



HAL
open science

Règles d'assemblage et dynamiques des communautés végétales prairiales : apports de l'étude des distributions de traits

Nathan Rondeau

► To cite this version:

Nathan Rondeau. Règles d'assemblage et dynamiques des communautés végétales prairiales : apports de l'étude des distributions de traits. Sciences de l'environnement. Université Clermont Auvergne, 2024. Français. <NNT : 2024UCFA0175>. <tel-05006126v2>

HAL Id: tel-05006126

<https://theses.hal.science/tel-05006126v2>

Submitted on 26 Mar 2025

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

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



HAL Authorization



Université Clermont Auvergne

THESE



Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE CLERMONT AUVERGNE

Ecole Doctorale des Sciences de la Vie, Santé, Agronomie, Environnement

Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial (UMR 0874)

Règles d'assemblage et dynamiques des communautés végétales prairiales : Apports de l'étude des distributions de traits

Présentée par

Nathan RONDEAU

Le 18 décembre 2024

Sous la direction de **Pascal CARRERE**

et le co-encadrement de **Nicolas GROSS** et **Katja KLUMPP**

Devant le jury composé de

Stéphane HERBETTE (PIAF UMR-INRAE Université Clermont Auvergne, Président du jury)

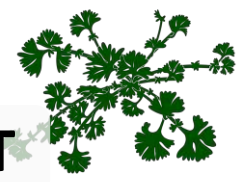
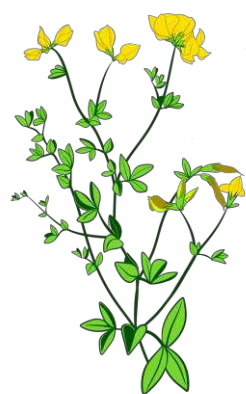
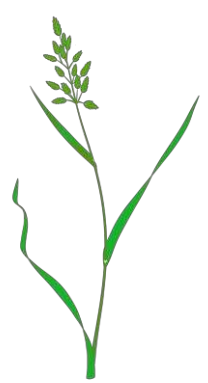
Estelle FOREY (ECODIV UMR-INRAE Université de Rouen Normandie, Rapporteure)

Vincent MAIRE (Université du Québec à Trois-Rivières, Rapporteur)

Tamara MUNKEMULLER (LECA UMR-CNRS Université J. Fourier, Rapporteure)

Elena KAZAKOU (CEFE UMR-CNRS Institut Agro, Examinatrice)

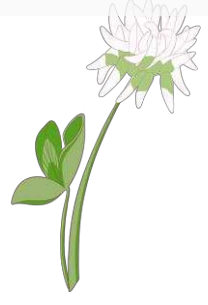
Pascal CARRERE (UREP UMR-INRAE Université Clermont Auvergne, Directeur de thèse)



THESE DE DOCTORAT

Règles d'assemblage et dynamiques des communautés végétales prairiales : Apports de l'étude des distributions de traits

RONDEAU Nathan



Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial

Ecole Doctorale des Sciences de la Vie, Santé, Agronomie, Environnement

Université Clermont Auvergne



2024



*A mes grands-parents Marie-Jeanne, Maurice, Helene & Roger
En espérant que « le fruit ne soit pas tombé trop loin de l'arbre »*

RESUME

Comprendre et prédire la dynamique de la biodiversité sous contraintes du changement global représente un défi scientifique majeur. Cependant, la réponse de la biodiversité au changement global est intrinsèquement complexe. En effet, les facteurs de changement en jeu n'affectent pas seulement la diversité des espèces et leur abondance, mais modifient également les interactions biotiques entre espèces, ce qui impacte l'assemblage des communautés et leurs dynamiques. Dans ce contexte, l'étude de la diversité des traits fonctionnels pourrait permettre des avancées significatives car les traits reflètent la manière dont les espèces répondent et influencent leur environnement. Pour rendre l'approche fonctionnelle opérationnelle à l'étude de la complexité des systèmes écologiques, nous avons développé une démarche analytique novatrice qui repose sur l'étude des formes de distribution de traits. La forme des distributions de traits peut être caractérisée par une relation entre la skewness et la kurtosis : la SKR. Plus précisément, nous avons développé deux indicateurs clés (Chapitre 1), dérivés de la SKR : le TADeve qui caractérise l'équitabilité fonctionnelle, et le TADstab qui caractérise la stabilité des distributions de traits.

En nous appuyant sur les prairies permanentes comme modèle d'étude, nous avons mis en avant la pertinence de l'étude de l'équitabilité (TADeve) et de la stabilité (TADstab) des distributions de traits afin de dissocier l'influence de processus déterministes (p.ex. filtre de l'habitat, différenciation de niche) de la stochasticité inhérente aux systèmes écologiques (Chapitre 1). La mobilisation d'un jeu de données de suivi de prairies permanentes gérées de manière contrastée sur le long terme (17 ans), nous a permis de montrer que la dynamique des distributions de traits n'était pas aléatoire mais dépendante des pratiques de gestion (Chapitre 2). Les prairies gérées de manière intensive (haut niveau de fertilisation) sont associées à des distributions de traits instables et inéquitables. Ces résultats sont cohérents avec un scénario théorique du « filtre de l'habitat » et l'effet d'une compétition intense limitant la diversité. Dans le cas des prairies gérées de manière extensive (absence de fertilisation), les distributions de traits sont remarquablement équitables et stables. Ces résultats sont cohérents avec un scénario théorique de la « différenciation de niche »

prédisant une coexistence stable d'espèces fonctionnellement contrastées. Par ailleurs, nous avons montré que l'arrêt de la fertilisation entraîne, en quelques années, une convergence vers des distributions de traits équitables et stables, favorisant ainsi le recrutement à long terme d'une flore prairiale riche et diversifiée. Nous montrons également que l'équitabilité et la stabilité des distributions de traits s'expliqueraient par l'émergence d'une complémentarité entre espèces dominantes et subordonnées permettant une stabilisation sur le long terme de l'assemblage fonctionnel et de toute la communauté végétale (Chapitre 3). Enfin, une étude comparative des patrons de diversité fonctionnelle, entre des communautés prairiales gérées et des communautés végétales naturelles, nous a permis de montrer que ces communautés partagent des organisations fonctionnelles similaires. L'observation de patrons communs dans le temps et dans l'espace suggère l'existence de règles générales déterminant à la fois l'assemblage, la diversité et la dynamique des communautés prairiales.

En conclusion, l'approche SKR semble adaptée à l'étude de systèmes complexes dynamiques, tels que les systèmes écologiques en contexte de changement global. A l'ère de l'anthropocène, l'identification de règles générales d'assemblage basées sur les traits permettrait de concevoir des modes de gestion adaptés à la préservation et à la restauration de la biodiversité, ainsi qu'au maintien de la multifonctionnalité des écosystèmes.

Mots-Clés : Distribution d'abondance des traits, Ecologie des communautés, Relation Skewness-Kurtosis, Changement global, Diversité fonctionnelle, Prairie permanente, Règles d'assemblage des communautés, Systèmes dynamiques complexes.

ABSTRACT

Understanding and predicting the dynamics of biodiversity under global change is a major scientific challenge. However, biodiversity responses to global change are inherently complex. Drivers of change not only affect species diversity and abundance but also alter biotic interactions between species, which may impact community assembly and dynamics. In this context, studying the diversity of functional traits within communities could lead to significant advances, as traits reflect how species respond to and influence their environment. To make the trait-based approach operational for the study of complex ecological systems, we developed an innovative analytical framework based on the study of the shapes of trait distributions. The shapes of trait distributions can be characterised by an inequality between the skewness and the kurtosis, the Skewness-Kurtosis Relationship (SKR). Using this inequality, we developed two key indicators (Chapter 1): the TADeve, which characterises the evenness of trait distributions, and the TADstab, which characterises the stability of trait distributions.

Using permanent grasslands as a study model, we highlighted the relevance of studying the evenness (TADeve) and stability (TADstab) of trait distributions in order to disentangle the influence of deterministic processes (e.g. habitat filtering, niche differentiation), while accounting for the inherent stochasticity of ecological systems (Chapter 1). Using a long-term dataset of managed permanent grasslands (17-years), we demonstrated that the temporal variability of trait distributions was not random, but depended on management practices (Chapter 2). Intensively managed grasslands (high levels of fertilisation) are associated with unstable and uneven trait distributions. These results are consistent with predictions of the “habitat filtering” theory and the occurrence of intense competition between plant species that limit local diversity. Conversely, extensively managed grasslands (no fertilisation) were linked to remarkably even and stable trait distributions over time. Furthermore, we also showed that the cessation of fertilisation in extensively-managed grasslands led to a rapid convergence towards even and stable trait distributions, which promoted the long-term recruitment and persistence of a rich and diverse grassland flora. These findings are consistent with a theoretical scenario of niche differentiation, which predicts a stable coexistence among

functionally contrasting species. Finally, we found that the high evenness and stability of trait distributions, in extensively managed grasslands, are explained by a functional complementarity between dominant and subordinate species, facilitating the long-term stabilisation of the functional assemblage and of the entire plant community (Chapter 3). Using observational data from various ecological context, we showed that semi-natural and natural plant communities shared a similar functional organisation. The observation of common functional patterns over space and time suggests the existence of general rules governing the assembly, diversity, and dynamics of plant communities.

In conclusion, the SKR approach appears to be a suitable tool to study complex dynamic systems, such as ecological systems in the context of global change. In the Anthropocene era, identifying general assembly rules based on functional traits could enable the design of management methods adapted to the conservation and restoration of biodiversity, as well as the maintenance of ecosystem multifunctionality.

Key-Words: Community assembly rules, Community ecology, Complex dynamic systems, Functional diversity, Global change, Permanent grassland, Skewness-Kurtosis relationship, Trait abundance distribution.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer les travaux réalisés au cours de ma thèse. Je remercie Tamara Münkemüller, Estelle Forey et Vincent Maire pour avoir accepté de rapporter mon manuscrit de thèse ainsi que Elena Kazakou et Stéphane Herbette pour avoir accepté d'être examinateur.rices lors de la soutenance de ma thèse.

Je souhaite également remercier l'ensemble des membres de mon comité de suivi de thèse, Safya Menasseri-Aubry, Yoann Le Bagousse-Pinguet, Servane Lemauviel-Lavennant, Pierre-Marie Le Henaff et Rodolphe Sabatier, pour avoir pris le temps de suivre mon travail pendant ces trois années. Ce fut des moments moteurs et rassurants qui font la réussite de ce travail.

Je remercie chaleureusement Pascal Carrère, en tant que directeur de thèse, Katja Klumpp et Nicolas Gross, en tant qu'encadrants de thèse pour votre disponibilité et votre écoute qui m'ont permis de m'épanouir (pas sans mal) dans ce sujet de recherche. Vous avez grandement contribué au développement de ma maturité scientifique ! Un grand merci pour l'aide et la confiance que vous m'avez accordés.

Je remercie également Laurence Bénédict qui se soucie perpétuellement du bon fonctionnement de l'UREP mais surtout du bien-être de ses agents.

Je tiens également à remercier Frédérique Louault, Julien Pottier, Raphaël Martin, Laurence Andanson, Gael Alvarez, Lain Pavot & Juliette Bloor pour votre implication, votre disponibilité et vos conseils précieux.

Je souhaite également remercier Pierre Liancourt (L'Pierrot), je n'ai pas eu encore la chance de te rencontrer de visu mais les quelques après-midis de discussion, bien que m'aillant usées quelques neurones, ont grandement contribué au développement de ces travaux.

J'ai une grande pensée pour mes ami.es Clermontois qui ont été très présents lors de ces trois années et sans qui mon expérience Auvergnate aurait été très différente. Perrine et

Luc vous êtes dans les premières personnes avec qui j'ai grandement sympathisé, une amitié à l'image de l'amour entre Scratchy et Serghei. Un grand merci à Tom (j'entends le hurlement du Loup-Garou !), Thomas (sacré talent de danseur), Lisa (petite pensée au lundi des érudits), Julie, Gwenaëlle (pour combien ?), Christina et Igor d'avoir grandement animé mon quotidien Clermontois !

Une pensée aux ami.es agros et vétos, ces trois ans de thèse nous ont quand même permis de nous retrouver régulièrement, ce qui me laisse à penser que vous êtes bien ancrés dans ma vie, alors merci !

Un grand merci aux ami.es de longue date Léonie, Juliette, Maxime, Matthieu et Etienne on se connaît depuis pas mal de temps maintenant mais c'est toujours autant un plaisir de vous retrouver !

A mes ami.es de prépa Ploteau (au plaisir de partager un bout d'Henaff !), Hugo (Languueusien !), Claire (au souvenir des plus grosses corbeilles de pain de Paris), Anne- (insérer le nom de votre choix), Sarah (Alaaaain !), Titouan (assurément un bar entre les mains en ce moment même), Morse (Merci pour le réconfort de ton langage soutenu, MMB), Charlotte (de m'avoir appris que la menthe-pastille se substituait au brossage de dents) et Charly (je ne suis pas sûr que ton pantalon match avec ton t-shirt) un grand merci pour tous les moments passés ensemble depuis 10 ans, et à la certitude de tous les bons moments à venir !

Maïa, pour ta présence et ton écoute, pour la découverte d'un musée d'histoire naturelle exceptionnel (merci Lucas), pour ton talent à trouver des surnoms, pour ton humour, pour ta patience, pour tout ça on ne s'ennuie pas alors grandement merci !

Également, une petite pensée pour Serghei *aka* Serge qui m'a permis de prendre un peu l'air lors de ces derniers mois.

Pour finir, je tiens à remercier ma famille pour son immense soutien et amour. A mes parents, pour votre soutien inconditionnel, votre écoute, et votre gentillesse un immense Merci. Vous m'avez inspiré et rendu capable d'en arriver là. Et merci à Gabin, Margaux et Gaspard pour votre présence et bienveillance de toujours !

Ce travail a reçu le soutien financier du métaprogramme BIOSEFAIR (INRAE), du projet PRABIES (INRAE) et de Clermont Auvergne Métropole à travers le cofinancement du CIR-AES du projet CAP 20-25 I-Site.

PUBLICATIONS ET

COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES

- Communications Orales :
 - Rondeau N. (2023) Journées des écoles doctorales, 05-06 Juin, Clermont-Ferrand, France : *“Plant grassland assembly rules and their stability can be predicted by trait abundance distribution”*.
 - Carrère P., Pottier J., Gross N., Le Hénaff P-M., Allart L., Luna D., Rondeau N. (2024) Les journées de printemps de l’AFPF. 12-14 Mars, Angers, France : *“Rôle fonctionnel de la biodiversité des prairies permanentes face à la crise climatique”*.
 - Rondeau N., Le Bagousse-Pinguet Y., Liancourt P., Klumpp K., Carrère P., Gross N. (2024) SFE² International congress in Ecology and Evolution, 21-25 Octobre, Lyon, France : *“The shape of the trait abundance distributions to predict assembly rules in managed and natural plant communities”*.
- Présentations Poster :
 - Rondeau N., Louault F., Klumpp K., Carrère P., Gross N. (2022) BES Annual Meeting, 18-21 Décembre, Edimbourg, Scotland : *“Temporal dynamics of functional diversity in permanent grassland along a fertilisation gradient”*. (Annexe I).
- Bases de données :
 - Rondeau N., Le Bagousse-Pinguet Y., Louault F., Martin R., Carrère P., Klumpp K., Liancourt P., Gross N. (2024) Dépôt de données le 17 Juin : *“Maximizing functional evenness on multiple trait dimensions promotes the long-term persistence of*

grassland species richness". <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.25764975.v10>.

(Jeu de données et Scripts des analyses du chapitre 2).

TABLE DES MATIERES

RESUME	4
ABSTRACT	6
REMERCIEMENTS	8
PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES	11
TABLE DES MATIERES	14
LISTE DES FIGURES	18
LISTE DES TABLES	24
LISTE DES ENCARTS	25
LISTE DES ABREVIATIONS	26
LISTE DES ANNEXES	27
GLOSSAIRE	28
INTRODUCTION GENERALE	30
I. CONTEXTE GENERAL	32
II. CADRE CONCEPTUEL	41
1. <i>L'écologie fonctionnelle : du trait individuel aux propriétés de l'écosystème</i>	41
a. Une approche pour étudier les assemblages et le fonctionnement des communautés	42
b. Les métriques fonctionnelles pour décrire les communautés.....	49
2. <i>Différentes théories pour expliquer et prédire la diversité fonctionnelle et les processus d'assemblage des communautés</i>	51
a. La théorie des filtres : une première approche pour expliquer la diversité fonctionnelle et les processus d'assemblage	52
b. Une évolution des théories face à la complexité des assemblages : des communautés sous l'emprise de la stochasticité.....	53
c. Les processus de différenciation de niche	55
d. Théorie des filtres et processus de différenciation de niche : deux théories complémentaires	56

3.	<i>Les liens entre diversité fonctionnelle et processus d'assemblage : Un bilan sur l'étude des règles d'assemblage et leurs limites</i>	59
4.	<i>Les écosystèmes : des systèmes complexes dynamiques</i>	62
a.	Une structuration complexe des communautés écologiques.....	62
b.	La dynamique complexe des communautés écologiques	65
i.	Des partons de biodiversité souvent appréhendés dans l'espace	66
ii.	Une dynamique temporelle complexe des patrons de biodiversité	67
c.	Prédire des états écologiques dans un monde qui change	69
5.	<i>L'étude de la dynamique de la forme des distributions de traits pour appréhender les systèmes écologiques complexes</i>	73
a.	La limite des métriques de diversité fonctionnelle pour appréhender la dynamique de la biodiversité et les processus d'assemblage.....	73
b.	Le potentiel des distributions de traits pour identifier et prédire les processus d'assemblage.....	74
c.	Bases mathématiques soutenant la démarche analytique : une étude de la relation entre la Skewness et la Kurtosis (SKR – Skewness and Kurtosis Relationships).....	80
6.	<i>Objet d'étude et démarche</i>	85
a.	Objet d'étude : Les prairies permanentes, un écosystème modèle d'intérêt pour aborder des enjeux multiples.....	85
b.	Coupler des approches scientifiques pour mieux répondre aux objectifs écologiques.....	89
III.	STRUCTURATION DE LA THESE, HYPOTHESES ET SOUS-PROBLEMATIQUES	90
IV.	MATERIEL ET METHODE.....	94
1.	<i>Présentation des jeux de données mobilisées</i>	94
a.	Des données simulées	95
b.	Des données expérimentales.....	95
c.	Des prairies permanentes observées à l'échelle du Massif-central	104
d.	Des prairies permanentes observées à l'échelle de l'Allemagne	111
e.	Des écosystèmes arides observés à l'échelle du globe	114
f.	Des données de traits fonctionnels issues de la base de données internationale TRY.....	118
2.	<i>Outils et logiciels utilisés</i>	122
	CHAPITRES DE RESULTATS DE THESE	124
	CHAPITRE 1 – LE TAD PACKAGE : UN OUTIL D'ANALYSE DES DISTRIBUTIONS DE TRAITS FONCTIONNELS POUR ETUDIER LES ASSEMBLAGES DE COMMUNAUTES.....	126
1.	<i>Présentation et résumé du chapitre</i>	128
2.	<i>Contribution personnelle</i>	129
3.	<i>Valorisation</i>	129
4.	<i>Article</i>	130
	CHAPITRE 2 - LA MAXIMISATION DE L'EQUITABILITE FONCTIONNELLE FAVORISE LE RETABLISSEMENT A LONG TERME DE LA DIVERSITE SPECIFIQUE	154

1.	<i>Présentation</i>	156
2.	<i>Contribution personnelle</i>	157
3.	<i>Valorisation</i>	157
4.	<i>Article</i>	158
	CHAPITRE 3 – UNE COMPLEMENTARITE ENTRE LES ESPECES DOMINANTES ET SUBORDONNEES DETERMINE L'ASSEMBLAGE ET LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTES	204
1.	<i>Présentation</i>	206
2.	<i>Contribution personnelle</i>	207
3.	<i>Valorisation</i>	208
4.	<i>Article</i>	209
	DISCUSSION GENERALE & SYNTHESE	240
I.	LES DISTRIBUTIONS DE TRAITS FONCTIONNELS PERMETTENT D'IDENTIFIER DES REGLES D'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTES 246	
1.	<i>Des patrons d'assemblage sur le long terme dépendant des pratiques de gestion</i>	246
2.	<i>L'existence de règles d'assemblage : l'identification de patrons communs d'assemblage, dans le temps et l'espace, pour des communautés naturelles et gérées</i>	248
3.	<i>La SKR : une démarche analytique robuste qui permet de conclure sur l'existence de règles générales d'assemblage</i>	251
II.	ACCROITRE LE POUVOIR DE PREDICTION DE LA SKR EN IDENTIFIANT DES SEUILS DE REPONSE ET EN PRENANT COMPTE LES VARIABILITES INTRASPECIFIQUES DES TRAITS FONCTIONNELS	255
1.	<i>Le contraste dans la gestion des écosystèmes étudiés limite l'identification de seuils de réponse</i> 255	
2.	<i>Une prise en compte de la variabilité intraspécifique des valeurs de traits pour l'étude des formes de distributions fonctionnelles</i>	256
III.	LA SKR ET L'ETUDE DES DISTRIBUTIONS DE TRAITS FONCTIONNELS POUR MIEUX COMPRENDRE LE MONDE REEL 260	
1.	<i>Une meilleure identification des patrons de biodiversité pour décrire et préserver les écosystèmes</i> 260	
2.	<i>Une écologie basée sur les traits fonctionnels pour mieux prédire les dynamiques des écosystèmes naturels et agricoles et favoriser leur multifonctionnalité.</i>	262
3.	<i>Une approche basée sur les traits fonctionnels généralisable à travers les écosystèmes et les réseaux trophiques</i>	263
	CONCLUSION GENERALE	266
	BIBLIOGRAPHIE	270
	ANNEXES	292

LISTE DES FIGURES

Introduction générale

Figure 1 : Les effets des facteurs du changement global sur les écosystèmes et les sociétés.

Figure 2 : Les effets des facteurs directs et indirects sur les écosystèmes.

Figure 3 : Les relations entre diversité du vivant, fonctionnement et services écosystémiques.

Figure 4 : Les modèles d'assemblage des communautés.

Figure 5 : Les traits fonctionnels comme indicateur de la réponse et des effets des espèces sur l'environnement.

Figure 6 : Les relations entre processus d'assemblage et diversité fonctionnelle.

Figure 7 : Les traits fonctionnels sont le reflet de multiples caractéristiques à l'échelle de l'individu.

Figure 8 : Les traits fonctionnels sont des indicateurs de performance des individus.

Figure 9 : Du trait individuel au fonctionnement des écosystèmes.

Figure 10 : La variabilité intraspécifique des valeurs de traits.

Figure 11 : Les relations entre facteurs environnementaux, diversité fonctionnelle assemblage des communautés, et fonctionnement des écosystèmes.

Figure 12 : La richesse fonctionnelle, l'équitabilité fonctionnelle et la dispersion fonctionnelle.

Figure 13 : Schématisation de la théorie des filtres.

Figure 14 : Schématisation de la théorie des neutres et de l'effet des processus stochastiques.

Figure 15 : Représentation schématique des théories relatives aux processus déterministes d'assemblage des communautés et de leur implication en termes de distribution d'abondance de trait.

Figure 16 : Schématisation des liens entre processus d'assemblage et dynamique de la diversité fonctionnelle.

Figure 17 : Schéma de la distribution d'abondance des espèces.

Figure 18 : Schématisation des différents motifs de la dynamique temporelle des écosystèmes.

Figure 19 : Schématisation du « *shifting baseline syndrome* ».

Figure 20 : Schématisation de la métaphore de la « ball in cup ».

Figure 21 : Quatre moments statistiques pour l'étude des distributions : la moyenne, la variance, la skewness et la kurtosis.

Figure 22 : L'étude de la forme des distributions d'abondance de trait comme reflet des processus d'assemblage des communautés.

Figure 23 : La SKR pour identifier des similitudes dans les formes des distributions de traits.

Figure 24 : Schématisation de la dynamique végétale du « stade prairie » vers un « stade forêt ».

Figure 25 : Les prairies en France.

Figure 26 : Composition initiale des espèces dominantes (campagne de relevés botaniques de 2004) de la prairie avant la mise en place du dispositif expérimental ANAEE-ACBB.

Figure 27 : Présentation du dispositif long terme ANAEE-ACBB sur prairies permanentes.

Figure 28 : Dynamique temporelle de la richesse spécifique pour les quatre modalités de gestion étudiées (Mown-NPK, Mown-PK, Mown-Unfertilized et Abdandon) entre 2004 et 2021.

Figure 29 : Dynamique temporelle de l'abondance relative (a) des légumineuses et (b) des graminées pour les quatre modalités de gestion étudiées entre 2004 et 2021.

Figure 30 : Fréquence spatio-temporelle d'observation des espèces en fonction de leur abondance relative à l'échelle de la communauté sur la période 2010 - 2021 pour les quatre modalités de gestion étudiées.

Figure 31 : Carte du Massif-central et part des prairies permanentes à l'échelle de cette zone géographique.

Figure 32 : Tendances climatiques à l'échelle des sites climatiques du Massif-central sur la période 1985 - 2022 pour la température annuelle moyenne, la somme annuelle de pluviométrie et la somme annuelle de l'évapotranspiration potentielle.

Figure 33 : Localisation des prairies permanentes du Massif-central suivies dans le cadre du projet AEOLE.

Figure 34 : Richesse spécifique relevée au sein des parcelles de prairies permanentes du Massif-central soumises aux deux pratiques de gestion ciblées.

Figure 35 : Fréquence spatio-temporelle d'observation des espèces en fonction de leur abondance relative à l'échelle de la communauté pour les deux modalités de gestion étudiées à l'échelle des communautés prairiales du Massif-central.

Figure 36 : Localisation des dispositifs observationnels des *Exploratoires*. Les trois sites sont identifiés par un point vert.

Figure 37 : Richesse spécifique relevée au sein des parcelles de prairies permanentes allemandes soumises aux deux pratiques de gestion ciblées.

Figure 38 : Fréquence spatio-temporelle d'observation des espèces en fonction de leur abondance relative à l'échelle de la communauté pour les deux modalités de gestion étudiées à l'échelle des communautés prairiales allemandes.

Figure 39 : Présentation des sites observés dans le cadre du dispositif spatialisé visant à l'étude des écosystèmes arides.

Figure 40 : Richesse spécifique et distribution d'abondance des espèces pour les écosystèmes arides observés à l'échelle du globe.

Figure 41 : Carte synthétique repositionnant les dispositifs mobilisés dans le cadre de ce projet de thèse.

Figure 42 : Schéma présentant les stratégies fonctionnelles reflétées par différents traits fonctionnels qui capturent différentes dimensions de la niche.

Figure 43 : ACP réalisées sur 4 variables de traits fonctionnels (SLA, LDMC, HV et LA) pour les espèces de prairies permanentes relevées dans le cadre du dispositif expérimental ANAEE-ACBB, du dispositif observationnel AEOLE et du dispositif observationnel des *Exploratories*.

Figure 44 : Comparaison des valeurs de traits mesurées dans le cadre du dispositif expérimental ANAEE-ACBB et des données extraites de la base de données internationale TRY.

Chapitre 1

Figure 1 : TADeve (a) and TADStab (b) indexes for simulated communities.

Figure 2 : FEve indexes for simulated communities.

Figure 3 : Individual Moments.

Figure 4 : The SKR plot.

Figure 5 : Output of the TAD package - the SKR parameters.

Figure S1 : SKR of simulated communities.

Chapitre 2

Figure 1 : The skew uniform distribution.

Figure 2 : Long term dynamics of the four moments of TADs in response to contrasting land-use treatments.

Figure 3 : TADs dynamics reveal contrasting assembly rules driven by land-use.

Figure 4 : Deviation from null-predictions (SES) of maximum trait evenness (TADeve) and temporal stability (TADstab) of TADs.

Figure 5 : Long term species recovery predicted by TADs properties.

Figure S1 : Study of the relationship between the skewness and kurtosis of TADs: presentation of the method.

Figure S2 : The TADeve: a specific SKR parameter which give us information about TADs evenness.

Figure S3 : TADeve and TADstab dynamic facing rare species deletion.

Figure S4 : SES of the community weighted moments (mean, variance, skewness and kurtosis) compute over the period 2004 – 2021.

Figure S5 : Temporal autocorrelation of the community weighted moments (mean, variance, skewness & kurtosis).

Figure S6 : Long term dynamic of the FDis and FEve.

Figure S7 : Skewness-Kurtosis relationships (SKR).

Figure S8 : Relation between the species richness and the TADs dynamics.

Figure S9 : Relation between species richness dynamic and FDis (a) and FEve (b) indexes.

Chapitre 3

Figure 1 : Observed species and trait abundance distributions in unfertilized and fertilized treatments of the land use experiment.

Figure 2 : Contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions.

Figure 3 : Contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions in managed grasslands (French Massif Central).

Figure 4 : Contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions in managed grasslands (Germany).

Figure 5 : Contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions in dryland communities worldwide.

Figure S1 : Relationship between species abundance and demographic stability in response to unfertilized and fertilized treatments.

Discussion générale

Figure 1 : Présentation des messages clés et de l'imbrication des trois chapitres de résultats.

Figure 2 : Une meilleure explication de l'origine de la stabilité des communautés.

Figure 3 : Relation entre équitabilité et stabilité des distributions de traits.

Figure 4 : La SKR et les indicateurs qui en découlent permettent d'appréhender les assemblages des communautés et les dynamiques écosystémiques.

Figure 5 : L'approche SKR une méthode pertinente pour identifier des seuils de réponse des systèmes écologiques à des facteurs environnementaux changeant.

Figure 6 : Intégrer la variation intraspécifique des valeurs de traits fonctionnels dans l'étude des formes des distributions de traits.

Figure 7 : Les effets de la diversité fonctionnelle et de la structuration des assemblages des communautés entre niveaux trophiques.

LISTE DES TABLES

Introduction générale

Table 1 : Présentation des variables suivies au cours du projet d'étude diachronique des prairies du Massif-central AEOLE.

Table 2 : Présentation du contexte climatique des trois sites des *Exploratories*.

Table 3 : Résumé des dispositifs mobilisés dans le cadre de cette thèse.

Chapitre 1

Table 1 : Abundance dataset of the long-term experimentally managed permanent grasslands.

Table 2 : Trait dataset of the long-term experimentally managed permanent grasslands.

Chapitre 2

Table S1 : Community weighted moments correlation with management practices and time.

Table S2 : FDis and FEve correlation with management practices and time.

Table S3 : Parameters of the SKR.

Chapitre 3

Table S1 : SKR parameters for complete communities under experimental management.

LISTE DES ENCARTS

Introduction générale

Encart 1 : Démonstration mathématique de la relation entre la skewness et la kurtosis.

Chapitre 1

Box 1 : A study of the relationship between the skewness and kurtosis: revealing commonalities in the shape of the TADs.

Box 2 : TADeve and TADstab two indices derived from the SKRs to diagnose trait patterns.

Chapitre 2

Box 1 : The Skewness-Kurtosis relationship (SKR).

LISTE DES ABREVIATIONS

CWM : Community Weighted Mean

CWV : Community Weighted Variance

CWS : Community Weighted Skewness

CWK : Community Weighted Kurtosis

HV : Vegetative Height

ITV : Intraspecific Trait Variation

LA : Leaf Area

LDMC : Leaf Dry Matter Content

LNC : Leaf Nitrogen Content

RMSE : Root Mean Square Error

SAD : Species Abundance Distribution

SKR : Skewness and Kurtosis relationship

SLA : Specific Leaf Area

SSD : Stem Specific Density

TAD : Trait Abundance Distribution

UN : Unité d'Azote

LISTE DES ANNEXES

Annexe I : Présentation poster congrès annuel de la BES 2022.

Annexe II : Présentation et prévision de la campagne 2022 de l'analyse des sols des prairies permanentes du Massif-central.

Annexe III : Documentations du R package TAD.

***Annexe III.a** : Vignette package « TAD ».*

***Annexe III.b** : Vignette « Best strategy ».*

***Annexe III.c** : Vignette « Get outputs in different formats Main function and parameters ».*

***Annexe III.d** : Vignette « graph-outputs ».*

***Annexe III.e** : Vignette « Multiprocessing and single-core processing ».*

***Annexe III.f** : « Read me ».*

Annexe IV : Retour d'expérience sur la mobilité au James Hutton Institute à Aberdeen.

GLOSSAIRE

*L'ensemble des mots référencés dans ce glossaire sont identifiés d'une * lors de leur première utilisation dans le corps du manuscrit.*

Changement global : Ensemble des changements de nature anthropique, généralisables à l'ensemble du globe, affectant la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Le changement global peut se découper en quatre composantes principales : climatique, atmosphérique, utilisation des terres et invasions biologiques.

Communauté : En écologie la communauté réfère à un groupe d'espèces de même niveau trophique s'influençant mutuellement dans leur distribution et leur abondance. Les espèces constituant la communauté présentent cependant des caractéristiques et dynamiques qui leur sont propres.

Espèces dominantes (*sensu Grime 1998*) : Type d'espèces généralement peu nombreuses, de forte stature avec une importante contribution à la biomasse.

Espèces subordonnées (*sensu Grime 1998*) : Type d'espèces plus nombreuses que les dominantes, ces espèces sont de plus petite taille, de faible abondance et contribuent peu à la biomasse.

Espèces transitoires (*sensu Grime 1998*) : Type d'espèces très hétérogènes, qui varient en nombre et nature. Elles contribuent très peu à la biomasse et sont souvent représentées sous forme de plantule ou juvénile.

Fitness (valeur sélective ou adaptative) : Réfère à la capacité d'un individu à produire une descendance viable et féconde, c'est-à-dire la capacité d'un individu à contribuer au pool génétique des générations futures.

Kurtosis - Coefficient d'aplatissement : Variable qui mesure l'aplatissement d'une distribution d'une variable aléatoire (distribution de trait fonctionnel dans cette étude). C'est un

paramètre de forme des distributions (avec la skewness) qui permet d'appréhender la forme globale de la distribution de la variable aléatoire.

Niche écologique : Position (trophique et fonctionnelle) occupée par une espèce dans un écosystème caractérisé par une gamme de conditions environnementales pour lesquelles cette espèce peut se maintenir et subsister.

Processus déterministe d'assemblage : A l'échelle d'une communauté réfère à tout processus écologique impliquant des mécanismes non aléatoires (p.ex. réponse à l'environnement, pratiques de gestion, interactions biotiques, filtres biotiques et abiotiques, ...).

Processus stochastique d'assemblage : A l'échelle d'une communauté réfère à tout processus écologique relatif à des dynamiques écologiques qui ne peuvent être distingués du seul hasard (p.ex. dérive écologique).

Règles d'assemblage des communautés (Community assembly rules) : Se réfère aux restrictions biotiques et abiotiques sur les patrons observés d'assemblages d'espèces. Ces patrons d'assemblage sont observés de manière répétée dans le temps et l'espace.

Skewness - Coefficient d'asymétrie : Variable qui mesure l'asymétrie d'une distribution d'une variable aléatoire (distribution de trait fonctionnel dans cette étude). C'est un paramètre de forme des distributions (avec la kurtosis) qui permet d'appréhender la forme globale de la distribution de la variable aléatoire.

Trait fonctionnel : Caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau individuel, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou à tout autre niveau d'organisation.

Variabilité intraspécifique des valeurs de trait (ITV - *intraspecific trait variability*) : Variabilité globale des valeurs de traits fonctionnels exprimés par les individus d'une espèce.

INTRODUCTION GENERALE

I. Contexte général

Les écosystèmes ont toujours été confrontés à des changements environnementaux impactant profondément la biodiversité qu'ils hébergent (Pecl *et al.* 2017). Des crises majeures ont déjà été observées sur de longues périodes temporelles (IPBES 2019), à l'échelle des temps géologiques, impliquant à chaque fois un déclin profond de la biodiversité. Cependant, la crise que nous vivons actuellement, à l'ère de l'Anthropocène, est sans précédent en raison de son intensité, sa rapidité et sa globalité (Allan *et al.* 2015; Berdugo *et al.* 2020; Harrison *et al.* 2018). Cette crise est associée à l'activité humaine qui agit comme principale force de changement identifiée sous le terme de changement global* (Hooper *et al.* 2005). Ce changement global est, selon Steffen (2005) déclinable en quatre composantes majeures qui peuvent interagir, et concernant des changements de nature (Fig. 1) :

- (i) Climatique (Antão *et al.* 2022) ;
- (ii) Atmosphérique (Intergovernmental Panel On Climate Change 2023) ;
- (iii) D'utilisation des terres (Newbold *et al.* 2016) ;
- (iv) De composition avec les invasions biologiques (Seabloom *et al.* 2015).

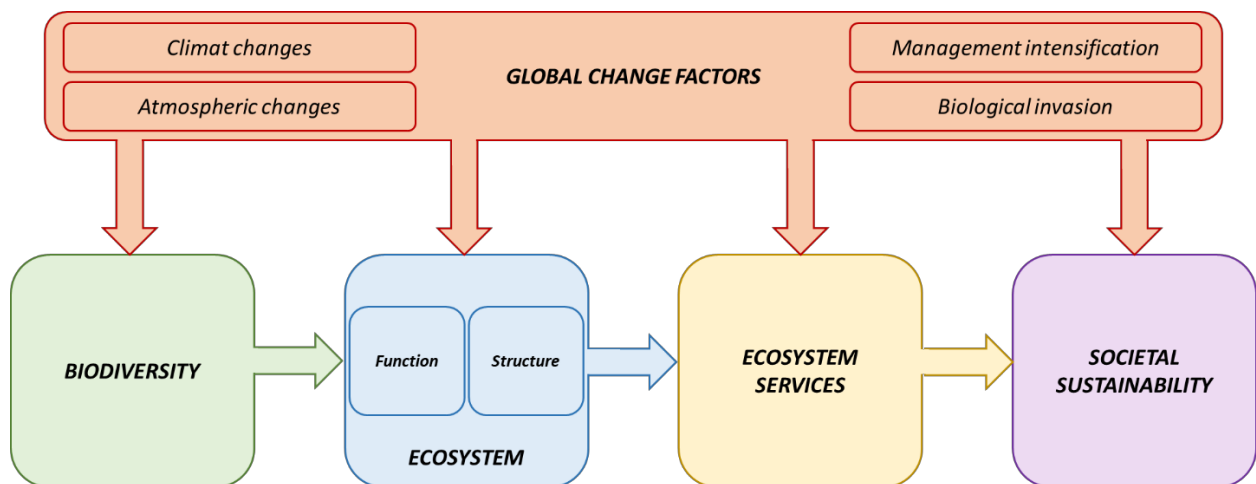


Figure 1 : Les effets des facteurs du changement global sur les écosystèmes et les sociétés (Adapté de Steffen 2005).

Les facteurs du changement global peuvent altérer, de manière directe ou indirecte (via des changements de biodiversité) (Fig. 2), irréversiblement la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Bardgett *et al.* 2021; Keith *et al.* 2023; Sala *et al.* 2000). En effet, ils impactent la distribution des espèces (Garnier *et al.* 2004), dans l'espace et le temps, ce qui conduit à la simplification ou la destruction des communautés* écologiques (Chapin *et al.* 1997) (Fig. 2). Par exemple, le changement climatique affecte globalement l'aire de répartition des espèces et plus drastiquement peut conduire à la disparition d'espèces menacées et donc à la réduction globale de la biodiversité (Berdugo *et al.* 2020; Thuiller *et al.* 2008). Cette diminution de la biodiversité a des effets sur le fonctionnement des écosystèmes et affecte également les services dont l'Homme tire avantage (Fig. 3). En effet, la biodiversité est un élément fondamental du fonctionnement des écosystèmes, qui impacte en retour la composition de la biocénose. L'activité des organismes qui la compose agit sur les grandes fonctions (production de biomasse, cycles bio-géo-chimiques, ...) et propriétés de l'écosystème (la fertilité des sols, ressource en eau, ...). Il en découle, un ensemble de services dont les sociétés humaines vont tirer un bénéfice direct (Costanza *et al.* 1997), sous forme de biens matériels tels que ceux liés aux services d'approvisionnement (p.ex. nourriture, fibres, composés chimiques actifs ...) ou soutenant des valeurs immatérielles culturelles, intellectuelles, esthétiques et spirituelles (Chapin *et al.* 2000). De plus, des services dits de régulation ont un impact positif sur le bien-être humain (en limitant notamment les risques). La régulation climatique via un stockage dans les sols et les océans du carbone atmosphérique en est un bon exemple. La biodiversité étant un levier inhérent de la stabilité et de la durabilité des écosystèmes, l'anthropisation des systèmes naturels, affecte leur capacité à répondre durablement aux facteurs du changement global affectant l'humain et la société (IPBES 2019; Wagg *et al.* 2014).

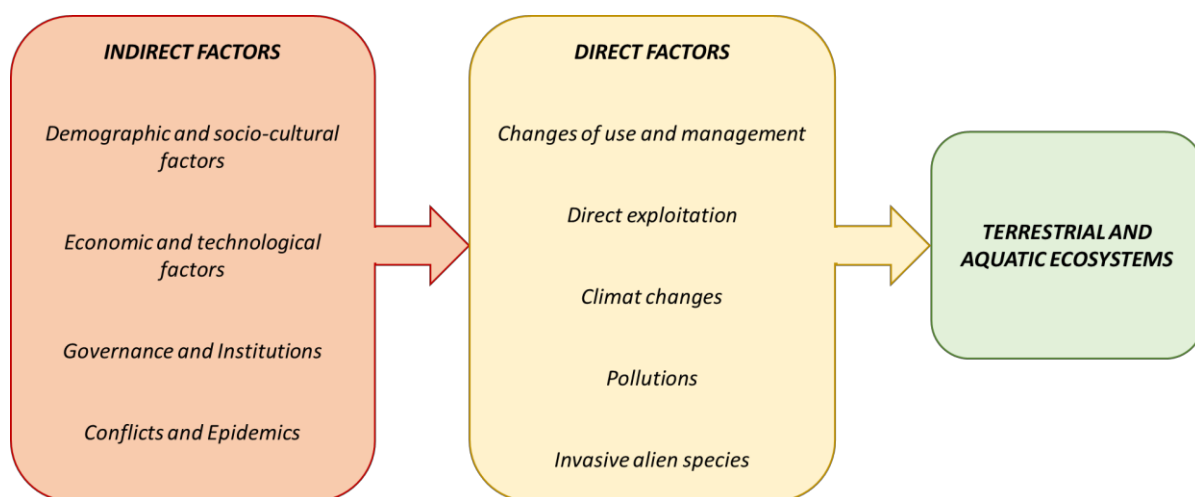


Figure 2 : Les effets des facteurs directs et indirects sur les écosystèmes. Les facteurs directs et indirects impactent l'ensemble des écosystèmes qu'ils soient terrestres ou aquatiques (Adapté de IPBES 2019).

