosystème de prairie humide. Ainsi, le verdissement de la végétation représentée dans chacun des pixels était suivie dans le temps ce qui a permis d'estimer le nombre de patrons de verdissement différents présent dans chacune des communautés. Bien que de nombreuses études aient montré une relation entre la richesse en espèces et la diversité fonctionnelle (ex.: Hector et al., 1999, Petchey and Gaston, 2002, Schnoor et al., 2015, Tilman et al., 1997), nos résultats suggèrent plutôt une contribution négligeable de la richesse en espèce sur le nombre de patrons de verdissement observé. Par contre, le nombre de patrons de verdissement observé au sein des communautés a eu un effet positif sur la durée de la période de verdissement ce qui suggère une plus grande complémentarité dans la réponse phénologique des individus présents et une utilisation plus complète de la fenêtre temporelle disponible pour la croissance. Il semble que la composition fonctionnelle soient des facettes de la biodiversité plus importantes à prendre en compte telle que suggéré également par van der Plas (2019). À notre

connaissance, il s'agit du premier indice permettant de déterminer de manière automatisée la diversité de réponses phénologiques observée à l'échelle des communautés végétales. Ce chapitre suggère encore une fois d'orienter les efforts de conservation des milieux humides de manière à conserver cette diversité de patrons de verdissement. Une meilleure connaissance des facteurs qui contrôlent la diversité de réponse phénologique s'avère essentielle puisque les traits phénologiques des espèces présentes pourraient être de meilleurs indicateurs de la durée de la période de verdissement que le nombre d'espèces présentes au sein des communautés de milieux humides.

Le chapitre III a évalué l'importance de la variabilité temporelle de la richesse en espèce et son influence sur notre capacité à détecter une tendance temporelle dans le nombre d'espèces observées dans un endroit donné au fil du temps. Nous avons quantifié le nombre d'espèces présentes dans des communautés d'oiseaux forestiers et de plantes de milieux humides pour déterminer la variabilité dans le nombre d'espèces observé au sein des communautés sur une période de 4 ans. Nous avons utilisé les taux d'extinction actuelle qui sont observés à l'échelle de la planète et avons utilisé une approche par simulation pour déterminer combien d'années il faudrait pour détecter un changement dans le nombre d'espèces observées à un endroit donné et combien il faudrait perdre d'espèces au cours d'une décennie pour être en mesure de détecter un changement compte tenu de la précision de la mesure de la richesse en espèce que nous avons observée. Nos résultats suggèrent qu'il faudrait faire un suivi sur plus d'une décennie pour être en mesure de détecter un changement aux taux d'extinction que nous connaissons actuellement dans la majorité des communautés. Il faudrait également perdre plus de trois espèces de plantes et 8 espèces d'oiseaux dans une décennie pour détecter un changement dans le nombre d'espèces observé dans la majorité des communautés suivies. Nos résultats révèlent donc l'importance d'être prudent dans l'interprétation des tendances observées au sein des communautés en se basant sur des suivis de trop courte durée et soulèvent l'importance des suivis



permanents s'échelonnant sur plusieurs décennies pour être en mesure de suivre l'évolution de la diversité à l'échelle des communautés et s'assurer de pouvoir tirer des conclusions justes sur l'état de la diversité.

En résumé, cette thèse aura contribué à l'implantation d'un réseau de suivi automatisé de la végétation et de la biodiversité végétale présente dans cinq milieux humides permettant de répliquer les plans expérimentaux traditionnellement utilisés pour étudier les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. S'appuyant sur les observations issues de ce réseau, cette thèse a permis de montrer que la richesse en espèces n'était pas un bon indicateur de la phénologie de verdissement des plantes de milieux humides. En effet, nous avons répliqué l'étude de la relation entre la richesse en espèce et la phénologie du verdissement près une vingtaine de fois (4 années x 5 écosystèmes), sans jamais observer de patrons robustes. Par contre, nous avons montré pour la première fois que l'asynchronie dans la phénologie du verdissement en milieux naturels pouvait permettre d'atténuer les variations induites par des changements de conditions environnementales. Cette thèse aura également contribué au développement d'un nouvel indice de diversité fonctionnel s'appuyant sur le nombre de patrons de verdissement observés dans des séquences « time-lapse » des communautés végétales. Les principaux avantages de cet indice sont reliés à son indépendance de l'identité des espèces présente et qu'il peut être obtenu à partir d'une série de photos.. Cette thèse aura enfin permis d'identifier certaines contraintes associées à l'utilisation de la richesse en espèces comme indicateur du fonctionnement des écosystèmes et de l'importance de réaliser des suivisécologiques sur des longues périodes. Cette thèse aura ainsi montré que les réseaux de suivi automatisé à l'aide de l'imagerie numérique, tel que le réseau SAuVER, représentent une option intéressante pour augmenter la résolution spatiale et temporelle des écosystèmes. Perspectives de recherche

#### 4.1.1 Modélisation de la réponse phénologique des espèces

La méthodologie utilisée dans le cadre de cette thèse ne nous a pas permis de déterminer si l'effet stabilisant de la diversité d'assemblage sur la durée de la période de croissance était dû à la présence d'espèces fonctionnellement redondante au sein des communautés végétales de milieux humides, mais complémentaires dans leurs réponses aux conditions environnementales (Chapitre I). Idem pour le nombre de patrons phénologiques où l'identité des espèces présentes pourrait fournir une part d'explication. Une meilleure connaissance des stratégies phénologiques pour chacune des espèces présentes est essentielle pour répondre à ces questions. Puisque la phénologie est en grande partie basée sur l'activité métabolique des plantes, une approche basée sur les besoins thermiques propres au développement de chaque espèce pourrait permettre de modéliser leur réponse phénologique en fonction de ces besoins. La distribution spatiale des espèces est grandement liée à leur phénologie (Chuine et Beaubien, 2001; Chuine, 2010). En effet, la phénologie des plantes doit être adaptée aux conditions environnementales présentes dans les milieux dans lesquelles elles évoluent pour être en mesure de compléter leur cycle vital. La température est le facteur le plus influent sur le développement de la végétation dans les zones tempérées d'Amérique du Nord. Ainsi, dans les latitudes nord, les températures froides observées pendant une bonne partie de l'année contraignent la croissance de la végétation à une période de temps définie par ces températures. Les espèces doivent être en mesure de compléter l'ensemble des phases de leur cycle vitales sous ces conditions. Au sud, des températures trop chaudes contraignent également la distribution de certaines espèces puisque sous ces températures, l'activité métabolique de plusieurs espèces peut-être ralenti au point où elles ne sont pas en mesure de compléter leur cycle dans ces conditions. Ainsi, la distribution des espèces est adaptée à leur phénologie (Chuine, 2010). Basé sur la distribution des espèces il pourrait être possible d'estimer les températures minimales et maximales sous lesquelles ces espèces sont en mesure de se développer. L'utilisation de modèles de croissance et de développement de la

végétation tels que ceux utilisés en agronomie où les principaux intrants sont la température minimale, optimale et maximale permettrait de modéliser et simuler les différentes stratégies phénologiques de croissance des espèces et de voir comment les différences d'assemblage favorisent l'asynchronie de réponses phénologiques et comment la composition en espèce détermine le nombre de patrons de croissance au sein des communautés végétales (Yan et Hunt, 1999).