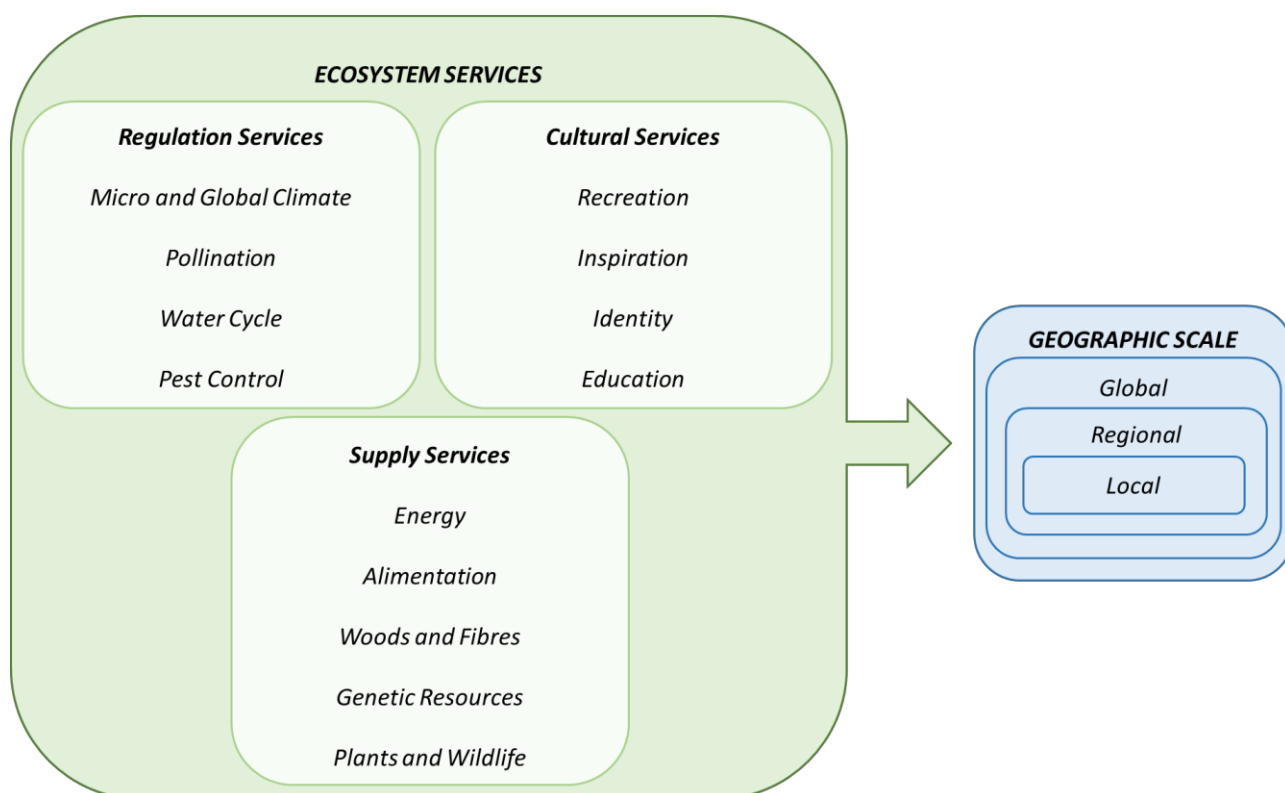


Figure 3 : Les relations entre diversité du vivant, fonctionnement et services écosystémiques. L'érosion de la biodiversité est à l'origine d'une diminution de la fourniture des services à l'exception des services d'approvisionnement. La réduction de la biodiversité réduit également le potentiel d'adaptation des écosystèmes (Adapté de IPBES 2019).

Les facteurs du changement global impactent de manière brutale la biodiversité, ce qui fait dire à Sala *et al.* (2000) que les changements de biodiversité (en termes de composition biologique et de la complexité de leurs interactions) peuvent être eux-mêmes considérés comme une composante du changement global. Depuis quelques années cette thématique a été très étudiée (Allan *et al.* 2015; Berdugo *et al.* 2020; Hautier *et al.* 2015; Lester *et al.* 2014; Thuiller *et al.* 2008) surtout sous l'angle de la compréhension et de la prédiction des dynamiques biologiques (à l'échelle des communautés pour l'essentiel). La démarche la plus classiquement mobilisée consiste à la construction et l'utilisation de modèles (mécanismes, ou statistiques) sur le long terme (Hoffmann *et al.* 2010; Lavergne *et al.* 2010; Pereira *et al.* 2010; Shipley *et al.* 2006) testant une grande diversité de variables du changement global plus ou moins structurées en différents scénarii développés à différentes échelles (p.ex. modèles climatiques du GIEC (Calvin *et al.* 2023), modèles sur les gaz atmosphériques, projection des effets des changements climatiques sur l'activité agricole du territoire du Massif-central AP3C SIDAM¹, ...). Cependant, la prédiction de la dynamique de la biodiversité reste difficile à étudier malgré les effets majeurs qu'elle a sur les écosystèmes, sur l'Homme et la société, et ce principalement en raison de la complexité dans la structuration des composantes des systèmes écologiques, de leurs interactions et de leurs dynamiques (Odum 1969; Vellend *et al.* 2014). Ainsi, une meilleure compréhension de la réponse des différentes composantes de la diversité aux facteurs de l'environnement est au cœur des questions écologiques actuelles (Kraft *et al.* 2015; Naeem & Wright 2003). Mieux caractériser et comprendre les mécanismes sous-jacents des réponses des écosystèmes constitue un préalable pour dimensionner, tester et évaluer des pratiques de gestion favorables au maintien du bon fonctionnement et de la résilience des écosystèmes (Amiaud & Carrère 2012; Soussana & Lemaire 2014; Wiesmeier *et al.* 2019).

Les écosystèmes sont des systèmes dynamiques complexes (Hastings *et al.* 2018; Holling 1973; Levin 1998; Odum 1969), et donc difficile à étudier par définition. En effet, cette complexité réside dans les multiples composantes du système (structure), les facteurs biotiques et abiotiques auxquels le système est soumis, mais également la nature des interactions existantes entre les éléments constitutifs. Qui plus est, l'ensemble de ces

¹ <https://www.sidam-massifcentral.fr/developpement/ap3c/>

éléments peut se mobiliser à différents niveaux d'organisation de la cellule (voire moléculaire) à l'écosystème en passant par l'individu et la communauté (Suding *et al.* 2003), mais également à différentes échelles spatiales et temporelles (Adler & Lauenroth 2003; Thom *et al.* 2017). Ainsi, les écosystèmes pourraient être perçus comme des *systèmes complexes adaptatifs* (Levin 1998) pour lesquels la structuration des plus hauts niveaux organisationnels (p.ex. fonctionnement des écosystèmes) émergent d'interactions et de processus à des échelles organisationnelles plus basses (p.ex. individus, voire infra individuelle) ; induisant des réponses dynamiques (Bektaş *et al.* 2021; Damgaard 2019; Fukami & Nakajima 2011; Hastings 2004) dépendantes de facteurs multiples (Keith *et al.* 2023). Une question scientifique d'importance réside donc dans notre capacité à identifier si les propriétés du système (p.ex. fonction écosystémique) sont déterminées (p.ex. conditions environnementales) ou dépendantes d'une auto organisation (p.ex. stochasticité) (Levin 1998). Cette apparente complexité de la dynamique des écosystèmes rend difficile leur étude et notamment l'identification et la prédiction de la dynamique des variables structurelles et fonctionnelles qui leurs sont inhérentes.

Dans ce contexte, des interrogations fondamentales persistent, notamment celles relatives à l'identification et à la description des règles et des mécanismes qui régissent la distribution des espèces le long de gradients environnementaux, et l'existence de règles d'assemblage* à l'échelle des communautés (Diamond 1975). L'identification de règles relatives à l'assemblage des communautés est au cœur des débats de la communauté scientifique écologique ces dernières décennies (Díaz *et al.* 1999; Enquist *et al.* 2015; Hubbell 2001; Lawton 1999; Lortie *et al.* 2004; MacArthur & Levins 1967; Mc Gill *et al.* 2006; Schoener 1986; Vellend *et al.* 2014). Cette question est fondamentale car y répondre nous permettrait de mieux prédire la dynamique de ces systèmes écologiques face aux facteurs du changement global (Temperton 2004). Cependant, cette complexité qui se retrouve dans les dynamiques écosystémiques rend l'identification de règles d'assemblage difficile voire impossible (Simberloff 2004). Bien que les écosystèmes reposent sur des principes physiques et chimiques stricts, il semble difficile d'identifier des lois générales s'appliquant à la communauté écologique. Cela laisse supposer « qu'il existe peu de généralisations floues, et

encore moins de règles ou de lois », laissant place à la théorie de la contingence écologique (Lawton 1999).

L'inhérente complexité qui se retrouve dans la dynamique des écosystèmes a souvent été argumentée comme étant le reflet de la prédominance de l'effet du hasard : une empreinte de la stochasticité développée dans le cadre de la *théorie neutre* de Hubbell (2001). La *théorie neutre* considère les espèces comme fonctionnellement équivalentes. Les différences phénotypiques observées entre espèces ne vont pas conférer d'avantages sélectifs dans un environnement particulier. Dans cette théorie l'importance est mise sur le contexte historique, la capacité de migration, de reproduction et de dispersion des espèces pour expliquer les patrons de diversité. Cependant, la *théorie neutre* n'est pas suffisante pour décrire et prédire la structuration et le fonctionnement des communautés puisque la réponse des espèces aux facteurs abiotiques et biotiques est variable notamment le long de gradient environnementaux (Harpole & Tilman 2007; Lortie *et al.* 2004). Ainsi, la distribution des espèces pourrait être dépendante à la fois de processus stochastiques* et déterministes* avec des niveaux d'implication variables en fonction des échelles d'étude et des conditions écologiques (Gravel *et al.* 2011; Harpole & Tilman 2007; Lortie *et al.* 2004; Mc Gill *et al.* 2006) (Fig. 4). La considération des processus déterministes peut entraîner un nouveau niveau de complexité, étant multiples et interagissant ils peuvent donner l'impression que la dynamique des communautés est avant tout dépendante du hasard. Ainsi, il semble important de développer notre capacité à comprendre et prédire l'effet des processus stochastiques et déterministes sur les communautés écologiques. Cela permettrait d'avoir un regard global sur d'éventuelles règles qui régiraient les assemblages des communautés et la distribution de la biodiversité (Münkemüller *et al.* 2020; Temperton 2004) dans le temps et l'espace au vu des objectifs de préservation et de restauration des systèmes écologiques.

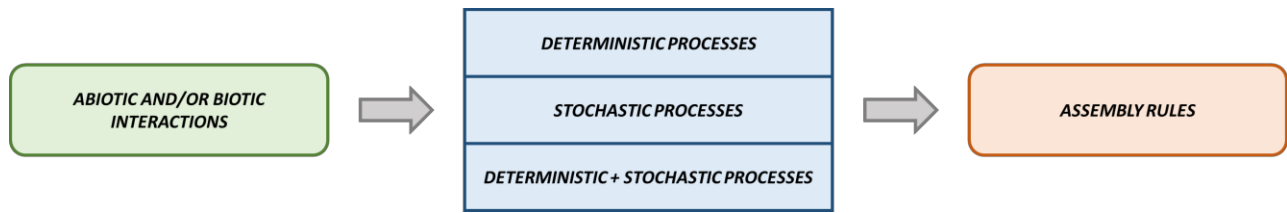


Figure 4 : Les modèles d'assemblage des communautés. D'une part l'assemblage peut être déterminé par l'environnement (*deterministic processes*), dépendre de processus aléatoires (*stochastic processes*) ou d'une interaction entre ces deux processus (Adapté de Temperton 2004).

La possibilité d'identifier des règles d'assemblage des communautés et donc notre capacité à construire une écologie prédictive (Mc Gill *et al.* 2006) semble aujourd'hui se développer notamment grâce à la mobilisation des concepts de l'écologie dite *fonctionnelle** qui s'appuient sur l'étude de traits de vie (au sens large). Ces traits sont des descripteurs biologiques, morphologiques, structurels, comportementaux, physiologiques, biochimiques et phénologiques à l'échelle des individus (Violle *et al.* 2007). Cette approche se base sur l'hypothèse forte que les traits reflètent la niche* des espèces, et permet de développer une approche comparative qui s'affranchit de l'identité des espèces. En ce sens, les traits fonctionnels* permettent d'approcher la manière dont les organismes répondent aux facteurs environnementaux biotiques et abiotiques (trait dit *de réponse*) et dont les organismes affectent (en retour) le fonctionnement de l'écosystème (trait dit *d'effet*) (Fig. 5). En ce sens les traits fonctionnels renseignent sur la performance de l'individu et sur son impact sur les propriétés de l'écosystème. En se basant sur les traits fonctionnels, cette approche de l'écologie permet de mieux comprendre, et donc de tenter de généraliser, les réponses des espèces et des communautés aux changements environnementaux, et de prédire leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes (Grime 1998; Keddy 1992; Lavorel & Garnier 2002; Suding *et al.* 2008) à plusieurs niveaux organisationnels, spatiaux (Díaz *et al.* 2007; Quétier *et al.* 2007) et temporels (Götzenberger *et al.* 2012; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017; Qiu & Cardinale 2020) (Fig. 6).

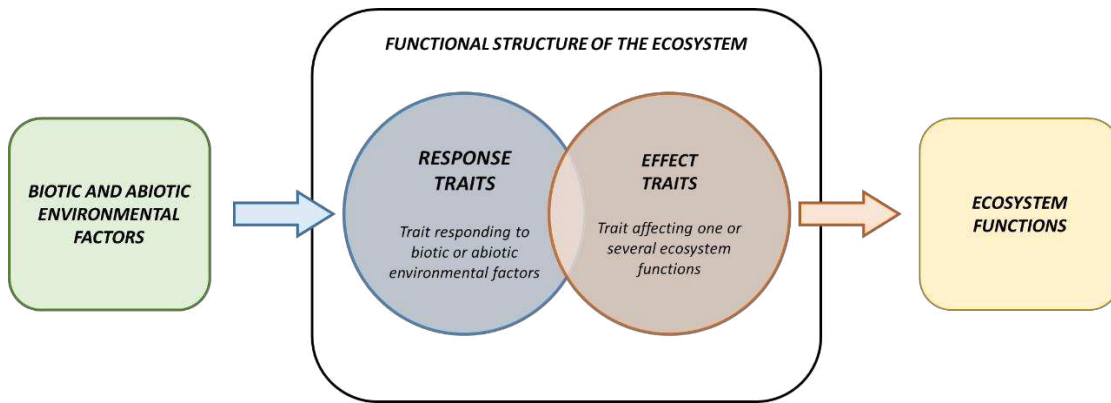


Figure 5 : Les traits fonctionnels comme indicateur de la réponse et des effets des espèces sur l’environnement. L’approche fonctionnelle permet de caractériser la réponse des espèces d’un écosystème aux facteurs biotiques et abiotiques de l’environnement et de préciser la manière dont ces espèces affecteront les fonctions (voire les services) écosystémiques (Adapté de Lavorel & Garnier 2002).

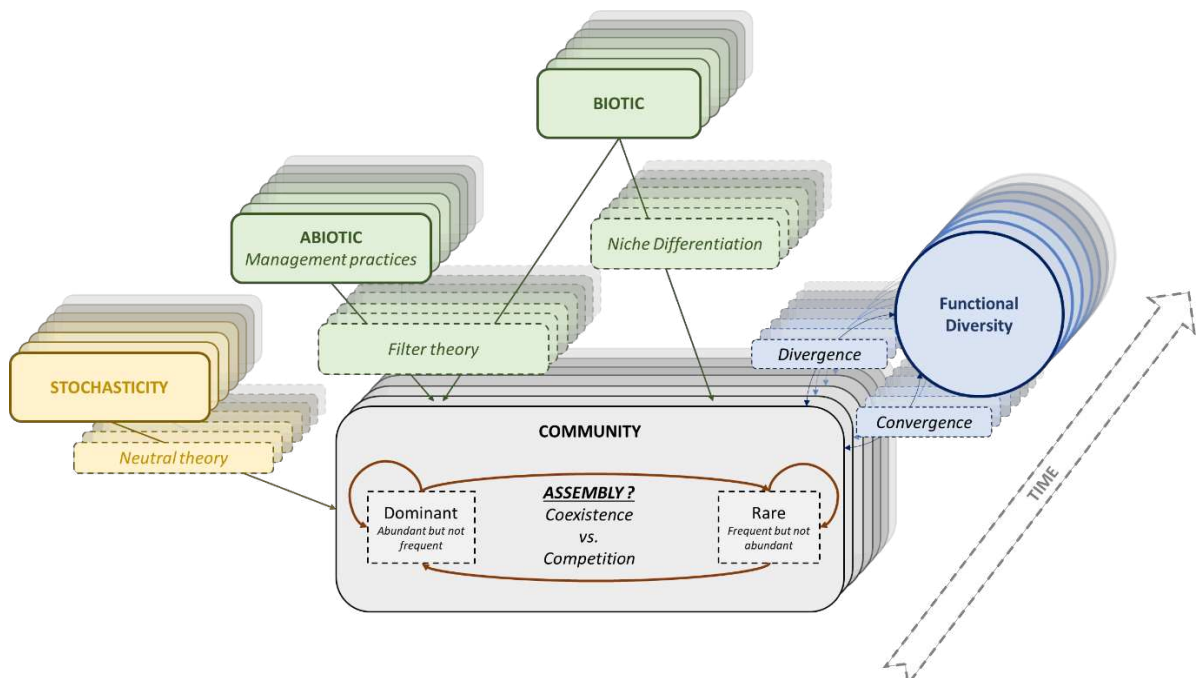


Figure 6 : Les relations entre processus d’assemblage et diversité fonctionnelle. Les traits fonctionnels sont centraux pour mieux prédire les dynamiques d’assemblage des communautés.

C’est dans ce cadre général que s’inscrit ce travail de thèse dont la problématique est de comprendre **les effets des facteurs du changement global sur les assemblages des communautés et leur dynamique**. Cela pose au préalable la question de notre capacité

d'identifier des règles relatives à l'assemblage des espèces à l'échelle des communautés (p.ex. processus aléatoire, dépendance de l'environnement, ...) ?

Pour traiter cette question, nous nous appuyons sur un « écosystème modèle » : les prairies permanentes tempérées. En effet les prairies permanentes, peuvent constituer un type d'écosystème hautement diversifié (Amiaud & Carrère 2012; Soussana & Lemaire 2014; Spasojevic *et al.* 2018) pertinent pour aborder l'étude des liens biodiversité fonctionnement (Hooper *et al.* 2005; Tilman *et al.* 1997). De plus, les prairies, notamment à l'échelle européenne, sont des formations végétales qui dépendent des activités d'élevage (Carrère *et al.* 2022; Dumont *et al.* 2011), les interventions anthropiques bloquant la dynamique végétale vers des écosystèmes plus complexes (landes, forêt) via un prélèvement régulier de la biomasse produite et empêchant l'implantation d'espèces ligneuses mimant ainsi les facteurs « naturels » abiotiques (incendies, climat) ou biotique (herbivorie) régulant la dynamique des prairies naturelles (steppes, savanes, Milner & Hughes 1968). En ce sens, comme la majorité des systèmes agroécologiques gérés ces prairies sont particulièrement affectées par les changements et l'intensification des pratiques de gestion (Keith *et al.* 2023; Klein *et al.* 2020). A l'échelle mondiale, les prairies sont un des écosystèmes où la biodiversité est la plus menacée par les facteurs du changement global (Bardgett *et al.* 2021; Bengtsson *et al.* 2019; Stokes *et al.* 2023) et plus particulièrement par l'intensification des pratiques de gestion et les changements d'utilisation des terres (Newbold *et al.* 2016) ce qui en fait une « sentinelle » des changements. Ce modèle d'étude permet donc de décliner notre problématique notamment en ce qui concerne **les effets de l'intensification des pratiques de gestion (fertilisation et exploitation/usage) sur les dynamiques d'assemblage des communautés prairiales, à moyen et long terme**. Il semble également envisageable de s'intéresser **aux dynamiques des propriétés structurelles et fonctionnelles de l'écosystème dans l'idée d'optimiser les pratiques de restauration pour ces communautés végétales**.

La démarche de recherche qui soutient ce travail de thèse se construit autour des objectifs suivants :

- (i) Développer de nouvelles méthodes d'analyse, inspirées de l'étude des systèmes dynamiques complexes, permettant de caractériser l'influence de processus

- d'assemblage sur la dynamique des communautés ainsi que d'identifier des règles générales qui régissent l'assemblage des communautés ;
- (ii) Identifier des règles d'assemblage long terme assurant la stabilité d'un haut niveau de diversité fonctionnelle et spécifique ;
 - (iii) Identifier le rôle des espèces, en fonction de leur abondance relative, dans l'émergence des processus d'assemblage et leur dynamique ;
 - (iv) Mieux prédire les dynamiques d'assemblage des communautés pour mieux les gérer : les objectifs de la préservation, de l'atténuation et de la restauration ;

La problématique générale et les objectifs du travail étant posés, il convient de développer plus précisément les cadres théorique et méthodologique sur lesquels on a construit le travail de thèse. Il sera dès lors possible de présenter la structuration de notre démarche et de formaliser les hypothèses de travail sur lesquelles nous nous appuierons pour traiter la question de recherche posée précédemment.

II. Cadre conceptuel

1. L'écologie fonctionnelle : du trait individuel aux propriétés de l'écosystème

Dans cette partie nous nous attacherons à introduire le cadre théorique de l'écologie fonctionnelle et le concept de trait fonctionnel. Puis nous nous intéresserons à la capacité des traits mesurés à l'échelle de l'individu à refléter des procédés à des niveaux organisationnels supérieurs. Nous présenterons la force de cette approche pour appréhender les niveaux de réponses des communautés sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Dans une seconde sous-partie nous présenterons des métriques de l'écologie fonctionnelle classiquement utilisées permettant de caractériser la diversité fonctionnelle d'une communauté et d'appréhender les processus d'assemblage des espèces.

a. *Une approche pour étudier les assemblages et le fonctionnement des communautés*

L'écologie scientifique s'est intéressée en premier lieu à la compréhension des systèmes biologiques dans leur structuration et leur fonctionnement, à travers la caractérisation de la diversité taxonomique des espèces (biocénose) qui composaient les écosystèmes (Naeem *et al.* 1994). Sur la base de résultats expérimentaux (McCann 2000; Tilman *et al.* 2006) ou de synthèses bibliographiques (Hector & Bagchi 2007), de nombreux scientifiques soutiennent que les grandes fonctions écologiques (production primaire, décomposition) sont reliées à la diversité en espèces des communautés présentes dans l'écosystème (Mouillot *et al.* 2011). Cependant, le nombre d'espèces seul peut être limité pour appréhender les fonctions écosystémiques et les processus d'assemblage des communautés (Enquist *et al.* 2015). Par exemple, pour deux communautés avec un même niveau de diversité en espèces, ces dernières peuvent d'une part être très semblables (p.ex. pour des systèmes agricoles gérés ou l'on cherche à maximiser la production primaire) ou très différentes les unes des autres pour des communautés naturellement assemblées (Loreau 2004). Ainsi, la structure et le fonctionnement des écosystèmes peut être très variable et ceci indépendamment du nombre d'espèces (Grime 1998; Spasojevic *et al.* 2018). La prise en compte des caractéristiques des espèces, (traits de vie, traits fonctionnels) constitue une approche qui permet de mieux comprendre les propriétés des écosystèmes et leur dynamique par une étude de leur composition fonctionnelle (Tilman *et al.* 1997). La richesse en espèces permet de suivre un certain niveau de diversité, cependant les différences et variations fonctionnelles entre les individus semblent être de bien meilleurs prédicteurs de la diversité d'un écosystème (Cadotte *et al.* 2011). En effet, ces différences fonctionnelles permettraient par exemple d'appréhender les assemblages à l'échelle des communautés (cf. Introduction générale II.2) (Keddy 1992; MacArthur & Levins 1967).

Les traits fonctionnels constituent donc des indicateurs de performance de l'organisme et révèlent des aspects différents de la biodiversité comparés à la diversité spécifique (Dovrat *et al.* 2021). Ils sont définis comme « des caractéristiques morpho-physio-phénologiques, à l'échelle de l'individu, ayant un impact indirect sur sa fitness* (capacité qu'a l'individu à

survivre et se reproduire pour lui-même donner une descendance viable et féconde) par leurs effets sur la croissance, la reproduction et la survie de l'individu » (Garnier & Navas 2012; Mc Gill *et al.* 2006). Un trait est donc une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau individuel, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou à tout autre niveau d'organisation (Fig. 7). Cette définition de trait s'accorde à définir une valeur par trait pour une espèce, un espace et une période donnée et prend donc en compte la dynamique spatio-temporelle des caractéristiques fonctionnelles des individus (Violle *et al.* 2007).

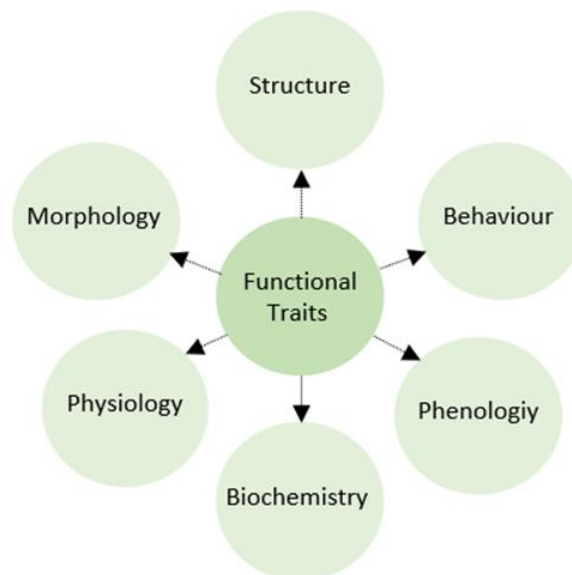


Figure 7 : Les traits fonctionnels sont le reflet de multiples caractéristiques à l'échelle de l'individu

Les traits fonctionnels sont le reflet d'une adéquation entre un individu et son environnement et permettent de refléter la niche écologique des espèces (Lavorel & Garnier 2002; Mc Gill *et al.* 2006; Suding *et al.* 2003). La niche écologique caractérise la gamme des conditions environnementales dans lesquelles une espèce peut se maintenir et subsister (Hutchinson 1957). Les caractéristiques fonctionnelles sont le reflet de réponses (niche

Grinnellienne²) et/ou d'effets de ces organismes à/sur leur environnement (niche Eltonienne³) (Gross 2007; Lavorel *et al.* 1997; Violle *et al.* 2017). Ainsi, les études fonctionnelles permettent d'appréhender :

- (i) La réponse des espèces aux facteurs abiotiques et biotiques (« *les traits de réponse* ») et donc de prédire les schémas de distribution et d'assemblage des espèces (Hooper *et al.* 2005; Keddy & Shipley 1989) ;
- (ii) Les effets des espèces sur le fonctionnement des écosystèmes (« *les traits d'effet* ») (Gross 2007; Lavorel & Garnier 2002; Violle *et al.* 2017).

L'approche fonctionnelle contrairement à l'approche taxonomique permet donc d'avoir une portée plus généraliste, en permettant notamment par une approche comparative de comparer les espèces entre elles (du point de vue de leur réponse à un facteur ou de leur effet sur le fonctionnement de l'écosystème). A titre d'illustration, l'approche fonctionnelle permet de déduire des conclusions à portée plus globale en exprimant que « la fertilisation des prairies a tendance à favoriser les espèces à grandes feuilles, les rendant compétitrices pour le nutriment et la lumière » plutôt que de se limiter au constat que « la fertilisation favorise *Festuca arundinacea* ».

Les traits fonctionnels sont le reflet de la stratégie de l'espèce vis-à-vis des composantes de l'environnement. Par exemple, la surface foliaire spécifique (SLA = surface foliaire (m²) / masse sèche foliaire (kg)) est un trait représentatif de la gestion du nutriment par les plantes (Fig. 8) (Garnier *et al.* 2004; Laliberté *et al.* 2010; Newbold *et al.* 2016; Wright *et al.* 2004). Les espèces à fortes valeurs de SLA ont une forte vitesse de croissance (phyllochrone court), exprimant de grandes et/ou fines feuilles peu denses (cad à faible masse par unité de volume). Ce sont des espèces dites « *exploitrices* » à forte acquisition mais à faible capacité de conservation pour le nutriment. En opposition, les espèces à faibles valeurs

²La niche *grinnellienne* se définit par des variables non interactives (abiotiques) et des conditions environnementales à grande échelle.

³La *niche* au sens d'Elton définit la place d'un individu (p.ex. animal, plante) dans l'environnement biotique, ses relations avec les ressources et ses ennemis

de SLA ont une faible vitesse de croissance (phyllochrone long), pouvant exprimer de petites feuilles denses. Ce sont des espèces dites « *conservatrices* » qui ont la capacité de conserver les nutriments sur le long terme (Grime *et al.* 1997; Wright *et al.* 2004). Il en découle que les réponses fonctionnelles des espèces et des communautés aux gradients environnementaux sont variables en fonction des types traits et des facteurs de l'environnement étudiés (Joswig *et al.* 2021). Il a notamment été constaté que les traits foliaires liés à la gestion des ressources et à la phénologie des plantes varient de manière significative le long des gradients de pratiques de gestion (p.ex. la SLA répond bien à la disponibilité en nutriment et non au niveau de fertilisation) (Garnier *et al.* 2007; Garnier & Navas 2012; Quétier *et al.* 2007), alors que les traits de cycle de vie, de morphologie ou de croissance peuvent être de bons indicateurs relatifs à l'intensité du pâturage (Garnier & Navas 2012).

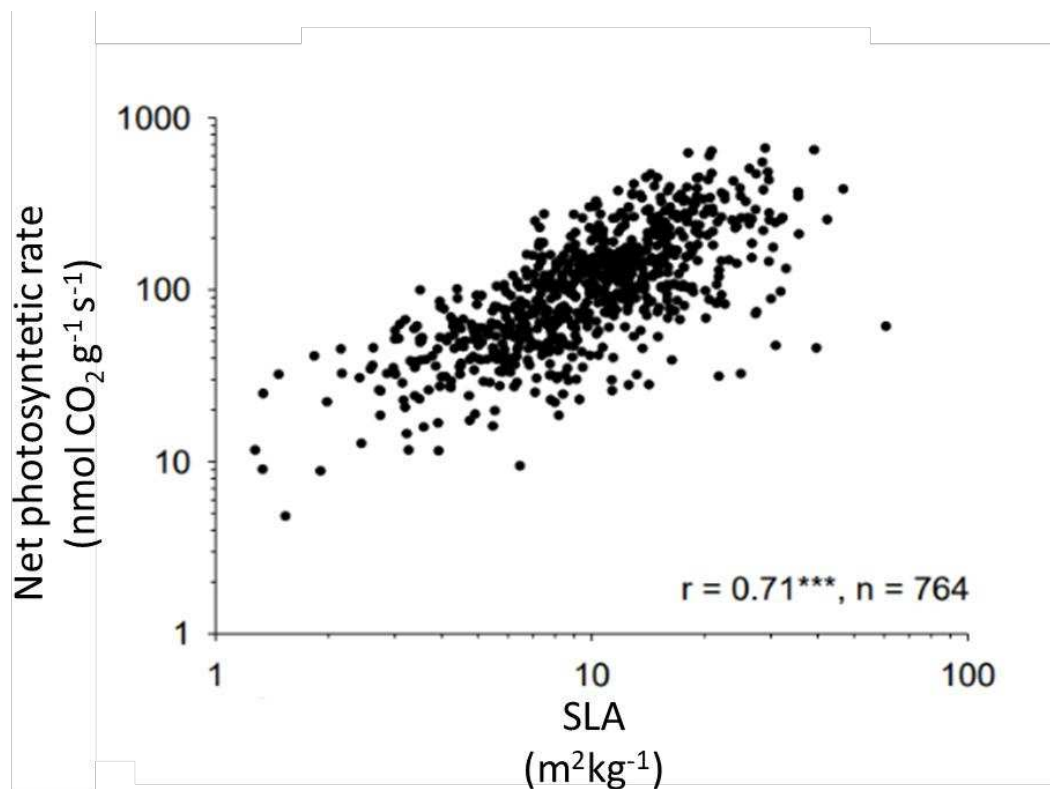


Figure 8 : Les traits fonctionnels sont des indicateurs de performance des individus. L'exemple de la relation entre la surface foliaire spécifique (SLA) et la photosynthèse nette à l'échelle des plantes (Provenant de Violle *et al.* 2007).

Cette approche permet donc de passer d'une approche de la biodiversité purement descriptive basée sur la taxonomie à une diversité dite « fonctionnelle » qui tente d'approcher les mécanismes sous-jacents au fonctionnement de l'écosystème. La diversité fonctionnelle constitue une composante essentielle de la biodiversité qui reflète les étendues des différences fonctionnelles entre espèces au sein d'une communauté, leurs réponses à l'environnement (via étude des « traits de réponse ») mais aussi leurs effets (via l'analyse des « traits d'effets ») sur le fonctionnement de l'écosystème (Fig. 5) (Lavorel & Garnier 2002). Ainsi, avec une même métrique fonctionnelle, il est possible d'étudier différents niveaux d'organisation de l'écosystème : du trait individuel au fonctionnement de l'écosystème en passant par la communauté (Fig. 9). L'étude des traits fonctionnels permet également d'appréhender la réponse des espèces à leur environnement, et par extension d'avoir un regard sur :

- (i) La dynamique des processus d'assemblage de ces espèces pour un contexte donné ;
- (ii) Le fonctionnement des écosystèmes (Chacón-Labela *et al.* 2023; Enquist *et al.* 2015; Joswig *et al.* 2021; Mc Gill *et al.* 2006; Quétier *et al.* 2007; Violle *et al.* 2007).

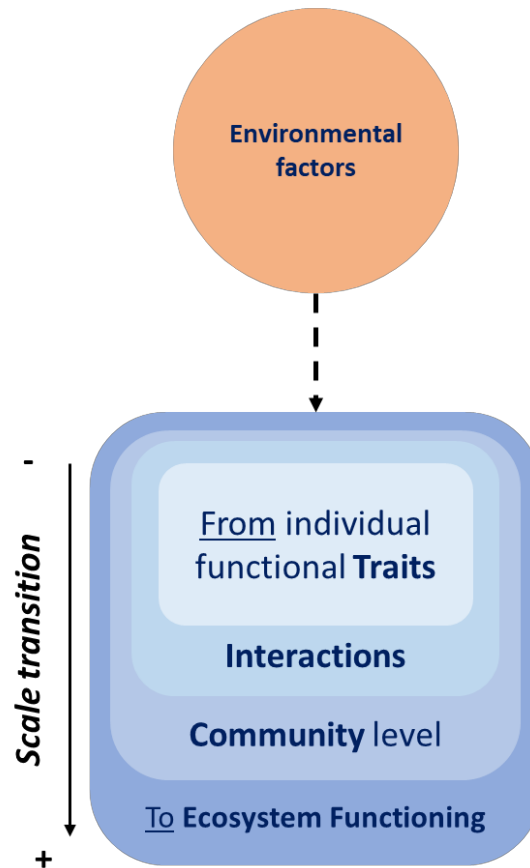


Figure 9 : Du trait individuel au fonctionnement des écosystèmes : l'écologie fonctionnelle permet d'appréhender différents niveaux organisationnels de l'écosystème.

Pour un trait considéré, la valeur du trait fonctionnel de l'espèce peut être défini comme étant une valeur moyenne du trait ce qui permet de comparer et de classer les espèces les unes par rapport aux autres. Cependant, pour une espèce donnée les valeurs de trait exprimées peuvent varier d'un individu à l'autre (ce que l'on appelle la variabilité intraspécifique des valeurs de trait* (*intraspecific trait variation - ITV*) (Albert *et al.* 2011) en fonction des facteurs biotiques et abiotiques de l'environnement (Abakumova *et al.* 2016; Pérez-Ramos *et al.* 2019) pouvant impacter la coexistence des espèces et la structure de l'écosystème (Turcotte & Levine 2016), même si les causes et conséquences de cette variabilité intraspécifique des traits restent floues (Albert *et al.* 2011; Violle *et al.* 2012). L'ITV d'une espèce peut être caractérisée par la variabilité de la distribution des valeurs de trait exprimées par les individus (Fig. 10) (Albert *et al.* 2011; Maitner *et al.* 2023). Dans la suite de

ce manuscrit nous considérerons pour les traits étudiés le trait fonctionnel moyen pour chaque espèce. Ce choix est argumenté dans la partie « *Matériel et Méthode* » et se base sur notre volonté de caractériser les stratégies fonctionnelles des espèces. L'ITV sera néanmoins reprise et discutée dans la partie « *Discussion générale* ».

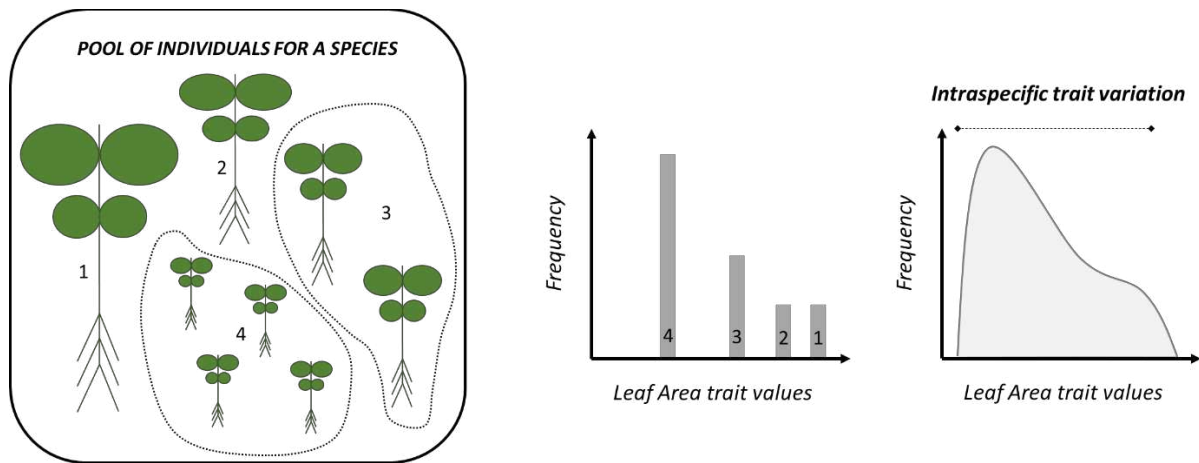


Figure 10 : La variabilité intraspécifique des valeurs de traits (Adapté de Maitner et al. 2023).

Pour résumer une approche fonctionnelle de l'écologie présente plusieurs points d'intérêts :

- (i) L'écologie fonctionnelle permet d'intégrer une démarche comparative permise par l'utilisation d'une même métrique ;
- (ii) Il est possible de faire des liens entre échelles biologiques : des changements individuels aux effets sur l'écosystème tout entier ;
- (iii) Cette approche permet d'étudier la réponse d'un écosystème aux facteurs de l'environnement et ses changements, et plus spécifiquement peut permettre d'isoler des mécanismes biologiques sous-jacents.

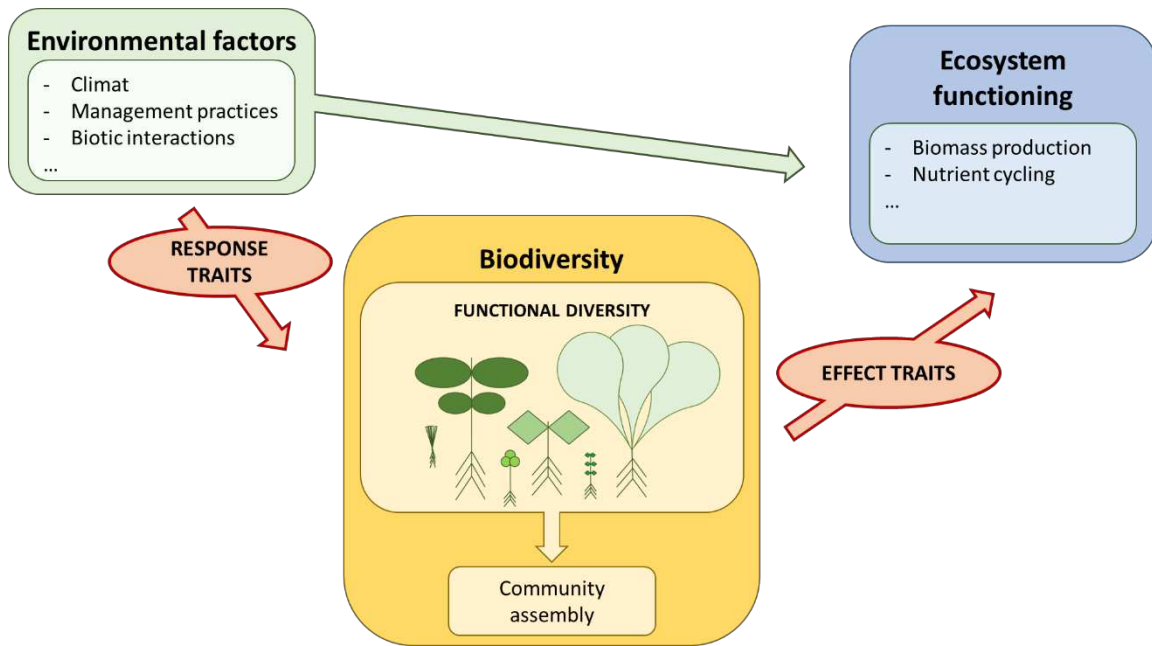


Figure 11 : Les relations entre facteurs environnementaux, diversité fonctionnelle assemblage des communautés, et fonctionnement des écosystèmes. Les traits fonctionnels sont centraux pour prédire la réponse des écosystèmes à leur environnement et les effets qu'ils peuvent avoir sur leur fonctionnement (Adapté de Lavorel & Garnier 2002).

b. Les métriques fonctionnelles pour décrire les communautés

La diversité fonctionnelle est une composante de la biodiversité qui reflète la diversité des traits et des stratégies d'espèces au sein d'une communauté. Etudier cette diversité pourrait permettre de mieux comprendre les processus (mécanismes ou fonctions biologiques) sous-jacents de l'assemblage (et de la dynamique) des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (Díaz & Cabido 2001; Mc Gill *et al.* 2006; Scheiner *et al.* 2017; Walker *et al.* 1999). La diversité fonctionnelle reste cependant un objet complexe qui peut être caractérisé de différentes façons (Petchey & Gaston 2006). Classiquement, il est acquis qu'elle peut se décliner autour de trois composantes principales indépendantes à l'échelle des communautés (Fig. 12) : (i) la richesse fonctionnelle, (ii) l'équitabilité fonctionnelle et (iii) la dispersion fonctionnelle (Legras & Gaertner 2018; Mason *et al.* 2005; Mouillot *et al.* 2013; Schleuter *et al.* 2010; Villéger *et al.* 2008).

- (i) Les indices de **richesse fonctionnelle** mesurent le niveau d'occupation de la niche par les espèces d'une communauté en fonction des conditions environnementales (Laliberté & Legendre 2010; Legras & Gaertner 2018; Mason *et al.* 2005; Villéger *et al.* 2008). L'idée de cet indicateur est de caractériser la distribution des valeurs de trait dans l'espace fonctionnel. Pour un trait, il est possible de calculer la richesse fonctionnelle comme étant la différence entre les valeurs fonctionnelles maximales et minimales présentes dans la communauté, sans considération pour l'abondance relative de l'espèce (Mason *et al.* 2005). Il est possible de calculer un indice de richesse fonctionnelle incluant plusieurs traits (plusieurs dimensions de la niche). Cornwell *et al.* (2006) ont notamment proposé une méthode de calcul de la plus petite enveloppe du volume qui englobe toutes les espèces dans un espace fonctionnel à n dimensions représentant n traits (Blonder *et al.* 2014) ;
- (ii) Les indices **d'équitabilité fonctionnelle** s'intéressent à la régularité des distributions des abondances de traits à l'échelle de la communauté pour un seul (Mason *et al.* 2005; Mouillot *et al.* 2005) ou plusieurs traits (Laliberté & Legendre 2010; Mouillot *et al.* 2013; Villéger *et al.* 2008). Cet indicateur prend en compte deux éléments : la régularité des distances fonctionnelles entre paires d'espèces voisines dans l'espace fonctionnel et la régularité des abondances des espèces ;
- (iii) Les indices de **dispersion fonctionnelle** (*Fdis*, Laliberté & Legendre 2010) caractérisent la manière dont l'abondance des espèces est distribuée dans l'espace fonctionnel à n dimensions équivalentes à n traits (Laliberté & Legendre 2010; Mason *et al.* 2005; Mouillot *et al.* 2013; Villéger *et al.* 2008). La dispersion fonctionnelle est un indicateur de variance par rapport à la valeur centrale du trait fonctionnel pondérée par l'abondance. De fortes valeurs de dispersion sont observées pour des communautés où les espèces les plus abondantes expriment des valeurs de trait éloignées de la valeur centrale (p.ex. pour une co-dominance d'espèces fonctionnellement contrastées (Laughlin *et al.* 2015). A l'inverse, une faible dispersion est observée lorsque les espèces les plus abondantes expriment des traits proches de la valeur centrale (p.ex. pour

une pression élevée des facteurs environnementaux on s'attend à une sélection des espèces exprimant des traits les plus adaptés à leur environnement (Keddy 1992).

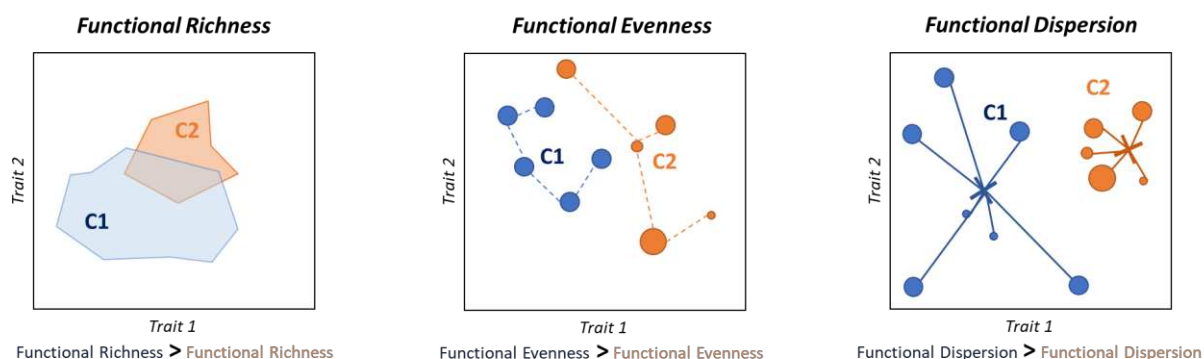


Figure 12 : La richesse fonctionnelle, l'équitabilité fonctionnelle et la dispersion fonctionnelle. Les trois composantes principales de la diversité fonctionnelle présentées dans un espace fonctionnel à 2 dimensions (2 traits) pour deux communautés distinctes (Adapté de Moullot et al. 2013).

2. Différentes théories pour expliquer et prédire la diversité fonctionnelle et les processus d'assemblage des communautés

Les processus qui influent sur la présence et l'abondance des espèces à l'échelle d'une communauté – ce que l'on appelle communément *les règles d'assemblage des communautés* (*community assembly rules*, Diamond 1975) – agissent sur les caractéristiques fonctionnelles des espèces et donc sur celles de la communauté (Mc Gill *et al.* 2006). La communauté écologique réfère à un groupe d'espèce de même niveau trophique s'influencent mutuellement dans leur distribution et leur abondance, les espèces qui constituent la communauté présentent cependant des caractéristiques et dynamiques qui leur sont propres. L'approfondissement des connaissances sur les principes qui régissent l'assemblage des communautés ont grandement progressé ces vingt dernières années et reste un élément central de la réflexion en écologie fonctionnelle (De Bello *et al.* 2021; Díaz *et al.* 1999; Shipley *et al.* 2006). Dans cette partie, nous explorerons les théories écologiques qui tendent à prédire la manière dont s'assemblent les communautés en se basant notamment sur la réponse fonctionnelle des espèces et des communautés. Dans un second temps, nous ferons état des

connaissances des liens entre processus d'assemblage et dynamiques fonctionnelles permettant à ce jour de poser les avancés et limites relatives à l'étude des assemblages des communautés.

a. La théorie des filtres : une première approche pour expliquer la diversité fonctionnelle et les processus d'assemblage

La *théorie des filtres* (Keddy 1992) est une théorie centrale de l'écologie. Le filtre, de nature abiotique (p.ex. conditions climatiques, ou de sols), ou biotique (p.ex. compétition entre espèces) sélectionne les espèces en fonction de leurs caractéristiques. Les espèces qui expriment des traits fonctionnels les plus adaptés aux conditions abiotiques et biotiques locales seront sélectionnées (Fig. 13) (Garnier & Navas 2012; Keddy 1992). Ainsi, la théorie des filtres prédit une convergence fonctionnelle à l'échelle des communautés : on s'attend à observer des communautés dominées par des espèces qui expriment des valeurs proches de la moyenne des valeurs de trait à l'échelle de la communauté (*valeur optimale de trait*, Violle et al. 2007) et avec une variance représentative de l'intensité du filtrage (plus la variance est faible plus le filtre est intense).

Cette *théorie des filtres* a pu expliquer avec succès la dynamique d'abondance des espèces dominantes en réponse à des changements environnementaux (Grime 1998; Laliberté et al. 2012; Shipley et al. 2006) mais reste limitée pour la prédiction des dynamiques de distribution des espèces moins abondantes (Warton et al. 2015) et également pour expliquer la persistance de phénotypes rares (Le Bagousse-Pinguet et al. 2017). Cette théorie prédit des distributions fonctionnelles normales (Gaussiennes) mais les communautés naturellement assemblées présentent des formes de distributions complexes (différentes de Gaussiennes), laissant supposer quant à l'influence d'autres processus d'assemblage (Chesson 2000; Götzenberger et al. 2012; Kraft et al. 2015; Maire et al. 2012; Spasojevic et al. 2018).

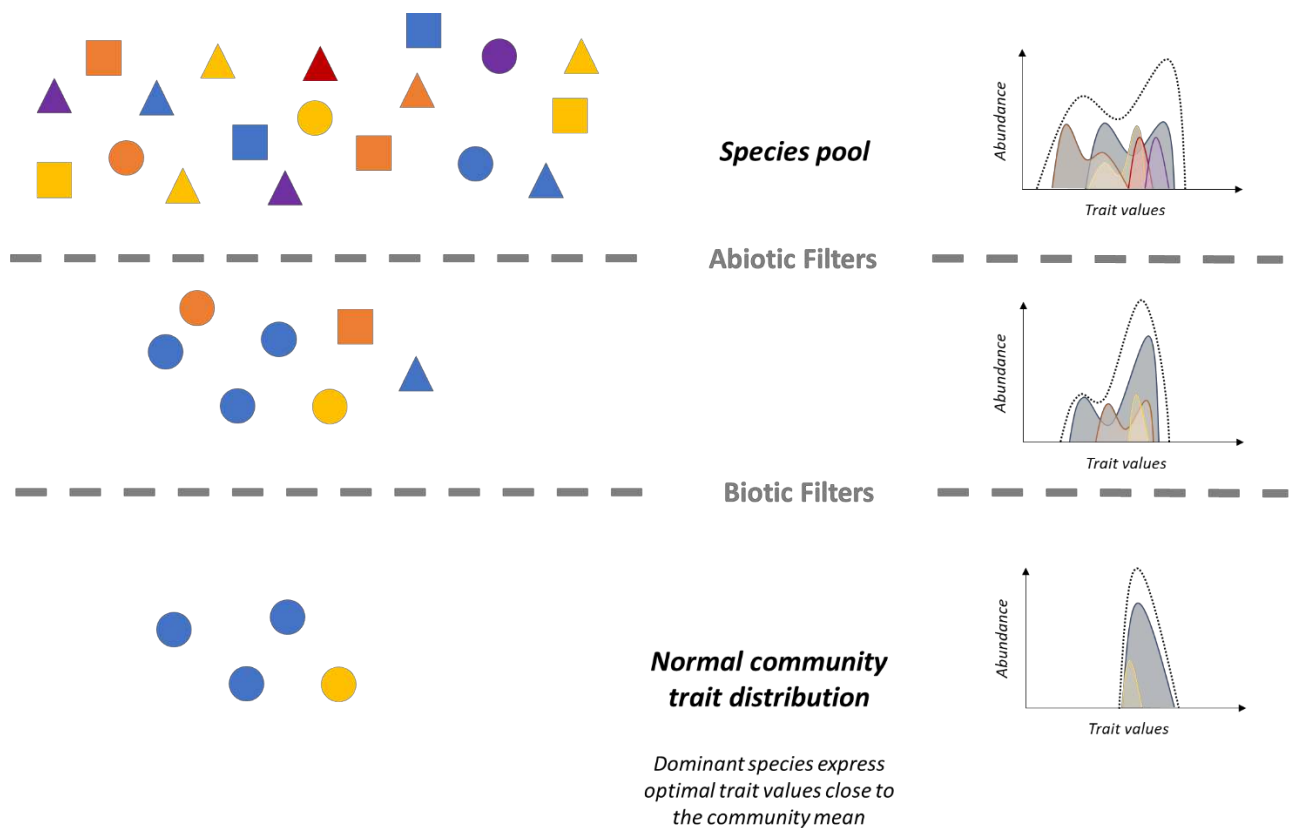


Figure 13: Schématisation de la théorie des filtres. Chaque espèce (couleur) exprime un phénotype particulier (forme) adapté ou non au filtre. La théorie des filtres prédit la structuration des communautés autour d'espèces dominantes qui expriment des valeurs de trait qui matchent le mieux aux filtres abiotiques et biotiques. A l'échelle de la communauté filtrée on s'attend donc à observer des distributions normales centrées autour de la valeur optimale de trait (Adapté de Jung et al. 2010).

b. Une évolution des théories face à la complexité des assemblages : des communautés sous l'emprise de la stochasticité

La complexité observée pour des distributions de trait relatives à des communautés naturellement assemblées rend l'identification de règles d'assemblage difficile et suggère que les processus aléatoires sont très influents dans les assemblages (Gleason 1927). Cette potentielle influence du hasard a été développée par Hubbell (2001) dans sa *théorie neutre* faisant une hypothèse forte d'équivalence fonctionnelle entre espèces et mettant en lumière l'importance des processus aléatoires tels que la stochasticité démographique (extinction, naissance, décès.) et la dispersion (Vellend *et al.* 2014). La notion de stochasticité écologique

peut être définie, en se basant sur des modèles probabilistes, comme : « une distribution (d'espèces) aléatoire qui ne peut pas être prédite avec précision ». Par exemple, la dérive écologique (*ecological drift*) est un processus purement stochastique expliquant des changements aléatoires dans l'abondance relative des espèces en lien avec des événements de naissance et de mort (Vellend *et al.* 2014). Bien que de meilleures connaissances sur les relations traits-environnements permettraient de mieux estimer la probabilité de survie des individus, cette probabilité est comprise entre 0 et 1, et la part d'aléatoire qui en résulte constitue la « stochasticité écologique » (Clark 2009). Cette dernière contribue à une grande complexité et variabilité dans la structuration des communautés (Chase & Myers 2011; Zhou *et al.* 2014), et pourrait masquer les effets de filtres (Keddy 1992) (p.ex. le long de gradients écologiques peu prononcés) ce qui limiterait notre capacité à identifier et prédire leurs assemblages. Les processus stochastiques ont notamment été mis en avant pour expliquer la grande variabilité des assemblages d'espèces dans des conditions environnementales similaires (Fig. 14) (Gleason 1927; Sutherland 1974). Hubbell (2001) a mis en avant des processus aléatoires centraux dans l'idée d'expliquer la dynamique des systèmes écologiques non à l'équilibre même si la simple influence du hasard n'est pas réaliste (Chase & Myers 2011) compte tenu des études qui ont révélé une influence du déterminisme sur la diversité fonctionnelle et les assemblages (Grime 2006).

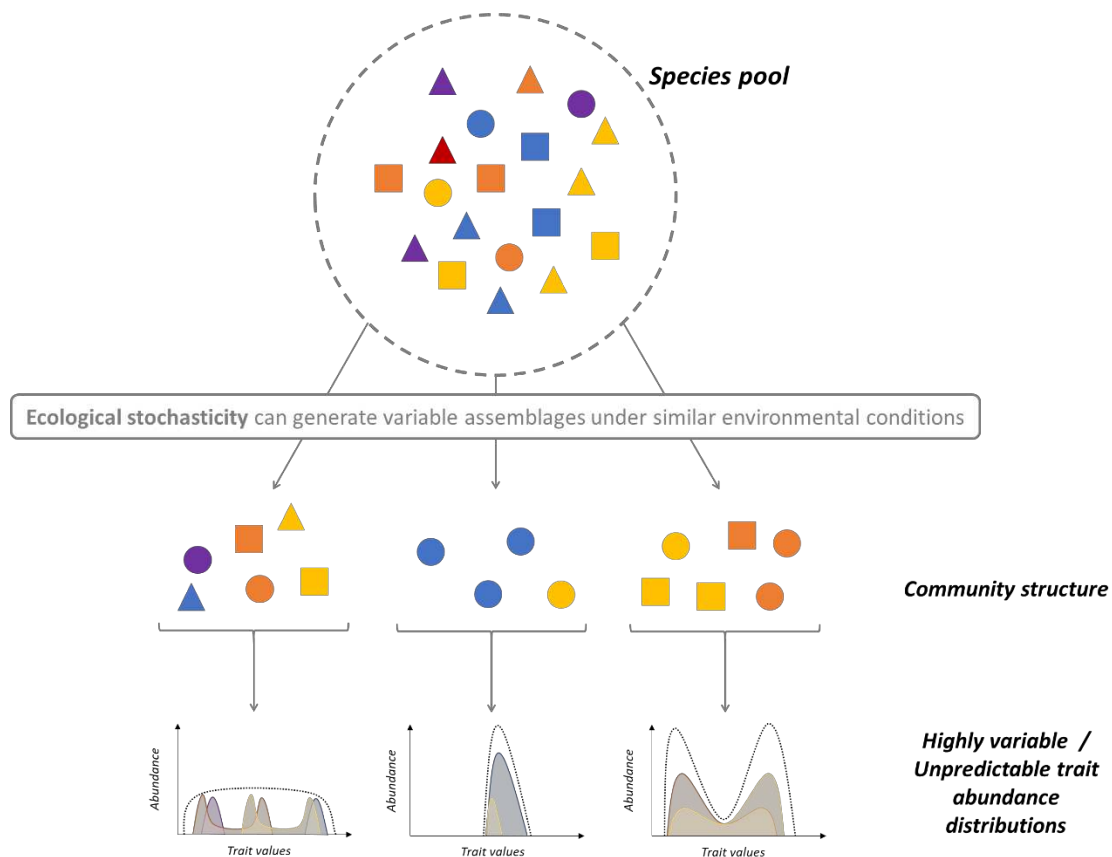


Figure 14 : Schématisation de la théorie des neutres et de l'effet des processus stochastiques. A partir d'un pool d'espèces régionales (couleur) avec des traits fonctionnels particuliers (forme), les processus stochastiques génèrent des communautés avec des distributions traits très variables et difficilement prédictibles.

c. Les processus de différenciation de niche

Des processus déterministes, basés sur le concept de différenciation de niche, s'intéressent notamment aux interactions biotiques favorables à la coexistence ou au contraire à la concurrence entre espèces (Götzenberger *et al.* 2012; Lortie *et al.* 2004). Ces processus ont été proposés pour expliquer les phénomènes de divergence fonctionnelle et les écarts à la normalité des distributions de traits fonctionnels, en réponse à la convergence fonctionnelle suggérée par la *théorie des filtres*. Diamond (1975), en posant le concept de règle d'assemblage, avait mis en avant un effet déterministe des interactions biotiques (compétition) sur la co-occurrence des espèces, associant ainsi la divergence fonctionnelle

avec la compétition.–Dans l’idée d’expliquer les processus de différenciation de niche, la *théorie de la limite à la similarité* (*limiting similarities*, MacArthur & Levins 1967) prévoit une coexistence entre espèces avec différentes stratégies d’utilisation des ressources (Fig. 15). Ainsi, les espèces doivent se différencier fonctionnellement pour pouvoir coexister sur le long terme, ce qui implique une divergence dans les valeurs de trait exprimées à l’échelle de la communauté.

Bien que conceptuellement intéressante, la *théorie de la limite à la similarité* considère simplement la compétition pour la ressource comme facteur d’impact d’une espèce sur l’autre (De Bello et al. 2021). Il a également été proposé que les processus de différenciation de niche pourraient être dus à l’effet de filtres biotiques et abiotiques sélectionnant des espèces autour de plusieurs optimaux de traits (Fig. 15) (Laughlin et al. 2015). Ces filtrages simultanés expliqueraient la structuration de communauté autour d’espèces dominantes fonctionnellement contrastées, et donc des communautés avec des distributions fonctionnelles multimodales (Laughlin et al. 2015; Mason et al. 2005; Mason & De Bello 2013). Il a également été mis en avant que la compétition pourrait conduire à la coexistence d’espèces similaires (Grime 2006), au-delà de l’exclusion que laisse supposer les *théories des filtres* et de *la limite à la similarité*.

d. Théorie des filtres et processus de différenciation de niche : deux théories complémentaires

Ce principe a été repris sous la *théorie moderne de la coexistence* (*modern coexistence theory* – Chesson 2000) qui prédit une possible coexistence entre espèces avec une habilité comparable à la compétition sans qu’elles ne soient fonctionnellement différentes (Fig. 15). Cette théorie unifie la *théorie des filtres* et les processus de *différenciation de niche* et prévoit une coexistence stable entre espèces adaptées à un environnement (filtres) mais avec un certain niveau de différenciation de niche. Ainsi, Chesson (2000) estime que la coexistence et donc le maintien d’un grand nombre d’espèces peu abondantes (subordonnées et transitoires* *sensu* Grime 1998) au sein des communautés est possible quand des mécanismes

favorisent la différenciation de niche (mécanismes dit « stabilisant ») ou quand ils réduisent les différences de capacité à la concurrence (mécanismes dit « d'égalisation »). Cette théorie soutient l'idée que les communautés peuvent présenter des distributions de trait uniformes et/ou avec de grandes queues de distribution supposant la coexistence entre espèces exprimant des phénotypes rares et espèces dominantes (Levine & HilleRisLambers 2009). Il est également important de souligner que les processus d'assemblage peuvent avoir des influences variables en fonction de la dimension de la niche considérée (et donc des traits étudiés).

Maire *et al.* (2012), dans une étude expérimentale sur prairies productives soumises à différents niveaux de fertilisation et d'usage (fréquence de fauche), ont mis en avant un effet conjoint de processus de filtrage et de différenciation de niche favorisant respectivement les espèces dominantes* (processus de filtrage) et la stabilisation des espèces subordonnées (*sensu* Grime 1998) (processus de différenciation de niche). De plus, ils ont révélé un effet plus marqué des processus de filtrage par rapport au processus de différenciation de niche avec une augmentation du taux de fertilisation, et un effet plus marqué des processus de différenciation de niche par rapport aux processus de filtrage avec une augmentation de l'intensité d'usage (fauche), concluant ainsi sur une variabilité de l'influence des processus d'assemblage en fonction de la dimension de la niche considérée (Maire *et al.* 2012).

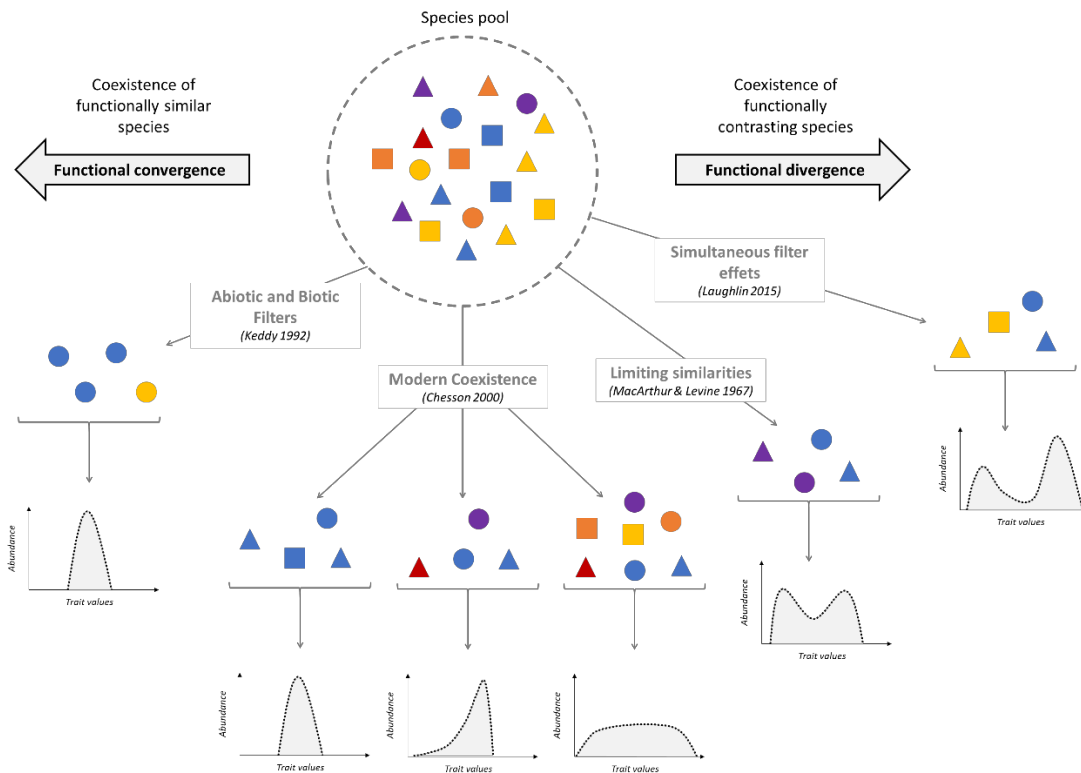


Figure 15 : Représentation schématique des théories relatives aux processus déterministes d'assemblage des communautés et de leur implication en termes de distribution d'abondance de trait.

Les théories basées sur le concept de niche (filtres et différenciation de niche) et la théorie neutre ne s'excluent pas nécessairement. Ainsi les communautés naturelles pourraient s'assembler selon un effet conjoint de multiples processus stochastiques et déterministes (Chave 2004; Lortie *et al.* 2004; Weiher *et al.* 2011). Ce qui complexifie l'identification de liens entre processus d'assemblage et dynamique de la diversité fonctionnelle mais limite également notre capacité à prédire les dynamiques d'assemblage des communautés et, si elle existe, la mise en avant de potentielles règles d'assemblage (Lawton 1999; Weiher *et al.* 1998). En écologie des communautés, ce constat questionne sur :

- (i) L'empreinte des différents processus déterministes sur les distributions de traits fonctionnels ;

- (ii) La manière de prendre en compte l'inhérente stochasticité des systèmes écologiques et particulièrement l'influence des processus aléatoires/historiques.

3. Les liens entre diversité fonctionnelle et processus d'assemblage : Un bilan sur l'étude des règles d'assemblage et leurs limites

La compréhension des assemblages des communautés est une question centrale de l'écologie qui a fait l'objet de nombreux travaux qui ont mobilisé des approches de l'écologie fonctionnelle. L'assemblage des communautés est le fruit d'une multitude de processus qui ne s'excluent pas avec un effet de l'histoire, de la migration, de la dispersion, de facteurs environnementaux abiotiques et d'interactions biotiques permettant d'expliquer la co-occurrence des espèces (Götzenberger *et al.* 2012). L'identification de processus non-aléatoire d'assemblage peut se faire en comparant des observations avec des données randomisées, par l'utilisation de *modèles nuls* (Götzenberger *et al.* 2012). Selon Gotelli & Graves (1996), « un modèle nul est un modèle basé sur la randomisation de données écologiques fait à partir d'une distribution (p.ex. abondance des espèces, matrice absence/présence) connue ou imaginée. Le modèle nul est conçu en fonction de processus écologiques ou évolutifs d'intérêt ». Ces modèles considèrent une influence seule de processus stochastiques en opposition à des mécanismes particuliers identifiables (Gotelli *et al.* 2011; Roughgarden 1983), et sont conçus pour mimer le résultat de processus aléatoires. Par exemple, dans le modèle nul de Hubbell (2001) il n'y a pas d'interactions entre espèces, elles sont écologiquement équivalentes. Cependant, la randomisation (sur laquelle se base la construction de modèles nuls) est trop peu contraignante et peut aller au-delà de la simple hypothèse nulle (la seule influence de processus stochastiques). Par exemple, les sites d'étude peuvent être plus ou moins appropriés à l'accueil d'un faible ou grand nombre d'espèces. Pour répondre à cela, il est possible de contraindre la randomisation en conservant des caractéristiques des sites étudiés (p.ex. la richesse spécifique pour chaque site est maintenue et on procède simplement à une randomisation des abondances). Cependant, contraindre la randomisation peut générer d'autres problèmes (p.ex. influence marquée du déterminisme) et limiter notre capacité à

répondre à une question biologique précise (p.ex. relatives à l'assemblage des communautés) (Gotelli *et al.* 2011; Götzenberger *et al.* 2012).

L'utilisation des modèles nuls est à la base de l'étude des assemblages et son utilisation a été développée sur des approches taxonomiques (nombre et nature des espèces) et fonctionnelles (Fig. 16). Les approches taxonomiques basées sur le nombre d'espèces ont tenté d'identifier les règles d'assemblage des communautés. Centrées sur le concept de niche écologique, certaines approches considèrent que le nombre d'espèces constituant une communauté est dépendant des contraintes environnementales locales limitant le nombre de niches écologiques disponibles (*niche limitation* Wilson *et al.* 1987). Ainsi, l'observation d'un nombre plus faible d'espèces que prédit par un modèle nul peut témoigner d'une limitation de niche (Zobel & Zobel 1988) avec par exemple des effets de compétition exclusion limitant la co-occurrence.

La prise en compte des traits fonctionnels des espèces qui composent la communauté a permis d'être plus précis sur la prédiction des assemblages (Götzenberger *et al.* 2012). Ainsi, l'étude des règles d'assemblage basées sur les traits fonctionnels permet de prédire un effet de certains processus, différent de ce qui est prédit par le modèle nul, sur la distribution des traits à l'échelle de la communauté. Dans le cadre de processus de différenciation de niche on s'attend à observer une expression fonctionnelle contrastée, c'est-à-dire de la divergence fonctionnelle (MacArthur & Levins 1967; Watkins & Wilson 2003). Au contraire, des processus de filtrage vont être associés à une convergence fonctionnelle c'est-à-dire la sélection d'espèces fonctionnellement similaires et proches d'un optimal déterminé par l'environnement (Cornwell *et al.* 2006; Cornwell & Ackerly 2009; Keddy 1992).

Dans la majorité des cas des approches taxonomiques et fonctionnelles les communautés observées ne diffèrent pas de ce qui est attendu par chance (modèle nul), laissant supposer des limites pour étudier les assemblages, le tout répertorié et argumenté par Götzenberger *et al.* (2012). Tout d'abord, des difficultés méthodologiques peuvent limiter notre capacité à caractériser les assemblages. Par exemple :

- (i) La construction des modèles nuls se fait à partir de communautés soumises à de multiples facteurs, et les observations ne diffèrent pas de ce qui est attendu

par chance parce que les communautés peuvent s'assembler selon une combinaison de processus pouvant se compenser (p.ex. divergence et convergence simultanées) ;

(ii) Les études fonctionnelles peuvent présenter des limites quand elles ne considèrent pas l'abondance relative des espèces à l'échelle de la communauté mais simplement des données d'absence/présence. L'utilisation de données pondérées permet de considérer que les espèces dominantes ont une plus grande implication dans les fonctions écosystémiques ;

(iii) L'étude d'un sous-ensemble de la communauté (simplement espèces dominantes), peut limiter notre capacité à inférer des phénomènes complexes à l'échelle globale de la communauté.

Tous cela fait qu'il est souvent difficile d'étudier la combinaison complexe des multiples processus d'assemblage. Face à cette complexité, il est nécessaire de développer une rigueur méthodologique, dans un cadre scientifique précis qui se base sur des hypothèses claires, permettant de développer des modèles pertinents (p.ex. modèles nuls adaptés), et confrontant des données adaptées (p.ex. abondance relative, traits fonctionnels représentatifs, échelle d'étude spatiale et temporelle). De plus, des études expérimentales en conditions contrôlées ou sur le terrain semblent manquer pour appréhender les processus d'assemblage et notamment des expérimentations qui manipulent le nombre d'espèces par suppression ou addition à l'échelle de la communauté (Fukami *et al.* 2005; Götzenberger *et al.* 2012; McLaren & Turkington 2010; Myers & Harms 2009).

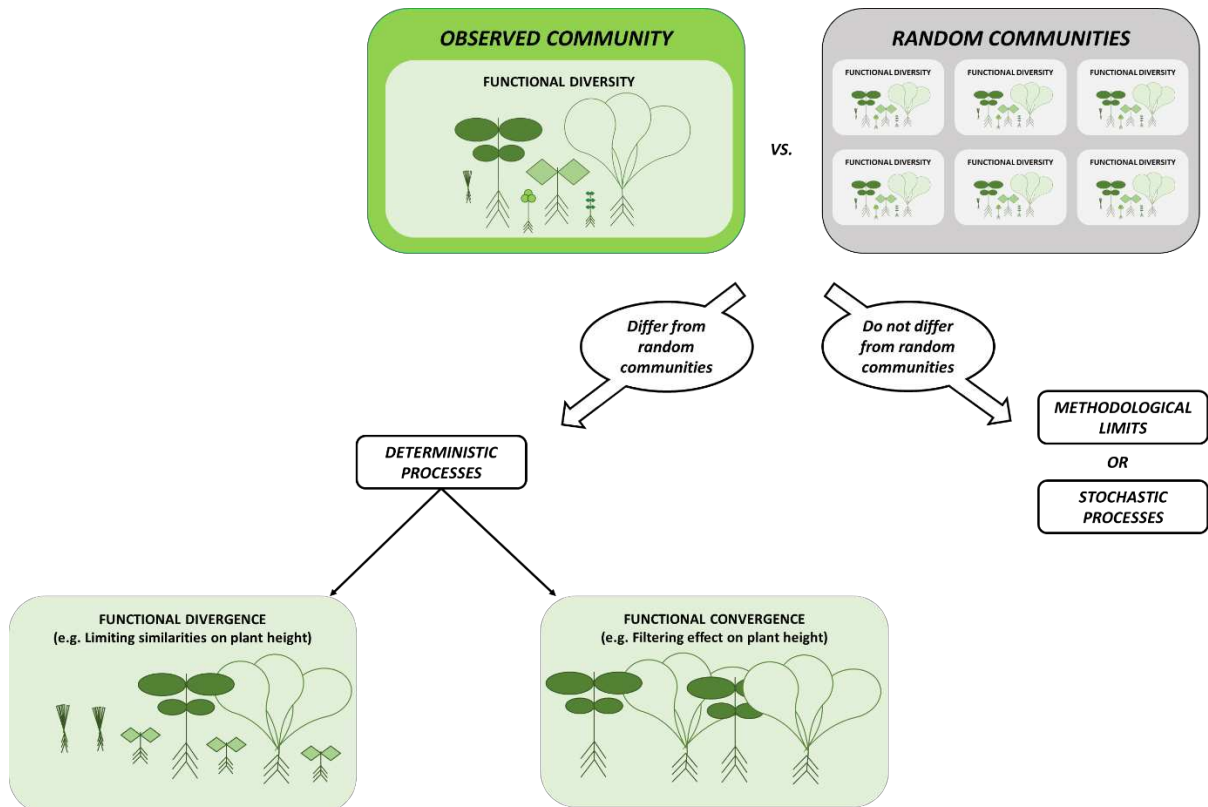


Figure 16 : Schématisation des liens entre processus d'assemblage et dynamique de la diversité fonctionnelle.

Les règles d'assemblage des espèces pour un environnement donné peuvent être prédites par un jeu de traits fonctionnels qui reflète la réponse des espèces aux facteurs biotiques et abiotiques mais aussi d'éventuelles dynamiques liées au hasard. Ces règles déterminent l'abondance et la distribution des espèces et affectent la structuration et le fonctionnement des écosystèmes. Développer notre capacité à identifier et prédire les règles qui régissent les assemblages des communautés reste aujourd'hui un enjeu écologique majeur.

4. Les écosystèmes : des systèmes complexes dynamiques

a. *Une structuration complexe des communautés écologiques*

Les théories écologiques ce sont initialement intéressées à la compréhension des mécanismes expliquant la dominance (Keddy 1992; MacArthur & Levins 1967). Cependant, il est apparu

que certaines de ces hypothèses n'étaient pas toujours en adéquation pour expliquer le maintien d'un grand nombre d'espèces qui coexistent et plus spécifiquement la présence d'un grand nombre d'espèces peu abondantes (Chesson 2000; Maire *et al.* 2012). Les espèces peu abondantes regroupent les espèces transitoires et subordonnées *sensu* Grime (1998) (Fig. 17.b) ; des espèces qui contribuent relativement peu à la biomasse totale mais qui pourraient potentiellement être impliquées dans la dynamique des fonctions de l'écosystème (Grime 1998).

A la lumière d'un certain nombre d'études sur les patrons de diversité (Grime 1998; Jain *et al.* 2014; Lyons *et al.* 2005; Mouillot *et al.* 2013; Walker *et al.* 1999) il apparaît que les espèces peu abondantes auraient une place non négligeable dans la structure et le fonctionnement des communautés. En effet, les communautés « naturelles » (non soumises à des interventions anthropiques) sont composées d'un faible nombre d'espèces abondantes mais hébergent un grand nombre d'espèces peu abondantes (Callaghan *et al.* 2023; Grime 1998) (Fig. 17.a).

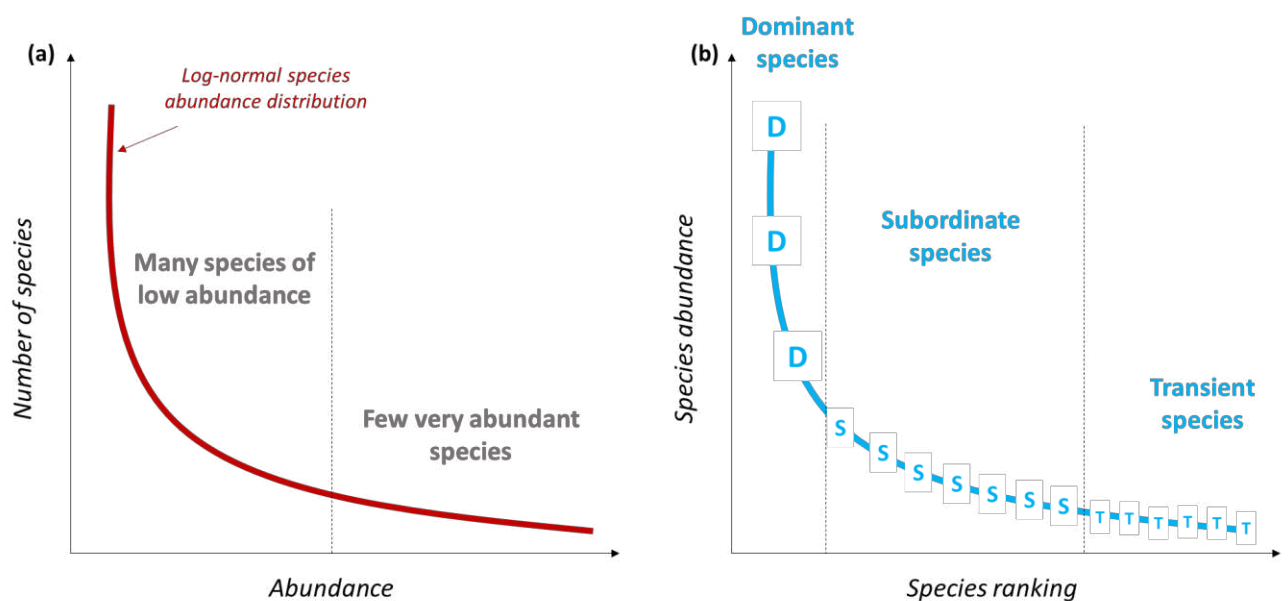


Figure 17 : Schéma de la distribution d'abondance des espèces (inspiré de Callaghan *et al.* (2023) (a) et de Grime (1998) (b) avec D pour Dominante, S pour Subordonnée et T pour Transitoire). Les distributions d'abondance d'espèces se rapprochent d'un modèle log-normal avec : un faible nombre d'espèces très abondantes (les espèces dominantes) et un grand nombre d'espèces peu abondantes (les subordonnées et transitoires).

Grime (1998), dans son hypothèse du *Mass Ratio*, décrivait des écosystèmes dont le fonctionnement dépendait des espèces dominantes, principales contributrices à la production de biomasse, et qui semblaient relativement insensibles aux dynamiques des espèces peu abondantes (transitoires et subordonnées) faiblement contributrices à la production de biomasse. Cependant, il a questionné sur les effets des espèces subordonnées sur certaines fonctions écologiques différentes de la production primaire. Les travaux de Mouillot *et al.* (2013) ont montré que les espèces peu abondantes contribuaient significativement aux processus et fonctions écosystémiques. Ils ont été par la suite confortés par d'autres études (Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2021; White *et al.* 2023) même si les mécanismes biologiques sous-jacents n'étaient pas complètement identifiés et/ou décrits. En réponse à ce dissensus cognitif, il a été avancé que « les espèces dominantes contribuaient majoritairement aux variables de performance de l'écosystème tandis que les espèces peu abondantes avaient un effet fort sur les fonctions en lien avec la résilience du système, ce qui synthétise la double exigence pour le maintien des fonctionnalités des écosystèmes (Walker *et al.* 1999). Cela justifie de se pencher sur la dynamique et plus particulièrement la stabilité d'un fort niveau de biodiversité (taxonomique et fonctionnel) et sur les causes externes de son érosion (Bardgett *et al.* 2021). Parmi les hypothèses envisagées il a été avancé que les espèces dominantes sont fonctionnellement différentes les unes des autres, alors que les espèces peu abondantes sont plutôt fonctionnellement similaires entre elles et/ou à la dominante (Mariotte *et al.* 2013a). Cette redondance fonctionnelle, souvent associée aux espèces peu abondantes, permettrait d'expliquer le maintien de la diversité fonctionnelle et des processus écosystémiques face aux changements environnementaux (Brasil *et al.* 2020; Hallett *et al.* 2018; Jain *et al.* 2014; Leitão *et al.* 2016; Lyons *et al.* 2005). Les mécanismes impliqués seraient notamment :

- (i) Une complémentarité entre espèces dominantes et rares (Mariotte *et al.* 2013b) ;
- (ii) Une compensation de la perte de la dominance par les espèces rares (Biggs *et al.* 2020; Halpern & Floeter 2008; Pillar *et al.* 2013; Walker *et al.* 1999).

Cependant, les espèces rares restent particulièrement menacées par les facteurs du changement global (Leitão *et al.* 2016; Lomba *et al.* 2010), qui modifient les milieux et

affectent les équilibres biotiques construits. De plus, ces facteurs affectent de manière non aléatoire la structure des écosystèmes (Gaston 2010; Smith & Knapp 2003; Wardle 2016) et impactent en priorité les espèces les moins abondantes (Mouillot *et al.* 2013). La dynamique de la structure des communautés resterait néanmoins dépendante et variable face à différents scénarii : les événements extrêmes entraînant la perte d'espèces peu abondantes (Hoover *et al.* 2014) et les événements chroniques impactant les espèces dominantes (Isbell *et al.* 2023). Cette difficulté de caractériser et prédire la structure complexe des communautés et sa dynamique complique l'étude des processus écosystémiques sous-jacents.

b. La dynamique complexe des communautés écologiques

La caractérisation de la structuration des écosystèmes a été influencée par une vision statique (à un instant t) de la manière dont les espèces interagissent et répondent à leur environnement. Par exemple l'hypothèse du filtre pour être opérante, suppose un équilibre entre les valeurs de traits observées dans une communauté et son environnement. Cette représentation statique des communautés écologiques a permis de mieux identifier, prédire et théoriser l'assemblage des communautés, bien que les systèmes naturels soient dynamiques (Yang 2020). De plus, la *théorie neutre* de Hubbell (2001) a réprécisé quant à l'importance des processus stochastiques dans les dynamiques d'assemblage. Face à cette inhérente stochasticité et dynamique complexe des systèmes écologiques, il semble donc important d'avoir la capacité d'améliorer notre compréhension des processus biologiques sous-jacents aux assemblages (Götzenberger *et al.* 2012; Laughlin & Messier 2015) et ainsi développer notre potentiel de prédiction des trajectoires longs termes relatives à la structuration et au fonctionnement des écosystèmes (Hastings *et al.* 2018).

i. Des patrons de biodiversité souvent appréhendés dans l'espace

Les études des facteurs influençant les patrons de la diversité fonctionnelle et donc le fonctionnement des écosystèmes se sont surtout centrées sur des analyses le long de gradients spatialisés. Un intérêt particulier a été porté à la structuration de la diversité fonctionnelle face aux effets contrastés des changements environnementaux le long de gradients écologiques à des échelles spatiales locales ou étendues (p.ex. Díaz *et al.* 2007; Garnier *et al.* 2007; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017; Quétier *et al.* 2007; Spasojevic *et al.* 2018; Suding 2011). Ces études tentent d'appréhender les liens entre diversité fonctionnelle et processus d'assemblage mais ne visent pas à explorer les dynamiques temporelles de la diversité fonctionnelle et des assemblages. Les réponses observées le long de gradients spatialisés pourraient permettre de faire des projections temporelles ce qui supposeraient une validité de l'hypothèse de l'équivalence des réponses spatiales et temporelles à même niveau de perturbations / changements environnementaux.