#### 4.1.2 Imprécision de la mesure de la richesse en espèce et fonctionnement des écosystèmes naturels

Les études réalisées sur la relation entre le fonctionnement des écosystèmes et la biodiversité en milieu naturel sont souvent considérées comme étant plus représentatives puisqu'il n'y a aucune manipulation de l'assemblage des communautés contrairement à ce qui est observé dans les plans d'expérience semi-contrôlés. Cependant, ce fait particulier implique que la mesure du nombre d'espèces présent dans chacune des communautés dépend de la stochasticité naturelle de ces communautés et de la probabilité de détection des espèces. Bien que l'imprécision de la mesure de la richesse en espèces soit connue de la communauté scientifique, aucune étude à notre connaissance ne s'est penchée sur les impacts potentiels de cette imprécision sur notre interprétation de la relation entre la richesse spécifique et le fonctionnement des écosystèmes dans les milieux naturels et sur notre interprétation de cette relation.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

La phénologie de verdissement des plantes est une science multidisciplinaire où se combinent les notions de climatologie, d'écologie et de biologie évolutive qui fait aujourd'hui appel également aux plus récentes technologies d'imagerie digitale pour nous permettre de mieux comprendre sa dynamique et les facteurs qui la régulent. Bien que la richesse en espèces se soit avérée être un facteur de moindre importance, il n'en demeure pas moins que d'autres dimensions de la diversité végétale (nombre de patrons de croissance et diversité d'assemblages d'espèces) se sont avérées exercer un contrôle important sur la stabilité de la phénologie de croissance de la végétation. La simplicité de la mesure de la richesse en espèces justifie d'investir plus d'efforts pour prendre en considération les problématiques associées à l'imprécision de la mesure et de mieux comprendre les impacts sur notre interprétation de la relation avec le fonctionnement des écosystèmes puisque cet indice de diversité risque d'être de plus en plus utilisée particulièrement dans le contexte des sciences citoyennes. Par contre, cette thèse a également permis de montrer que différentes dimensions de la biodiversité devraient être considérées comme des cibles de conservation pour orienter les efforts qui sont faits pour protéger les milieux humides vu leur importance en tant qu'indicateur de l'état des fonctions de ces milieux.

## RÉFÉRENCES

Abu-Asab, M. S., Peterson, P. M., Shetler, S. G., et Orli, S. S. 2001. Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodiversity & Conservation* 10: 597-612.

Aikens, E. O., Mysterud, A., Merkle, J. A., Cagnacci, F., Rivrud, I. M., Hebblewhite, M., Hurley, M. A., Peters, W., Bergen, S., De Groeve, J., Dwinell, S. P. H., Gehr, B., Heurich, M., Hewison, A. J. M., Jarnemo, A., Kjellander, P., Kröschel, M., et Licoppe, A. 2020. Wave-like patterns of plant phenology determine ungulate movement tactics. *Current Biology* 30: 3444-3449.

Al-Mufti, M. M., Sydes, C. L., Furness, S. B., Grime, J. P., et Band, S. R. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *The Journal of Ecology* 65: 759-791.

Aono, Y., et Saito, S. 2010. Clarifying springtime temperature reconstructions of the medieval period by gap-filling the cherry blossom phenological data series at Kyoto, Japan. *International journal of biometeorology* 54: 211-219.

Aarssen, L.W. 1997. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos* 80: 183-184.

Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J. S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., et Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters* 9: 1146-1156.

Bórnez, K., Descals, A., Verger, A., et Peñuelas, J. 2020. Land surface phenology from VEGETATION and PROBA-V data. Assessment over deciduous forests. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 84: 101974.

Brander, L., Brouwer, R., et Wagtendonk, A. 2013. Economic valuation of regulating services provided by wetlands in agricultural landscapes: A meta-analysis. *Ecological Engineering* 56: 89-96.

Brown, T. B., Hultine, K. R., Steltzer, H., Denny, E. G., Denslow, M. W., Granados, J., Henderson, S., Moore, D., Nagai, S., SanClements, M., Sánchez-Azofeida, A., Sonnentag, O., Tazik, D. et Richardson, A. D. 2016. Using phenocams to monitor our changing Earth: toward a global phenocam network. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14: 84-93.

Buchanan - Wollaston, V., Earl, S., Harrison, E., Mathas, E., Navabpour, S., Page, T., et Pink, D. 2003. The molecular analysis of leaf senescence – a genomics approach. *Plant biotechnology journal* 1: 3-22.

Burg, S., Rixen, C., Stöckli, V., et Wipf, S. 2015. Observation bias and its causes in botanical surveys on high-alpine summits. *Journal of Vegetation Science* 26: 19-200.

Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., et Bruno, J. 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 80: 1187512.

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

Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M. et Jousseau, C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989–992. Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., et Palmer, T.M. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Scientific Advances* 1: e1400253.

Chuine, I. 2010. Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 3149-3160.

Chuine, I., et Beaubien, E. G. 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters* 4: 500-510.

Cleland, E. E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H. A., et Schwartz, M. D. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 357-365

Delpierre, N., Dufrêne, E., Soudani, K., Ulrich, E., Cecchini, S., Boé, J., et François, C. 2009. Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. *Agricultural and Forest meteorology* 149: 938-948.

Dennett, J. M., et Nielsen, S. E., 2019. Detectability of species of *Carex* varies with abundance, morphology, and site complexity. *Journal of Vegetation Science*.

Diez, J. M., Ibáñez, I., Miller - Rushing, A. J., Mazer, S. J., Crimmins, T. M., Crimmins, M. A., Bertelsen, C. D., et Inouye, D. W. 2012. Forecasting phenology: from species variability to community patterns. *Ecology letters* 15: 545-553.

Dornelas, M., Gotelli, N. J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., et Magurran, A. E. 2014. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science* 344: 296-299.

Dornelas, M., Magurran, A. E., Buckland, S. T., Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K., Curtis, T., Gaston, K. J., Gotelli, N. J., Kosnik, M. A., McGill, B., McCune J. L., Morlon, H., Mumby, P. J., Øvreås, L., Studeny, A., et Vellend, M. 2013. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20121931.

Du, Y., Yang, B., Chen, S. C., et Ma, K. 2019. Diverging shifts in spring phenology in response to biodiversity loss in a subtropical forest. *Journal of Vegetation Science* 30: 1175-1183.

Duffy, J.E. 2009. Why biodiversity is important to functioning of real-world ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 437–444. Fajardo, A., et Siefert, A. 2016. Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia* 180: 951-959.

Fisher J. I. et Mustard J. F. 2007. Cross-scalar satellite phenology from ground, Landsat, and MODIS data. *Remote Sensing of Environment* 109: 261-273.

Flynn, D. F. B., et E. M. Wolkovich, E. M. 2018. Temperature and photoperiod drive spring phenology across all species in a temperate forest community. *New Phytologist* 219: 1353-1362. Fredeen, A. L., Raab, T. K., Rao, I. M., and Terry, N. 1990. Effects of phosphorus nutrition on photosynthesis in *Glycine max* (L.) Merr. *Planta* 181: 399-405.

Freschet, G., Cornelissen, J. H. C., van Logtestijn, R. S. P. et Aerts, R. 2010 Evidence of the plant economics spectrum in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98: 362-373.



Gaertner, B. A., Zegre, N., Warner, T., Fernandez, R., He, Y., et Merriam, E. R. 2019. Climate, forest growing season, and evapotranspiration changes in the central Appalachian Mountains, USA. *Science of the total Environment* 650: 1371-1381.

Gao, M., Wang, X., Meng, F., Liu, Q., Li, X., Zhang, Y., et Piao, S. 2020. Three-dimensional change in temperature sensitivity of northern vegetation phenology. *Global Change Biology* 26: 5189-5201.