L'hypothèse de la substitution du temps par l'espace (*Space-for-time substitution hypothesis*), c'est à dire l'utilisation des modèles spatiaux de biodiversité pour appréhender les processus temporels et projeter les changements dans le temps (Klesse *et al.* 2020; Pickett 1989; Wogan & Wang 2018), a permis de prévoir des successions écologiques et d'assemblage sur le long terme (p.ex. Blois *et al.* 2013 utilisent une modélisation spatiale du climat pour prédire les effets des changements climatiques sur la biodiversité). Cependant, ce que l'on observe le long de ces gradients spatialisés n'est pas nécessairement représentatif de ce qui pourrait se produire dans le temps à niveau de perturbation équivalent (Qiu & Cardinale 2020). Un état écologique est spatialement soumis à des processus divers pouvant interagir, complexifier les prédictions et limiter la validité de cette hypothèse (Bektaş *et al.* 2021; Damgaard 2019). Un décalage dans la réponse spatiale et temporelle des communautés et des écosystèmes à l'environnement pourrait s'expliquer par :

- (i) Des dynamiques non linéaires des facteurs environnementaux et variables dans l'espace (Johnson & Miyanishi 2008; Miao *et al.* 2016) ;
- (ii) Les effets intenses et rapides des facteurs de changement (Blois *et al.* 2013; Elmendorf *et al.* 2015) ;

- (iii) L'histoire passée de la communauté (Damgaard 2019; Miao *et al.* 2016; Pickett 1989) ;
- (iv) Un effet supposé de la stochasticité environnementale (Damgaard 2019).

En tenant compte de la multitude de facteurs dynamiques pouvant interagir (déterministes, historiques et stochastiques) (Lortie *et al.* 2004; Vellend 2010) et de la réponse complexe des écosystèmes, il est important d'intégrer une dimension temporelle dans l'étude de la biodiversité (Damgaard 2019) pour mieux agir face à la pression des changements globaux.

ii. Une dynamique temporelle complexe des patrons de biodiversité

La dynamique temporelle des communautés face aux changements environnementaux est intrinsèquement complexe (Chesson 2000; Vellend *et al.* 2014). Cette complexité peut notamment s'expliquer par des réponses plus lentes (des communautés et de la biodiversité) par rapport à la vitesse des changements environnementaux (Damgaard 2019). Ce phénomène de décalage dans la réponse (*lagged responses*, Keith *et al.* 2023) est caractérisé par un intervalle de temps entre les changements environnementaux et la réponse de l'écosystème (Chen *et al.* 2023). Par exemple :

- (i) Lindborg & Eriksson (2004) ont constaté un décalage temporel dans la réponse de la biodiversité des prairies naturelles face aux changements d'habitats reflétant une importance de l'histoire passée dans la structuration des communautés prairiales actuelles ;
- (ii) Bektaş *et al.* (2021) ont mis en avant un retard d'acclimatation des prairies alpines face aux changements climatiques impactant leur fonctionnement (période de floraison) et les services associés (productivité).

La dynamique complexe des écosystèmes peut également être associée à des réponses non linéaires (Burkett *et al.* 2005; Keith *et al.* 2023) qui témoignent d'une stochasticité dans la dynamique des systèmes écologiques (Boero *et al.* 2004; Oro & Martínez-Abraín 2023). Hastings *et al.* (2018) intègrent cette idée de complexité en décrivant la dynamique à long

terme des écosystèmes (structure et fonction) comme transitoire (*transient dynamic*) en opposition à une dynamique asymptotique (Fig. 18). Une dynamique transitoire signifie que le système écologique peut brusquement passer d'un état à un autre sans variation environnementale. Tandis que la dynamique asymptotique suppose une convergence vers un état d'équilibre stable en absence de perturbation. La dynamique transitoire semble plus proche de ce qui est observé pour des écosystèmes naturels à l'inverse du comportement asymptotique rarement mis en avant (Cushing *et al.* 1998; Morozov *et al.* 2016). Par exemple, des dynamiques transitoires sur le long terme ont été observées pour des écosystèmes prairiaux (cf. II.5.a) caractérisés pas un haut niveau de complexité (Fukami *et al.* 2005; Hastings *et al.* 2018).

Ainsi, la réponse de la diversité fonctionnelle face aux changements environnementaux peut suivre des comportements complexes et imprévisibles, caractérisés par des réponses non linéaires, transitoires, avec des décalages dans le temps et de potentielles interactions d'échelles (Bektaş *et al.* 2021; Damgaard 2019; Fukami & Nakajima 2011; Hastings 2004; Keith *et al.* 2023) impactant, de fait, les processus et fonctions écosystémiques. La dynamique complexe inhérente aux systèmes écologiques et le contexte actuel de changement global questionnent sur la signification et la stabilité d'un état écologique, qui peut être caractérisé par des variables de fonctionnement et/ou de diversité fonctionnelle, à la vue de l'éloignement d'un état d'équilibre.

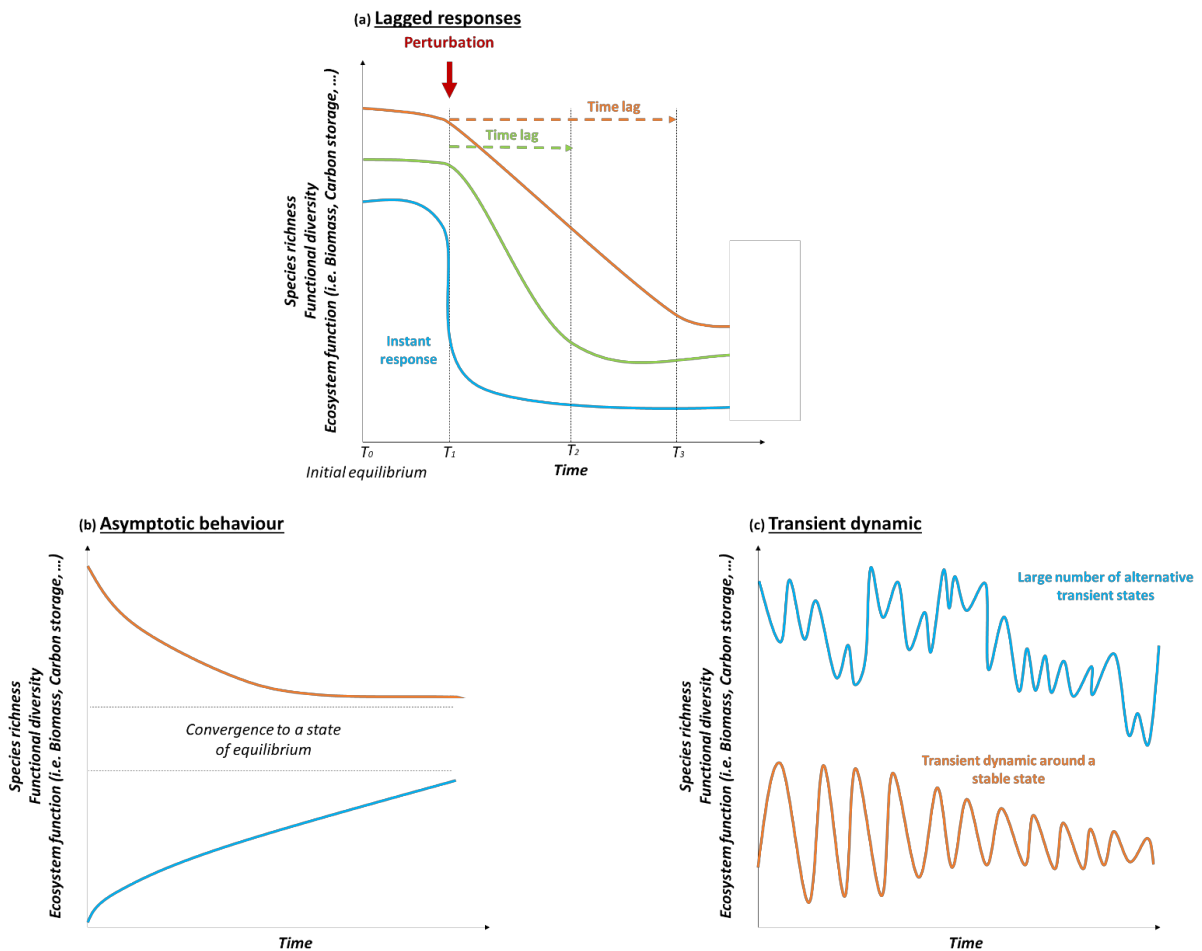


Figure 18 : Schématisation des différents motifs de la dynamique temporelle des écosystèmes. Les décalages de la réponse des écosystèmes aux perturbations (a), les comportements asymptotiques avec une convergence vers un état d'équilibre en absence de perturbations (b) et les dynamiques transitoires complexes (c).

c. Prédire des états écologiques dans un monde qui change

Une meilleure compréhension de la dynamique de structure et de fonctionnement des écosystèmes a son importance dans l'idée de prédire les trajectoires (temporelles) des systèmes écologiques. Ces réflexions théoriques pourraient permettre de repenser ou mieux organiser l'implication de l'homme dans la gestion long terme des écosystèmes dans un souci de préservation, d'atténuation voire de restauration. Les systèmes écologiques évoluent selon une succession d'états résultant d'un effet simultané de facteurs stochastiques et déterministes (Scheffer *et al.* 2001; Suding *et al.* 2003). Cependant, les facteurs du

changement global influent sur les états écologiques et leur succession ce qui justifie notre besoin d'anticiper ces changements pour mieux prédire les trajectoires de la biodiversité et des variables de fonctionnement des écosystèmes.

Pour prédire et anticiper les effets des facteurs du changement global, il est nécessaire d'avoir la capacité de définir un état de référence et de disposer d'informations à son sujet. Cet état de référence est défini comme un état particulier (Scheffer *et al.* 2001) dans des conditions de perturbation et d'interactions biotiques passées (Suding *et al.* 2003) au sein duquel les espèces indigènes peuvent évoluer (Moore *et al.* 1999; Seabloom *et al.* 2015). Cet état de référence se base sur un paradigme d'équilibre en supposant que cet état visé est stable. De plus, Pauly (1995) a révélé que l'état écologique est avant tout un concept anthropique et a mis en avant le « *shifting baseline syndrome* » (Fig. 19) qui rapporte une évolution de notre prise en compte de l'état de référence, au fur et à mesure des générations, pouvant conduire à une inadaptation de la gestion humaine visant à préserver ou restaurer les écosystèmes (Schijns & Pauly 2022; Ulman & Pauly 2016).

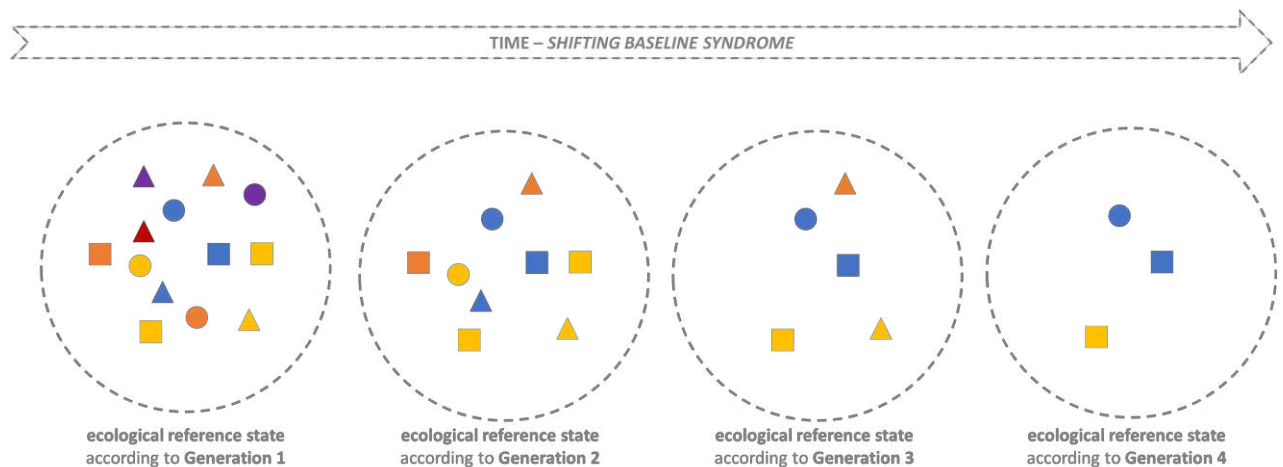


Figure 19 : Schématisation du « *shifting baseline syndrome* ». La couleur caractérise l'espèce et la forme ses caractéristiques fonctionnelles. La vision que l'on a de l'état de référence d'un écosystème naturel évolue d'une génération à l'autre. Les générations actuelles ont connaissance d'écosystèmes moins diversifiés que les générations passées en raison des facteurs du changement global.

En écologie, ce paradigme de l'état d'équilibre semble évoluer avec une conceptualisation plus réaliste d'une dynamique non à l'équilibre des écosystèmes (Oro & Martínez-Abraín 2023) complexifiant la prédiction des états écologiques et leur trajectoire. Les systèmes naturels sont des systèmes complexes non à l'équilibre (Holling 1973; Levin 1998; Odum 1969; Van Meerbeek *et al.* 2021) qui présentent des réponses non linéaires et imprévisibles. Par exemple, l'assemblage des communautés est loin d'un état d'équilibre du fait de l'influence d'une multitude de processus stochastiques et déterministes pouvant interagir, ce qui rend l'identification de règles générales d'assemblage très complexe ou du moins contingente (c'est-à-dire qui ne suivent pas des lois générales Lawton 1999). Cependant, il semblerait que dans cette dynamique, loin de l'équilibre, émergerait des propriétés du système complexe (Levin 1998) avec de l'ordre, de la robustesse et de l'adaptation (Oro & Martínez-Abraín 2023).

La question de la stabilité des systèmes écologiques constitue depuis plusieurs décennies un front de recherche en écologie (p.ex. Donohue *et al.* 2016; Holling 1973; Levin 1998), en raison de la grande divergence de conception de la notion même de stabilité et de sa difficulté d'approche dans le cas de systèmes biologiques complexes et dynamiques. De fait, de nombreuses études biologiques se sont davantage concentrées sur la stabilité des fonctions de l'écosystème (Biggs *et al.* 2020; Craven *et al.* 2018; Isbell *et al.* 2023) en scindant la notion de « stabilité » en deux composantes :

- (i) La résistance, c'est-à-dire la capacité à maintenir un niveau de fonctionnement face à une perturbation ;
- (ii) La résilience, étant elle-même une notion complexe associée à plusieurs composantes tel que la survie, l'adaptation et la transformation, mais caractérisant globalement la capacité du système à revenir à un niveau moyen de fonctionnement après une perturbation.

Cette notion de stabilité dans le fonctionnement des écosystèmes a notamment conduit à la formulation *l'insurance hypothesis* qui prédit une corrélation positive entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Loreau *et al.* 2001; Yachi & Loreau 1999). Cette hypothèse décrit un effet sur le long terme de la biodiversité qui permet de maintenir ou d'améliorer le niveau de fonctionnement des écosystèmes face aux fluctuations de l'environnement en

raison de la divergence de réponse des espèces face aux changements environnementaux. *L'insurance hypothesis* et les relations biodiversité-fonctionnement ont été questionnées puisque qu'il semblerait ne pas y avoir de relations générales et systématiques entre les deux. Cela pourrait s'expliquer par :

- (i) Des effets de saturation et de chevauchement à l'échelle de la niche (redondance des espèces), supposant une limite de fonctionnement maximale des écosystèmes ;
- (ii) Des relations complexes entre biodiversité et processus écosystémiques qui laisseraient penser que le fonctionnement serait davantage lié aux dynamiques d'assemblage et aux caractéristiques fonctionnelles des communautés (Chapin *et al.* 2000).

De plus, cette manière de caractériser la stabilité des écosystèmes amène à s'intéresser aux variations de ses variables de fonctionnement (p.ex. variance, coefficient de variation, autocorrélation) par rapport à un niveau « normal » ou moyen, ce qui peut conduire à des résultats controversés (p.ex. en expérimentation Tilman 1996). L'étude du niveau de variation suppose que nous ayons la capacité de décrire un état de référence et que l'écosystème converge irrémédiablement vers cet état spécifique. Plus récemment, une notion de stabilité adaptée aux systèmes complexes s'est développée en s'inspirant de la métaphore de la « *ball in cup* » (Beisner *et al.* 2003). Il s'agit de penser le système comme une balle qui roule et qui est attirée au fond d'une vallée (Fig. 20). Bien qu'intéressante, cette métaphore est difficilement applicable en raison de l'effet de facteurs multiples sur la stabilité et de son caractère multidimensionnel (Kéfi *et al.* 2019; Van Meerbeek *et al.* 2021). A priori, il n'existerait donc pas de variable de stabilité simple qui permette d'englober la complexité des systèmes écologiques dynamiques. Ceci questionne notre capacité à décrire (s'il existe) le point d'attraction (un ou des états de référence) des systèmes écologiques et de dimensionner des pratiques de restauration en conséquence (Suding & Gross 2006).

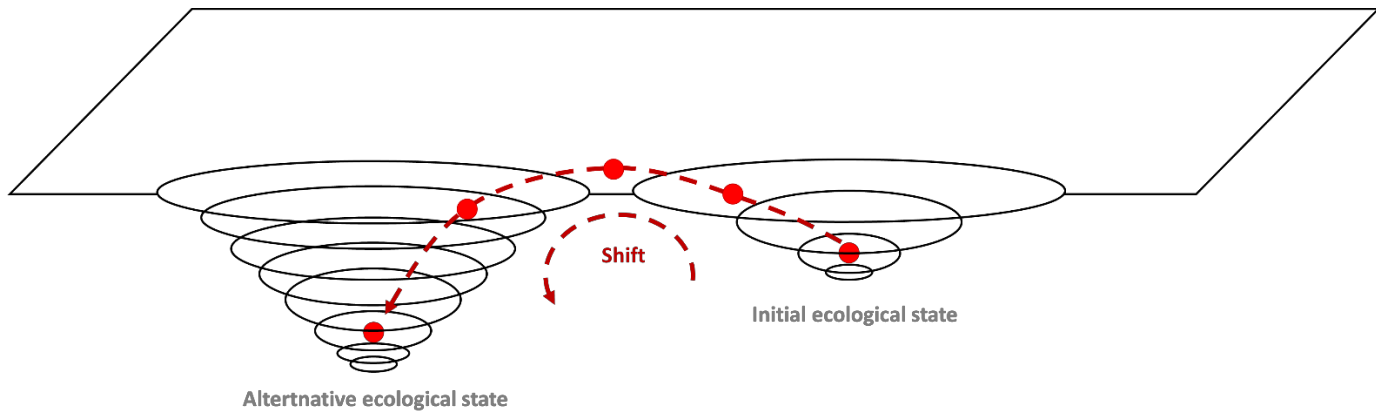


Figure 20 : Schématisation de la métaphore de la « ball in cup ». Le point représente le système écologique qui passe d'une zone d'attraction à une autre suite à un changement (p.ex. environnemental, pratique de gestion, ...). Le système est dynamique au sein de sa zone d'attraction (Adaptée de Dakos & Kéfi 2022).

5. L'étude de la dynamique de la forme des distributions de traits pour appréhender les systèmes écologiques complexes

La complexité dans la dynamique des systèmes écologiques a laissé penser :

- (i) Qu'il n'existerait pas de schéma d'organisation générale de la biodiversité laissant place à la théorie de la contingence ;
- (ii) Que l'utilisation des traits fonctionnels pourraient être limitée dans l'étude des processus d'assemblage à l'échelle de la communauté.

Comment étudier un système dynamique complexe loin d'un état d'équilibre ? Comment identifier des règles d'assemblage dans un monde qui change ?

a. La limite des métriques de diversité fonctionnelle pour appréhender la dynamique de la biodiversité et les processus d'assemblage

La capacité des approches basées sur les traits fonctionnels à efficacement saisir les réponses écosystémiques aux changements environnementaux et les processus d'assemblage a été remise en question jusqu'à récemment par des études faisant état de faibles relations trait-

environnement, trait-assemblage de la communauté, trait-stabilité ou trait-fonctionnement de l'écosystème (Bruehlheide *et al.* 2018; Götzenberger *et al.* 2012; Lipoma *et al.* 2024; Merchant *et al.* 2023; Poorter *et al.* 2008; Van Der Plas *et al.* 2020). Par exemple, le potentiel des composantes de la diversité fonctionnelle (cf. II.1.b) à refléter les assemblages et les procédés écosystémiques pose question (Legras & Gaertner 2018; Mouchet *et al.* 2010; Podani *et al.* 2013; Ricotta *et al.* 2014). D'une part, parce qu'ils considèrent la variance ou la gamme de trait fonctionnel (p.ex. la richesse et la dispersion fonctionnelle) comme indicateur de diversité en occultant la complexité des distributions de traits fonctionnels (Gross *et al.* 2021). D'autre part, parce qu'ils s'intéressent surtout aux relations entre paires d'espèces (p.ex. plus proches voisins fonctionnels pour l'équitabilité fonctionnelle), ces indices occultent les relations globales entre espèces ce qui peut mener à de mauvaises interprétations (Garnier & Navas 2012) notamment sur les processus d'assemblage :

- (i) Les fortes valeurs de divergence fonctionnelle dans le cas de la co-dominance d'espèces fonctionnellement contrastées peuvent s'expliquer par une convergence vers deux optimales de trait et non par des processus de différenciation (Laughlin *et al.* 2015) ;
- (ii) Sur la base de l'hypothèse de l'« even spacing » (Cornwell & Ackerly 2009), l'équitabilité fonctionnelle suppose que les processus de différenciation de niche se produisent de préférence avec les voisins fonctionnels les plus proches alors que les communautés sont structurées autour d'un faible nombre d'espèces dominantes et un grand nombre d'espèces subordonnées et/ou transitoires (*sensu* Grime 1998) (Gaston 2010, 2012) qui interagissent préférentiellement (Gaston 2012; Leitão *et al.* 2016; Mariotte *et al.* 2013a).

b. Le potentiel des distributions de traits pour identifier et prédire les processus d'assemblage

L'étude des distributions d'abondance de trait permettrait d'avoir un regard plus global sur l'ensemble de la communauté (Enquist *et al.* 2015; Schleuter *et al.* 2010). Les changements

dans l'expression des traits fonctionnels et les distributions d'abondance à l'échelle des communautés transmettent des signaux avant l'extinction des espèces. Les facteurs biotiques et abiotiques affectent la composition et la distribution des espèces, impactant à leur tour la distribution d'abondance de trait. Les distributions de traits fonctionnels et leur dynamique permettent donc de refléter les processus d'assemblage et d'informer sur le fonctionnement des écosystèmes en réponse à l'environnement (Chacón-Labela *et al.* 2023; García-Palacios *et al.* 2018; Gross *et al.* 2017; Liu *et al.* 2021; Mc Gill *et al.* 2006; Naeem *et al.* 1994) et notamment aux facteurs du changement global de plus en plus prégnant. Ainsi, il est possible de faire du lien entre dynamique des distributions de traits, changements environnementaux et dynamique des populations. Par exemple, des distributions de traits asymétriques peuvent rendre compte d'une immigration et/ou de changements environnementaux affectant la croissance, la reproduction et la mortalité, ou refléter des dynamiques aléatoires. La caractérisation des distributions de traits peu simplement se faire par une étude de la moyenne pondérée, la valeur centrale informant sur la convergence de la communauté vers un optimal fonctionnel, ou de la variance pondérée, déviation par rapport à la valeur centrale pouvant être le reflet de processus de différenciation (Violle *et al.* 2007). Cependant, les distributions des traits, pour des communautés naturellement assemblées, présentent des formes complexes (Danet *et al.* 2018; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017) et peuvent varier fortement dans l'espace et dans le temps ce qui semble limiter l'usage de la moyenne ou de la variance – p.ex. quelle signification aurait la moyenne ou la variance pour des distributions bimodales ou uniformes ?

Des études fonctionnelles récentes ont mis en avant une méthode permettant de résumer de l'information complexe par une analyse de la forme des distributions de traits fonctionnels et de leur dynamique (Gross *et al.* 2017, 2021; Liu *et al.* 2021). Cette méthode, prenant en compte la complexité des formes de distribution de traits, a permis de faire des avancées sur l'identification des règles d'assemblage, de mieux comprendre et prédire les dynamiques inhérentes aux communautés. En effet, avec cette approche, il est possible de sortir du fort *a priori* de communautés à l'équilibre associées à des distributions de traits normales (Gaussienne) (Enquist *et al.* 2015; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017) et d'appréhender la dynamique d'un système écologique naturel changeant soumis à des interactions de

processus stochastiques et déterministes qui génèrent une grande variabilité (spatiale et temporelle) dans les formes de distributions de traits. Les distributions de traits des communautés naturellement assemblées ne sont pas normales et l'étude de leur forme peut fournir des informations complètes sur la dynamique des communautés, les processus d'assemblage et le fonctionnement des écosystèmes (Bruehlheide *et al.* 2018; Chacón-Labela *et al.* 2023; Gross *et al.* 2021; Maitner *et al.* 2023). Par exemple, il a été observé pour des communautés naturellement assemblées :

- (i) Des distributions uniformes aplaties reflétant une expression équitable des valeurs de trait en lien avec des processus de limite à la similarité (Gross *et al.* 2017, Gross *et al.* 2021) et de différenciation de niche (Cornwell & Ackerly 2009; Kraft *et al.* 2015; Maire *et al.* 2012) ;
- (ii) Des distributions avec des pics plus resserrés qu'une distribution normale illustrant un partage limité des ressources entre espèces fonctionnellement similaires selon des processus de filtrage et/ou de compétition (Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2021; Loranger *et al.* 2018; Schamp *et al.* 2008).

La forme dynamique complexe des distributions de traits fonctionnels peut être appréhendée par une analyse de ses quatre moments statistiques : la moyenne, la variance, le coefficient d'asymétrie* (*la skewness* dans la suite de ce manuscrit) et le coefficient d'aplatissement* (*la kurtosis* dans la suite de ce manuscrit) (Fig. 21). Cette approche permet en effet d'appréhender les relations traits-environnements dans l'espace et le temps mais également la stabilité et la dynamique des écosystèmes (Wieczynski *et al.* 2019). Les limites de la moyenne et de la variance pour caractériser la forme des distributions fonctionnelles ont poussé à s'intéresser au 3^e et 4^e moments statistiques : la skewness et la kurtosis donnant des informations complémentaires à la moyenne et la variance sur la forme des distributions. La skewness caractérise l'asymétrie de la forme des distributions de trait (asymétrie vers la droite quand $S > 0$, asymétrie vers la gauche quand $S < 0$), ce qui rend compte de différences de fitness entre espèces et/ou de la présence de phénotypes rares. La kurtosis est liée à l'aplatissement, l'équitabilité de la distribution fonctionnelle et reflète la capacité des espèces à acquérir et à partager des ressources au sein des communautés (Chacón-Labela *et al.* 2023; Enquist *et al.* 2015; Maitner *et al.* 2023). La skewness et la kurtosis sont des indices avec un

sens écologique qui permettent de caractériser les aspects clés de l'assemblage des communautés. Par exemple :

- (i) Des distributions de traits asymétriques présentent des valeurs de skewness qui s'éloigne de 0 indiquant une dominance de valeurs extrêmes de trait qui peut se traduire par de la compétition asymétrique (Chesson 2000; Schamp *et al.* 2008) ;
- (ii) Des distributions uniformes ou bimodales sont caractérisées par des faibles valeurs de kurtosis reflétant la coexistence d'espèces fonctionnellement contrastées. Au contraire, pour des distributions de traits en pic, les valeurs de kurtosis sont élevées ce qui reflète une faible diversité de trait témoignant d'un fort effet de filtrage (Enquist *et al.* 2015; Gross *et al.* 2017).

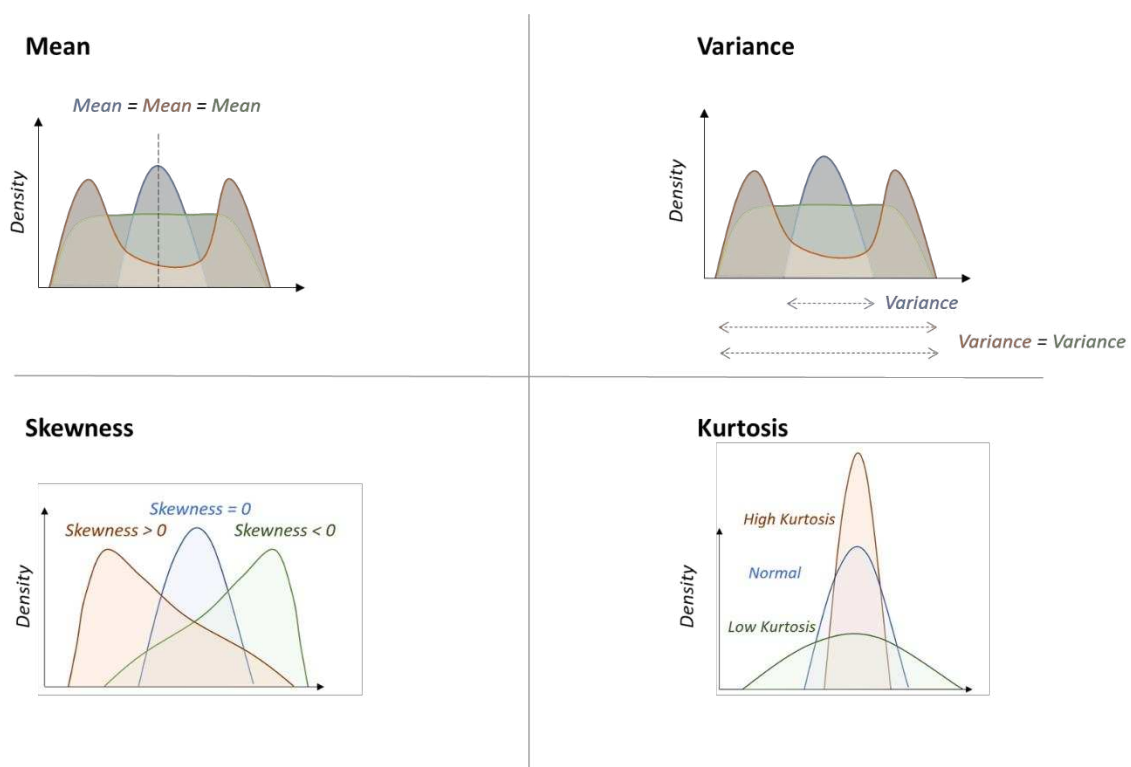


Figure 21 : Quatre moments statistiques pour l'étude des distributions : la moyenne, la variance, la skewness et la kurtosis.

Ces deux moments statistiques sont mathématiquement liés par une inégalité, qui a une force interprétative forte du point de vu biologique, et développée sous la dénomination SKR (Cristelli *et al.* 2012; Gross *et al.* 2021).

Inégalité de la SKR : $kurtosis \geq \beta skewness^2 + \alpha$

L'analyse de cette relation entre la skewness et la kurtosis a initialement été développée pour l'étude de systèmes complexes, chaotiques, turbulents dans des domaines scientifiques variés (p.ex. physique, économie, climatologie) (Cristelli *et al.* 2012; Sattin *et al.* 2009). Récemment, cette méthode d'analyse a prouvé sa capacité à décrire la dynamique des communautés écologiques et à mieux comprendre les processus d'assemblage, laissant supposer l'existence potentielle de règles générales d'assemblage (Gross *et al.* 2017, 2021; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2021). La SKR permet, malgré une apparente dynamique complexe, d'identifier des points communs, des similitudes dans la forme des distributions fonctionnelles aidant à distinguer l'empreinte des processus déterministes tout en tenant compte du comportement stochastique inhérent aux communautés écologiques (Fig. 22).

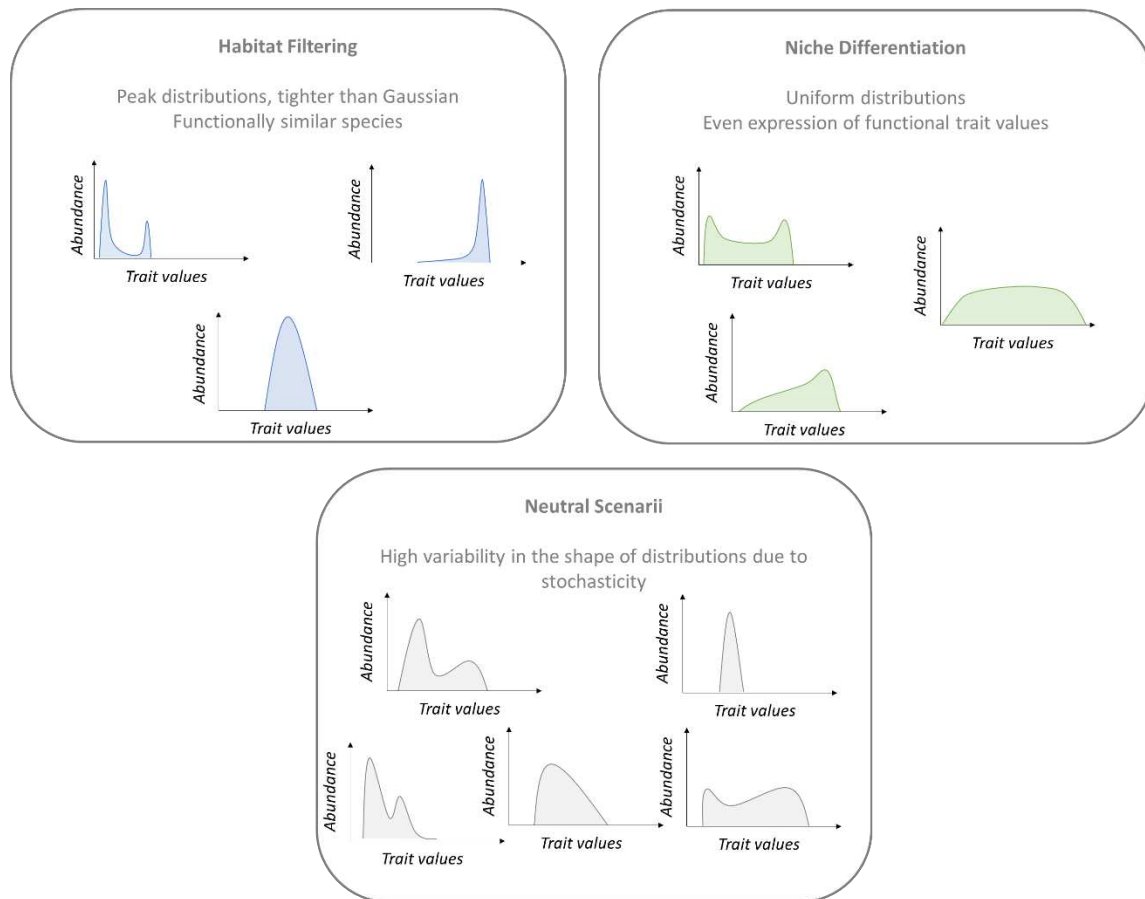


Figure 22 : L'étude de la forme des distributions d'abondance de trait comme reflet des processus d'assemblage des communautés.

Théoriquement Gross *et al.* (2021) ont montré la capacité de l'approche SKR à discriminer des processus d'assemblage pour des communautés simulées selon différents scenarii d'assemblage. De plus, il a été constaté, dans l'espace, des formes de distribution de traits similaires pour des communautés naturelles des zones arides (Gross *et al.* 2017), des tourbières alpines (Danet *et al.* 2018) et des forêts (Liu *et al.* 2021) ; toutes ces communautés tendent à maximiser l'équitabilité fonctionnelle avec des distributions de traits proches de l'uniforme. Bien que la SKR est prouvée théoriquement et empiriquement sa capacité à discriminer les processus d'assemblage, à ce jour il n'y a pas eu d'évidence sur son potentiel à analyser la dynamique des communautés. Dans le cadre de ce travail de thèse nous tenterons d'identifier et prédire les processus relatifs à l'assemblage des communautés en utilisant cette

approche SKR. Plus particulièrement, nous nous pencherons sur le potentiel de la SKR à mieux comprendre les processus d'assemblage de systèmes écologiques complexes dynamiques.

c. *Bases mathématiques soutenant la démarche analytique : une étude de la relation entre la Skewness et la Kurtosis (SKR – Skewness and Kurtosis Relationships)*

L'étude des formes de distribution de traits peut se faire par une approche dite *Skewness and Kurtosis Relationship (SKR)* mobilisant des concepts mathématiques et les 4 moments statistique (Fig. 21) :

- (i) La **moyenne** fonctionnelle de la communauté est la somme des données de trait des espèces, pondérée par leur abondance et divisée par leur nombre. Cette moyenne fonctionnelle peut être interprétée comme le reflet de « l'optimale » fonctionnelle compte tenu du pool d'espèces et des conditions environnementales (Enquist *et al.* 2015; Violle *et al.* 2007) :

$$Moyenne_j = \sum_i^n p_i T_i \quad (\text{Eq. 1}) ;$$

- (ii) La **variance** fonctionnelle de la communauté correspond à la différence entre l'optimale de trait de la communauté (moyenne fonctionnelle) et les valeurs de trait des individus pondérées par leur abondance. La variance fonctionnelle caractérise la gamme des valeurs de trait de la communauté (Enquist *et al.* 2015; Violle *et al.* 2007) :

$$Variance_j = \sum_i^n p_i (T_i - Moyenne_j)^2 \quad (\text{Eq. 2}) ;$$

- (iii) La **skewness** caractérise l'asymétrie de la distribution de trait fonctionnel. La skewness rend compte des différences de fitness entre espèces et/ou de la présence de phénotypes rares (Chacón-Labelle *et al.* 2023; Enquist *et al.* 2015) :

$$Skewness_j = \frac{\sum_i^n p_i (T_i - Moyenne_j)^3}{Variance_j^{\frac{3}{2}}} \quad (\text{Eq. 3}) ;$$

- (iv) La **kurtosis** caractérise le niveau d’aplatissement ou de resserrement de la distribution. La kurtosis reflète la capacité des espèces à acquérir et à partager des ressources au sein des communautés (Chacón-Labela *et al.* 2023; Enquist *et al.* 2015) :

$$Kurtosis_j = \sum_i^n \frac{p_i(T_i - Moyenne_j)^4}{Variance_j^2} \quad (\text{Eq. 4}) ;$$

avec p_i et T_i respectivement l’abondance relative et la valeur de trait pour l’espèce i , et n le nombre total d’espèces de la communauté j . Pour chaque communauté la somme de l’abondance relative des espèces est égale à 100%, $\sum_i^n p_i = 1$.

Ces moments statistiques très génériques, ont un intérêt et un sens spécifique lorsque l’on s’intéresse à l’analyse de la distribution des valeurs de trait à l’échelle d’une communauté écologique. Dans notre cas, la moyenne et la variance donnent des informations sur la localisation et la dispersion des valeurs de trait au sein d’une communauté donnée (p.ex. la moyenne permet d’avoir un regard sur les stratégies de croissance lente ou rapide des espèces). Ces deux variables sont surtout adaptées à l’étude de distribution normale (ou proche) et deviennent non suffisantes dans le cas de formes de distribution plus complexes. Ainsi, l’utilisation de la skewness et de la kurtosis permet de caractériser plus globalement la forme des distributions en s’intéressant simultanément à l’asymétrie et à l’aplatissement de la distribution.

C’est dans l’idée d’étudier la dynamique de systèmes complexes qu’a été développé le cadre analytique de la relation entre la skewness et la kurtosis (SKR) initialement appliqué dans des domaines scientifiques variés (p.ex. physique, géomorphologie, économie, climatologie, ...) (Cristelli *et al.* 2012). La skewness et la kurtosis sont contraintes par une inégalité mathématique linéaire (Cullen & Frey 1999), pouvant permettre la caractérisation d’un large éventail de formes et familles de distributions (p.ex. la famille skew-uniform maximisant l’équitabilité fonctionnelle avec $\beta = 1$ & $\alpha = 1.86$; Fig. 23) :

$$K \geq \beta S^2 + \alpha \quad (\text{Eq. 5}) ;$$

Encart.1 : Démonstration mathématique de la relation entre la skewness et la kurtosis

(Gross et al. 2017)

La moyenne, la variance, la skewness et la kurtosis sont les quatre premiers moments d'une fonction de densité de probabilité ($p(x)$) pour une variable stochastique donnée (x). Un moment d'une fonction de densité de probabilité est défini de la manière suivante :

$$\mu_j = E[(x - \mu)^j] = \int_{-\infty}^{+\infty} (x - \mu)^j p(x) dx \quad (\text{Eq. 6});$$

où μ_j , réfère au j^{th} moment de la fonction de densité de probabilité. Les équations générales pour toute distribution peuvent donc être lues comme suit :

$$\text{Moyenne} = \mu = E[X] = \int_{-\infty}^{+\infty} xp(x) dx \quad (\text{Eq. 7});$$

$$\text{Variance} = \sigma^2 = \mu_2 = E[(X - \mu)^2] = \int_{-\infty}^{+\infty} (x - \mu)^2 p(x) dx \quad (\text{Eq. 8});$$

$$\text{Skewness} = \gamma_1 = \frac{\mu_3}{\mu_2^{3/2}} = \frac{\mu_3}{\sigma^3} \quad (\text{Eq. 9});$$

$$\text{Kurtosis} = \gamma_2 = \frac{\mu_4}{\mu_2^2} = \frac{\mu_4}{\sigma^4} \quad (\text{Eq. 10});$$

Avec σ la déviation standard de la fonction de densité de probabilité ; la skewness et la kurtosis sont divisées par σ^3 et σ^4 pour les rendre sans dimension. La skewness et la kurtosis ne sont pas indépendantes parce qu'il existe des relations entre les moments qui sont basées sur des inégalités beaucoup plus générales. L'une d'elle est celle de Cauchy-Schwarz, qui stipule que, pour deux fonctions réelles et intégrales $f(x)$ et $g(x)$:

$$\left(\int_{-\infty}^{+\infty} f(x)g(x) dx \right)^2 \leq \left(\int_{-\infty}^{+\infty} f(x)^2 dx \right) \left(\int_{-\infty}^{+\infty} g(x)^2 dx \right) \quad (\text{Eq. 11});$$

Sauf dans le cas où $f(x) = kg(x)$, k étant une constante réelle. Dans ce cas, on peut écrire :

$$f(x)g(x) = (x - \mu)^3 p(x) = [(x - \mu)^2 \sqrt{p(x)}] [(x - \mu) \sqrt{p(x)}] \quad (\text{Eq. 12});$$

De plus,

$$\left(\int_{-\infty}^{-\infty} (x - \mu)^3 p(x) dx\right)^2 \leq \left(\int_{-\infty}^{-\infty} (x - \mu)^4 p(x) dx\right) \left(\int_{-\infty}^{-\infty} (x - \mu)^2 p(x) dx\right) \quad (\text{Eq. 13});$$

A partir des équations 4 et 5 :

$$\mu_3^2 = \gamma_1^2 \sigma^6 \leq \mu_4 \sigma^2 = \gamma_2 \sigma^6 \quad (\text{Eq. 14});$$

De plus, il est toujours vrai que :

$$\gamma_2 \geq \gamma_1^2 \quad (\text{Eq. 15});$$

Si nous modifions la prémisse de l'équation 7 de telle sorte que :

$$f(x)g(x) = (x - \mu)^2 p(x) = [(x - \mu)^2 \sqrt{p(x)}][\sqrt{p(x)}] \quad (\text{Eq. 16});$$

En suivant l'inégalité de Cauchy-Swartz, nous obtiendrons :

$$\left(\int_{-\infty}^{+\infty} (x - \mu)^2 p(x) dx\right)^2 \leq \left(\int_{-\infty}^{+\infty} (x - \mu)^4 p(x) dx\right) \left(\int_{-\infty}^{+\infty} p(x) dx\right) \xrightarrow{\text{see eqn 8 and 10}} \gamma_2 \geq 1$$

(Eq. 12);

Ainsi, la kurtosis a une limite inférieure sa valeur minimale est comprise entre 1 et le carré

de la skewness :

$$\gamma_2 \geq \max\{1, \gamma_1^2\} \quad (\text{Eq. 17});$$

Pour obtenir une meilleure approximation de la limite inférieure, nous pouvons utiliser la

formule suivante :

$$E[(x - \mu + a)^2(x - \mu + b)^2] \geq 0 \quad (\text{Eq. 18});$$

Puisque les deux termes entre parenthèses sont non négatifs pour a et b réels, en définissant

$u = a + b$ et $w = ab$ et en développant le produit, nous obtenons :

$$\gamma_2 + \frac{1}{\sigma^2}(\mu^2 + 2w) + \frac{1}{\sigma}u + \frac{1}{\sigma^4}w^2 \geq 0 \quad (\text{Eq. 19});$$

En prenant les dérivées, le minimum arrive pour :

$$(u, w)_{min} = (-\gamma_2 \sigma, -\sigma^2) \quad (\text{Eq. 20});$$

Ainsi :

$$\gamma_2 \geq 1 + \gamma_1^2$$

(Eq. 21);

Il n'existe aucune distribution qui ne satisfasse pas à cette inégalité.

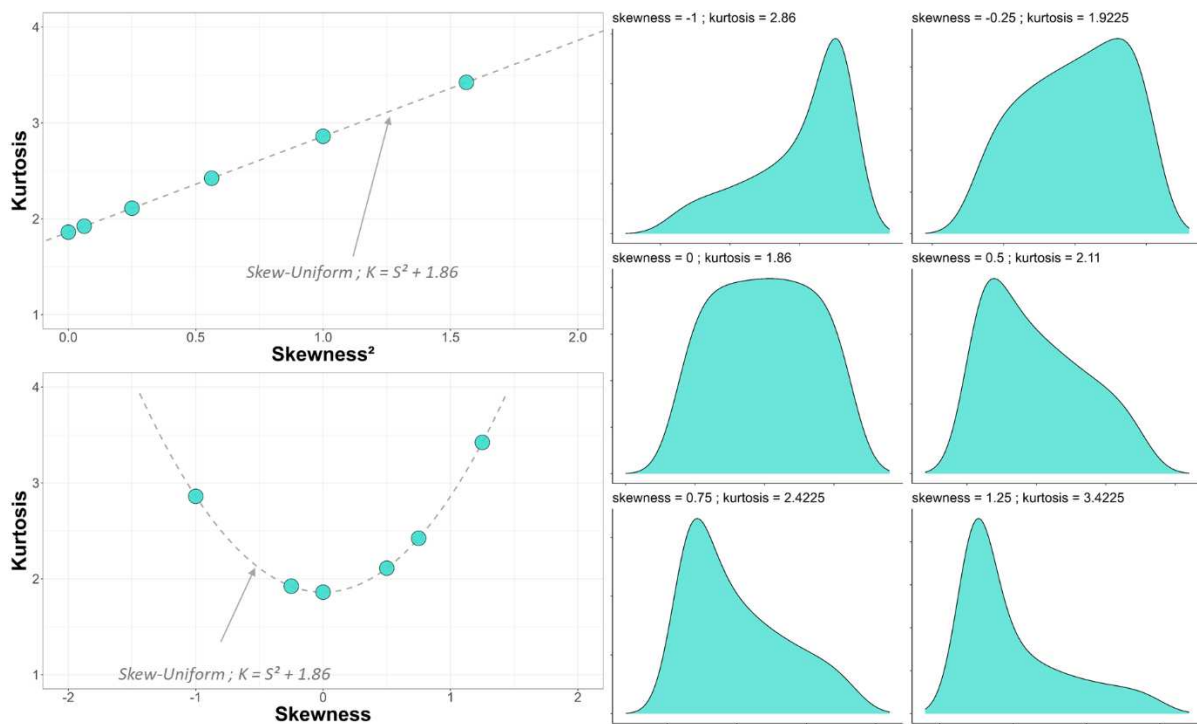


Figure 23 : La SKR pour identifier des similitudes dans les formes des distributions de traits. Le cadre analytique de la SKR peut être utilisé pour identifier des similitudes dans les formes de distribution. Les distributions peuvent être caractérisées par une même SKR associée à une pente et une ordonnée à l'origine, caractéristique d'une famille de distribution, et donc présenter des formes similaires.

Cette approche aide à l'étude des distributions complexes. Plus particulièrement, en écologie, elle permettrait l'étude des distributions d'abondance de traits à l'échelle de communautés naturelles ou gérées (Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017). En effet, ce cadre analytique de la SKR se base sur l'identification des points communs dans la forme des distributions d'abondance de traits à partir desquels des processus d'assemblage peuvent être identifiés et prédits (Gross *et al.* 2017, 2021; Liu *et al.* 2021). En tenant compte de la nature dynamique et complexe des communautés écologiques, le cadre analytique de la SKR semble prometteur pour identifier la réponse des communautés à l'effet du déterminisme tout en

tenant compte de l’empreinte de la stochasticité. Un couplage de l’approche SKR avec l’utilisation de modèle nul (Gotelli & Entsminger 2001) permet de conclure sur de potentielles divergences entre communautés observées et communautés générées aléatoirement et donc sur l’effet d’un déterminisme, c’est-à-dire : Est-ce que les communautés observées ont des signaux SKR significativement différents de ceux issus de communautés simplement soumises à l’aléatoire ? Ce qui reviendrait à : Les communautés observées sont-elles dépendantes de processus déterministes ?

6. Objet d’étude et démarche

Avant de présenter les méthodes et matériels mobilisés, nous définirons et présenterons ici le modèle d’étude constituant le cœur de la thèse : la prairie permanente.

a. Objet d’étude : Les prairies permanentes, un écosystème modèle d’intérêt pour aborder des enjeux multiples

Communément une prairie est décrite comme un écosystème dominé par des espèces herbacées, où les espèces ligneuses sont peu présentes voire inexistantes (Gibson 2009). Dixon *et al.* (2014) a tenté de décrire globalement ce terme de « prairie » comme : « un type de zone non humide avec un couvert végétal d'au moins 10 %, dominé ou codominé par des graminées et des plantes herbacées, et où les arbres forment une seule couche de couvert avec soit moins de 10 % de couverture et 5 m de hauteur (zone tempérée), soit moins de 40 % de couverture et 8 m de hauteur (zone tropicale) » laissant donc supposer que le mot « prairie » n’évoque pas la même chose en fonction du contexte (p.ex. pédoclimatique) et des pratiques de gestion (Dixon *et al.* 2014; Gibson 2009).

La « prairie permanente » s’inscrit dans ce flou lexical avec une définition qui dépend du domaine d’étude qui l’appréhende. En effet, dans le domaine agricole (administratif et règlement agricole) une prairie permanente est définie comme « toute surface de production d’herbe qui n’a pas été retournée depuis 5 ans au moins » (article 4 du règlement UE

n°1307/2013, Ministère de l'agriculture de l'agroalimentaire et de la forêt 2015) ou encore « Des Terres utilisées de façon permanente (normalement 5 ans ou plus) pour la culture de plantes herbacées fourragères ou énergétiques, par voie culturale (ensemencement) ou naturelle (auto-ensemencement), et qui ne font pas partie de l'assolement de l'exploitation » (Eurostat 2024). Ce terme, lié aux pratiques de gestion, s'oppose aux prairies dites « temporaires » ou « artificielles » pour lesquelles un mélange de poacées et de fabacées à destination fourragère est semé en rotation avec d'autres types de production (p.ex. grandes cultures) pour 1 à 4 ans.

En écologie, la « prairie permanente » est considérée comme une formation végétale secondaire intimement liée aux pratiques d'élevage préservant la strate herbacée au détriment d'une évolution vers des stades forestiers (Amiaud & Carrère 2012; Carrère *et al.* 2022) (Fig. 24). Cette dernière description peut inclure des prairies dites « naturelles » ou « semi-naturelles », c'est-à-dire regroupant les communautés végétales dominées par des espèces spontanées herbacées (non semées) avec une quasi absence de ligneux (Le Hénaff 2016) du fait des pratiques de gestion qui permettent un maintien de cette strate herbacée. Dans la suite de ce manuscrit, nous nous sommes concentrés sur l'étude des « prairies permanentes semi-naturelles », au sens écologique, nous tenons à préciser sa définition comme suit : un écosystème dominé par une végétation spontanée composé d'espèces herbacées maintenues par des pratiques de gestion d'élevage (p.ex. fauche et/ou pâturage) qui limitent l'évolution vers des stades forestiers et pouvant être fertilisé par des apports organiques et/ou minéraux. Quand nous utiliserons le terme « prairies permanentes », il réfèrera à cette définition.

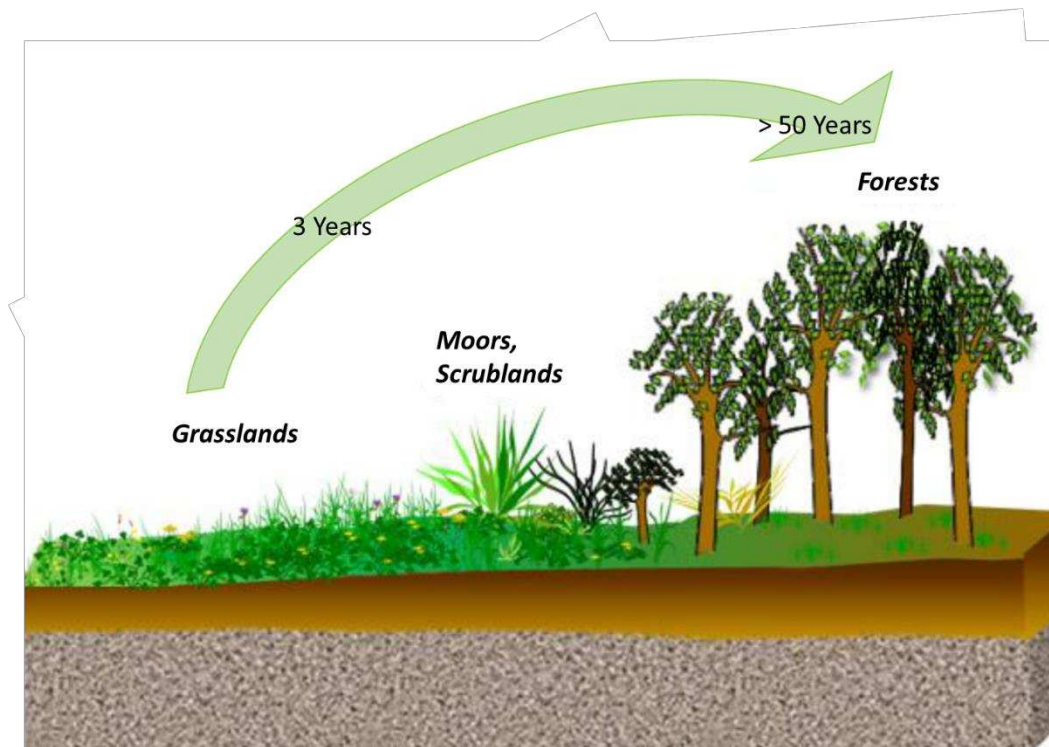


Figure 24 : Schématisation de la dynamique végétale du « stade prairie » vers un « stade forêt » (Adaptée de Carrère et al. 2022).

Les prairies permanentes sont des écosystèmes terrestres largement répandus, couvrant plus de 30% de la surface agricole de l'Union européenne (Eurostat 2024), en France en 2022 les prairies permanentes et surfaces toujours en herbe contribuent à plus de 20% de la superficie totale du territoire et plus de 40% de la SAU avec une part importante dans les massifs de montagne (Alpes et Pyrénées) et moyenne montagne (Vosges, Jura, Massif-central) (Agreste 2023) (Fig. 25). En France, les prairies et parcours nourrissent environ 27 millions de ruminants. Ces surfaces herbagères produisent 55 millions de tonnes de matière sèche d'herbe qui sont pâturées à 58 % et fauchées à 42 % (conservées sous forme de foin, d'ensilage ou d'enrubannage). En plus d'être la principale source de nourriture des ruminants, ces surfaces en herbe ont de multiples atouts détaillés ce livret⁴ (IDELE 2021). Les prairies permanentes sont reconnues pour être des « hot spot » de diversité spécifique (Habel *et al.* 2013) favorables au maintien de la multifonctionnalité et des services écosystémiques tels que la biodiversité, la provision de fourrage, la régulation du climat, la préservation du cycle de

⁴ <https://idele.fr/detail-article/les-chiffres-cles-des-prairies-et-parcours-en-france>

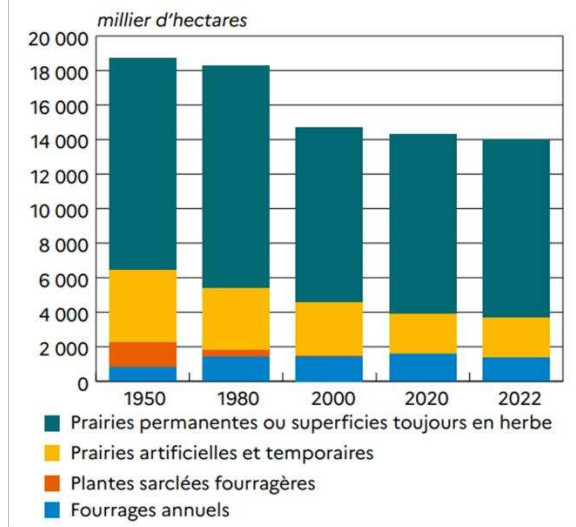
l'eau, la lutte contre l'érosion et les inondations, ... (Hopkins & European Grassland Federation 2014; Schils *et al.* 2022). Les prairies permanentes sont donc intégrées aux enjeux contemporains de la durabilité qui visent à produire tout en préservant l'environnement, le climat et la société (Amiaud & Carrère 2012; Soussana & Lemaire 2014; Wiesmeier *et al.* 2019).

Les prairies sont profondément impactées par les facteurs du changement global qui pourraient avoir des effets dramatiques voire irréversibles sur leur fonctionnement et les services qu'ils rendent (Bardgett *et al.* 2021; Berdugo *et al.* 2020; SpeiBer *et al.* 2022). En particulier, les perturbations liées aux pratiques de gestion et aux changements d'utilisation des terres induisent de profondes modifications de composition, de structure et de fonctionnement (Allan *et al.* 2015; Buisson *et al.* 2022; Chapin *et al.* 2000; Newbold *et al.* 2016). Ces dernières décennies, il a été observé une intensification dans la gestion des prairies permanentes se traduisant par une plus grande fréquence des fauches, une densité plus importante d'animaux d'élevage et de plus hauts apports de fertilisant minéraux (Schils *et al.* 2022). Cette intensification est à l'origine d'une simplification des écosystèmes, tant dans leur structure que dans leur fonctionnement, s'expliquant notamment par une réduction de la biodiversité. Par exemple :

- (i) L'utilisation d'intrants minéraux aurait tendance à banaliser un type de végétation limitant la diversité spécifique (Manneville 2014) ;
- (ii) La précocité et l'augmentation de la fréquence des fauches favoriseraient des espèces compétitrices à développement rapide (Carrère *et al.* 2022; Manneville 2014).

Notre capacité de prédire les effets du changement global et plus particulièrement des pratiques de gestion sur la composition, la structure et le fonctionnement des prairies permanentes semble donc capitale au regard des services fournis par cet écosystème et dont les sociétés humaines tirent avantage.

(a) Cultures fourragères



(b) Prairies

Part des prairies¹ dans la SAU du département
France métropolitaine : 44,6 %
France : 44,6 %

2022

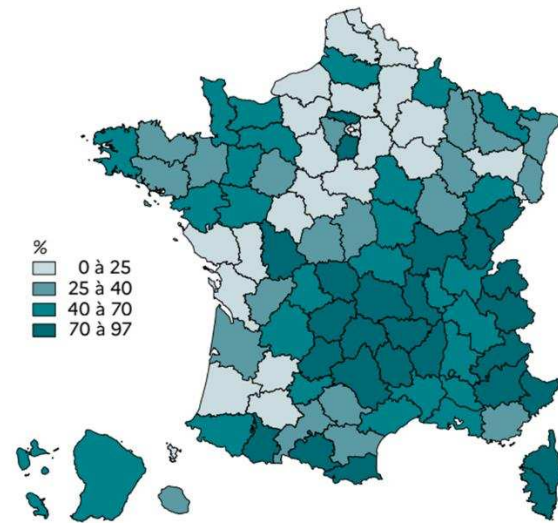


Figure 25 : Les prairies en France : (a) Evolution de la surface fourragère en France et (b) part des prairies françaises dans la SAU départementale. ¹Prairies artificielles, temporaires et surfaces toujours en herbe (Provenant de Agreste 2023).

b. Coupler des approches scientifiques pour mieux répondre aux objectifs écologiques

La complexité des réponses des communautés végétales prairiales, a rendu nécessaire de développer une variété d'approches expérimentales et observationnelles pour appréhender les processus d'assemblage notamment dans le contexte du changement global. Les approches expérimentales, bien que pensées pour tester des hypothèses clairement définies a priori, restent restreintes quant à leur extrapolation à des systèmes *in natura*. Ces approches expérimentales semi-contrôlées (même lorsqu'elles sont réalisées en plein champ) restent limitées pour étudier conjointement l'effet de facteurs multiples qui interagissent potentiellement et qui de plus n'agissent pas tous nécessairement de manière directe (par la modification d'autres facteurs, p.ex. la profondeur du sol peu indirectement influencer la diversité végétale car elle conditionne la disponibilité en nutriments (Fridley 2003). De plus, les expérimentations testent des situations contrastées et miment rarement l'augmentation progressive de facteurs liés au changement global (ex. intensification des aléas climatiques)

(Block *et al.* 2022). Enfin elles ont souvent une portée réduite dans le temps, même si des dispositifs installés sur du long terme restent précieux pour observer les différences de réponse à court, moyen et long terme (Spiegelberger *et al.* 2006; Tilman 1996). Les approches observationnelles, le long de gradients de perturbations, sont utiles pour comprendre la manière dont se structure la biodiversité dans l'espace ainsi que pour étudier le fonctionnement des écosystèmes. Ces dispositifs permettent également de contextualiser les résultats obtenus dans un monde « réel » et de tester des interactions entre les facteurs.

III. Structuration de la thèse, hypothèses et sous-problématiques

Comme évoqué précédemment, ce travail de thèse a pour objectif d'identifier des règles d'assemblage des communautés prairiales, afin de mieux prédire leur dynamique dans le cadre du changement global. La thèse est construite en trois axes de travail qui constituent les trois chapitres de ce manuscrit. Ces derniers se structurent autour de sous-problématiques, qui déclinent la problématique générale, et permettent de poser les hypothèses que nous avons testées dans les différentes étapes de ce travail.

Chapitre 1

Sous-problématique :

Comment mobiliser l'approche trait fonctionnel pour identifier et prédire les règles relatives aux processus d'assemblage des communautés ?

Hypothèses :

H1 : Les formes des distributions de traits apportent de nouvelles informations sur les processus d'assemblage.

H2 : Les différents processus d'assemblage affectent les distributions d'abondance de traits.

- H2.1 : Dans le cadre d'un filtrage environnemental nous nous attendons à observer des distributions en pic (leptokurtique, plus resserrées qu'une distribution normale). L'intensité du filtre agit sur la gamme de trait exprimée à l'échelle de la communauté. Le tout illustrant une convergence limitant la coexistence par des processus antagonistes de compétition et d'exclusion pour la ressource.
- H2.2 : Dans le cadre de processus de différenciation de niche nous nous attendons à observer des distributions se rapprochant de distributions uniformes (plus aplaties que des distributions normales) traduisant une divergence, c'est-à-dire d'une complémentarité fonctionnelle favorisant la coexistence entre espèces fonctionnellement contrastées.

H3 : L'étude de l'équitabilité et de la stabilité des distributions fonctionnelles permet de caractériser des phénomènes de coexistence dépendants des modalités de gestion.

H4 : Il existe un lien fort entre maximisation de l'équitabilité fonctionnelle à l'échelle des communautés et stabilité des assemblages.

Approche :

Présentation du cadre analytique permettant de révéler des règles d'assemblage par l'étude de la dynamique des formes de distributions fonctionnelles en analysant la relation entre leur asymétrie (skewness) et leur aplatissement (kurtosis) (SKR Framework). En tenant compte de la complexité de la forme des distributions et de leur dynamique, l'approche SKR nous donne

des informations plus pertinentes sur les patrons de diversité fonctionnelle (notamment l'équitabilité et la stabilité) et les processus sous-jacents impliqués dans l'assemblage des communautés. Cette méthode analytique a fait l'objet d'une valorisation par la création d'un R package : « TAD ».

Chapitre 2

Sous-problématique :

Quels sont les effets des pratiques de gestion sur les assemblages des communautés et leur dynamique ?

Hypothèses :

H1 : Les assemblages et leur dynamique dépendent des pratiques de gestion.

H2 : Pour des écosystèmes soumis à des hauts niveaux de fertilisation, la stochasticité environnementale est un processus dominant dans la dynamique des assemblages.

H3 : L'équitabilité fonctionnelle est un marqueur d'une complémentarité fonctionnelle favorable à la coexistence et au recrutement des espèces.

H4 : Les communautés soumises à une faible intensité de gestion (p.ex. des communautés non soumises à des apports d'intrants minéraux) se rapprochent dans leur structure et leur fonctionnement de communautés naturelles. Elles accueillent un grand nombre d'espèces fonctionnellement différentes favorables au maintien d'un haut niveau de diversité fonctionnelle sur le long terme.

Approche :

L'application du cadre analytique de la SKR à des prairies permanentes du Massif-central (ANAEE-ACBB) soumises à des pratiques de gestion contrastées. Etudier la variabilité (ou la stabilité) temporelle des distributions de traits peut permettre de mieux comprendre la manière dont les communautés prairiales s'assemblent en réponse aux modalités de gestion

et potentiellement d'améliorer notre capacité à anticiper les effets des changements (p.ex. de pratiques de gestion) sur la biodiversité et les écosystèmes.

Chapitre 3

Sous-problématiques :

Quelles sont les relations entre distributions d'abondance d'espèces et distributions d'abondance de traits ? Quelle est la contribution relative des espèces, et plus particulièrement des espèces les moins abondantes (subordonnées et transitoires *sensu* Grime 1998), à l'émergence des processus d'assemblage ?

Hypothèses :

H1 : La dynamique des assemblages s'explique par une influence globale des espèces de la communauté ; qu'elles soient dominantes ou moins abondantes (subordonnées et transitoires *sensu* Grime 1998).

H2 : La contribution relative des espèces à l'émergence des règles d'assemblage n'est pas la même en fonction des modalités de gestion :

- H2.1 : Pour un haut niveau d'apport en nutriments minéraux, on s'attend à observer une faible gamme de valeurs de traits exprimée en lien avec des limites à la coexistence du fait d'un filtrage (*sensu* Keddy 1992) d'espèces compétitrices qui répondent le mieux à la fertilisation. De telles communautés sont plus instables et dépendantes de la stochasticité environnementale.
- H2.2 : Pour de faible niveau de gestion (absence de fertilisation minérale), on s'attend à observer un plus haut niveau de diversité fonctionnelle caractérisant une meilleure coexistence entre espèces abondantes et subordonnées fonctionnellement contrastées.

H3 : L'équitabilité des distributions de traits fonctionnels s'explique par une complémentarité fonctionnelle entre espèces abondantes (dominantes) et moins abondantes (subordonnées).

H4 : La stabilité de l'assemblage s'explique par de la redondance fonctionnelle à l'échelle des espèces les plus sensibles aux perturbations : les espèces subordonnées et transitoires.

Approche :

L'application du cadre analytique de la SKR à des communautés manipulées fictivement par une succession ordonnée de suppression d'espèces sur :

- (i) Des communautés prairiales gérées de manière contrastée à l'échelle de l'Europe ;
- (ii) Des communautés végétales naturelles du globe,

a permis d'explorer l'origine des patrons de diversité fonctionnelle et d'appréhender la relation entre niveau d'abondance des espèces et règles d'assemblage des communautés. La mobilisation de multiples jeux de données ayant fait l'échantillonnage de communautés végétales, dans des conditions variées (pratiques et pédoclimatiques), dans le temps et l'espace, permet de s'intéresser à la genericité des patrons de diversité fonctionnelle et des processus d'assemblage observés.

IV. Matériel et Méthode

1. Présentation des jeux de données mobilisés

Dans cette partie nous nous attacherons à présenter les jeux de données mobilisés dans le cadre de cette thèse. Dans un premier temps, nous avons utilisé des données issues de simulations selon différents scénarii écologiques dans l'idée de tester la validité des indicateurs statistiques de la SKR pour appréhender les processus d'assemblage. Dans un second temps nous avons mobilisé des données issues d'un dispositif long-terme sur des prairies permanentes gérées expérimentalement permettant de s'intéresser à l'effet des pratiques de gestion sur les assemblages et leurs dynamiques temporelles. Pour finir nous avons mobilisé des données spatialisées observées à l'échelle (i) du Massif-central, (ii) de l'Allemagne et (iii) du monde dans l'idée de conclure sur l'existence potentielle de règle générale d'assemblage.

a. Des données simulées

Les données simulées proviennent de la plateforme de modélisation *Ecolottery* (Munoz *et al.* 2018). Ces modèles ont permis de simuler les effets de processus déterministes et stochastiques sur l'assemblage de communautés théoriques. L'influence des facteurs stochastiques et déterministes peut être définie afin de contrôler le succès d'implantation des espèces immigrantes et la survie de leur descendance. Nous avons simulé trois scénarii (différentes modalités de la fonction `shapelottery` du package `ecolottery`) avec différentes empreintes du déterminisme et de la stochasticité. Le premier scénario (scénario neutre) imite le seul effet des processus stochastiques sur l'assemblage des communautés, conformément à la théorie neutre de Hubbell (2001). Le deuxième scénario génère des communautés soumises à des filtres biotiques ou abiotiques (scénario stabilisant) sélectionnant les espèces les plus adaptées au contexte environnemental (Keddy 1992). Le troisième scénario simule des communautés reflétant une différenciation de niche et/ou des limites à la similitude (scénario disruptif), c'est-à-dire des communautés où la coexistence est permise. Pour ces trois scénarii, nous avons effectué 100 séries de simulation en caractérisant l'expression phénotypique des espèces, le niveau d'aléas et les conditions environnementales. Le nombre d'espèces dans le pool a été fixé à 2500. Le nombre d'espèces par communauté a été ajusté à 250. Pour le scénario neutre, les 100 simulations ont été répétées 500 fois afin de constituer un modèle nul. Dans ce modèle nul, les communautés sont uniquement assemblées selon des processus stochastiques, ce qui permet de dévoiler l'empreinte potentielle des processus déterministes sur l'assemblage des communautés dans le cadre des scénarii stabilisant et disruptif. L'ensemble de ces données simulées a permis une validation théorique de la démarche analytique.

b. Des données expérimentales

Le principal jeu de données mobilisé dans ce manuscrit est issu d'un dispositif expérimental de suivi long terme de prairies permanentes soumises à différentes modalités de gestion : le

dispositif ANAEE-ACBB⁵. Le dispositif a été mis en place au printemps 2004 sur 3 ha de prairies permanentes sur un site à 880 m d'altitude dans le Massif-central (domaine expérimental INRAE Theix, France : 45°43'23" N, 03°1'21" E). Le climat du site est semi-continental (précipitations annuelles moyennes : 770 mm/an, température moyenne annuelle : 8,7°C pour la période 2000 - 2021). La roche mère est granitique et le sol présente les caractéristiques d'un Brunisol. En amont de la mise en place du dispositif expérimental, la prairie était soumise à une gestion assez intensive associant fauche et pâturage et recevant une fertilisation minérale et organique. Initialement la prairie était dominée par des espèces hautes à croissance rapide (p.ex. espèces de graminées : *Lolium perenne*, *Elytrigia repens*, *Alopecurus pratense*, *Poa pratensis* et *Festuca arundinacea* ; espèces de légumineuses : *Trifolium repens* ; espèces de dicotylédones : *Taraxacum officinalis* (Fig. 26) (Louault *et al.* 2017), caractéristiques d'une prairie productive relativement pauvre en espèces (n ~ 17 espèces).

⁵ <https://www.soere-acbb.com/caracteristiques-2>

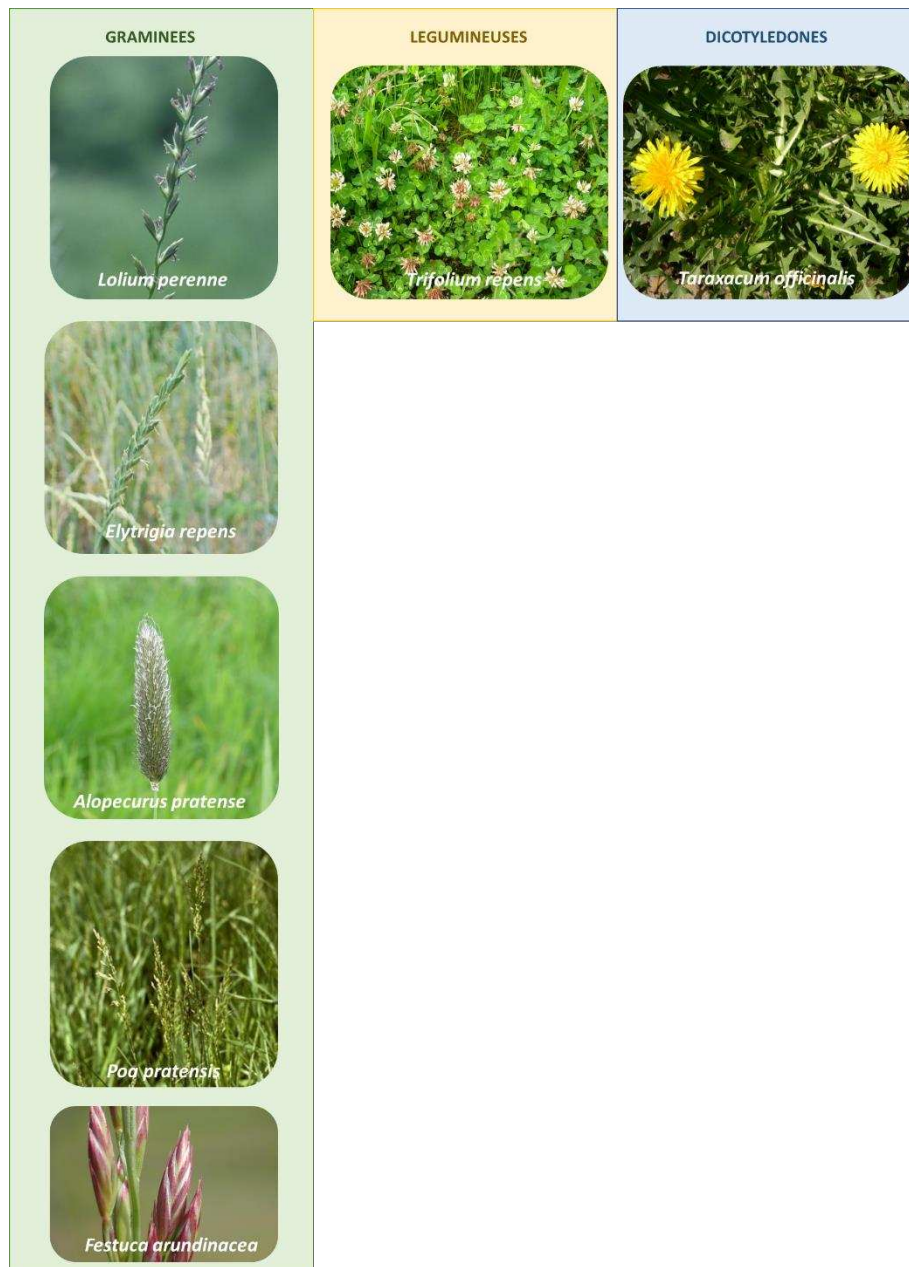


Figure 26 : Composition initiale des espèces dominantes (campagne de relevés botaniques de 2004) de la prairie avant la mise en place du dispositif expérimental ANAEE-ACBB (crédits photo INPN).

Pour notre étude, nous avons mobilisé le gradient d'intensification du dispositif qui avait été mis en place en 2005. Sur ce gradient, quatre modalités de gestion ont été établies et maintenues constantes depuis (16 ans de données analysées sur cette étude 2005-2021 + la situation initiale 2004). Pour chaque modalité de gestion, quatre répétitions sur des parcelles

de 400 m², réparties dans l'espace au sein de deux blocs, ont été instaurées (Fig. 27) (Louault *et al.* 2017). Les quatre pratiques de gestion (de la plus intensive à la moins intensive) correspondent à :

- (i) Une pratique mêlant fauche et fertilisation NPK (*Mown-NPK*) avec trois coupes par an et un apport minéral moyen sur la série temporelle 2005-2021 de N (250,6 kgN.ha⁻¹), P (26,3 kgP.ha⁻¹) et K (158,2 kgK.ha⁻¹). Ces doses d'apports minéraux ont été calculées dans l'idée de compenser les exportations dues à la pratique de fauche (méthode du bilan azoté appliquée sur la base des indices de nutrition azotée ; Lemaire et Salette, 1984). Ce niveau de fertilisation peut être trouvé dans des prairies hautement gérées en Europe (Allan *et al.* 2015). Cette pratique pourrait constituer un « pseudo-témoin », puisque le niveau de gestion restait comparable à celui qui était présent avant la mise en place de l'expérimentation ;
- (ii) Une pratique mêlant fauche et fertilisation PK (*Mown-PK*) avec trois fauches annuelles et un ajout moyen de nutriments sur la série temporelle 2005-2021 de P (19,9 kgP.ha⁻¹) et K (116,4 kgK.ha⁻¹). Ces doses d'apports minéraux ont été calculées dans l'idée de compenser les exportations dues à la pratique de fauche. Ce traitement est conçu pour favoriser l'abondance des espèces de légumineuse. En effet la limitation des apports d'azote et le maintien d'apport en phosphore sont connus pour favoriser l'abondance de ce groupe fonctionnel (Tognetti *et al.* 2021) ;
- (iii) Une pratique de fauche sans fertilisation (*Mown-Unfertilized*), avec trois fauches annuelles. Ce traitement vise à tester les effets de l'exportation de nutriments par la fauche sur la diversité végétale. Cette baisse progressive de la disponibilité en nutriment du sol est à même d'entraîner une réduction de la fertilité du sol et de la production de biomasse par les plantes. Sur le plan fonctionnel on peut faire l'hypothèse que cette modalité de gestion réduit les interactions compétitives et favorise une plus grande diversité végétale dans le temps (Grime 1979; Maalouf *et al.* 2012) ;

(iv) Une pratique d'abandon (Ab) sans fauche ni fertilisation. Ce traitement vise à tester l'impact de la mise en jachère de prairie sur la dynamique de la communauté végétale. L'abandon des prairies est souvent associé à une forte diminution de la diversité végétale en raison de l'accumulation de grandes quantités de biomasse (Michalet *et al.* 2021; Quétier *et al.* 2007), qui peut accroître les mécanismes de compétition (notamment pour la lumière) et sélectionner des espèces de grande taille et des ligneux (reprise d'une dynamique progressive secondaire).

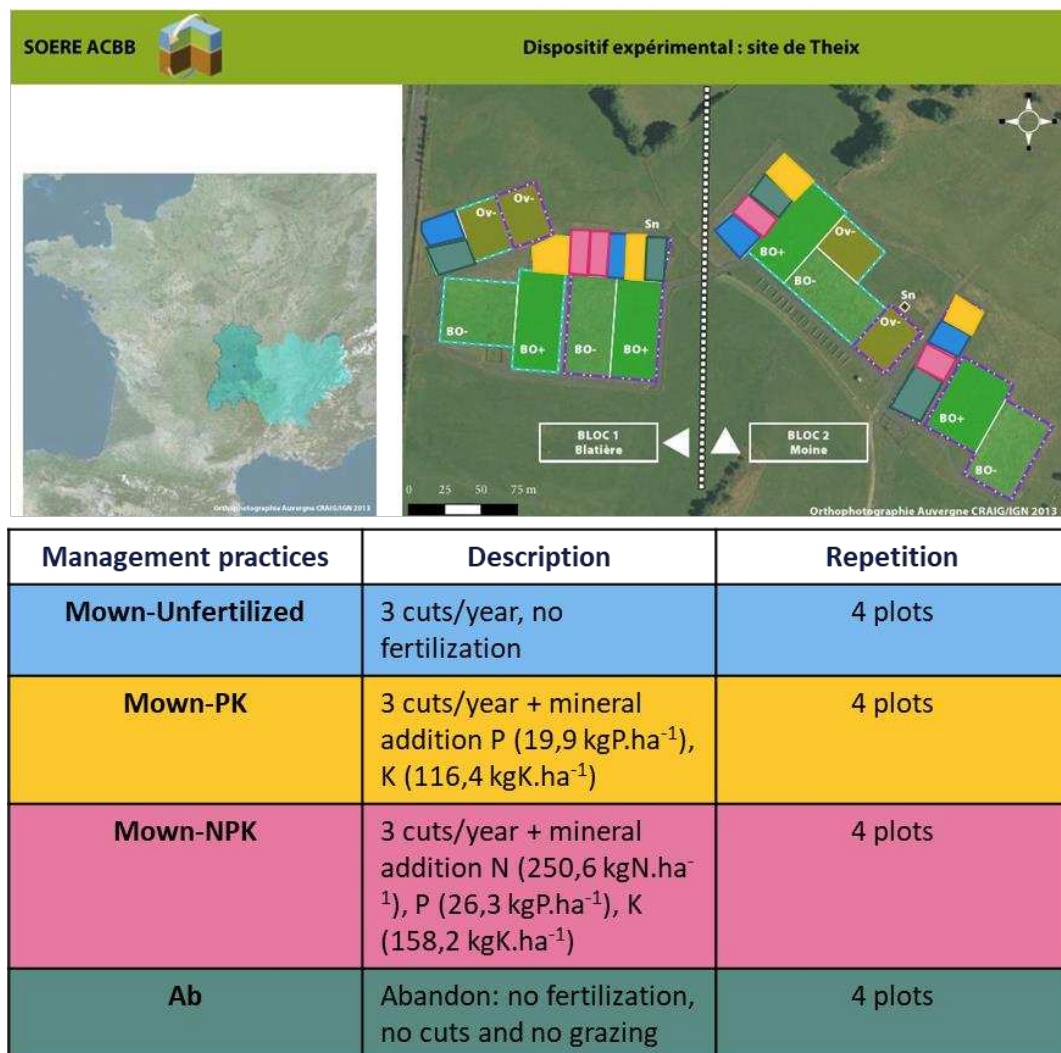


Figure 27 : Présentation du dispositif long terme ANAEE-ACBB sur prairies permanentes (Louault *et al.* 2017). Les pratiques de gestion Ov-, BO- et BO+ correspondent à des modalités de gestion incluant du pâturage mais non pris en compte dans cette étude (Provenant de ANAEE-ACBB).

Chaque année entre 2004 et 2021 (à l'exclusion des années 2005 et 2009), un relevé botanique a été réalisé, dans chaque parcelle. Cela a permis de suivre les changements de composition taxonomique, de richesse spécifique, de fréquence, de volume et de présence des espèces à l'aide de 40 points-contact le long de transects fixes. Il a été ensuite calculé l'abondance relative (p_i) de chaque espèce i dans chaque parcelle et chaque année comme le % d'occurrence de l'espèce divisé par la somme de toutes les occurrences d'espèces (Louault *et al.* 2017) :

$$p_i = \frac{Presence_i}{\sum_{k=1}^n Presence_k} \times 100 \quad (\text{Eq. 22});$$

Au total, 110 espèces ont été observées au cours de la période expérimentale dans les quatre modalités de gestion (Figs. 28, 29 & 30).