Garonna, I., de Jong, R., Stöckli, R., Schmid, B., Schenkel, D., Schimel, D., et Schaepman, M. E. 2018. Shifting relative importance of climatic constraints on land surface phenology. *Environmental Research Letters* 13: 024025

Gill, A. L., Gallinat, A. S., Sanders-DeMott, R., Rigden, A. J., Short Gianotti, D. J., Mantooth, J. A., et Templer, P. H. 2015. Changes in autumn senescence in northern hemisphere deciduous trees: a meta-analysis of autumn phenology studies. *Annals of Botany* 116: 875-888.

Gordo, O., et Sanz, J. J. 2010. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology* 16: 1082-1106.

Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter, and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902–910. Hammond, M., Loreau, M., De Mazancourt, C., et Kolasa, J. 2020. Disentangling local, metapopulation, and cross-community sources of stabilization and asynchrony in metacommunities. *Ecosphere* 11: e03078

Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G. et al. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286: 1123-1127.

Honour, S. L., Bell, J. N. B., Ashenden, T. W., Cape, J. N., et Power, S. A. 2009. Responses of herbaceous plants to urban air pollution: effects on growth, phenology and leaf surface characteristics. *Environmental Pollution*, 157: 1279-1286.

Hörtensteiner, S., et Feller, U. 2002. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *Journal of experimental botany* 53: 927-937.

Huston, M.A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110: 449–460. Ishii, H., et Asano, S. 2010. The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. *Ecological Research* 25: 715-722.

Jeong, S. J., HO, C. H., GIM, H. J., et Brown, M. E. 2011. Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1982–2008. *Global Change Biology*, 17: 2385-2399.

Keddy P. A. 2010. *Wetland ecology: principles and conservation*. United Kingdom: Cambridge University Press.

Keenan, T. F., Gray, J., Friedl, M. A., Toomey, M., Bohrer, G., Hollinger, D. Y., Munger, J. W., O’Keefe, J., Schmid, H. P., Wing, I. S., et Richardson, A. D. 2014. Net carbon uptake has increased through warming-induced changes in temperate forest phenology. *Nature Climate Change* 4: 598-604.

Koebisch, F., Sonnentag, O., Järveoja, J., Peltoniemi, M., Alekseychik, P., Aurela, M., Arslan, A. N., Dinsmore, K., Gianelle, D., Helfter, C., Jackowic-Korczynski, M., Korrensalo, A., Leith, F., Linkosalmi, M., Lohila, A., Lund, M., Maddison, M., Mammarella, I., Mander, Ü, Minkkinen, K., Pickard, A., Pullen, J. W. M., Tuittila, E.-S., Nisslon, M.B., et Peichl, M. 2020. Refining the role of phenology in regulating gross ecosystem productivity across European peatlands. *Global Change Biology* 876-887.

Lemmens, C. M. H. M., Boeck, H., Zavalloni, C., Nijs, I., et Ceulemans, R. 2008. How is phenology of grassland species influenced by climate warming across a range of species richness?. *Community Ecology* 9: 33-42.

Li, Y., He, N., Hou, J., Xu, L., Liu, C., Zhang, J., Wang, Q., Zhang, X. et Wu, X. 2018. Factors influencing leaf chlorophyll content in natural forests at the biome scale. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6: 64.

Lieth, H. 1974. Purposes of a Phenology Book. In *Phenology and Seasonality Modeling*. Springer-Verlag, New York pp. 3-19.

Linderholm, H. W. 2006. Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology* 137: 1-14.

Loreau M, de Mazancourt C. 2013. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters* 16: 106-115.

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

Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H., et Woodfin, R. M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-737.

Nagata, N., Tanaka, R., Satoh, S., et Tanaka, A. 2005. Identification of a vinyl reductase gene for chlorophyll synthesis in *Arabidopsis thaliana* and implications for the evolution of *Prochlorococcus* species. *Plant Cell* 17: 233–240. Noormets A. 2009. Phenology of ecosystem processes: applications in global change research. New York: Springer-Verlag New York.

Oehri, J., Schmid, B., Schaepman-Strub, G., et Niklaus, P. A. 2017. Biodiversity promotes primary productivity and growing season lengthening at the landscape scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 10160-10165.

Oehri, J., Schmid, B., Schaepman-Strub, G., et Niklaus, P. A. 2020. Terrestrial land-cover type richness is positively linked to landscape-level functioning. *Nature communications* 11: 1-10.

Osada, N., et Hiura, T. 2019. Intraspecific differences in spring leaf phenology in relation to tree size in temperate deciduous trees. *Tree physiology* 39: 782-791.

Pan, Y., Cieraad, E., Armstrong, J., Armstrong, W., Clarkson, B. R., Colmer, T. D., Ole Pedersen, O., Eric J. W. Visser, E. J. W., Laurentius A. C. J. Voesenek, L. A. C. J., et van Bodegom, P. M. 2020. Global patterns of the leaf economics spectrum in wetlands. *Nature communications* 11: 1-9.

Pan, Y., Cieraad, E., et van Bodegom, P. M. 2019. Are ecophysiological adaptive traits decoupled from leaf economics traits in wetlands?. *Functional Ecology*, 33: 1202-1210.

Paoli, A., Weladji, R. B., Holand, Ø., et Kumpula, J. 2020. The onset in spring and the end in autumn of the thermal and vegetative growing season affect calving time and reproductive success in reindeer. *Current Zoology* 66: 123-134.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution Systematics* 37: 637-669.

Pau, S., Wolkovich, E. M., Cook, B. I., Davies, T. J., Kraft, N. J., Bolmgren, K., Bolmgren, K., Betancourt, J. L., et Cleland, E. E. 2011. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global Change Biology* 17: 3633-3643.

Peichl, M., Gažovič, M., Vermeij, I., de Goede, E., Sonnentag, O., Limpens, J., et Nilsson, M. B. 2018. Peatland vegetation composition and phenology drive the seasonal trajectory of maximum gross primary production. *Scientific Reports* 8: 1-11.

Pérez-Ramos, I. M., Cambrollé, J., Hidalgo-Galvez, M. D., Matías, L., Montero-Ramírez, A., Santolaya, S., et Godoy, Ó. 2020. Phenological responses to climate change in communities of plants species with contrasting functional strategies. *Environmental and Experimental Botany* 170: 103852.

Petchey, O.L. and Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.

Piao, S., Friedlingstein, P., Ciais, P., Viovy, N., et Demarty, J. 2007. Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(3).

Piao, S., Liu, Q., Chen, A., Janssens, I. A., Fu, Y., Dai, J., Liu, L., Lian, X., Shen, M., et Zhu, X. 2019. Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Global Change Biology* 25: 1922-1940.

Potts, D. L., Minor, R. L., Braun, Z., et Barron-Gafford, G. A. 2017. Photosynthetic phenological variation may promote coexistence among co-dominant tree species in a Madrean sky island mixed conifer forest. *Tree Physiology* 37: 1229-1238.

Prevéy, J., Vellend, M., Rüger, N., Hollister, R. D., Bjorkman, A. D., Myer-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Clark, K., Cooper, E. J., Elberling, B., Fossa, A. M., Henry, G. H. R., Høye, T. T., Jónsdóttir, I. S. Klanderud, K., Lévesque, E., Mauritz, M., Molau, U., Natali, S. M., Oberbauer, S. F., Panchen, A. A., Post, E., Rumpf, S. B., Schmidt, N. M., Schuur, E. A. G., Semenchuk, P. R., Troxler, T., Welker, J. M., et Rixen, C. 2017. Greater temperature sensitivity of plant phenology at colder sites: implications for convergence across northern latitudes. *Global Change Biology* 23: 2660-2671.