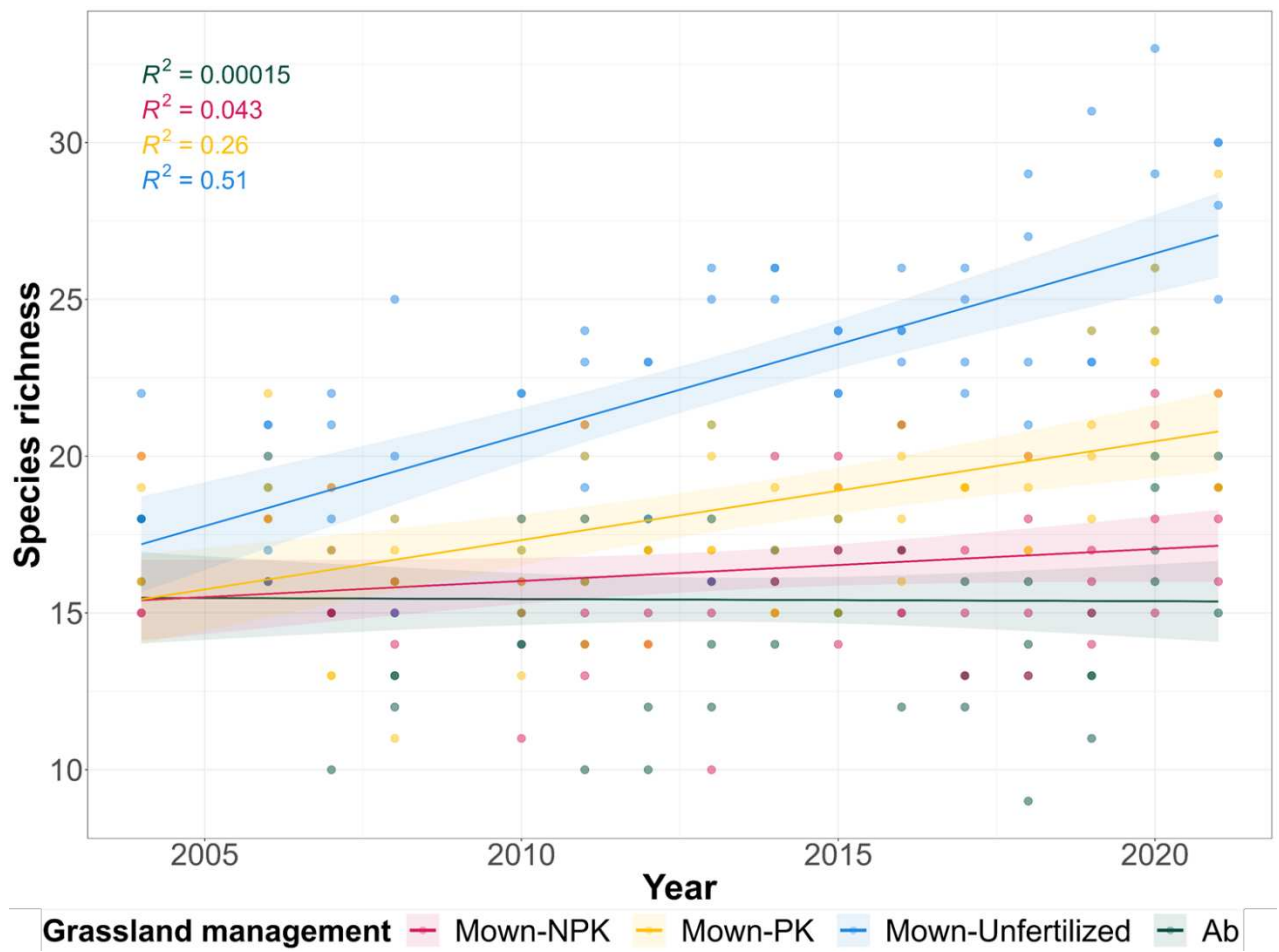
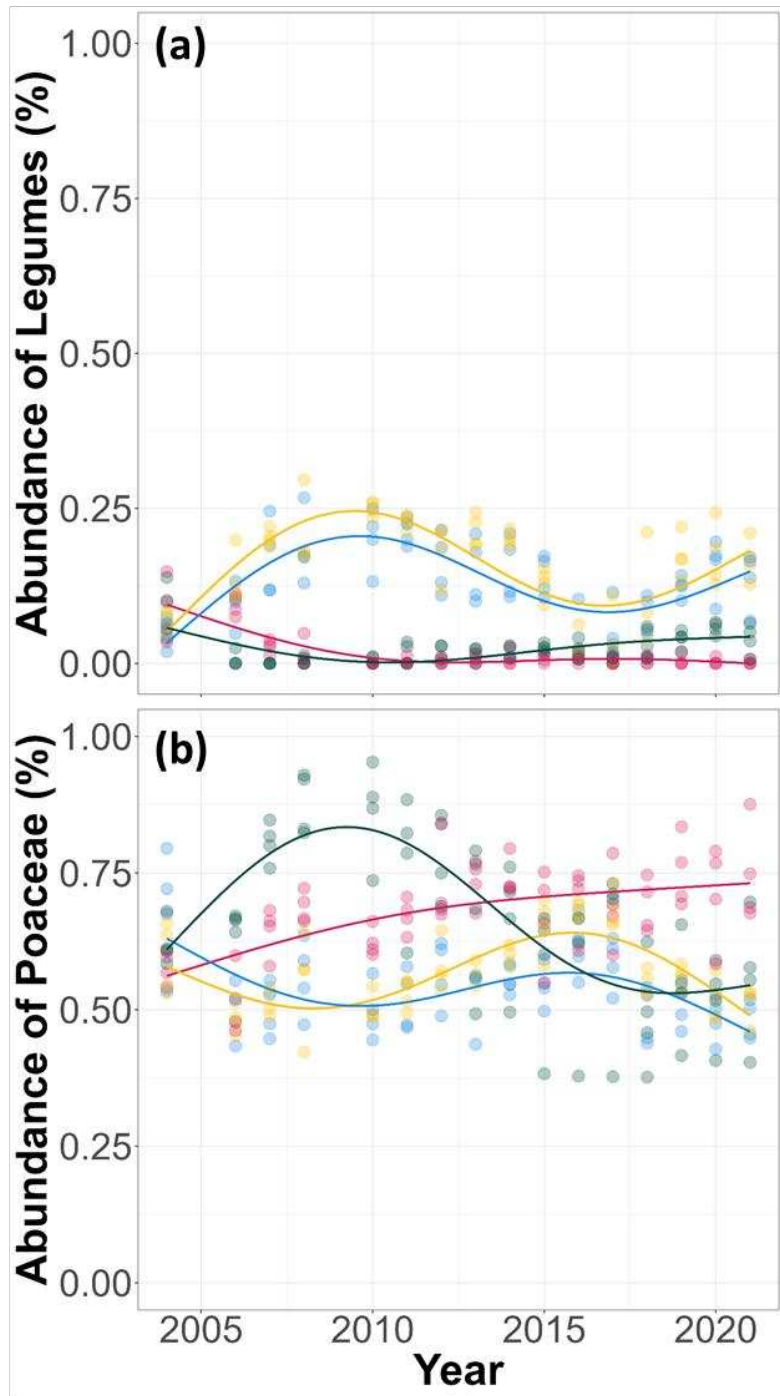


Figure 28 : Dynamique temporelle de la richesse spécifique pour les quatre modalités de gestion étudiées (Mown-NPK, Mown-PK, Mown-Unfertilized et Abandon) entre 2004 et 2021.



Grassland management — Mown-NPK — Mown-PK — Mown-Unfertilized — Ab

Figure 29 : Dynamique temporelle de l'abondance relative (a) des légumineuses et (b) des graminées pour les quatre pratiques de gestion entre 2004 et 2021.

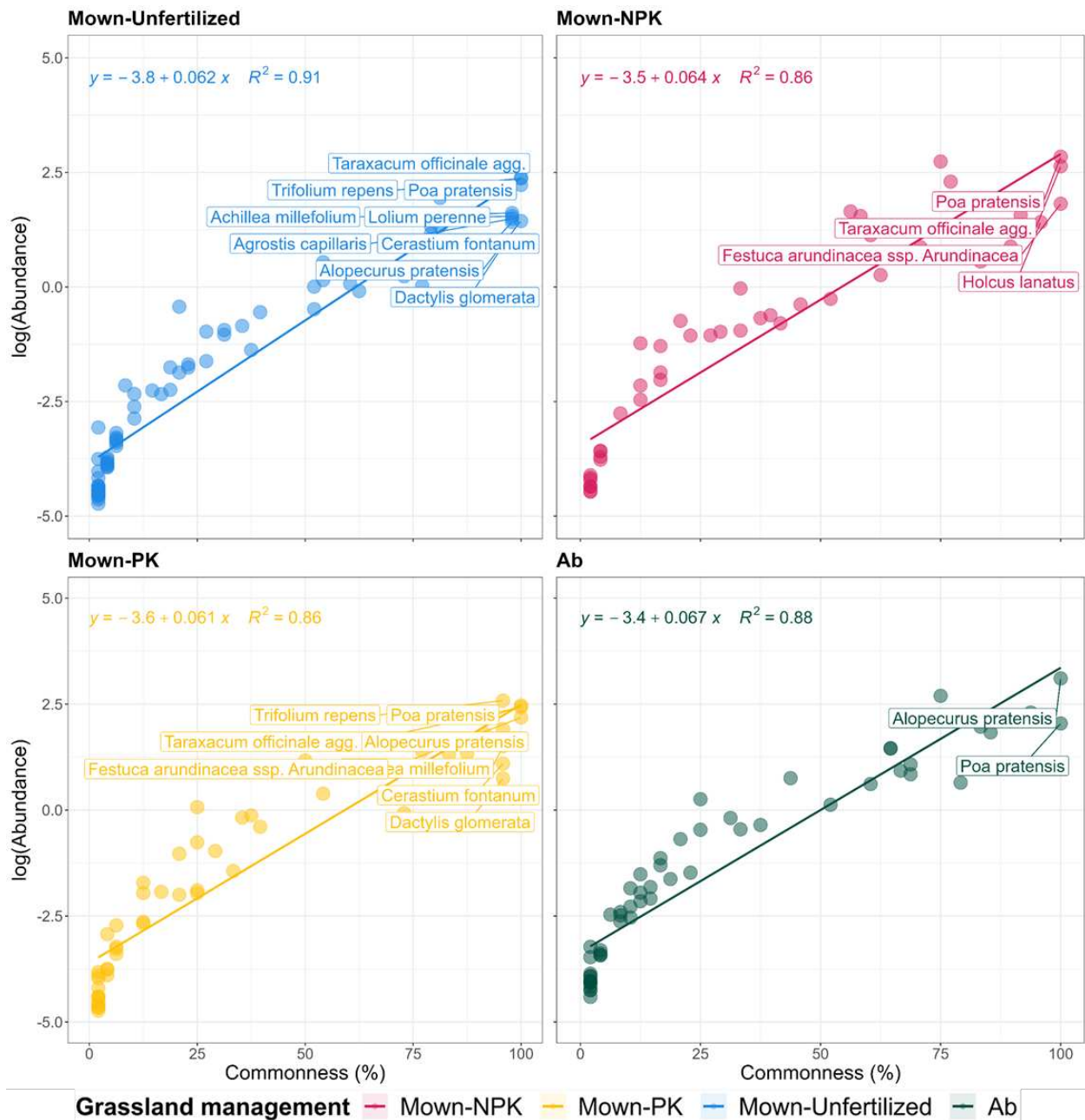


Figure 30 : Fréquence spatio-temporelle d'observation des espèces (Commonness = 100% si l'espèce a été observée chaque année dans chaque parcelle de la pratique de gestion en question) en fonction de leur abondance relative à l'échelle de la communauté sur la période 2010 - 2021 pour les quatre modalités de gestion étudiées. Les annotations correspondent aux espèces dont la fréquence d'observation est > 95 % : les espèces dominantes du dispositif expérimental.

Les données expérimentales long terme issues de ce site d'étude des prairies permanentes du Massif-central présentent un intérêt pour l'étude des dynamiques

temporelles des processus écosystémiques dans un même contexte pédoclimatique mais soumises à différents niveaux d'intensité de gestion. Cela permet de tester des hypothèses sur des potentiels effets des facteurs du déterminisme sur la biodiversité, les assemblages et le fonctionnement des écosystèmes.

c. Des prairies permanentes observées à l'échelle du Massif-central

Le projet de thèse a également mobilisé des données issues d'un dispositif observationnel sur des prairies permanentes du Massif-central (Fig. 31) impliquant une collaboration entre éleveur.euse.s et chercheur.euse.s initiée dans le cadre du programme AEOLE⁶ (Galliot *et al.* 2020). Ce dispositif en « laboratoire *in situ* » visait à étudier de manière diachronique l'évolution de la biodiversité, des pratiques de gestion, et des variables pédoclimatiques dans un contexte où les données climatiques et de pratiques de gestion ne sont pas corrélées (Allart *et al.* 2024).

Le Massif-central est une vaste région de moyenne montagne de 85 000 km², dominée par les surfaces en herbe (~ 3,5 millions d'ha en herbe) et soumise à une diversité climatique :

- (i) Climat montagnard et semi-continentale au centre ;
- (ii) Climat océanique au nord et à l'ouest ;
- (iii) Climat méditerranéen au sud-est.

⁶ <https://www.sidam-massifcentral.fr/developpement/aeole>

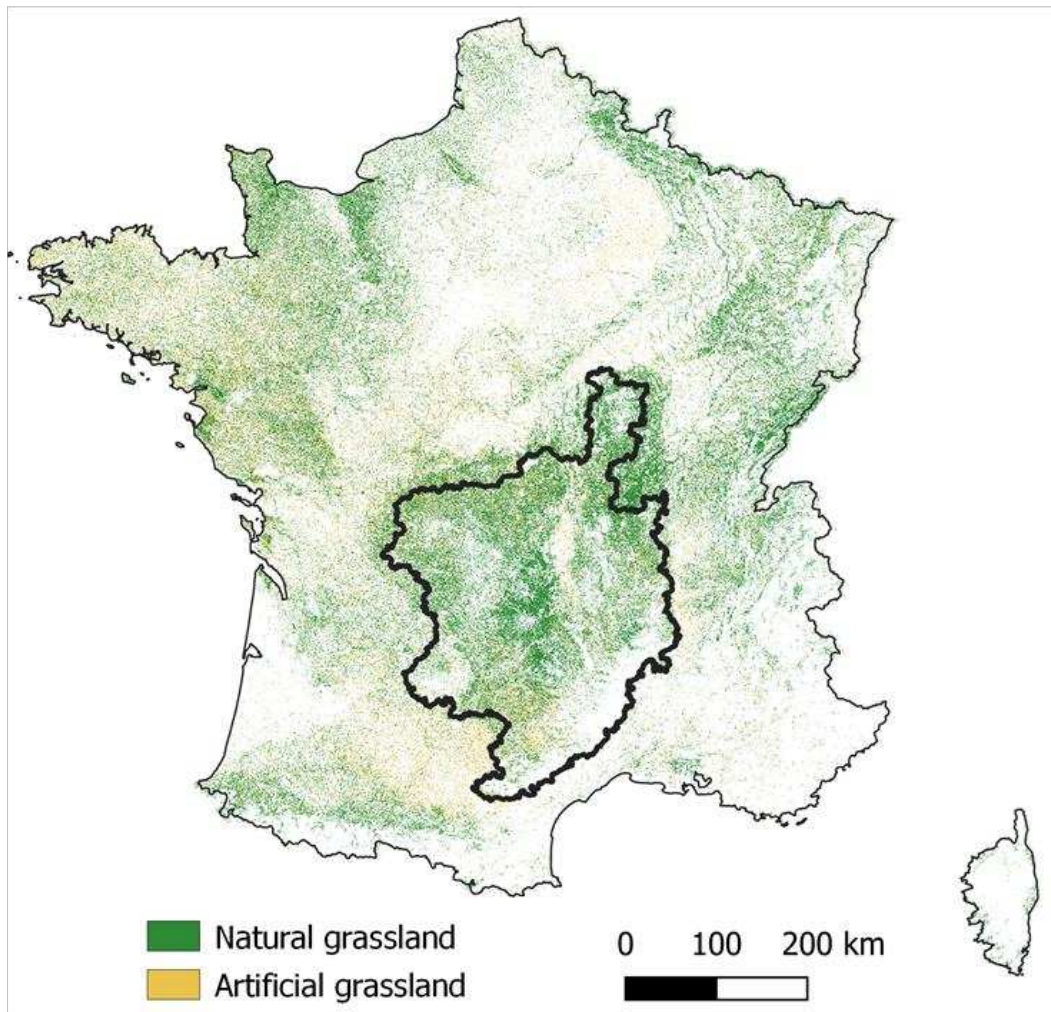


Figure 31 : Carte du Massif-central et part des prairies permanentes (Natural grassland) à l'échelle de cette zone géographique. Les milieux ouverts herbacés (prairies, pelouses ou landes herbeuses) constituent des socio-écosystèmes emblématiques des zones de Massif central. L'élevage à l'herbe est une activité qui mobilise 60% de la SAU du Massif-central et 9 000 actifs. Le patrimoine agro-environnemental que constitue les prairies permanentes est néanmoins menacé par le changement climatique, l'érosion de la biodiversité et les changements de pratiques de gestion agricole (abandon et intensification) (Provenant Panhelleux et al. 2023).

Malgré cette variabilité spatiale du climat, le changement climatique a des effets globaux sur l'ensemble des sites climatiques de cette région de moyenne montagne avec un impact en termes d'intensité de ces changements qui varie localement (Fig. 32).

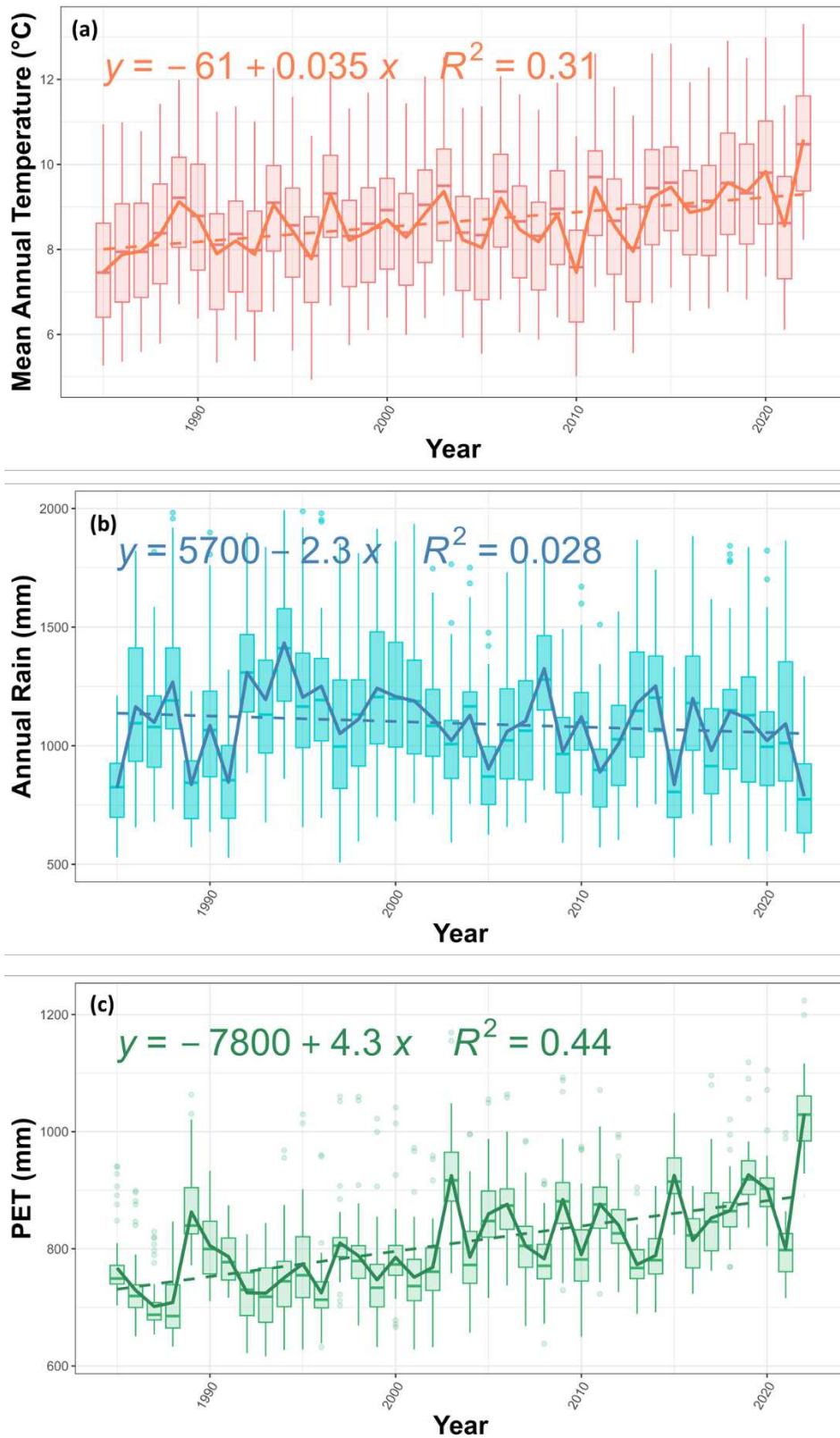


Figure 32 : Tendances climatiques à l'échelle des sites climatiques du Massif-central sur la période 1985 - 2022 pour (a) la température annuelle moyenne, (b) la somme annuelle de pluviométrie et (c) la somme annuelle de l'évapotranspiration potentielle.

Le projet AEOLE a été construit sur la base d'un réseau de 143 prairies permanentes réparties le long d'un gradient altitudinal allant de 300 à 1400 mètres d'altitude (Fig. 33). L'acquisition des données a été réalisée au cours de trois campagnes d'études : 2008-2009, 2016-2017 et 2022. Ces campagnes d'échantillonnage ont permis d'assurer un suivi temporel de différents indicateurs (Tab. 1, Annexe II) :

- (i) Des indicateurs physico-chimiques du sol ;
- (ii) Des indicateurs agronomiques de qualité et quantité de fourrage ;
- (iii) Des indicateurs de pratique de gestion qui informent sur l'utilisation de la prairie (fauche et/ou pâturage) et le niveau de fertilisation organique et minérale ;
- (iv) Des indicateurs climatiques provenant de séries temporelles (journalières) maillées (5 km²) sur la période 1985 – 2022 (extraction SAFRAN le 10/03/2023) (Durand *et al.* 1993) ;
- (v) Des indicateurs de biodiversité liant relevés phytosociologiques (Braun-Blanquet *et al.* 1932) et composition fonctionnelle des prairies (Carrère *et al.* 2012).

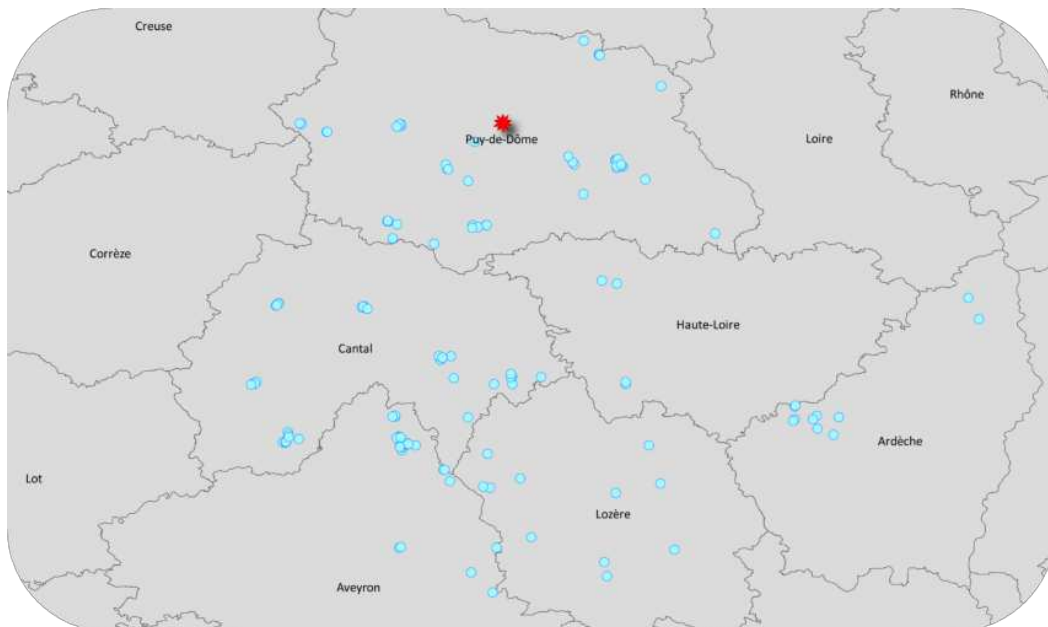


Figure 33 : Localisation des prairies permanentes du Massif-central suivies dans le cadre du projet AEOLE.

Table 1 : Présentation des variables suivies au cours du projet d'étude diachronique des prairies du Massif-central AEOLE.

	143 parcelles		
	2008-2009	2016-2017	2022
Département Altitude Surface de la parcelle Etat hydrique du sol Exposition Stabilité Profondeur de sol Mecanisable Pluviométrie Température Somme de degré jour Roche mère	Oui	Oui	Oui
Pratiques en n-1 Pratiques en n-2 Nmin annuelle Norg annuelle Ntot annuelle Type de prairie Utilisation dominante	Oui		Oui
pH % C % N % MO C/N Densité apparente Stock_C Stock_MO P2O5 K2O MgO CaO CEC Taux de saturation Na2O Texture Light Fraction (C et N) Heavy Fraction (C et N) MAOM (C et N) EOM (C et N)	Oui	Oui	Oui
Braun-Blanquet Absence-Présence espèces Phytosociologie Faciès Pourcentage graminées de type A (poids sec) Pourcentage graminées de type B (poids sec) Pourcentage graminées de type bb (poids sec) Pourcentage graminées de type C (poids sec) Pourcentage graminées de type D (poids sec) Pourcentage graminées de type E (poids sec) % Graminoïdes % Ligneux % Dicotylédone % Legumineuse % Graminées	Oui		Oui
Production annuelle Valeurs nutritionnelles du fourrage Digestibilité du Fourrage	Oui		Oui

Au regard de la problématique et des hypothèses posées, nous nous sommes plus particulièrement intéressés à l'effet des pratiques de gestion sur la dynamique des indicateurs de biodiversité des prairies permanentes du Massif-central. Pour cela nous avons centré notre étude sur 35 parcelles (regroupant 113 communautés observées dans le temps et l'espace, puisqu'au sein d'une parcelle plusieurs communautés végétales ont été observées) soumises à deux types de pratiques de gestion :

- (i) Une pratique de fauche avec potentiellement du pâturage mais sans apports minéraux et avec un apport total d'azote organique inférieur à 60 UN (*Unfertilized* ; $N_{min} = 0$ UN et $N_{tot} < 60$ UN) (63 communautés observées avec en moyenne une richesse spécifique de ~ 30.7 espèces) (Figs. 34 & 35) ;
- (ii) Une pratique de fauche associée potentiellement à du pâturage avec des apports minéraux et un apport total d'azote supérieur à 80 UN (*NPK* ; $N_{tot} > 90$ UN et $N_{min} > 0$ UN) (50 communautés observées avec en moyenne une richesse spécifique de ~ 25.1 espèces) (Figs. 34 & 35).

Les inventaires botaniques réalisés par le Conservatoire Botanique National du Massif central (CBNMC - méthode phytosociologique Braun-Blanquet *et al.* 1932) ont permis au total l'observation de 113 communautés au sein des 27 parcelles soumises aux pratiques précédemment décrites. Les données phytosociologiques ont été transformées en abondance relative (AB_i) par espèce i au sein d'une communauté selon (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974) (cités par Vittoz & Guisan 2007).

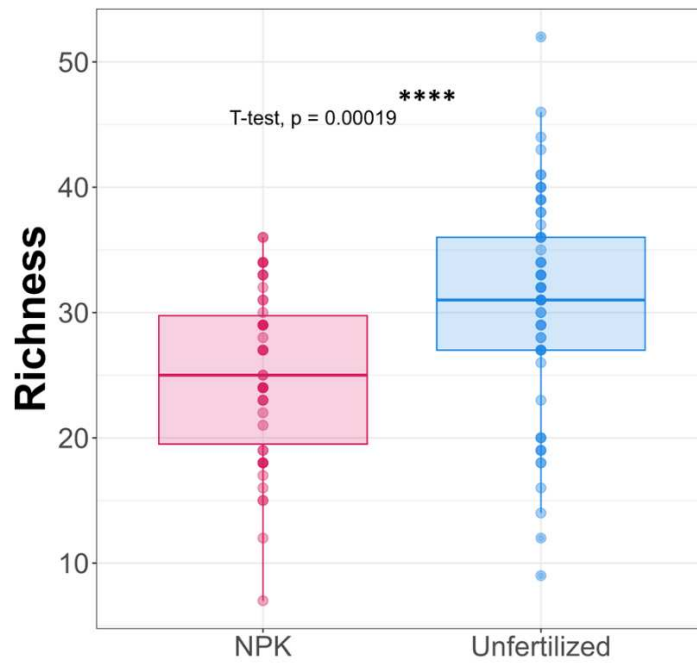


Figure 34 : Richesse spécifique relevée au sein des parcelles de prairies permanentes du Massif-central soumises aux deux pratiques de gestion ciblées.

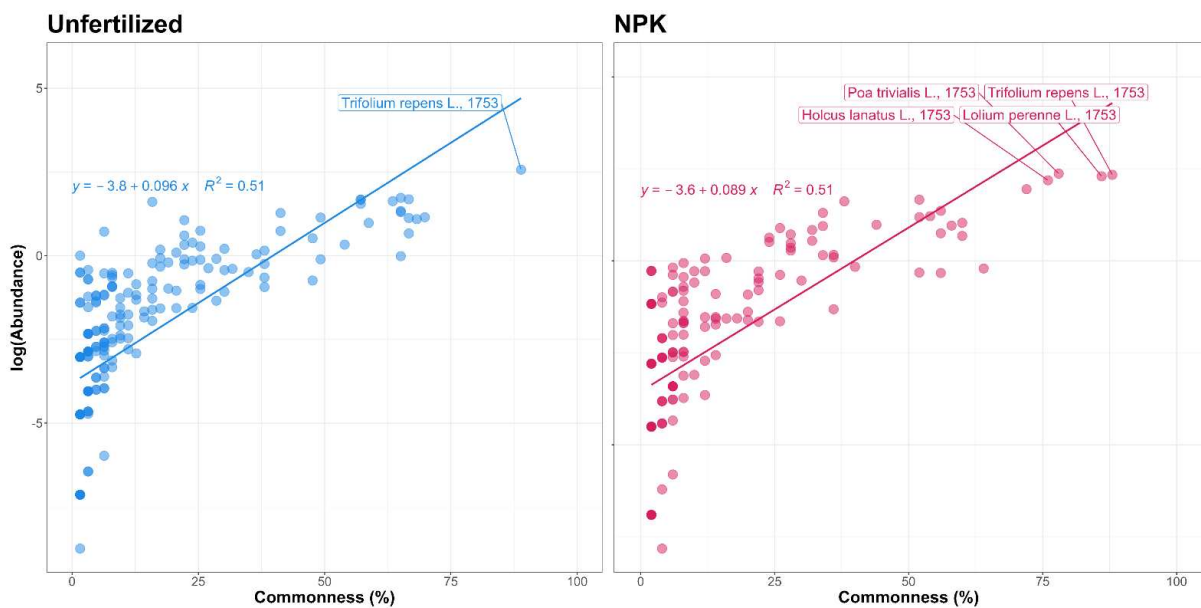


Figure 35 : Fréquence spatio-temporelle d'observation des espèces (Commonness = 100% si l'espèce a été observée chaque année dans chaque parcelle de la pratique de gestion en question) en fonction de leur abondance relative à l'échelle de la communauté pour les deux modalités de gestion étudiées à l'échelle des communautés prairiales du Massif-central. Les annotations correspondent aux espèces dont la fréquence d'observation est > 75 % : les espèces dominantes.

Ces données observationnelles spatialisées sur le long terme à l'échelle du Massif central permettent de confronter les résultats obtenus avec des données simulées et expérimentales (présentées ci-dessus) à des systèmes conduits en conditions réelles de fermes commerciales.

d. Des prairies permanentes observées à l'échelle de l'Allemagne

Les données d'observation spatio-temporelles (à l'échelle de l'Allemagne sur la série temporelle 2008-2020) des *Exploratories*⁷ (Bolliger *et al.* 2021), visant à l'étude des prairies permanentes allemandes ont été mobilisées avec l'idée d'inclure dans notre étude un jeu de données complémentaire permettant de tester la généralité de notre approche en introduisant un facteur de variabilité supplémentaire relatif au contexte pédoclimatique. Le dispositif *Exploratories* regroupe plus de 1 000 parcelles dans chaque zone d'étude, incluant 100 parcelles expérimentales situées dans de vastes zones protégées et caractérisées par différents niveaux d'intensité d'exploitation agricole et forestière. Les trois zones d'étude diffèrent par leur structure paysagère, leur géologie, leur topographie et leurs conditions climatiques (Fig. 36) :

- (i) Une région du sud-ouest Schwäbische Alb ;
- (ii) Une région du nord-est Schorfheide-Chorin ;
- (iii) Une région centrale autour du parc national de Hainich.

Elles couvrent une plage de température annuelle moyenne allant de 8 à 10°C et de somme de précipitation annuelle allant de 500 à 1 000 mm (Tab. 2) (Holtgrave *et al.* 2023).

⁷ <https://www.biodiversity-exploratories.de/en/>

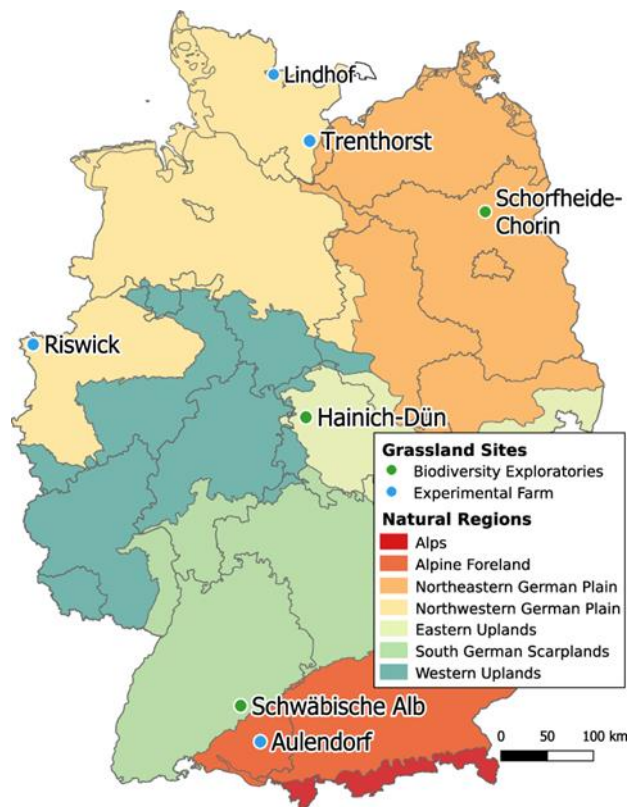


Figure 36 : Localisation des dispositifs observationnels des Exploratories. Les trois sites sont identifiés par un point vert (Provenant de Holtgrave et al. 2023).

Table 2 : Présentation du contexte climatique des trois sites des Exploratories. La température annuelle moyenne et la somme annuelle des précipitations représentent des moyennes sur la période temporelle 2017-2019 (Provenant de Holtgrave et al. 2023).

Exploratories study site	Mean annual temperature	Annual sum of precipitation
Schwäbische Alb	8,6 °C	1045 mm
Schorfheide-Chorin	10,5 °C	558 mm
Hainich national park	9,7 °C	710 mm

Un large éventail de pratiques de gestion (représentatives de l'Europe centrale) a été répertorié à l'aide de questionnaires réalisés auprès des agriculteurs. Par analogie avec la structure de notre jeu de données issu du dispositif AEOLE (cf. précédemment) nous avons classé les pratiques de gestion selon deux modalités prenant en compte la fauche et le niveau

de fertilisation (en excluant toutes les prairies sans pratiques de fauche et soumises au pâturage seul), avec :

- (i) Une pratique de gestion de fauche avec pâturage potentiel mais sans aucun apport de fertilisant minéral (*Unfertilized*) (122 communautés observées sur l'ensemble de la série temporelle avec une richesse spécifique moyenne par communauté de 33.6 espèces) (Figs. 37 & 38) ;
- (ii) Une pratique de gestion de fauche potentiellement associée avec du pâturage et des apports de fertilisants minéraux à des taux supérieurs à 90 UN (*NPK*) (282 communautés ont été observées sur l'ensemble de la série temporelle avec une richesse spécifique moyenne par communauté de 24.4 espèces) (Figs. 37 & 38).

Sur la période 2008 - 2020, la couverture relative des espèces à l'échelle de la communauté a été mesurée sur les différentes parcelles de chaque site d'étude. La couverture relative de chaque espèce i est utilisée comme indicateur de l'abondance relative de l'espèce (AB_i) à l'échelle de la communauté.

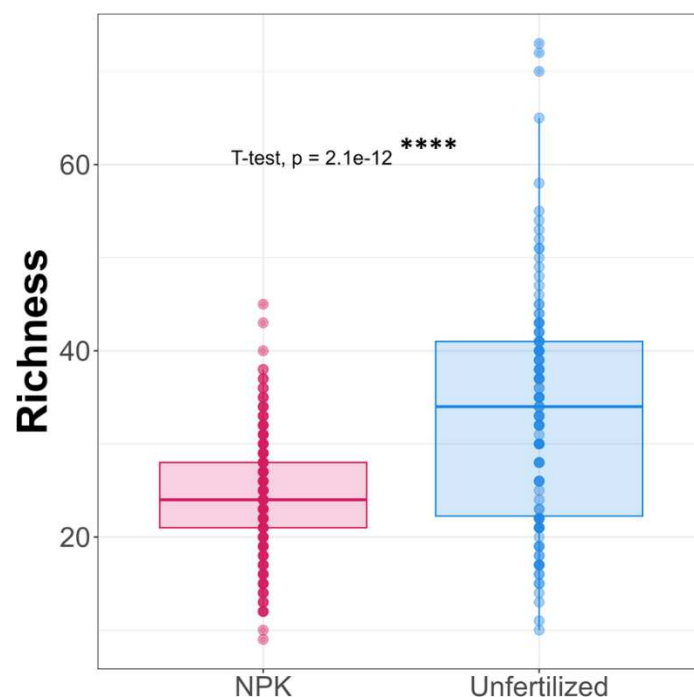


Figure 37 : Richesse spécifique relevée au sein des parcelles de prairies permanentes allemandes soumises aux deux pratiques de gestion ciblées.

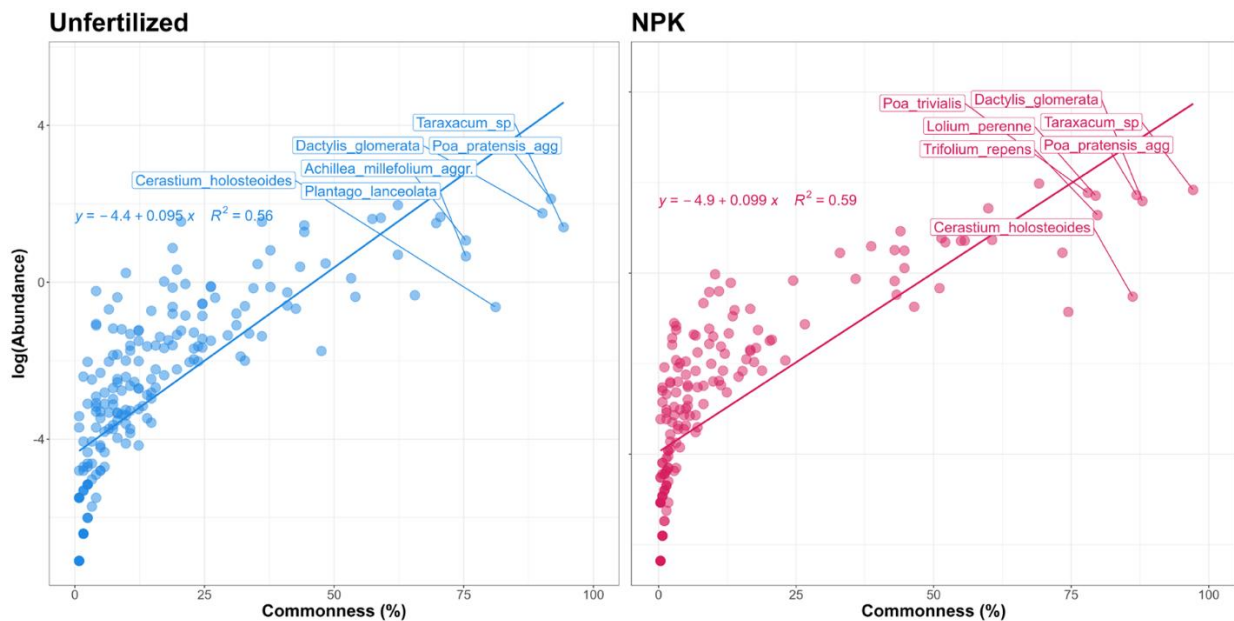


Figure 38 : Fréquence spatio-temporelle d'observation des espèces (Commonness = 100% si l'espèce a été observée chaque année dans chaque parcelle de la pratique de gestion en question) en fonction de leur abondance relative à l'échelle de la communauté pour les deux modalités de gestion étudiées à l'échelle des communautés prairiales allemandes. Les annotations correspondent aux espèces dont la fréquence d'observation est > 75 % : les espèces dominantes.

e. Des écosystèmes arides observés à l'échelle du globe

Des données d'observation spatialisées à l'échelle du globe ont également été mobilisées. Ces observations ont porté sur des communautés végétales naturellement assemblées dans des zones arides (*Dryland*) (Gross *et al.* 2017). La mobilisation de ce dispositif a pour objectif de confronter les résultats obtenus sur des écosystèmes gérés (cf. dispositif ANAEE-ACBB et AEOLE présentés ci-dessus) à des écosystèmes naturels réparties sur l'ensemble du globe. Ce dispositif vise donc :

- (i) A identifier de potentielles similitudes dans l'assemblage des communautés naturelles vs. gérées ;
- (ii) A appréhender de potentielles similitudes dans l'assemblage des communautés naturelles dans l'espace.

Ces données issues de Gross *et al.* (2017) sont issues de mesures sur 124 sites d'études localisés dans 13 pays sur l'ensemble des continents excepté l'Antarctique (Argentin, Australie, Chili, Chine, Équateur, Israël, Kenya, Mexique, Maroc, Espagne, Tunisie, Etats-Unis et Venezuela) (Fig. 39). Les sites soumis à échantillonnage sont représentatifs des types de végétation des écosystèmes arides, c'est-à-dire des prairies sèches, savanes et zones arbustives avec des communautés avec un niveau de richesse spécifique très variable (allant de 5 à 44 espèces par communauté avec une moyenne de $n \sim 16.44$ espèces) (Fig. 40). Ce design spatialisé à l'échelle du globe rend compte d'une grande variabilité climatique des zones d'étude avec des températures annuelles moyennes allant de -1.8°C à 27.8°C et des précipitations annuelles moyennes allant de 79 mm à 1177 mm. L'abondance relative des espèces à l'échelle de chaque communauté a été obtenue par une mesure de la couverture relative sur 80 quadrats de 2.25 m^2 répartis sur le site d'étude. La somme de la couverture de chaque espèce pour l'ensemble des quadrats est utilisée comme proxy de l'abondance relative de l'espèce à l'échelle du site d'étude (c'est-à-dire de la communauté).