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

Reintal, M., Tali, K., Haldna, M. et Kull, T. 2010. Habitat preferences as related to the prolonged dormancy of perennial herbs and ferns. *Plant Ecology* 210: 111-123.

Rheault, G., Proulx, R., et Bonin, L. 2015. Plant species richness prolongs the growing season of freely assembled riparian herbaceous communities under dry climatic conditions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 200: 71-78.

Richardson, A. D. 2019. Tracking seasonal rhythms of plants in diverse ecosystems with digital camera imagery. *New Phytologist* 222: 1742-1750.

Richardson, A. D., Andy Black, T., Ciais, P., Delbart, N., Friedl, M. A., Gobron, N., Hollinger, D. Y., Kutsch, W. L., Longdoz, B., Luyssaert, S., Migliavacca, M., Montagnani, L., Munger, J. W., Moors, E., Piao, S., Rebmann, C., Reichstein, M., Saigusa, N., Tomelleri, E., Vargas, R., et Varlagin, A. 2010. Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 3227-3246.

Rumpff, L., Coates, F., et Morgan, J. W. 2010. Biological indicators of climate change: evidence from long-term flowering records of plants along the Victorian coast, Australia. *Australian Journal of Botany* 58: 428-439.

Roth, T., Allan, E., Pearman, P.B., et Amrhein, V. 2018. Functional ecology and imperfect detection of species. *Methods in Ecology and Evolution* 9: 917-928.

Schnoor, T., Bruun, H.H. and Olsson, P.A. 2015. Soil disturbance as a grassland restoration measure—effects on plant species composition and plant functional traits. *Plos One*, 10: e0123698.

Shen, M., Piao, S., Chen, X., An, S., Fu, Y. H., Wang, S., Cong, N., et Janssens, I. A. 2016. Strong impacts of daily minimum temperature on the green-up date and summer greenness of the Tibetan Plateau. *Global Change Biology* 22: 3057-3066.

Shen, X., Liu, B., Xue, Z., Jiang, M., Lu, X., et Zhang, Q. 2019. Spatiotemporal variation in vegetation spring phenology and its response to climate change in freshwater marshes of Northeast China. *Science of the Total Environment* 666: 1169-1177.

Sims, D. A., et Gamon, J.A. 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote sensing of environment* 81: 337-354. Sonnentag, O., Hufkens, K., Teshera-Sterne, C., Young, A. M., Friedl, M., Braswell, B. H., Milliman, T., O'Keefe, J., et Richardson, A. D. 2012. Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* 152: 159-177.

Sólymos, P., Matsuoka, S.M., Stralberg, D., Barker, N.K.S., et Bayne, E.M. 2018. Phylogeny and species traits predict bird detectability. *Ecography* 41: 1595-1603.

Srivastava, D.S. et Velland, M. 2005. Biodiversity–ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 267-294. Tanentzap, A. J., et Lee, W. G. 2017. Evolutionary conservatism explains increasing relatedness of plant communities along a flooding gradient. *New Phytologist*, 213: 634-644.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. et Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300-1302. Tilman, D., Peter B. Reich, P. B., et Johannes MH Knops, J. M. H. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441: 629-632.

Tilman, D., Isbell, F., et Cowles, J. M. 2014. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 471-493.

Toomey, M., Friedl, M.A., Frohling, S., Hufkens, K., Klosterman, S., Sonnentag, O., Baldocchi, D.D., Bernacchi, C.J., Biraud, S.C., Bohrer, G. et Brzostek, E. 2015. Greenness indices from digital cameras predict the timing and seasonal dynamics of canopy - scale photosynthesis. *Ecological Applications*, 25: 99-115.



Träger, S., Öpik, M., Vasar, M., et Wilson, S. D. 2019. Belowground plant parts are crucial for comprehensively estimating total plant richness in herbaceous and woody habitats. *Ecology* 100: e02575.

Ustin, S. L., & Gamon, J. A. 2010. Remote sensing of plant functional types. *New Phytologist* 186: 795-816.

Vačkář, D., ten Brink, B., Loh, J., Baillie, J. E., et Reyers, B. 2012. Review of multispecies indices for monitoring human impacts on biodiversity. *Ecological Indicators* 17: 58-67.

van der Plas, F. 2019. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews* 94: 1220-1245.

Vellend, M., Baeten, L., Myers-Smith, I. H., Elmendorf, S. C., Beauséjour, R., Brown, C. D., De Frenne, P., Verheyen, K., et Wipf, S. 2013. Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*

Virtanen, O., Constantinidou, E., et Tyystjärvi, E. 2020. Chlorophyll does not reflect green light—how to correct a misconception. *Journal of Biological Education* 110: 19456-19459.

Walther, B. A., et Moore, J. L. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28: 815-829.

Wang, S., et Loreau, M. 2016. Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities. *Ecology letters* 15: 510-518.

Wardle, D.A. & Jonsson, M. 2010. Biodiversity effects in real ecosystems – a response to Duffy. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8: 10-11.

Whittington, H. R., Tilman, D., Wragg, P. D., et Powers, J. S. 2015. Phenological responses of prairie plants vary among species and year in a three - year experimental warming study. *Ecosphere* 6: 1-15.

Wilcox, K. R., Tredennick, A. T., Koerner, S. E., Grman, E., Hallett, L. M., Avolio, M. L., La Pierre, K. J., Houseman, G. R., Isbell, F., Johnson, D. S., Alatalo, J. M., Baldwin, A. H., Bork, E. W., Boughton, E. H., Bwman, W. D., Britton, A., J., Chaill Jr, J. F., Collins, S. L., Du, G., Eskelinen, A., Gough, L., Jentsch, A., Kern, C., Klanderud, K., Knapp, A. K., Kreyling, J., Luo, Y., McLaren, J. E., Megonigal, P., Onipchenko, V., Prevéy, J., Price, J. N., Robinson, C. H., Sala, O. E., Smith, M. D., Soudzilovskaia, A. A., Souza, L., Tilman, D., White, S. R., Xu, Z., Yahdjian, L., Yu, Q., et Zhang, Y. 2017. Asynchrony among local communities stabilises ecosystem function of metacommunities. *Ecology letters* 20: 1534-1545.

Winkler, D. E., Butz, R. J., Germino, M. J., Reinhardt, K., et Kueppers, L. M. 2018. Snowmelt timing regulates community composition, phenology, and physiological performance of alpine plants. *Frontiers in Plant Science* 9: 1140.

Wolken, J. J., Mellon, A. D., et Greenblatt, C. L. 1955. Environmental factors affecting growth and chlorophyll synthesis in euglena. I. physical and chemical. II. The effectiveness of the spectrum for chlorophyll synthesis. *Journal of Protozoology* 2: 89-96.

Wolkovich, E. M., Cook, B. I., et Davies, T. J. 2014. Progress towards an interdisciplinary science of plant phenology: building predictions across space, time and species diversity. *New Phytologist* 201: 1156-1162.

Wolkovich, E. M., et Cleland, E. E. 2011. The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 287-294.

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

Wright, J.P. et Sutton-Grier, A. 2012. Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? *Functional Ecology* 26: 1390–1398. Xie, Y., Wang, X., et Silander, J. A. 2015. Deciduous forest responses to temperature, precipitation, and drought imply complex climate change impacts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 13585-13590.