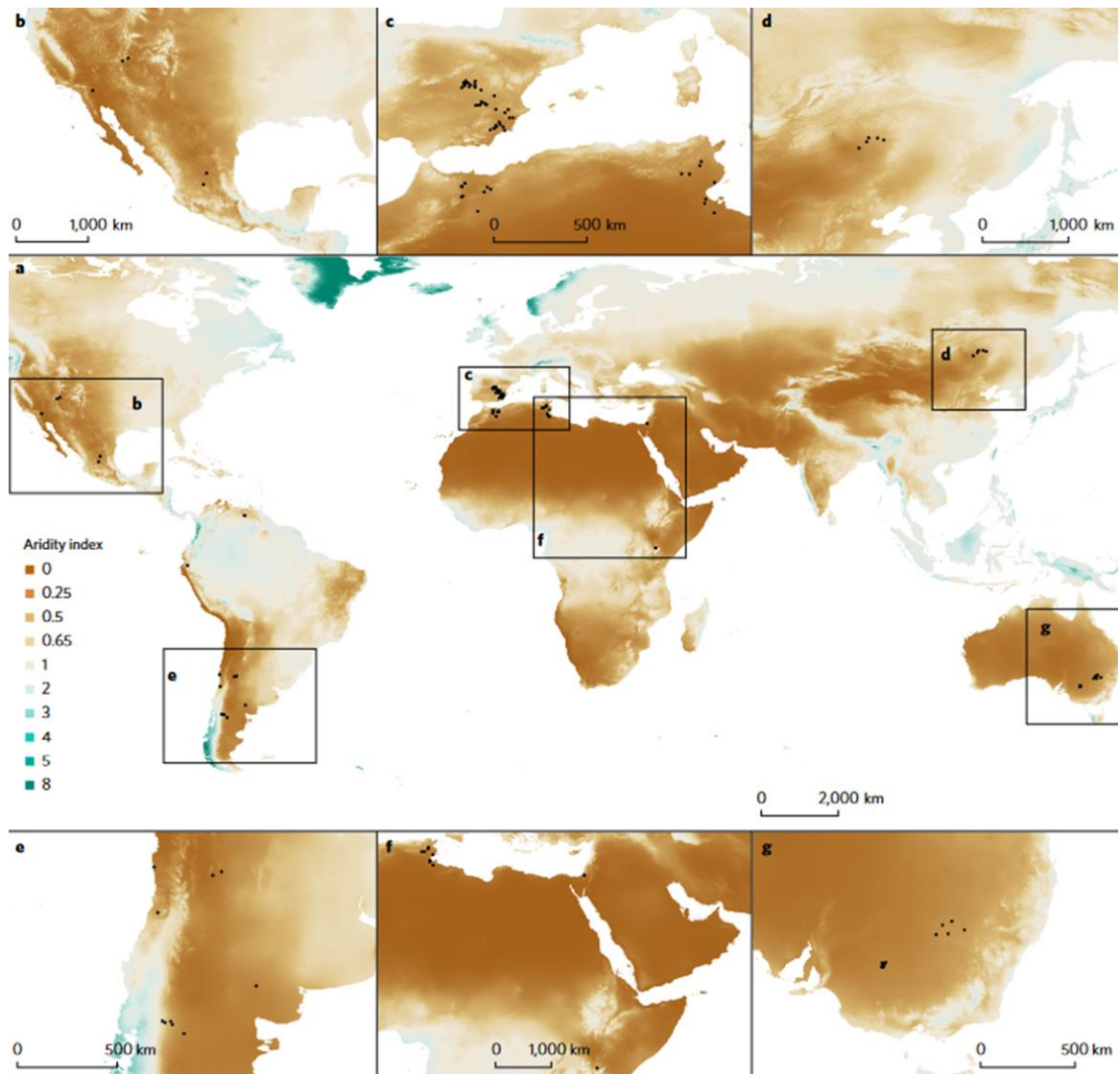


Figure 39 : Présentation des sites observés dans le cadre du dispositif spatialisé visant à l'étude des écosystèmes arides. Les sites sont répartis sur l'ensemble des continents (excepté l'Antarctique), sont représentatif d'une grande variabilité climatique (cf. gradient d'aridité) et héberge différents niveaux de diversité spécifique. (a) Monde, (b) Amérique du Nord, (c) Bassin Méditerranéen, (d) Chine, (e) Amérique du Sud, (f) Afrique et Moyen-Orient & (g) Australie (Provenant de Gross et al. 2017).

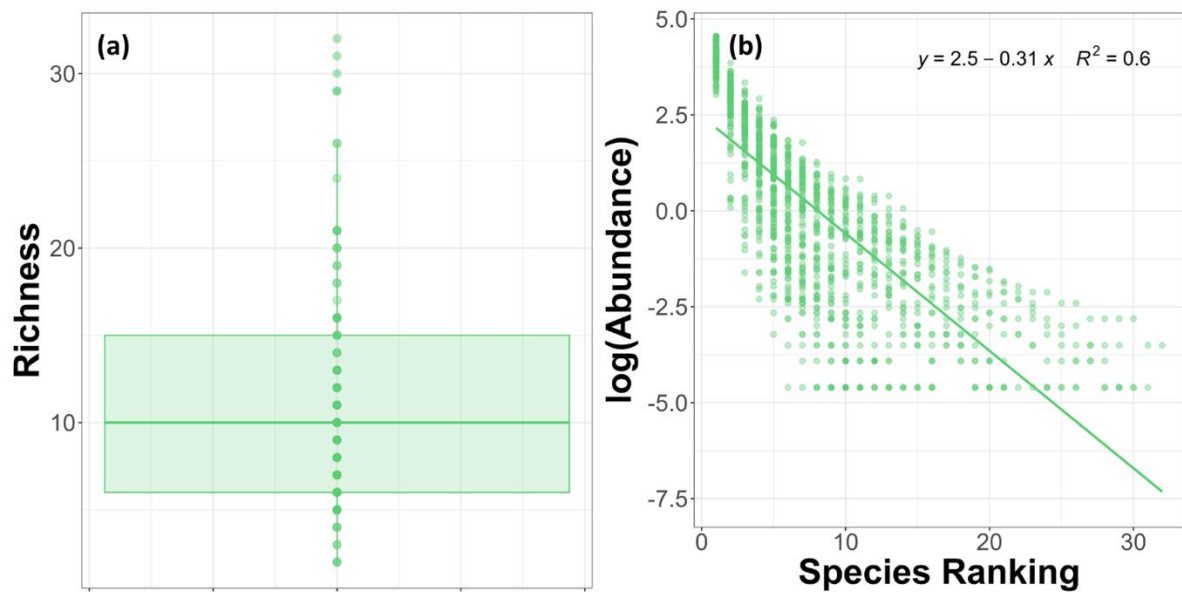


Figure 40 : Richesse spécifique (a) et distribution d'abondance des espèces (b) pour les écosystèmes arides observés à l'échelle du globe.



Figure 41 : Carte synthétique repositionnant les dispositifs mobilisés dans le cadre de ce projet de thèse.

Table 3 : Résumé des dispositifs mobilisés dans le cadre de cette thèse.

	ANAEE-ACBB	AEOLE	Exploratories	Drylands – Natural communities	Ecolottery
Design	Experimental	Observational	Observational	Observational	Modelisation
Geography	Massif-central, France	Massif-central, France	Germany	Worldwide	
Climat	Continental / Mountainous	Mountainous, with oceanic and Mediterranean influences	Continental	Arid but high geographic variability	
Temperature (MAT)	8.7°C	4.9 to 13,3°C	8.5 to 10.5°C	-1.8 to 27.8°C	
Precipitation (MAP)	770 mm/year	457 to 3227 mm/year	550 to 1050 mm/year	80 to 1200 mm/year	
Species richness	9 to 33 species	8 to 52 species	9 to 74 species	2 to 33 species	
Soil type	Brunisol	Variable	Variable	Variable	
Number of plot used in the study	16	143	404	124	
Management	4 management practices (Mown-NPK, Mown-PK, Mown-Unfertilized, Abandon)	Systematic mowing and occasional grazing without mineral inputs or with mineral inputs (> 80 UN)	Systematic mowing and occasional grazing without mineral inputs or with mineral inputs (> 90 UN)	Naturally assembled communities	Simulations according to ecological scenarii (neutral, niche differentiation, filtering)

f. Des données de traits fonctionnels issues de la base de données internationale TRY

Les données sur les traits fonctionnels des plantes prairiales observées dans les différents dispositifs ont été extraites de la base de données internationale TRY (*extraction des données le 27/02/2023*) (Kattge *et al.* 2020). Cette base de données rend accessible un grand nombre de données de trait par espèce permettant la construction des distributions de trait en considérant l'ensemble des espèces qui composent la communauté qu'elles soient très ou peu abondantes. Pour certains dispositifs (p.ex. ANAEE-ACBB) des données de trait ont été mesurées pour les espèces dominantes des communautés soumises à différentes pratiques de gestion. Cependant, l'étude des distributions de trait en incluant seulement les espèces

dominantes n'est que peu informative sur les processus d'assemblage bien que cela permette d'inclure de l'ITV en réponse aux pratiques. Nous nous sommes concentrés sur quatre traits fonctionnels reflétant différentes dimensions de la niche et stratégies fonctionnelles (Díaz *et al.* 2016) (Figs. 42 & 43) :

- (i) La *SLA* (*Specific Leaf Area*) et la *LDMC* (*Leaf Dry Matter Content*) sont associées au spectre économique des feuilles (Wright *et al.* 2004). Ces traits séparent les espèces compétitrices à croissance rapide avec des stratégies d'acquisition de ressources élevées par rapport à des espèces conservatrices à croissance lente (Reich 2014).
- (ii) La *HV* (*Vegetative Height*) et la *LA* (*Leaf Area*), deux traits liés à la morphologie des feuilles et de la plante qui représentent une dimension fonctionnelle indépendante liée à l'acquisition de la lumière et à la compétition pour l'espace (Grime 1973; Maire *et al.* 2012; Westoby 1998).

Les données sur les traits fonctionnels étaient disponibles pour 98,5 % des espèces relevées dans les différents dispositifs. Nous avons utilisé les valeurs moyennes par espèce lorsque des données multiples étaient disponibles pour un trait dans la base TRY. Tous les traits ont subi une transformation logarithmique avant les analyses pour améliorer la détection des schémas fonctionnels à l'échelle des communautés (Májeková *et al.* 2016). Les traits mesurés dans le cadre du dispositif ANAEE-ACBB sont globalement dans la gamme de valeur de trait que ceux issus de TRY, ce qui permet de conclure sur la capacité des traits TRY à refléter la stratégie fonctionnelle des espèces (Fig. 44).

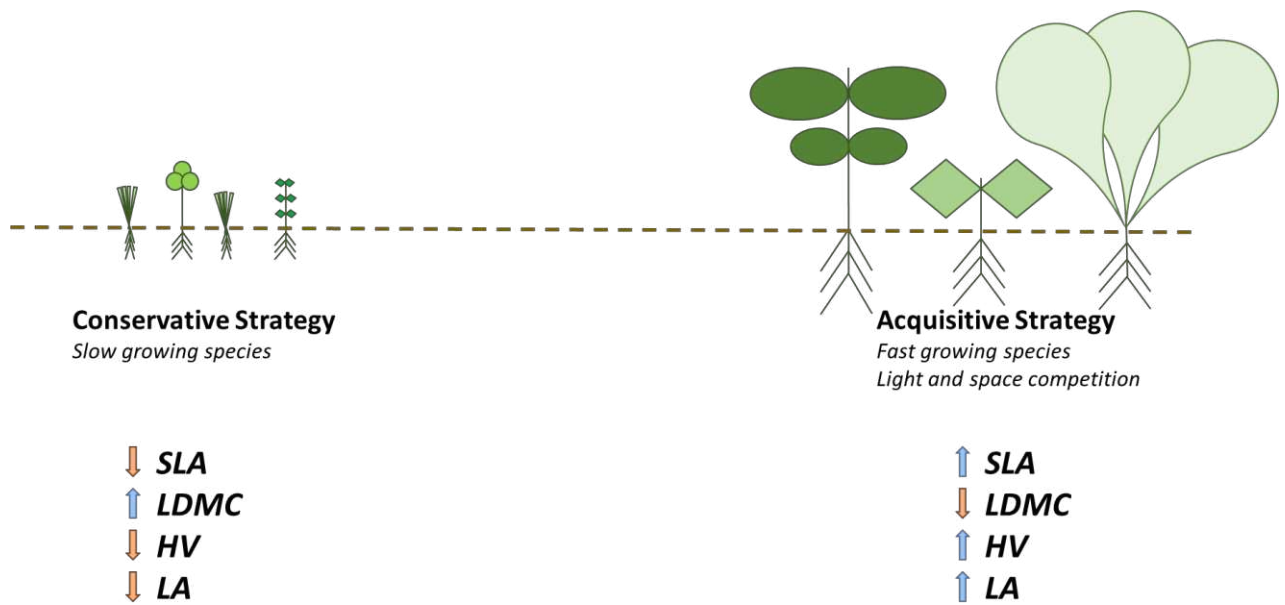


Figure 42 : Schéma présentant les stratégies fonctionnelles reflétées par différents traits fonctionnels qui capturent différentes dimensions de la niche.

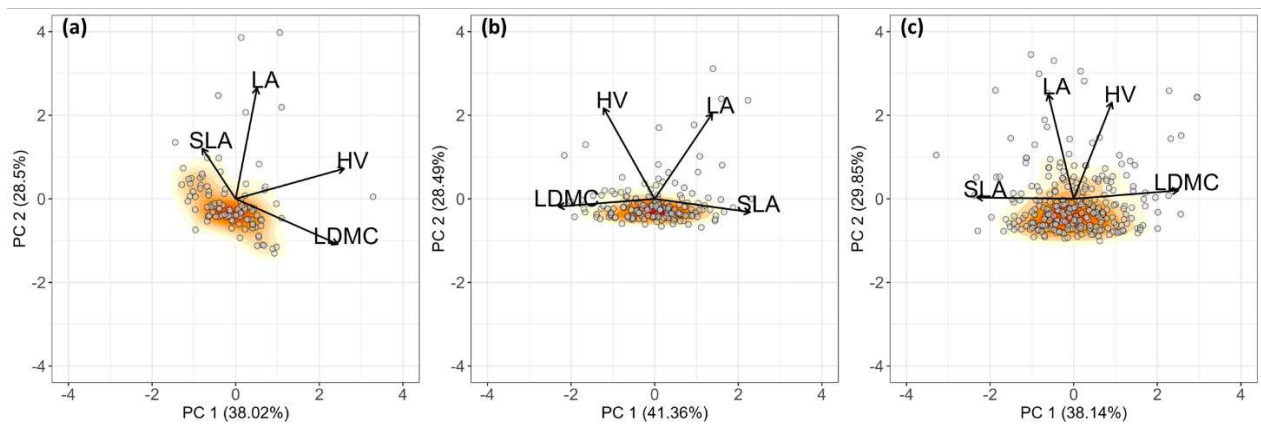


Figure 43 : ACP réalisées sur 4 variables de traits fonctionnels (SLA, LDMC, HV et LA) pour les espèces de prairies permanentes relevées dans le cadre (a) du dispositif expérimental ANAEE-ACBB, (b) du dispositif observationnel AEOLE et (c) du dispositif observationnel des Exploratories.

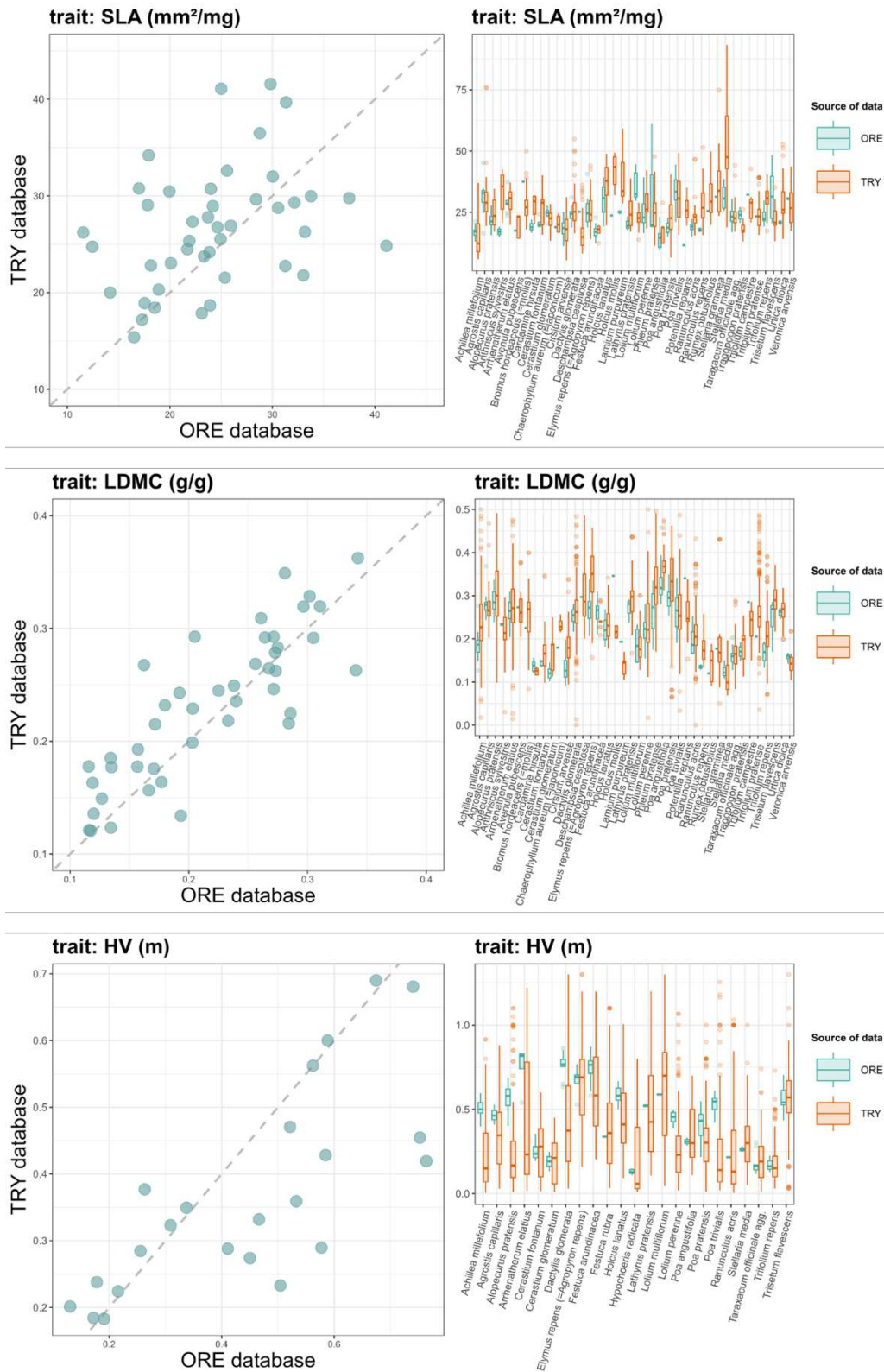


Figure 44 : Comparaison des valeurs de traits mesurées dans le cadre du dispositif expérimental ANAEE-ACBB et des données extraites de la base de données internationale TRY. La comparaison se fait sur les espèces dominantes du dispositif ANAEE-ACBB, les traits pour les espèces peu abondantes n'ayant pas été mesurés.

2. Outils et logiciels utilisés

Les analyses statistiques effectuées dans le cadre de l'obtention des résultats des différents chapitres de cette thèse ont été menées sur *R version 4.3.1*.

Voici une liste des packages utilisés :

`dplyr` : pour la manipulation de dataframe.

`tidyverse` : pour la manipulation de dataframe.

`rgr` : pour la suppression des lignes avec des valeurs manquantes.

`devtools` : pour le développement de R packages.

`parallel` : pour la parallélisation de tâches.

`doParallel` : pour la parallélisation de tâches.

`foreach` : pour la parallélisation de tâches.

`ggplot2` : pour la construction de graphiques.

`ggpubr` : pour la construction de graphiques.

`mblm` : pour la construction de modèles linéaires.

`ecolottery` : pour la simulation de communautés selon des scénarii écologiques.

CHAPITRES DE RESULTATS DE THESE

**Chapitre 1 – Le TAD package : un
outil d'analyse des distributions de
traits fonctionnels pour étudier les
assemblages de communautés**

Chapitre 1 – Le TAD package : un outil d’analyse des distributions de traits fonctionnels pour étudier les assemblages de communautés

1. Présentation et résumé du chapitre

L’analyse de la littérature a clairement fait ressortir le besoin de développer des approches statistiques adaptées à l’étude de la diversité fonctionnelle et à l’assemblage des communautés végétales, des systèmes complexes dynamiques. L’objectif de cette recherche analytique (à des fins méthodologiques) est de permettre d’identifier et de prédire les processus sous-jacents aux assemblages des communautés. En se basant sur une analyse des distributions de traits fonctionnels nous avons développé des indicateurs permettant de caractériser le niveau d’équitabilité fonctionnelle et de stabilité (spatiale et temporelle) de ces distributions fonctionnelles. Ce premier chapitre présente le cadre analytique de la méthode (*Skewness-Kurtosis-relationship, SKR*), et plus particulièrement les indicateurs d’équitabilité (TADeve) et de stabilité (TADstab) des distributions de traits fonctionnels qui en découlent. Pour rendre ce travail opérationnel, nous avons regroupé l’ensemble des méthodes statistiques développées, ainsi que les scripts associés sous la forme d’un R package : « TAD ». Cette production correspond à notre volonté de diffuser de façon ouverte les avancées que pourrait procurer cette approche et d’en faciliter l’application sous une forme générique et facilement appropriable.

Après avoir présenté la méthode développée et les indicateurs associés, nous avons testé leur validité en les appliquant à des données de communautés simulées (cf. Introduction générale IV.1.a) selon différents scénarii écologiques. Puis, nous avons mobilisé des données issues de communautés prairiales gérées expérimentalement sur le long terme, pour démontrer le potentiel d’application de la SKR dans l’étude des dynamiques d’assemblage de communautés végétales observées dans le temps. Pour conclure ce chapitre, nous discuterons de la pertinence du cadre analytique de la SKR pour étudier la dynamique de la diversité fonctionnelle et identifier les processus sous-jacents aux assemblages des communautés.

Cette méthode s’est révélée intéressante pour identifier et potentiellement prédire les règles d’assemblage des communautés. En effet, en prenant en compte la complexité des

formes de distributions et leurs dynamiques (qui résultent de l'influence de multiples processus stochastiques et déterministes pouvant interagir), la SKR et les indicateurs qui en découlent (TADeve et TADstab) permettent de sortir de forts « a priori », implicites à de nombreux autres outils plus classiques (cf. Introduction générale II.5), que les communautés seraient associées à des distributions de traits normales centrées autour d'une valeur optimale (théorie des filtres). Nos travaux tendent à montrer que la SKR permet de caractériser les similitudes dans l'expression fonctionnelle des communautés (p.ex. le suivi temporel d'une communauté associée à une pratique de gestion ou l'étude d'un groupe de communautés dans l'espace soumis à une même pratique de gestion) et donc de discriminer l'effet de processus déterministes tout en prenant en considération la stochasticité inhérente aux communautés écologiques.

2. Contribution personnelle

- Analyse des principes théoriques liés à la méthode SKR et de leurs implications écologiques (écologie fonctionnelle et écologie des communautés).
- Développement des indicateurs d'équitabilité (TADeve) et de stabilité (TADstab) fonctionnelle dans l'idée d'étudier l'assemblage des communautés.
- Confrontation de la pertinence du cadre méthodologique développé pour répondre aux objectifs scientifiques posés.
- Co-développement du R package TAD.
- Validation du R package TAD.
- Co-développement de la documentation du R package TAD (Annexe III).
- Application du package TAD et analyses de jeux de données simulées (ecolottery) et expérimentales (ANAE-ACBB).
- Co-rédaction de l'article synthétisant la méthode, présentant le package, appliquant la méthode et le package, et discutant de sa pertinence (Chapitre 1).

3. Valorisation

Package TAD en cours de soumission sur le CRAN.

Article méthodologique en cours de soumission dans *Methods in Ecology and Evolution*.

4. Article

Title: The TAD package: tests for community assembly and trait-based coexistence

Authors

Nathan Rondeau^{1*}, Yoann Le Bagousse-Pinguet², Raphael Martin¹, Lain Pavot¹, Pascal Carrère¹, Katja Klumpp¹, Frédérique Louault¹, Pierre Liancourt³, Nicolas Gross¹

¹UCA, INRAE, VetAgro Sup, UMR Ecosystème Prairial, 63000 Clermont-Ferrand, France.

²Aix Marseille Univ, CNRS, Avignon Université, IRD, IMBE, Aix-en-Provence, France

³State Museum of Natural History Stuttgart, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Germany

*Authors for correspondence:

Nathan Rondeau: nathan.rondeau@inrae.fr

Acknowledgments

We thank the staff of INRAE-UREP0874 for technical expertise in field measurements and laboratory analysis. The experiment is part of the SOERE-ACBB project (<http://www.soere-acbb.com>) funded by Allenvi and the French National Infrastructure AnaEE-F through ANR-11-INBS-0001. This work has received financial support from the Biosefair Meta-programme (INRAE) and Clermont Auvergne Metropole through the co-funding of CIR-AES of the CAP 20-25 I-Site project.

Author contributions

N.R., Y.L.B.-P., P.L. and N.G. developed the original idea of the study, with inputs from all co-authors. F.L. organized and conducted the botanical survey. Statistical analyses were performed by N.R., R.M. and N.G. The package has been developed by N.R., L.P., R.M. and N.G. N.R. and N.G. then led the manuscript writing. All authors contributed to the draft revisions and gave final approval for publication.

Conflict of interest statement

In agreement with all co-authors we declare no conflict of interest.

ABSTRACT

Identifying community assembly rules and their dynamics in the context of global change is at the heart of the ecological concerns in recent decades. Recent advances, in community and functional ecology, have proposed the study of trait abundance distributions (TADs) because they may reveal how species respond to their environment, share resources and influence community dynamics and ecosystem functioning. Herein, we present a methodological framework based on an analysis of the shape of the trait abundance distributions to better understand community assembly processes, and predict community dynamics under environmental change. This framework is based on an analysis of the relationship between the moments describing the shape of the distributions: the skewness and the kurtosis (SKR). The SKR allows the identification of commonalities in the shape of trait distributions across contrasting communities. Derived from the SKR, we developed two key parameters that summarise the complex pattern of TADs by assessing (i) the distance to maximum functional evenness (TADeve), and (ii) the functional stability of community (TADstab). This analytical framework was compiled in the “TAD” package, and tested on simulated communities according to different ecological scenarios and permanent grassland communities. We found that the TADeve and TADstab indexes are relevant to detect the signature of particular assembly processes for communities where more commonly used functional indicators (CWM, FEve, FDis, Rao) seem limited. The SKR framework accounts for the complex dynamics of ecological systems and has the ability to provide clearer insights into community assembly processes, paving the way for revealing the existence of general assembly rules across space and time.

Key words: Assembly rules, functional evenness, skewness-kurtosis relationship (SKR), stability, trait abundance distributions.

INTRODUCTION

How species trait values are distributed within a given community – the trait abundance distributions (TADs hereafter) – has recently attracted growing interest, as TADs encapsulate how species respond to their environment (Enquist *et al.* 2015; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017), share resources (Gross *et al.* 2009; Schamp *et al.* 2008), and influence community dynamics and ecosystem functioning (Chacón-Labela *et al.* 2023; Gross *et al.* 2017, 2021; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2021). TADs thus reflect the intrinsic organisation of local communities, and provide an integrated picture of community responses to both stochastic (e.g. climate hazards) and deterministic processes that influence species assemblage and dynamics (Enquist *et al.* 2015; Gross *et al.* 2017; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017). TADs in naturally assembled communities deviate from a Gaussian, and can exhibit a wide variety of shapes (e.g. Danet *et al.* 2018; Enquist *et al.* 2015; Gross *et al.* 2017; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017; Maitner *et al.* 2023). In the case of non-Gaussian TADs, the mean and the variance (or related indices such as Rao and FDis indices) (Laliberté & Legendre 2010; Mason *et al.* 2005; Villéger *et al.* 2008; Violle *et al.* 2007) are insufficient to describe the functional diversity of local communities (Gross *et al.* 2021; Legras & Gaertner 2018). Accounting for complex shapes in TADs offers new perspectives to better understand community assembly processes, and predict biodiversity and ecosystem responses to ongoing environmental change (Enquist *et al.* 2015; Gross *et al.* 2017, 2021).

Recent studies (Gross *et al.* 2017, 2021) have suggested that considering for the relationship between the skewness and the kurtosis (SKRs hereafter) can overcome some of the major scientific barriers to disentangling the influence of multiple stochastic and deterministic processes on trait diversity patterns (Chacón-Labela *et al.* 2023; Gross *et al.* 2021; Liu *et al.* 2021). In the case of non-Gaussian distributions, the skewness and the kurtosis complement the mean and the variance to diagnose TADs (Cullen & Frey 1999) and provide meaningful additional information on species assemblage (Enquist *et al.* 2015; Gross *et al.* 2021; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017). The skewness reflects fitness asymmetry between co-occurring species and the presence of rare phenotypes; e.g. either due to lag responses to environmental change (Aguirre-Gutiérrez *et al.* 2020; Griffin-Nolan *et al.* 2019; Wieczynski *et al.* 2019) or asymmetric competition (Gross *et al.* 2009; Schamp *et al.* 2008). The kurtosis

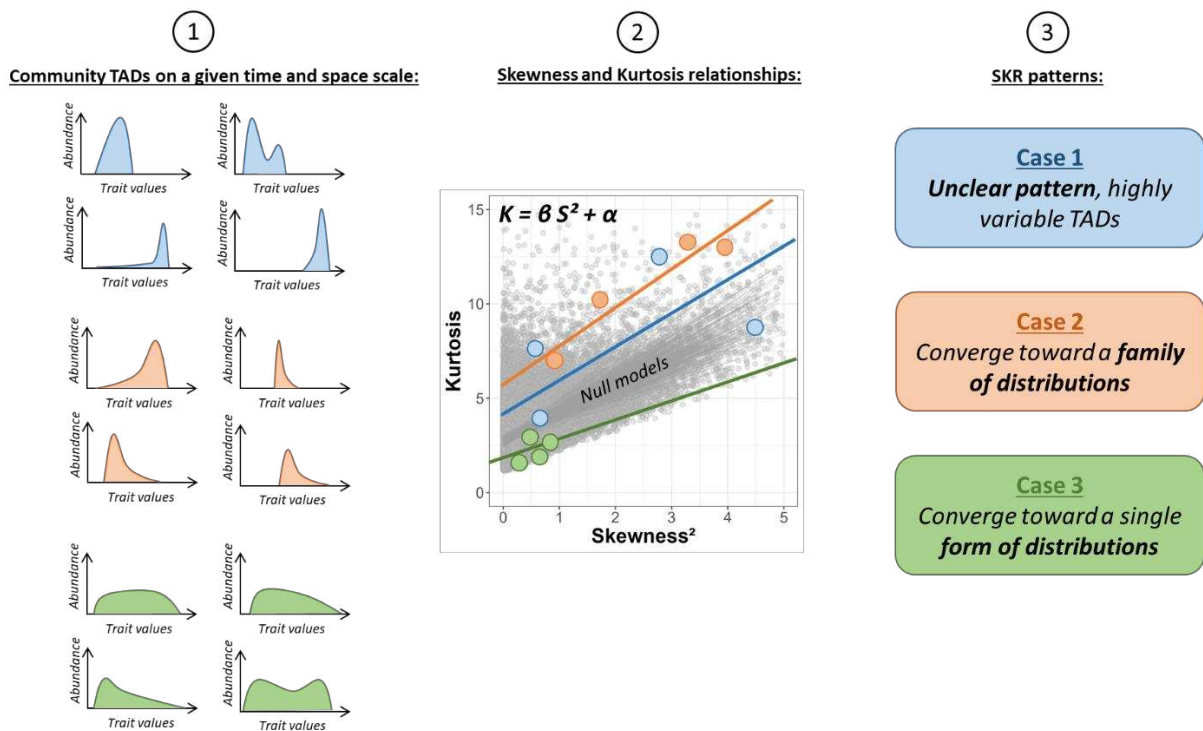
measures the heaviness of the tails of the trait distribution and provides information on whether trait values are evenly distributed within communities. It reflects whether species with contrasting trait values perform equally within communities, where performance can be inferred from contrasting metrics (e.g. density of individuals, growth rate, cover, or biomass) (Chacón-Labela *et al.* 2023; Enquist *et al.* 2015; Gross *et al.* 2017). Importantly, the SKR framework allows us to identify commonalities in the shape of trait distributions across communities (Gross *et al.* 2021), while accounting for their high variability over space and time (Box. 1). Identifying commonalities in TADs across space and time is a great opportunity to reveal not only common patterns of trait diversity in naturally assembled communities, but also common patterns of resource use and partitioning among species, an important step towards identifying general rules driving community assembly and dynamics in real-world ecosystems (Box. 1) (Adler *et al.* 2013; Lawton 1999; Simberloff 2004). While the conceptual and theoretical foundations of the SKRs framework have been developed in by previous studies (see Gross *et al.* 2017, 2021), the framework still lacks generic methods and accessible numerical tools for its general applicability across contexts and study cases, including both spatial gradient and time series analyses.

Here, we developed a set of trait-based tests to investigate community dynamics and assembly processes using empirical data. Specifically, we proposed key parameters derived from the SKRs framework (Gross *et al.* 2021) that can be used to summarise complex TADs patterns observed across time and space from which the influence of contrasting deterministic processes on community assembly can be diagnosed (Box. 2):

- (i) The distance to maximum functional evenness within communities (TADeve);
- (ii) The functional stability of communities (TADstab).

We first present the mathematical basis of the two SKR parameters and how they complement existing trait-based approaches that focus on community assembly. We then illustrate using both simulated data and observational time series how the approach helps to gain ecological insights into trait-based assembly. Finally, we introduce the `TAD` package a flexible platform that provides a set of generic statistical tools for applying the SKR framework to a wide range of ecological datasets.

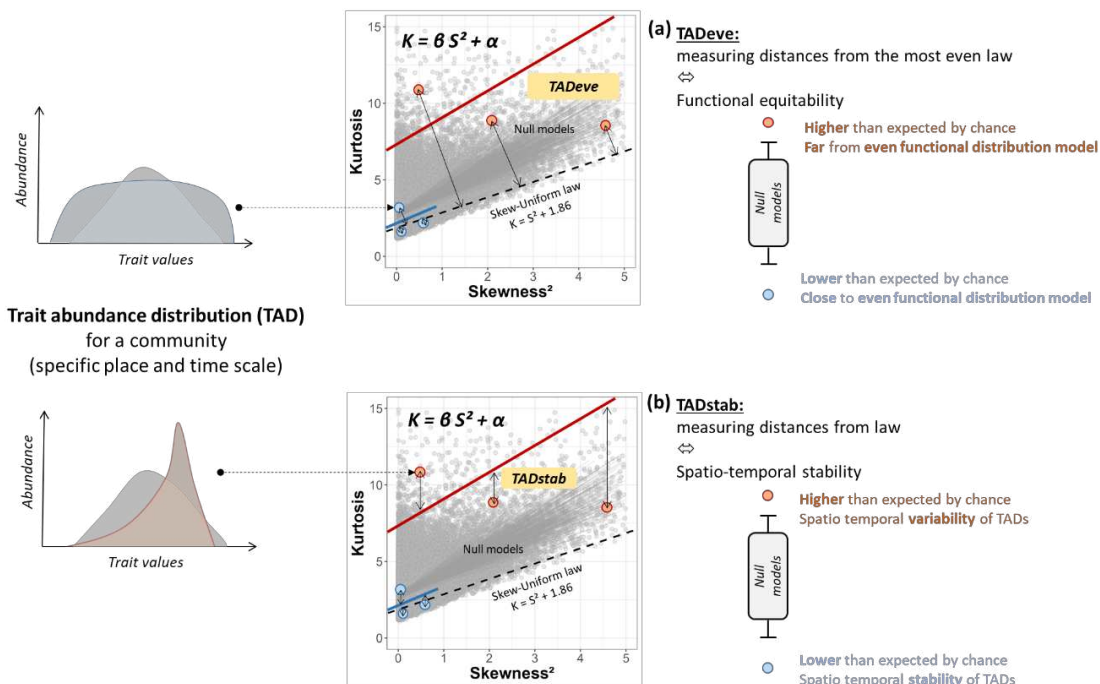
Box. 1: A study of the relationship between the skewness and kurtosis: revealing commonalities in the shape of the TADs.



The SKR framework is based on the calculation of the skewness and the kurtosis of the TADs for each community (on a given time and space scale) ①. For all communities under specific conditions (environmental, management, ...) it is possible to construct the SKR and calculate parameters that provide information on the shapes of the distributions and their dynamics ②. The values of these parameters are also calculated for a null model which makes it possible to infer patterns of functional diversity that differ from randomness. The SKR give us information about the commonalities of the shapes of the TADs and their dynamics ③:

- Case 1: Communities are highly variable.
- Case 2: Communities converge toward a family of distributions.
- Case 3: Communities converge towards a specific form of distributions.

Box. 2: TADeve and TADstab two indices derived from the SKRs to diagnose trait patterns.



The SKR framework focuses on the shape of TADs and their dynamics. The indices derived from this framework provide information on the degree of functional evenness at the community scale and the spatio-temporal stability of functional diversity. The calculation of the distance between the observed SKR and the skew-uniform family provides information on how communities deviate from the potential maximum of functional evenness (TADeve) for communities under certain conditions (environmental, management, ...) (a). When trait distributions are far from the skew-uniform family (higher distance than expected by chance), they show peaks and thin tails indicating higher performance of species in the bulk of the distribution. When trait distributions are close to the skew-uniform family (lower distance than expected by chance), they show flat tails, indicating the coexistence of functionally contrasting species. Calculating the distance between the observed communities in the S-K space and the potential SKR distribution family provides information on the stability of the shape of the TADs (TADstab) over space and time (b). When the mean distance to the potential SKR law (distribution family predicted by SKR) is higher than expected by chance the TADs are more variable than predicted by the null model. When the mean distance to the potential SKR law is lower than expected by chance the TADs are more stable than predicted by the null model.

Distance to maximum functional evenness (TADeve) and stability (TADstab)

We characterised the evenness of the TAD using the SKR (Box. 1). The skewness and the kurtosis are related by the following inequality: $K \geq S^2 + 1$. This inequality defines a skewness-kurtosis (SK-) space in which any trait abundance distribution (or, more generally any statistical distribution) can be represented and characterised (see Methods for mathematical demonstration). In the case of a symmetric distribution, the maximum evenness within the SK-space is represented by the uniform distribution ($S= 0$; $K = 1.86$), i.e. all trait values within a given community have the same abundance. In the case of complex (non-Gaussian) distributions, maximum evenness can be estimated using the skew-uniform distribution where $K = S^2 + 1.86$ (Abid 2015). This family of distributions provides the potential maximum evenness for each degree of skewness and sets a mathematical limit to the maximum evenness in TADs (TADeve, Box. 2.a).

A deviation (Dev_i) from the maximum evenness can be calculated according to the following equation:

$$Dev_i = K_i - (S_i^2 + 1.86) \quad (\text{Eq. 1});$$

where K_i and S_i are the skewness and the kurtosis values of a community i . An average distance to maximum evenness can then be calculated for a single community observed over time or across many communities observed over space such as:

$$TADeve = \sqrt{\text{mean}(Dev^2)} \quad (\text{Eq. 2});$$

Observed values of TADeve were then compared to null models (Gotelli & Entsminger 2001) for inference of community assembly (Box. 2). A TADeve > the null predictions indicated that the distributions deviated from maximum evenness, were more peaked and had thinner tails than expected by chance. This pattern typically reflected the overdominance of species characterised by a narrow range of trait values and the exclusion of rare phenotypes of the communities (case. 1 & 2 Box. 1). A TADeve < the null predictions indicated that distributions were closer to maximum evenness than expected by chance. The distributions were flat and

had thicker tails than expected by chance. This pattern typically reflected the co-dominance of functionally contrasting species and the persistence of rare community phenotypes (case. 3 Box. 1).

Stochastic factors (e.g. demographic variability, climatic hazard) and neutral processes (e.g. dispersal limitation) interact with deterministic processes to influence the variability of the pattern of TADs (Gross *et al.* 2021). The variability of TADs within the SK-space can be used to quantify the stability of the trait assemblage over space and/or time (TADstab, Box. 2.b). To quantify TADstab we first fit the relationship between the skewness and the kurtosis (SKR), such as:

$$Kurtosis \sim \alpha Skewness^2 + \beta \quad (\text{Eq. 3});$$

This relationship can be fitted using either to a single community observed over time or to many communities observed over space. The Root Mean Square Error (RMSE) of the empirical SKR (Eq.3) can then be used to quantify TADstab:

$$TADstab = \sqrt{\sum_{k=1}^n \frac{(\text{Predicted kurtosis} - \text{Observed Kurtosis})^2}{n}} \quad (\text{Eq. 4});$$

Observed TADstab values are then compared to null models (Gotelli & Entsminger 2001) (Box. 2). A TADstab > the null predictions indicated that TADs are more variable than expected by chance, indicating that communities are highly unstable (*sensu* Dakos & Kéfi 2022; Holling 1973; Van Meerbeek *et al.* 2021), e.g. in the case of major disturbances, the presence of lag responses or transient dynamics (Bektaş *et al.* 2021; Damgaard 2019; Fukami & Nakajima 2011; Hastings 2004; Keith *et al.* 2023). A TADstab < the null predictions indicates that TADs are less variable than expected by chance, suggesting that communities are converging towards an equilibrium point (*sensu* Dakos & Kéfi 2022; Holling 1973; Van Meerbeek *et al.* 2021).

Added value of the SKR framework for community assembly inference

The SKR framework complements existing approaches to studying community assembly processes with functional traits, and provides significant advances in overcoming key scientific and methodological barriers to improving inference of pattern-processes. These advances are twofold:

i. TAD evenness provides a reliable metric to study assembly processes

Most trait-based studies of community assembly have focused on dispersion of trait values within communities to infer assembly processes (Götzenberger *et al.* 2012; Münkemüller *et al.* 2020; Weiher *et al.* 2011). However, trait variance is influenced by the scale and the range of the trait values making direct comparisons between communities difficult. TADeve focuses on relative trait differences rather than absolute differences making it largely independent of the range of trait values. As such, TADeve is an efficient comparative tool for comparing study sites, organisms, traits and ecosystems. Furthermore, unlike TADeve, trait dispersion does not explicitly link trait values to plant performance. For instance, a high dispersion can occur both when a large number of functionally contrasting species co-occur in a community and in the case of bimodal distributions (Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2021). Since TADeve is derived from kurtosis, it provides an integrated measure of the TAD shape that accounts for both changes in the dominant trait value and rare phenotypes at the tail of the distribution.

ii. TADeve complements existing measures of trait evenness.

Following the Shannon index (an index of evenness of species abundance, Shannon 1948), we develop a functional counterpart of evenness. TADeve differs fundamentally from previous attempts to quantify trait evenness, i.e. the FEve index (Mason *et al.* 2005; Villéger *et al.* 2008). The FEve index measures the even-spacing between functionally closest species and is therefore not a direct measure of TAD evenness. As such, an increase in the FEve index values is not always associated with an increase in functional evenness which can lead to ecological misinterpretation. A maximum in the FEve index (values close to 1) could be found for

communities where trait distributions are not uniform (the species are not evenly distributed along the functional axis and do not have the same abundance), which may limit the relevance of this index, which aims to quantify the degree of functional evenness (Legras & Gaertner 2018). Finally, FEve is based on strong theoretical assumption that species preferentially interact with their closest functional neighbours (*even spacing hypothesis* Cornwell & Ackerly 2009 and *limiting similarity hypothesis* Pacala & Tilman 1994). However, species within communities may not necessarily interact most often with their closest functional neighbours, but rather with the most frequent species (e.g. dominant species *sensu* Grime 1998). TADeve provides a community-level estimate of the evenness of the abundance distribution that is not biased in its mathematical formalism by any *a priori* hypotheses.