Xie Y, Civco D. L, Silander J. A. 2018a. Species-specific spring and autumn leaf phenology captured by time-lapse digital cameras. *Ecosphere* 9: e02089.

Xie, Y., Wang, X., Wilson, A. M., et Silander Jr, J. A. 2018. Predicting autumn phenology: how deciduous tree species respond to weather stressors. *Agricultural and Forest Meteorology* 250: 127-137.

Xu Z, Ren H, Li M-H, van Ruijven J, Han X, Wan S, Li H, Yu Q, Jiang Y, Jiang L. 2015. Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony. *Journal of Ecology* 103: 1308-1316.

Yan, W., et Hunt, L. A. 1999. An equation for modelling the temperature response of plants using only the cardinal temperatures. *Annals of Botany*, 84, 607-614.

Zettlemyer, M. A., Schultheis, E. H., et Lau, J. A. 2019. Phenology in a warming world: differences between native and non-native plant species. *Ecology Letters* 22: 1253-1263.

Zhou, G. S. 2003. Effect of water stress on photochemical activity of chloroplast from wheat. *Journal of Beijing Agricultural College* 18 : 188-190.

## ANNEXE A

BASE DE DONNÉES UTILISÉE DANS LE CADRE DU CHAPITRE I

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2013	scirbi	21	175	277	102	6	NA	NA
2013	scirbi	23	183	273	90	6.25	NA	NA
2013	scirbi	24	166	263	97	6.25	NA	NA
2013	scirbi	25	184	270	86	5.75	NA	NA
2013	scirbi	26	189	291	102	2.75	NA	NA
2013	scirbi	27	171	262	91	5.25	NA	NA
2013	scirbi	29	164	279	115	4.75	NA	NA
2013	scirbi	30	147	275	128	2.25	NA	NA
2013	scirbi	31	157	265	108	3.25	NA	NA
2013	scirbi	32	148	265	117	4.25	NA	NA
2013	scirbi	33	148	258	110	3.25	NA	NA
2013	scirbi	34	164	268	104	5.5	NA	NA
2013	scirbi	35	166	257	91	3.75	NA	NA
2013	scirbi	36	155	260	105	1.25	NA	NA
2013	scirbi	37	154	251	97	2	NA	NA
2013	scirbi	38	153	283	130	1.25	NA	NA
2013	scirbi	39	177	276	99	4.25	NA	NA
2013	scirbi	40	136	266	130	5.5	NA	NA
2013	tortue	1	162	NA	NA	5	NA	NA

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2013	tortue	10	160	NA	NA	5.75	NA	NA
2013	tortue	11	160	250	90	10	NA	NA
2013	tortue	12	144	252	108	10	NA	NA
2013	tortue	13	151	255	104	7.5	NA	NA
2013	tortue	15	159	253	94	7	NA	NA
2013	tortue	16	148	248	100	3.25	NA	NA
2013	tortue	17	172	NA	NA	5.25	NA	NA
2013	tortue	18	146	269	123	4.75	NA	NA
2013	tortue	19	141	252	111	7.25	NA	NA
2013	tortue	2	151	272	121	6	NA	NA
2013	tortue	20	159	262	103	7	NA	NA
2013	tortue	4	162	260	98	3.75	NA	NA
2013	tortue	5	152	273	121	3	NA	NA
2013	tortue	6	117	236	119	4	NA	NA
2013	tortue	7	147	253	106	4.25	NA	NA
2013	tortue	9	149	253	104	4	NA	NA
2013	umiujaq	61	163	258	95	1	NA	NA
2013	umiujaq	62	162	248	86	1	NA	NA
2013	umiujaq	63	165	255	90	3.75	NA	NA

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2013	umiujaq	64	172	255	83	6.5	NA	NA
2013	umiujaq	65	168	249	81	5.75	NA	NA
2013	umiujaq	66	166	246	80	6.5	NA	NA
2013	umiujaq	67	163	256	93	4	NA	NA
2013	umiujaq	70	166	262	96	5.75	NA	NA
2013	umiujaq	71	168	248	80	3.5	NA	NA
2013	umiujaq	72	167	254	87	4	NA	NA
2013	umiujaq	73	166	264	98	2.25	NA	NA
2013	umiujaq	74	180	247	67	2.25	NA	NA
2013	bog	48	170	NA	NA	7.75	NA	NA
2013	bog	49	155	247	92	4	NA	NA
2013	bog	54	170	250	80	5.5	NA	NA
2013	bog	57	149	268	119	6.75	NA	NA
2013	bog	58	156	244	88	4	NA	NA
2013	bog	59	158	249	91	5.5	NA	NA
2013	bog	60	149	267	118	8.25	NA	NA
2014	scirbi	21	187	277	90	8.75	NA	NA
2014	scirbi	22	180	269	89	7	NA	NA
2014	scirbi	23	181	267	86	6.5	NA	NA



Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2014	scirbi	24	178	266	88	6	NA	NA
2014	scirbi	25	179	274	95	7.5	NA	NA
2014	scirbi	26	164	288	124	2.5	NA	NA
2014	scirbi	27	184	271	87	4.25	NA	NA
2014	scirbi	28	177	266	89	2.75	NA	NA
2014	scirbi	29	173	285	112	7.5	NA	NA
2014	scirbi	30	169	268	99	3.75	NA	NA
2014	scirbi	31	169	270	101	2.5	NA	NA
2014	scirbi	32	170	265	95	3	NA	NA
2014	scirbi	33	166	260	94	2	NA	NA
2014	scirbi	35	175	266	91	3.25	NA	NA
2014	scirbi	36	183	282	99	3	NA	NA
2014	scirbi	37	175	261	86	2.25	NA	NA
2014	scirbi	38	170	277	107	1.75	NA	NA
2014	scirbi	39	184	270	86	5.25	NA	NA
2014	scirbi	40	161	271	110	6	NA	NA
2014	tortue	1	146	258	112	5.75	NA	NA
2014	tortue	10	145	260	115	6.5	NA	NA
2014	tortue	11	149	256	107	8.25	NA	NA

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2014	tortue	12	137	254	117	10.25	NA	NA
2014	tortue	13	147	250	103	7	NA	NA
2014	tortue	14	143	262	119	5	NA	NA
2014	tortue	15	154	277	123	7	NA	NA
2014	tortue	16	119	223	104	4.5	NA	NA
2014	tortue	17	153	252	99	5.75	NA	NA
2014	tortue	18	147	267	120	7	NA	NA
2014	tortue	19	145	246	101	6.5	NA	NA
2014	tortue	2	143	263	120	5.5	NA	NA
2014	tortue	20	147	270	123	7.75	NA	NA
2014	tortue	4	137	265	128	4	NA	NA
2014	tortue	5	145	263	118	4	NA	NA
2014	tortue	6	140	263	123	4.5	NA	NA
2014	tortue	7	140	260	120	4.25	NA	NA
2014	tortue	8	151	259	108	5	NA	NA
2014	tortue	9	145	253	108	4.5	NA	NA
2014	bog	41	156	252	96	6	NA	NA
2014	bog	42	160	252	92	7	NA	NA
2014	bog	43	155	252	97	7	NA	NA

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2014	bog	44	147	264	117	7	NA	NA
2014	bog	45	153	246	93	4.75	NA	NA
2014	bog	46	150	NA	NA	8.75	NA	NA
2014	bog	48	147	249	102	6.25	NA	NA
2014	bog	49	158	241	83	4	NA	NA
2014	bog	50	142	259	117	7.25	NA	NA
2014	bog	51	155	255	100	8.75	NA	NA
2014	bog	52	150	261	111	7	NA	NA
2014	bog	53	156	NA	NA	10.5	NA	NA
2014	bog	54	155	247	92	3	NA	NA
2014	bog	55	166	266	100	8.75	NA	NA
2014	bog	55	158	267	109	5	NA	NA
2014	bog	57	150	258	108	7.25	NA	NA
2014	bog	58	149	245	96	5	NA	NA
2014	bog	59	160	246	86	4.25	NA	NA
2014	bog	60	143	261	118	6.75	NA	NA
2014	umiujaq	62	160	NA	NA	1	NA	NA
2014	umiujaq	64	173	247	74	7	NA	NA
2014	umiujaq	65	164	NA	NA	6	NA	NA

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2014	umiujaq	66	162	252	90	7	NA	NA
2014	umiujaq	67	162	254	92	5	NA	NA
2014	umiujaq	68	163	252	89	5	NA	NA
2014	umiujaq	69	165	254	89	5	NA	NA
2014	umiujaq	70	164	NA	NA	5.75	NA	NA
2014	umiujaq	71	163	NA	NA	3.5	NA	NA
2014	umiujaq	72	162	254	92	4.66666666666667	NA	NA
2014	umiujaq	73	163	259	96	2	NA	NA
2014	umiujaq	74	180	243	63	3.66666666666667	NA	NA
2015	scirbi	21	141	265	124	9.75	5.78	46.575
2015	scirbi	22	141	255	114	9.25	4.97	53.9
2015	scirbi	23	143	242	99	6	5.51	50.1
2015	scirbi	24	142	247	105	8	5.345	55.65
2015	scirbi	25	145	259	114	6.75	5.955	45.425
2015	scirbi	26	136	273	137	3.25	5.69	22.55
2015	scirbi	27	151	242	91	6	5.295	55.3
2015	scirbi	28	140	259	119	2.75	5.715	35.475
2015	scirbi	29	141	271	130	7.5	5.435	22.35
2015	scirbi	30	136	273	137	3.5	5.335	22.675

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2015	scirbi	31	138	268	130	2.75	5.26	27.725
2015	scirbi	32	140	252	112	3.75	5.415	21.625
2015	scirbi	33	140	251	111	2.25	5.75	14.225
2015	scirbi	34	150	250	100	10.25	5.19	38.575
2015	scirbi	35	151	248	97	3.25	5.1	52.575
2015	scirbi	36	134	282	148	2.5	5.645	43.75
2015	scirbi	37	137	249	112	2.75	5.755	36.975
2015	scirbi	38	134	271	137	3	5.72	34.575
2015	scirbi	39	153	253	100	6.25	5.255	51.325
2015	scirbi	40	148	269	121	7.5	5.475	57.05
2015	tortue	1	144	258	114	4.5	3.4975	88.3
2015	tortue	10	137	270	133	6	3.405	58.075
2015	tortue	11	150	267	117	9.25	3.845	80.075
2015	tortue	12	130	270	140	10	3.3925	70.575
2015	tortue	14	142	272	130	5	3.615	83.8
2015	tortue	15	144	277	133	7	3.3775	77.875
2015	tortue	16	147	259	112	3.5	3.465	82.5
2015	tortue	17	135	274	139	7.25	3.4425	77.125
2015	tortue	18	147	278	131	5	3.4375	66.225

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2015	tortue	19	138	262	124	5.75	3.6325	83.25
2015	tortue	2	137	272	135	7	3.4675	86.65
2015	tortue	20	147	280	133	9.25	3.45	67.225
2015	tortue	3	148	264	116	1	3.41	87.775
2015	tortue	4	145	278	133	4	3.41	86
2015	tortue	5	139	280	141	4.5	3.49	83.15
2015	tortue	6	139	280	141	4	3.4125	45.8
2015	tortue	7	145	271	126	4	3.41	86
2015	tortue	8	152	275	123	5.5	3.4125	74.725
2015	tortue	9	148	258	110	4	3.355	85.3
2015	bog	41	160	253	93	7.5	3.995	72.825
2015	bog	42	163	266	103	6	3.9475	37.225
2015	bog	43	159	258	99	5.75	3.9225	59.45
2015	bog	45	148	254	106	3.25	4.26	77.35
2015	bog	46	154	252	98	8.25	4.25	63.225
2015	bog	48	157	262	105	5.75	4.0375	56.125
2015	bog	49	156	242	86	7	4.0975	73.075
2015	bog	50	161	249	88	8.25	3.9975	66.125
2015	bog	51	161	262	101	9.75	3.97	65.35

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2015	bog	52	161	266	105	5.75	3.935	50.825
2015	bog	53	165	264	99	9	3.9775	37.6
2015	bog	54	152	254	102	4	4.115	72.2
2015	bog	55	158	NA	NA	4	3.9325	67.3
2015	bog	56	158	254	96	8.75	4.16	51.6
2015	bog	57	153	264	111	9	3.8325	63.075
2015	bog	58	157	255	98	5	3.8825	71.25
2015	bog	59	163	257	94	5.25	3.9725	62.6
2015	bog	60	151	267	116	8	3.9975	65.075
2015	bog	89	156	266	110	7.5	NA	NA
2015	umiujaq	61	169	263	94	1	5	21.725
2015	umiujaq	62	173	264	91	1	4.92	18.575
2015	umiujaq	63	179	259	80	3.75	4.7	72.95
2015	umiujaq	64	181	260	79	5.5	5.34	78.175
2015	umiujaq	65	178	NA	NA	4.25	4.68	51.45
2015	umiujaq	66	177	260	83	5.75	5.55	52
2015	umiujaq	67	179	261	82	5.75	5.21	35.65
2015	umiujaq	68	178	260	82	5	5.62	46.175
2015	umiujaq	69	180	262	82	5	5.71	50.9

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2015	umiujaq	70	176	265	89	6	4.67	50.175
2015	umiujaq	71	180	257	77	5	5.86	48.075
2015	umiujaq	72	173	261	88	4	5.38	47.125
2015	umiujaq	73	179	264	85	2	5.03	43.7
2015	umiujaq	74	188	245	57	2.25	5.18	86.6
2015	umiujaq	79	188	258	70	2.5	5.77	75.075
2015	umiujaq	81	175	258	83	6.5	6	40.6
2015	umiujaq	82	171	262	91	2.5	5.32	25.275
2015	umiujaq	83	179	263	84	2.25	5.45	40.025
2015	umiujaq	85	183	261	78	4.25	5.7	79.625
2015	umiujaq	86	181	259	78	6.5	4.89	73.075
2015	umiujaq	87	186	258	72	3.5	5.59	78.775
2015	umiujaq	88	178	263	85	3	5.52	79.5
2016	scirbi	21	166	271	105	10.25	NA	NA
2016	scirbi	22	161	271	110	10.5	NA	NA
2016	scirbi	24	170	260	90	7	NA	NA
2016	scirbi	25	170	267	97	9.5	NA	NA
2016	scirbi	26	162	284	122	3.75	NA	NA
2016	scirbi	27	174	258	84	6	NA	NA



Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2016	scirbi	28	164	NA	NA	3.75	NA	NA
2016	scirbi	29	159	278	119	5.5	NA	NA
2016	scirbi	30	155	270	115	5	NA	NA
2016	scirbi	31	156	265	109	2.25	NA	NA
2016	scirbi	32	157	259	102	4.25	NA	NA
2016	scirbi	33	155	259	104	3	NA	NA
2016	scirbi	34	158	258	100	9.5	NA	NA
2016	scirbi	35	165	246	81	3.5	NA	NA
2016	scirbi	36	159	278	119	3.5	NA	NA
2016	scirbi	37	157	252	95	3.5	NA	NA
2016	scirbi	38	157	273	116	3.5	NA	NA
2016	scirbi	39	164	261	97	3.75	NA	NA
2016	scirbi	40	158	266	108	6.5	NA	NA
2016	tortue	1	155	NA	NA	6.25	NA	NA
2016	tortue	10	157	263	106	7.75	NA	NA
2016	tortue	11	154	261	107	9.25	NA	NA
2016	tortue	12	153	261	108	9.25	NA	NA
2016	tortue	13	151	259	108	7.75	NA	NA
2016	tortue	14	150	NA	NA	6	NA	NA

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2016	tortue	16	152	260	108	4	NA	NA
2016	tortue	17	145	274	129	7.5	NA	NA
2016	tortue	18	155	278	123	6	NA	NA
2016	tortue	2	149	NA	NA	5	NA	NA
2016	tortue	20	155	276	121	7	NA	NA
2016	tortue	4	139	271	132	5	NA	NA
2016	tortue	5	155	275	120	5	NA	NA
2016	tortue	6	154	271	117	4	NA	NA
2016	tortue	7	147	262	115	5	NA	NA
2016	tortue	8	150	273	123	5	NA	NA
2016	tortue	9	150	255	105	5	NA	NA
2016	bog	41	161	253	92	7.75	NA	NA
2016	bog	42	166	265	99	8	NA	NA
2016	bog	47	153	257	104	9.75	NA	NA
2016	bog	48	164	264	100	7.5	NA	NA
2016	bog	49	163	250	87	6	NA	NA
2016	bog	50	153	264	111	10.75	NA	NA
2016	bog	52	172	263	91	6.5	NA	NA
2016	bog	54	161	NA	NA	5.75	NA	NA

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2016	bog	55	168	242	74	5.5	NA	NA
2016	bog	57	166	265	99	5	NA	NA
2016	bog	59	171	253	82	5	NA	NA
2016	bog	60	157	264	107	7.25	NA	NA
2016	umiujaq	61	167	268	101	1	NA	NA
2016	umiujaq	62	166	265	99	1	NA	NA
2016	umiujaq	63	170	255	85	3	NA	NA
2016	umiujaq	64	169	261	92	5.5	NA	NA
2016	umiujaq	65	170	262	92	7.5	NA	NA
2016	umiujaq	66	168	260	92	6.25	NA	NA
2016	umiujaq	67	169	258	89	6	NA	NA
2016	umiujaq	68	166	261	95	4.25	NA	NA
2016	umiujaq	69	172	260	88	4.5	NA	NA
2016	umiujaq	70	172	270	98	6.25	NA	NA
2016	umiujaq	71	172	257	85	4.75	NA	NA
2016	umiujaq	72	168	262	94	4.5	NA	NA
2016	umiujaq	73	171	269	98	2.25	NA	NA
2016	umiujaq	74	172	247	75	3.5	NA	NA
2016	umiujaq	76	185	259	74	2.5	NA	NA

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2016	umiujaq	77	172	NA	NA	7.75	NA	NA
2016	umiujaq	78	175	255	80	6.75	NA	NA
2016	umiujaq	79	182	255	73	3.75	NA	NA
2016	umiujaq	83	171	NA	NA	0	NA	NA
2016	umiujaq	84	171	252	81	3.75	NA	NA
2016	umiujaq	85	178	258	80	4.75	NA	NA
2016	umiujaq	86	173	258	85	7	NA	NA
2016	umiujaq	87	179	252	73	4.25	NA	NA
2016	umiujaq	88	172	NA	NA	1.75	NA	NA
2016	maski	106	169	282	113	1.75	NA	NA
2016	maski	107	161	273	112	5.75	NA	NA
2016	maski	120	155	274	119	4.25	NA	NA
2016	maski	121	146	261	115	3.5	NA	NA
2016	maski	122	156	269	113	3	NA	NA
2016	maski	123	148	275	127	4.25	NA	NA
2016	maski	124	157	261	104	5	NA	NA
2016	maski	125	152	276	124	5	NA	NA
2016	maski	126	158	281	123	2.25	NA	NA
2016	maski	127	151	244	86	2.5	NA	NA

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2016	maski	200	166	290	124	2.25	NA	NA
2016	maski	201	170	320	150	1.75	NA	NA
2016	maski	202	167	282	115	3.25	NA	NA
2016	maski	203	166	279	113	7.25	NA	NA
2016	maski	204	181	276	95	3.5	NA	NA
2016	maski	205	172	273	101	5.25	NA	NA
2016	maski	207	172	326	154	3.25	NA	NA
2016	maski	208	168	260	92	6.25	NA	NA
2016	maski	209	174	263	89	6.5	NA	NA
2016	maski	210	170	274	104	8.75	NA	NA
2016	maski	211	162	274	112	6	NA	NA
2016	maski	212	165	272	107	5.25	NA	NA
2016	maski	213	170	272	102	5.5	NA	NA
2016	maski	214	170	271	101	5.75	NA	NA
2016	maski	215	161	272	111	4.25	NA	NA
2016	maski	216	173	291	118	2.5	NA	NA
2016	maski	217	161	268	107	3.75	NA	NA
2016	maski	218	165	256	91	3.25	NA	NA
2016	maski	219	161	263	102	3.5	NA	NA

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2016	maski	220	157	269	112	6.5	NA	NA
2016	maski	221	169	297	128	1	NA	NA
2013	tortue	14	NA	261	NA	4.75	NA	NA
2013	bog	47	NA	252	NA	8.5	NA	NA
2013	bog	50	NA	269	NA	7.5	NA	NA
2014	scirbi	34	NA	260	NA	8.5	NA	NA
2014	bog	47	NA	262	NA	8	NA	NA
2014	umiujaq	61	NA	265	NA	1	NA	NA
2014	umiujaq	63	NA	258	NA	3.75	NA	NA
2015	bog	47	NA	259	NA	7.25	3.9675	45.075
2015	umiujaq	75	NA	255	NA	5.5	5.65	66.075
2015	umiujaq	76	NA	258	NA	3	5.29	85.25
2015	umiujaq	77	NA	261	NA	7.5	5.97	67.575
2015	umiujaq	78	NA	257	NA	6.5	5.8	67.25
2015	umiujaq	80	NA	261	NA	6.5	5.66	51.7
2015	umiujaq	84	NA	266	NA	3.5	5.5	73.8
2015	maski	120	NA	275	NA	4.66666666666667	6.41	45.375
2015	maski	121	NA	268	NA	3	6.405	37.225
2015	maski	123	NA	273	NA	3.66666666666667	6.62	56.225

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2015	maski	124	NA	262	NA	4.33333333333333	6.52	57.575
2015	maski	125	NA	251	NA	4	6.225	52.2
2015	maski	126	NA	268	NA	2.33333333333333	6.09	42.375
2015	maski	201	NA	259	NA	1.33333333333333	5.865	85.5
2015	maski	202	NA	270	NA	2.66666666666667	5.895	86.65
2015	maski	203	NA	261	NA	8.66666666666667	6.13	61.225
2015	maski	205	NA	248	NA	6.33333333333333	6.185	52.95
2015	maski	207	NA	256	NA	2	6.09	61.525
2015	maski	208	NA	259	NA	7.33333333333333	6.045	62.5
2015	maski	209	NA	253	NA	4	6.235	57.675
2015	maski	210	NA	260	NA	11.3333333333333	6.22	59.225
2015	maski	211	NA	255	NA	6.33333333333333	6.36	61.5
2015	maski	212	NA	258	NA	5	6.61	61.925
2015	maski	213	NA	250	NA	3.66666666666667	6.46	37.7
2015	maski	214	NA	260	NA	6.33333333333333	6.665	56
2015	maski	215	NA	276	NA	5.66666666666667	6.32	16.9
2015	maski	216	NA	267	NA	1.66666666666667	6.515	24.625
2015	maski	219	NA	258	NA	3.33333333333333	7.005	42.725
2015	maski	220	NA	256	NA	6.66666666666667	6.815	54.75

Year	Landscape	Community identity	Green-up	Green-down	Growing season length	Species richness	Soil pH	Soil Moisture
2016	scirbi	23	NA	263	NA	9	NA	NA
2016	tortue	15	NA	274	NA	4.5	NA	NA
2015	tortue	13	NA	NA	NA	5.75	3.485	83.925
2015	bog	44	NA	NA	NA	6.75	3.9625	33.85
2015	maski	106	NA	NA	NA	1.3333333333333333	6.62	50.475
2015	maski	107	NA	NA	NA	5.333333333333333	6.78	57.6
2015	maski	122	NA	NA	NA	4	6.395	62.775
2015	maski	127	NA	NA	NA	1.666666666666667	6.465	59.2
2015	maski	200	NA	NA	NA	7	5.985	89.05
2015	maski	204	NA	NA	NA	2.666666666666667	6.47	40.725
2015	maski	217	NA	NA	NA	3.333333333333333	6.555	45.525
2015	maski	218	NA	NA	NA	3	6.055	59.35
2015	maski	221	NA	NA	NA	1	6.025	51.375
2014	tortue	3	NA	NA	NA	1	NA	NA
2013	tortue	3	NA	NA	NA	1	NA	NA
2013	bog	53	NA	NA	NA	3.75	NA	NA
2013	bog	56	NA	NA	NA	2.75	NA	NA
2013	umiujaq	68	NA	NA	NA	5.5	NA	NA
2013	umiujaq	69	NA	NA	NA	4.75	NA	NA



## ANNEXE B

### BASES DE DONNÉES UTILISÉE DANS LE CADRE DU CHAPITRE II

Données utilisées pour simuler les patrons de verdissements et réaliser l'analyse de composition en valeurs singulières dans le chapitre II

Number of simulated phenology patterns	Greening season length	Number of singular values
14	118	4
19	121	5
6	116	2
2	104	1
9	124	3
15	117	4
16	121	4
17	119	5
13	122	4
17	122	5
8	119	2
2	128	1
17	120	5
13	117	4
17	119	5
15	118	4

---

Number of simulated phenology patterns	Greening season length	Number of singular values
1	100	1
18	123	5
17	123	5
4	127	1
17	122	5
20	124	5
11	123	3
3	106	1
11	120	3
11	115	3
10	119	3
10	117	3
12	123	3
14	125	4
16	116	4
16	122	4
11	119	3
17	118	5
18	119	5
6	120	2
8	118	2
13	122	4
5	123	2
18	117	5
5	114	2
18	121	5
20	124	5
9	118	3

---

Number of simulated phenology patterns	Greening season length	Number of singular values
17	119	5
18	121	5
6	126	2
1	100	1
4	126	2
1	118	1
13	125	4
3	103	1
12	115	3
3	111	1
8	121	2
18	122	5
7	117	2
1	121	1
11	117	3
11	116	3
1	144	1
4	133	2
2	108	1
16	117	4
13	119	4
12	118	3
19	121	5
15	122	4
2	114	1
7	114	2
6	121	2
20	124	5

Number of simulated phenology patterns	Greening season length	Number of singular values
8	123	2
8	113	3
18	120	5
17	122	5
3	126	1
5	130	2
12	117	3
16	123	4
11	120	3
18	118	5
6	113	2
12	124	3
4	119	1
17	116	5
4	114	2
17	119	5
20	124	5
15	117	4
5	119	2
1	129	1
20	124	5
16	122	4
17	123	5
14	123	4
3	118	1
11	121	3
18	121	5
13	116	4

Base de données utilisée pour déterminer la relation entre la richesse en espèces (Species richness), le nombre de patrons de verdissement (Number of greening phenology pattern) et la durée de la saison de verdissement (GSL) dans le cadre du Chapitre II.

Year	Community ID	G-up	G-down	GSL	Species richness	Number of greening phenology pattern
2013	21	175	277	102	6	108
2013	23	183	273	90	6.25	101
2013	24	166	263	97	6.25	108
2013	25	184	270	86	5.75	106
2013	26	189	291	102	2.75	104
2013	27	171	262	91	5.25	104
2013	29	164	279	115	4.75	107
2013	30	147	275	128	2.25	109
2013	31	157	265	108	3.25	105
2013	32	148	265	117	4.25	103
2013	33	148	258	110	3.25	98
2013	34	164	268	104	5.5	99
2013	35	166	257	91	3.75	92
2013	37	154	251	97	2	99
2013	39	177	276	99	4.25	98
2014	21	187	277	90	8.75	100
2014	22	180	269	89	7	104
2014	23	181	267	86	6.5	101
2014	24	178	266	88	6	106
2014	25	179	274	95	7.5	100
2014	26	164	288	124	2.5	104
2014	27	184	271	87	4.25	105
2014	28	177	266	89	2.75	98
2014	29	173	285	112	7.5	102
2014	31	169	270	101	2.5	102

Year	Community ID	G-up	G-down	GSL	Species richness	Number of greening phenology pattern
2014	32	170	265	95	3	107
2014	33	166	260	94	2	95
2014	35	175	266	91	3.25	102
2014	36	183	282	99	3	101
2014	37	175	261	86	2.25	101
2014	38	170	277	107	1.75	101
2014	39	184	270	86	5.25	88
2014	40	161	271	110	6	100
2015	21	141	265	124	9.75	108
2015	22	141	255	114	9.25	110
2015	23	143	242	99	6	100
2015	24	142	247	105	8	103
2015	25	145	259	114	6.75	108
2015	26	136	273	137	3.25	111
2015	27	151	242	91	6	97
2015	28	140	259	119	2.75	103
2015	29	141	271	130	7.5	106
2015	30	136	273	137	3.5	107
2015	31	138	268	130	2.75	111
2015	32	140	252	112	3.75	109
2015	33	140	251	111	2.25	101
2015	34	150	250	100	10.25	102
2015	35	151	248	97	3.25	95
2015	36	134	282	148	2.5	107
2015	37	137	249	112	2.75	110
2015	38	134	271	137	3	103
2015	39	153	253	100	6.25	97
2015	40	148	269	121	7.5	104

Year	Community ID	G-up	G-down	GSL	Species richness	Number of greening phenology pattern
2016	21	166	271	105	10.25	98
2016	22	161	271	110	10.5	98
2016	24	170	260	90	7	98
2016	26	162	284	122	3.75	102
2016	27	174	258	84	6	97
2016	29	159	278	119	5.5	112
2016	30	155	270	115	5	104
2016	31	156	265	109	2.25	112
2016	32	157	259	102	4.25	103
2016	33	155	259	104	3	98
2016	34	158	258	100	9.5	102
2016	35	165	246	81	3.5	93
2016	36	159	278	119	3.5	104
2016	37	157	252	95	3.5	98
2016	38	157	273	116	3.5	103
2016	39	164	261	97	3.75	90
2016	40	158	266	108	6.5	94