Testing assembly processes using TADeve and TADstab: a theoretical illustration using the Ecolottery model

We used the Ecolottery model (Munoz *et al.* 2018) to simulate communities according to contrasting deterministic and stochastic scenarios (see supplementary Text 1). We ran:

- (i) A purely neutral scenario, considering only the effect of stochastic processes on assembly without the influence of trait differences on species performance (Hubbell 2001);
- (ii) Two contrasting scenarios in which the results of deterministic processes are combined with the stochastic processes. The first deterministic scenario – a niche differentiation scenario - simulated communities in which trait differences conferred greater performance (MacArthur & Levins 1967; Silvertown 2004), thereby promoting functionally contrasting species within communities. The second deterministic scenario – environmental filtering (Keddy 1992) - simulated communities where trait differences promote fitness asymmetry between species (*sensu* Chesson 2000). In this case, only species with the trait values that best match the local environment exhibit higher performance (Keddy & Laughlin 2021).

We simulated 100 communities per deterministic scenario and calculated the TADeve and TADstab indices together with the Feve index.

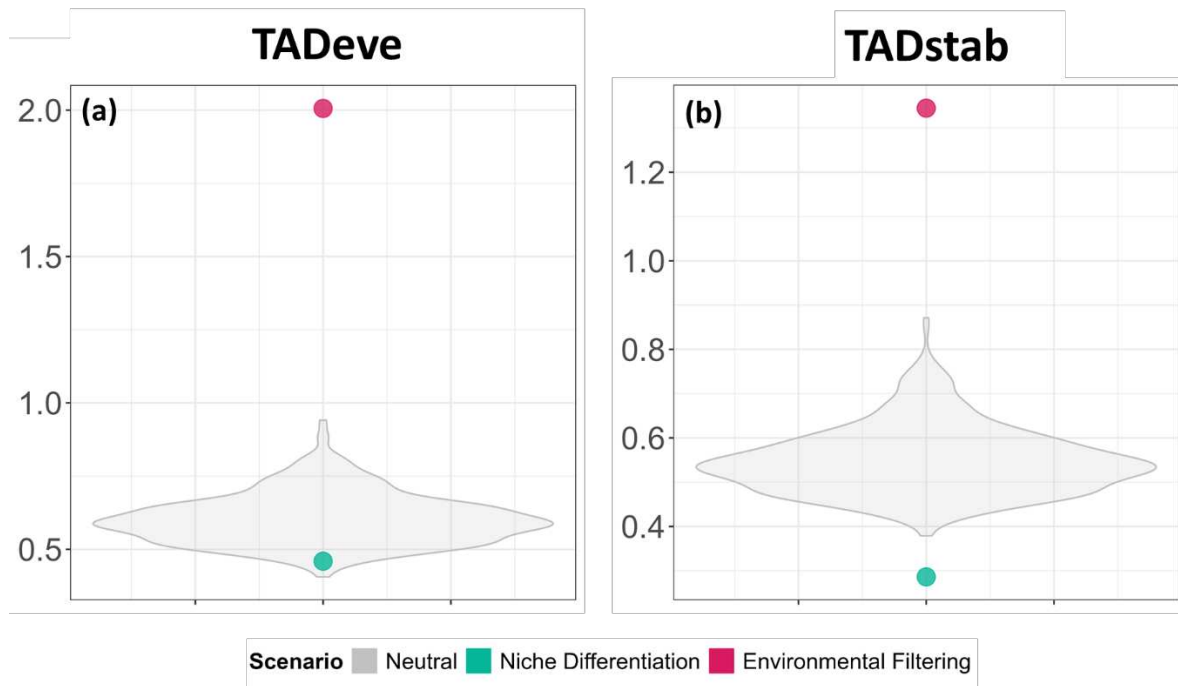


Figure 1: TADeve (a) and TADstab (b) indexes for simulated communities. We simulated 100 communities according to contrasting deterministic and stochastic assembly processes. Green dots refer to niche differentiation. Red dots refer to environmental filtering. The grey violin plot represents the distribution of a stochastic scenario (100 runs of 100 communities). A higher value than expected by chance indicates that, on average, communities are further away from maximum evenness and less stable than expected by chance (red dot). A lower value indicates that communities are closer to maximum evenness and more stable than expected by chance.

Both TADeve and TADstab clearly discriminated the deterministic scenario from the neutral scenario and also clearly discriminated the niche differentiation from the filtering scenario (Fig. 1), a result that was not observed with FEve (Fig. 2). Our simulations show that our SKR-based indices are well suited to disentangle the effect of deterministic processes from the imprint of stochastic processes on TADs. This result has previously been shown using the intercept and the slope of the SKR parameters (see Gross *et al.* 2017; 2021). Our study complements this previous work by explicitly linking community patterns to maximum evenness and community stability.

TADeve and TADstab showed similar responses to niche differentiation and environmental filtering (Fig. 1). The niche differentiation scenario predicts lower TADeve and TADstab than in the neutral scenario indicating that TADs with high evenness are also less

dispersed in the SK-space, i.e. trait assemblages are more predictable (see case. 1 Box. 1). This result is consistent with the hypothesis that niche differences promote the stable persistence of functionally contrasting species in stochastic environments (Adler *et al.* 2013; Chesson 2000; De Mazancourt *et al.* 2013; Gravel *et al.* 2011). In contrast, the filtering scenario predicted higher TADeve and TADstab, indicating that peak TADs with thin tails are also more dispersed in the SK-space and less predictable than in the case of the neutral scenario (see case. 2 Box. 1). These results suggest that filtering processes (e.g. abiotic factors or asymmetric competition) exacerbate the effect of stochastic processes on TADs, threatening the stable persistence of functionally rare phenotypes in the communities.

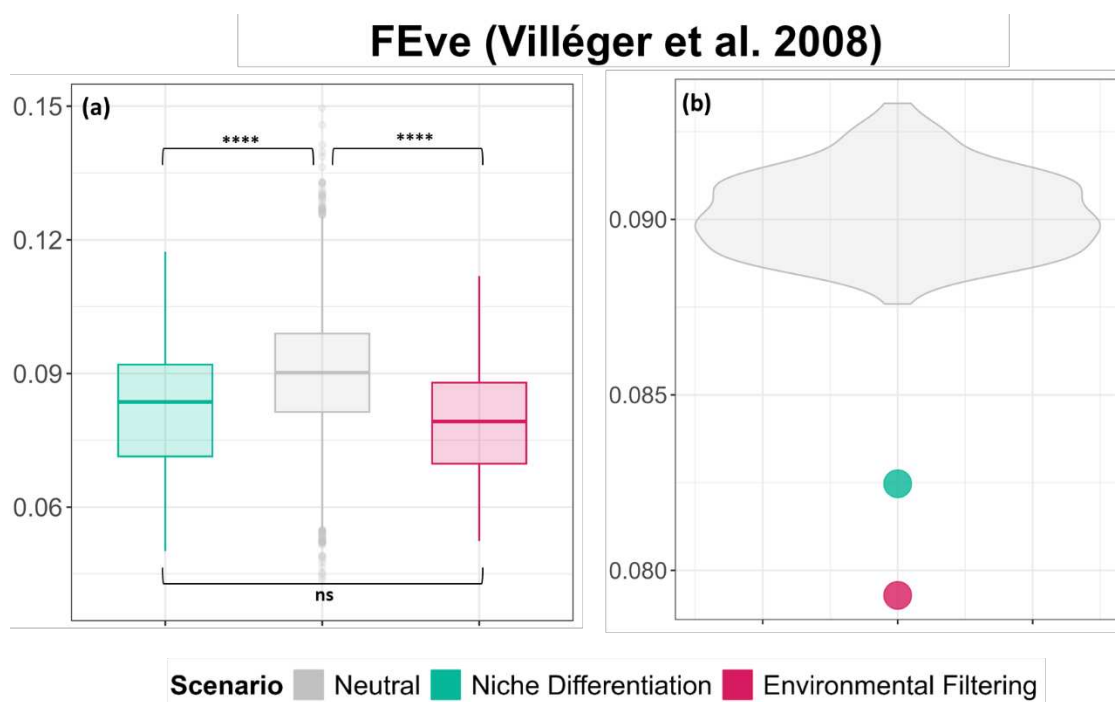


Figure 2: FEve index (Villéger *et al.* 2008) for simulated communities (a) show the FEve boxplot plots for each community ($n=100$ simulated communities per scenario simulated 100 times). (b) show the FEve values averaged over the 100 simulated communities compared to Null predictions (grey violin plot). For (a), we provide a significance test based on T-test to compare each scenario: ns, $P < 0.05$; ****, P value < 0.001 . FEve for the niche differentiation and the environmental filtering scenarios were both significantly lower than neutral predictions. FEve discriminated well between a deterministic process and a purely stochastic scenario. However, this index responded similarly to both niche differentiation and the environmental filtering.

Overall, our modelling suggests that the combination of TADeve and TADstab may provide a test of phenotypic coexistence. A key prediction of coexistence theory is that trait differences can promote coexistence between species by stabilising niche differences (*sensu*

Chesson 2000). However, formal tests of this hypothesis are challenging (Barabás *et al.* 2018) because they require:

- (i) Assess niche differences between species pairs (HilleRisLambers *et al.* 2012; Levine *et al.* 2017; Suding *et al.* 2003);
- (ii) And whether they promote the long-term persistence of competitors through density-dependent mechanisms (Keith *et al.* 2023; Kunstler *et al.* 2021; Maire *et al.* 2012).

By focusing on the shape of TADs, the SKR framework allows us to explicitly link the trait values, rather than species, to community-level performance and stability, and provide a test of phenotype coexistence.

The TAD package: a set of flexible tools to study community assembly and dynamics with TADs

We have developed an R package (R Core Team, 2020), “TAD”, to analyse TADs using the SKR approach. TAD calculates the community-weighted moments - mean, variance, skewness and kurtosis of the trait abundance distributions, and the parameters of the SKR - slope, Y-intercept, R^2 , RMSE (TADstab), the mean and coefficient of variation of the distance to skew-uniform (TADeve). The package generates a null model by creating a specified number of randomised communities. The null model can take into account the characteristics of the communities (i.e. species richness and species abundance distributions) and provides flexibility by allowing multiple user-specified sources of trait and abundance data, hierarchical and factorial sampling designs, and can thus be adapted to deal with variations in data availability as well as the needs of different specific research questions.

Basic graphical functions are included to plot:

- (i) The individual moments;
- (ii) The distribution of sampled communities in SK-space (see Cullen & Frey 1999; Gross *et al.* 2017);
- (iii) The SKR parameters and their significance relative to null model expectations.

The package is available from CRAN and can be installed using the R function `install.packages("TAD")`. Two data inputs are required to run the functions in this package: a dataset of species abundance at the community level (abundance dataset) and a dataset of species functional trait values (trait dataset). The trait dataset should be organised in a long format (one specie per row) and the abundance dataset should be organised in a large format (one specie per column). Species must be arranged in the same order in the trait dataset and the abundance dataset.

Application of the TAD package with observational data

To illustrate the use of the TAD package, we provide an example using data from a long-term land use experiment in permanent grasslands (Theix, France) (supplementary Text 2). The data consisted of an *abundance dataset* in which records of species abundance are available for four experimental plots from 2010 to 2021 (Tab. 1). The four plots were subjected to the same land use treatment. The *trait dataset* refers to SLA trait values (from the international TRY database Kattge *et al.* 2020) for each species sampled in the four plots (Tab. 2).

Table 1: Abundance dataset of the long-term experimentally managed permanent grassland. Species are arranged in columns. Species abundance is measured for each plot, in each year that characterises the community. Each management practice is applied to 4 replicate Plots each Year.

Plot	Year	Treatment	Species 1	Species 2	...	Species 110
4	2010	Mown-Unfertilized	0.649350649	1.298701299	...	1.298701299
11	2010	Mown-Unfertilized	4.166666667	1.388888889	...	0
18	2010	Mown-Unfertilized	0.628930818	5.031446541	...	0
25	2010	Mown-Unfertilized	5.298013245	0	...	0
4	2011	Mown-Unfertilized	0.578034682	1.156069364	...	0.578034682
11	2011	Mown-Unfertilized	4.968944099	1.242236025	...	0
18	2011	Mown-Unfertilized	1.257861635	5.031446541	...	0
25	2011	Mown-Unfertilized	9.356725146	5.847953216	...	0
4	2012	Mown-Unfertilized	1.020408163	1.020408163	...	0.510204082
11	2012	Mown-Unfertilized	6.32183908	2.298850575	...	0
18	2012	Mown-Unfertilized	0	4.320987654	...	0
25	2012	Mown-Unfertilized	5.780346821	4.046242775	...	0
...
4	2021	Mown-Unfertilized	4.102564103	1.257861635	...	1.025641026
11	2021	Mown-Unfertilized	3.813559322	0	...	6.779661017
18	2021	Mown-Unfertilized	6.976744186	0	...	2.790697674
25	2021	Mown-Unfertilized	5.150214592	0	...	3.433476395

Table 2: Trait dataset of the long-term experimentally managed permanent grassland. Species are arranged in row. SLA values (mm^2/mg) are an average per species calculated from the international TRY database (Kattge et al. 2020).

Species	SLA
Species 1	15.3717932133088
Species 2	32.005099095
...	...
Species 110	24.32

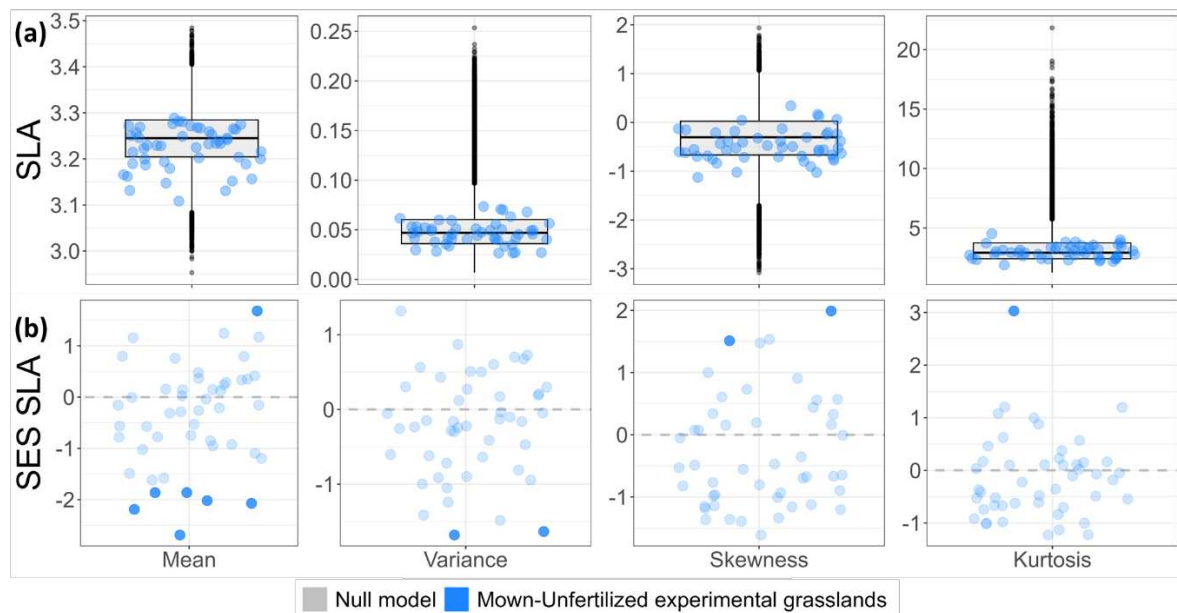


Figure 3: Individual moments. Output of the TAD package using data from the long-term land use experiment (Tables.1 & 2). Panel (a) shows the distributions of the individual moments (mean, variance, skewness, kurtosis). Panel (b) shows the SES values compared to a null model. Bright dots points in (b) indicate a significant difference from the expectations of the null model (observed values fit outside the 95% CI). Light dots indicate no significant difference from null model expectations. Each dot represents a plot-year combination.

Trait: SLA

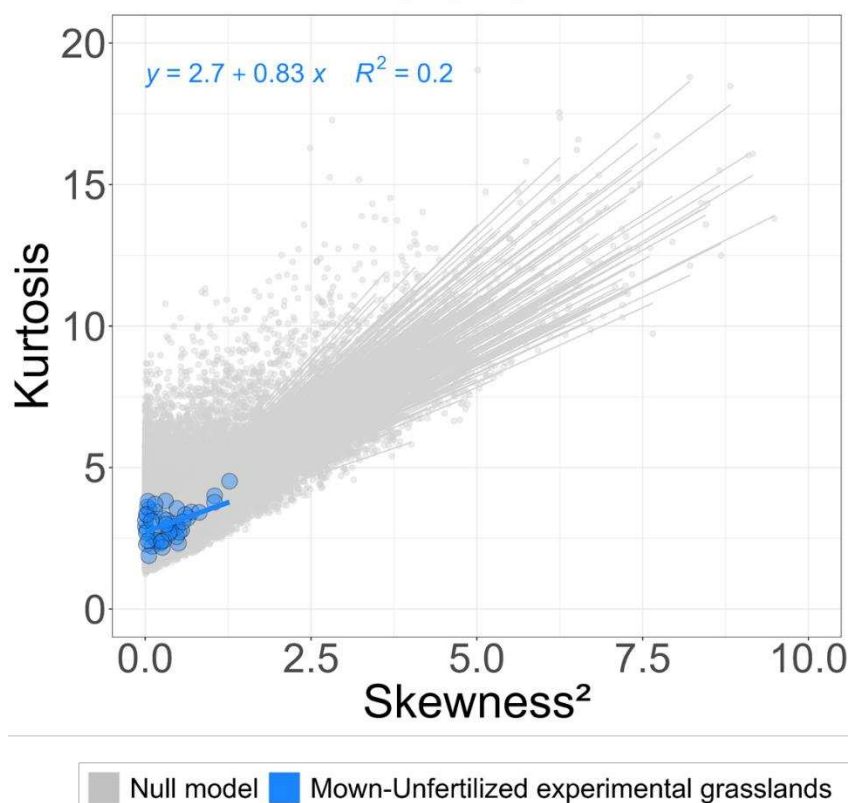


Figure 4: The SKR plot. Running the TAD package generate the SKR plot. Blue dots represent data from the long-term experiment (Table 1 & 2, supplementary text 1). Each dot represents an experimental plot (4 plots in total) observed in a given year (204-2021) $n = 48$ data points in total. Blue line shows the observed SKR. Grey dots represent random communities simulated using the TAD package (`generate_random_matrix`). Grey line represents the 1000 randomised SKR fits. SKR parameters are shown in Figure 5.

Running the TAD package produces a plot of the mean, the variance, the skewness and the kurtosis of the community trait distribution compared to the null model (Fig. 3). The individual moments do not differ from random expectations, as > 95% of the observations fall within the null envelope. In contrast to the use of individual moments, the TAD results are less ambiguous, i.e. the observed pattern was well distinguished from random expectation (Figs. 4 & 5). On average, the empirical TADs showed lower TADeve and TADstab than expected by chance (Fig. 5), indicating that the empirical TADs were more even and less variable over time than expected by chance, consistent with the niche differentiation scenario (Fig. 1). The output of the TAD package also provides the R^2 , the slope and the Y-intercept of the SKR.

These parameters can complement the use of TADeve and TADstab to further explore empirical TADs. For example, in Figure 4 we observed that both the R^2 and TADstab were lower than expected by chance. This response pattern suggests that traits converged toward a single distribution (Fig. 4). In this case, the skewness and the kurtosis can be used to diagnose the observed distribution.

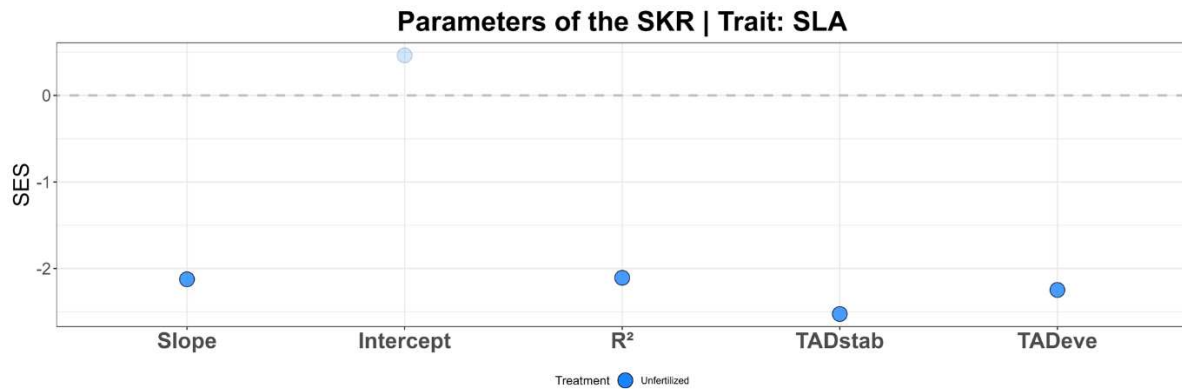


Figure 5: Output of the TAD package - the SKR parameters. Running the TAD package produces a plot of the SES of the functional indexes derived from the SKR and compared to the null model expectations. We ran the TAD package on an empirical dataset of permanently mown-unfertilized grassland monitored over 20 years. Colours indicate the colour(s) of the statistical factor(s) (in this case, mown-unfertilized grassland). Points each indicate the SES values of the the SKR parameters, in particular the TADeve and TADstab indexes, compared to a null model. Dark points indicate a significant difference from the expectations of the null model (observed value fit outside the 95% CI). Light points indicate no significant differences from the null model expectations.

CONCLUSION

Considerable research effort has been devoted to identifying assembly rules from trait patterns (Götzenberger *et al.* 2012). However, because trait patterns are highly variable in space and time, the identification of general rules governing the assembly and the dynamics of natural communities has remains elusive. The SKR framework is adapted to the study of complex dynamic systems (Cristelli *et al.* 2012) and may provide novel insights into community assembly processes because:

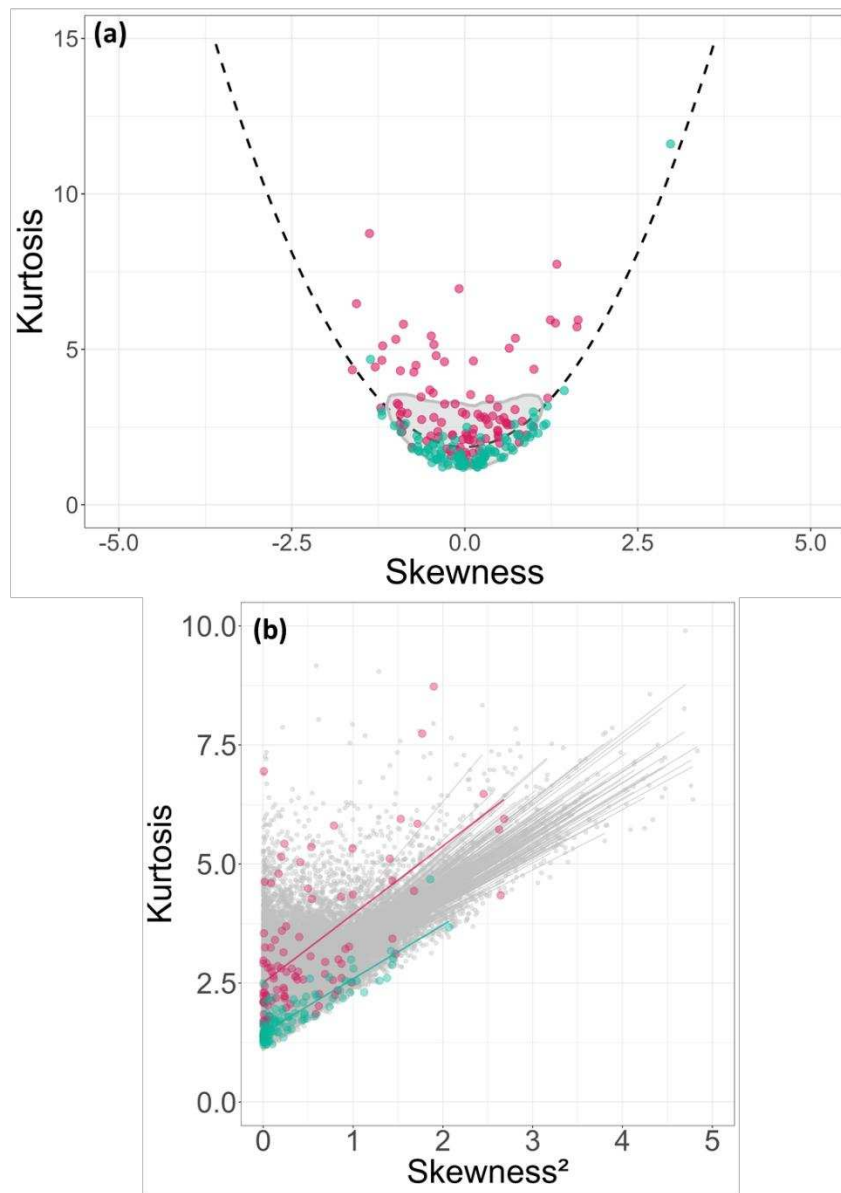
- (i) The SKR framework accounts for the inherent variability of TADs and allows to disentangling the imprint of stochastic and deterministic processes on TADs;

- (ii) The SKR framework focuses on commonalities of TADs over space and time, rather than differences, which is a first critical step in identifying general assembly rules.

In particular, TADeve and TADstab may provide new opportunities to test the influence of filtering and niche differentiation processes across different systems, traits and organisms, and to test for the stable persistence of functionally contrasting phenotypes. In this context, the TAD package provides a flexible development platform for applying the SKR approach to a wide range of datasets and contexts.

SUPPORTING INFORMATION

Supplementary Figures



Scenario ■ Neutral ■ Niche Differentiation ■ Environmental Filtering

Figure S1: SKR of simulated communities. Colours indicate ecological scenarios: Neutral, environmental filtering and niche differentiation. Point indicate for each community the skewness (a) or the skewness² (b) and kurtosis computed from the trait distributions. The dotted line (a) refers to the skew-uniform family with the most even distributions (the reference used to calculate TADeve) with $kurtosis = skewness^2 + 1.86$. The lines (b) represent the linear relationships between the kurtosis and the skewness².

Supplementary Text

Text. 1:

The modelling platform ecolottery (Munoz *et al.* 2018) simulates communities under different levels of influence of stochasticity and determinism (shapelottery function from the ecolottery package). Stochasticity processes can affect biodiversity through dispersal and extinction phenomena, while deterministic processes can affect biodiversity by favouring species that are best adapted to specific conditions. The influence of stochasticity and determinism factors can be set in order to drive the establishment success of immigrants and the survival of their descendant in a model. We simulated three different scenarios with different imprint of determinism and stochasticity. The first scenario (neutral scenario) mimics the sole effect of stochastic processes on community assembly, consistent with the neutral theory of Hubbell 2001. The neutral scenario is expected to generate highly variable communities and hence variable trait abundance distributions. The second scenario models filtered communities (environmental filtering scenario), where only species with optimal trait values match the environmental conditions (according to Keddy 1992 filter theory). This scenario is expected to produce normal or peaked distributions, depending on the intensity of filtering (Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017). The third scenario simulates communities that reflect niche differentiation (niche differentiation scenario), that is to say communities where functionally contrasting species can coexist (Cornwell & Ackerly 2009; Maire *et al.* 2012). The niche differentiation scenario is expected to produce communities characterised by uniform or multimodal distributions that reflect species coexistence.

Text. 2:

The long-term experiment on permanent grasslands in the Massif-central (ANAEE-ACBB: <https://www.soere-acbb.com/>) aims to test the effect of constant management practices on permanent grassland communities (Louault *et al.* 2017). Since 2005, experimental treatments with constant management practices over time have been applied. In this study we focus on the effect of a specific management practice, the Mown-Unfertilized management, with three cuts per year and no fertilisation. Every year between 2004 (the initial state before the

management practice was applied) and 2021 (except 2005 and 2009), a botanical survey was conducted in each plot to record changes in plant species richness, abundance and taxonomic diversity using 40 pin points along fixed transects. We then calculated the relative abundance (p_i) of each species i within each plot and each year as the % of occurrence of the species divided by the sum of all species occurrence. We used the plant Specific Leaf Area (SLA) functional trait retrieved from the trait database TRY (data extraction: 02/27/2023) (Kattge *et al.* 2020). SLA is a key marker of resource use strategies and to grassland community response to fertilisation (Garnier *et al.* 2004). SLA is associated with the leaf economic spectrum (Wright *et al.* 2004), which separates fast-growing species with high resource acquisition strategies from slow-growing and conservative species (Reich 2014). We generate 1 000 randomised communities based on a null model approach (Gotelli & Entsminger 2001). The randomisations preserve the characteristics of the communities (i.e. species richness and species abundance distributions), randomise trait values across species, and break the links between trait and species abundance.

REFERENCES

- Abid, S.H. (2015). Some Properties of Skew Uniform Distribution. *American Journal of Applied Mathematics and Statistics*.
- Adler, P.B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A.R. & Kraft, N.J.B. (2013). Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 1294–1306.
- Aguirre-Gutiérrez, J., Malhi, Y., Lewis, S.L., Fauset, S., Adu-Bredu, S., Affum-Baffoe, K., *et al.* (2020). Long-term droughts may drive drier tropical forests towards increased functional, taxonomic and phylogenetic homogeneity. *Nat Commun*, 11, 3346.
- Barabás, G., D’Andrea, R. & Stump, S.M. (2018). Chesson’s coexistence theory. *Ecological Monographs*, 88, 277–303.
- Bektaş, B., Thuiller, W., Saillard, A., Choler, P., Renaud, J., Colace, M., *et al.* (2021). Lags in phenological acclimation of mountain grasslands after recent warming. *J Ecol*, 109, 3396–3410.
- Chacón-Labela, J., Hinojo-Hinojo, C., Bohner, T., Castorena, M., Violle, C., Vandvik, V., *et al.* (2023). How to improve scaling from traits to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 38, 228–237.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 343–366.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Cristelli, M., Zaccaria, A. & Pietronero, L. (2012). Universal relation between skewness and kurtosis in complex dynamics. *Phys. Rev. E*, 85, 066108.
- Cullen, A.C. & Frey, H.C. (1999). *Probabilistic techniques in exposure assessment: a handbook for dealing with variability and uncertainty in models and inputs*. Plenum Press, New York, NY.
- Dakos, V. & Kéfi, S. (2022). Ecological resilience: what to measure and how. *Environ. Res. Lett.*, 17, 043003.
- Damgaard, C. (2019). A Critique of the Space-for-Time Substitution Practice in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 416–421.
- Danet, A., Anthelme, F., Gross, N. & Kéfi, S. (2018). Effects of indirect facilitation on functional diversity, dominance and niche differentiation in tropical alpine communities. *J Vegetation Science*, 29, 835–846.
- De Mazancourt, C., Isbell, F., Larocque, A., Berendse, F., De Luca, E., Grace, J.B., *et al.* (2013). Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecology Letters*, 16, 617–625.
- Enquist, B.J., Norberg, J., Bonser, S.P., Violle, C., Webb, C.T., Henderson, A., *et al.* (2015). Scaling from Traits to Ecosystems. In: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 249–318.
- Fukami, T. & Nakajima, M. (2011). Community assembly: alternative stable states or alternative transient states?: Alternative transient states. *Ecology Letters*, 14, 973–984.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., *et al.* (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001). Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight’s tour. *Oecologia*, 129, 281–291.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., *et al.* (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87, 111–127.
- Gravel, D., Massol, F., Canard, E., Mouillot, D. & Mouquet, N. (2011). Trophic theory of island biogeography: Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters*, 14, 1010–1016.
- Griffin-Nolan, R.J., Blumenthal, D.M., Collins, S.L., Farkas, T.E., Hoffman, A.M., Mueller, K.E., *et al.* (2019). Shifts in plant functional composition following long-term drought in grasslands. *Journal of Ecology*, 107, 2133–2148.

- Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J Ecology*, 86, 902–910.
- Gross, N., Bagousse-Pinguet, Y.L., Liancourt, P., Berdugo, M., Gotelli, N.J. & Maestre, F.T. (2017). Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nat Ecol Evol*, 1, 0132.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology*, 23, 1167–1178.
- Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Y., Liancourt, P., Saiz, H., Violle, C. & Munoz, F. (2021). Unveiling ecological assembly rules from commonalities in trait distributions. *Ecology Letters*, 24, 1668–1680.
- Hastings, A. (2004). Transients: the key to long-term ecological understanding? *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 39–45.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M. & Mayfield, M.M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 43, 227–248.
- Holling, C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton.
- Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S. & Prentice, I.C. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- Keddy, P.A. & Laughlin, D.C. (2021). *A Framework for Community Ecology: Species Pools, Filters and Traits*. 1st edn. Cambridge University Press.
- Keith, D.A., Benson, D.H., Baird, I.R.C., Watts, L., Simpson, C.C., Krogh, M., *et al.* (2023). Effects of interactions between anthropogenic stressors and recurring perturbations on ecosystem resilience and collapse. *Conservation Biology*, 37.
- Kunstler, G., Guyennon, A., Ratcliffe, S., Rüger, N., Ruiz-Benito, P., Childs, D.Z., *et al.* (2021). Demographic performance of European tree species at their hot and cold climatic edges. *Journal of Ecology*, 109, 1041–1054.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Lawton, J.H. (1999). Are There General Laws in Ecology? *Oikos*, 84, 177.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F.T., Maire, V., De Bello, F., Fonseca, C.R., *et al.* (2017). Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*, 105, 1058–1069.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Saiz, H., Maestre, F.T., Ruiz, S., Dacal, M., *et al.* (2021). Functional rarity and evenness are key facets of biodiversity to boost multifunctionality. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 118, e2019355118.
- Legras, G. & Gaertner, J.-C. (2018). Assessing functional evenness with the FEve index: A word of warning. *Ecological Indicators*, 90, 257–260.
- Levine, J.M., Bascompte, J., Adler, P.B. & Allesina, S. (2017). Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature*, 546, 56–64.
- Liu, C., Li, Y., Yan, P. & He, N. (2021). How to Improve the Predictions of Plant Functional Traits on Ecosystem Functioning? *Front. Plant Sci.*, 12, 622260.
- Louault, F., Pottier, J., Note, P., Vile, D., Soussana, J.-F. & Carrère, P. (2017). Complex plant community responses to modifications of disturbance and nutrient availability in productive permanent grasslands. *J Veg Sci*, 28, 538–549.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.

- Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L. da S., *et al.* (2012). Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytol*, 196, 497–509.
- Maitner, B.S., Halbritter, A.H., Telford, R.J., Strydom, T., Chacon, J., Lamanna, C., *et al.* (2023). Bootstrapping outperforms community-weighted approaches for estimating the shapes of phenotypic distributions. *Methods Ecol Evol*, 2041–210X.14160.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- Münkemüller, T., Gallien, L., Pollock, L.J., Barros, C., Carboni, M., Chalmandrier, L., *et al.* (2020). Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. *Global Ecol Biogeogr*, 29, 1212–1229.
- Munoz, F., Grenié, M., Denelle, P., Taudière, A., Laroche, F., Tucker, C., *et al.* (2018). *ecolottery* : Simulating and assessing community assembly with environmental filtering and neutral dynamics in R. *Methods Ecol Evol*, 9, 693–703.
- Pacala, S.W. & Tilman, D. (1994). Limiting Similarity in Mechanistic and Spatial Models of Plant Competition in Heterogeneous Environments. *The American Naturalist*, 143, 222–257.
- Reich, P.B. (2014). The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- Schamp, B.S., Chau, J. & Aarssen, L.W. (2008). Dispersion of traits related to competitive ability in an old-field plant community. *Journal of Ecology*, 96, 204–212.
- Shannon, C.E. (1948). A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, 27, 379–423.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605–611.
- Simberloff, D. (2004). Community Ecology: Is It Time to Move On?: (An American Society of Naturalists Presidential Address). *The American Naturalist*, 163, 787–799.
- Suding, K.N., Goldberg, D.E. & Hartman, K.M. (2003). Relationship among species traits: separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology*, 84, 1–16.
- Van Meerbeek, K., Jucker, T. & Svenning, J. (2021). Unifying the concepts of stability and resilience in ecology. *Journal of Ecology*, 109, 3114–3132.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 366, 2403–2413.
- Wieczynski, D.J., Boyle, B., Buzzard, V., Duran, S.M., Henderson, A.N., Hulshof, C.M., *et al.* (2019). Climate shapes and shifts functional biodiversity in forests worldwide. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 116, 587–592.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.

**Chapitre 2 - La maximisation de
l'équitabilité fonctionnelle favorise
le rétablissement à long terme de la
diversité spécifique**

Chapitre 2 – La maximisation de l'équitabilité fonctionnelle favorise le rétablissement à long terme de la diversité spécifique

1. Présentation

La compréhension des patrons et des dynamiques temporelles d'assemblage des communautés constitue une question fondatrice de ce travail de thèse. Pour y répondre, nous avons construit un questionnement scientifique, afin de mettre en lumière l'existence de règles relatives aux assemblages des communautés prairiales gérées en se basant sur les hypothèses : (i) d'une bonne inférence des dynamiques d'assemblage et de la coexistence des espèces à partir de la dynamique des formes de distributions fonctionnelles, (ii) de l'existence de règles d'assemblage dynamiques dépendantes des pratiques de gestion. Cette identification et prédiction des règles d'assemblage constitue une étape importante pour mieux comprendre les trajectoires temporelles des communautés végétales, et donc de la biodiversité, dans le souci de la préserver, voire de la restaurer dans un contexte de changement global. Ainsi, nous mobiliserons la méthode développée dans le premier chapitre de résultat (Chapitre 1) et l'appliquerons à un jeu de données issu de prairies permanentes suivies sur le long-terme (17 ans) selon des modalités de gestions contrastées (cf. Introduction générale IV.1.b). L'analyse de patrons de la diversité fonctionnelle sur le long terme s'est faite par une étude de l'équitabilité (TADeve) et de la stabilité (TADstab) des distributions de quatre traits (SLA, LDMC, HV et LA) dans l'idée d'appréhender les processus sous-jacents aux assemblages :

- (i) La SLA et LDMC permettant de discriminer les espèces à croissance et stratégie d'acquisition de la ressource (p.ex. nutriment et lumière) rapides, des espèces à croissance lente à stratégie de conservation ;
- (ii) La LA et la HV sont deux traits représentatifs de la morphologie de la plante et notamment associés à l'acquisition de la lumière et à la compétition pour l'espace.

L'étude de la forme des distributions de trait fonctionnels des communautés prairiales gérées et suivies sur le long-terme a permis de rendre compte de l'existence de règles

d'assemblage dynamiques dépendantes des pratiques de gestion. En effet, la SKR permet de mettre en évidence une emprise du déterministe des pratiques de gestion sur les assemblages, en dépit de la forte stochasticité suggérée par l'étude de la moyenne et de la variance de trait. L'approche SKR a montré que le maintien d'un haut niveau d'équitabilité fonctionnelle (la communauté est associée à une distribution uniforme stable dans le temps) simultanément pour plusieurs traits fonctionnels constitue un prérequis à la coexistence des espèces, lui-même favorable au recrutement d'espèces nouvelles et, en conséquence, à l'augmentation de la richesse spécifique.

2. Contribution personnelle

- Construction du cadre conceptuel de recherche et formalisation des hypothèses.
- Extraction et structuration du jeu de données.
- Pré-analyses descriptives pour s'appropriier les données et construire la démarche analytique finalisée pour répondre aux objectifs et hypothèses.
- Conduite des analyses par la mobilisation du cadre analytique de la SKR et du R package TAD.
- Structuration, interprétation et mise en forme graphique des résultats.
- Co-rédaction de l'article (Chapitre 2).

3. Valorisation

Article soumis (21/06), reviewé avec critiques positives et encouragements, mais rejeté (05/08) dans *Journal of Ecology*.

Soumission ciblée dans *Functional Ecology*.

4. Article

Title: Maximizing functional evenness on multiple trait dimensions promotes the long-term persistence of grassland species richness

Authors

Nathan Rondeau^{1*} (nathan.rondeau@inrae.fr), Yoann Le Bagousse-Pinguet² (yoann.pinguet@imbe.fr), Frédérique Louault¹ (frederique.louault@inrae.fr), Raphael Martin¹ (raphael.martin@inrae.fr), Pascal Carrère¹ (pascal.carrere@inrae.fr), Katja Klumpp¹ (katja.klumpp@inrae.fr), Pierre Liancourt³ (pierre.liancourt@gmail.com), Nicolas Gross¹ (nicolas.gross@inrae.fr)

¹UCA, INRAE, VetAgro Sup, UMR Ecosystème Prairial, 63000 Clermont-Ferrand, France.

²Aix Marseille Univ, CNRS, Avignon Université, IRD, IMBE; Aix-en-Provence, 50 France

³State Museum of Natural History Stuttgart, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Germany

*Authors for correspondence:

Nathan Rondeau: nathan.rondeau@inrae.fr

Acknowledgments

We thank the staff of INRAE-UREP0874 for technical expertise in field measurements and laboratory analysis. The experiment is part of the SOERE-ACBB project (<http://www.soere-acbb.com>) funded by Allenvi and the French National Infrastructure AnaEE-F through ANR-11-INBS-0001. This work has received financial support from the Biosefair Meta-programme (INRAE) and Clermont Auvergne Metropole through the co-funding of CIR-AES of the CAP 20-25 I-Site project.

Author contributions

N.R., Y.L.B.-P., P.L. and N.G. developed the original idea of the study, with inputs from all co-authors. F.L. organized and conducted the botanical survey. Statistical analyses were

performed by N.R., R.M. and N.G. N.R. and N.G. then led the manuscript writing. All authors contributed to the draft revisions and gave final approval for publication.

Data availability statement

The datasets and code are available at

<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.25764975.v10>

Conflict of interest statement

In agreement with all co-authors we declare no conflict of interest.

ABSTRACT

1. Global changes impact ecosystem functioning and the stability of ecological communities making the prediction of biodiversity responses a pressing challenge. However, community dynamics are influenced by multiple stochastic factors which can obscure the effect of deterministic drivers on species assemblages. Investigating the temporal variability of trait distributions may provide significant advances in the search for community assembly rules and improve our ability to anticipate biodiversity changes and guide management effort aiming at restoring biodiversity in degraded ecosystems.

2. We used a 17-year experiment to evaluate the effects of contrasting land-use treatments on plant traits and species diversity in grasslands. The experiment was conducted in a historically intensively-managed and species-poor grassland. In 2005, four contrasting experimental treatments reducing mineral nutrient inputs, aiming at restoring grassland biodiversity, were setup and were kept constant for 17 years. The temporal dynamics of these grasslands and their functional structure were analyzed using a novel statistical framework adapted to complex dynamic systems, focusing on the relationship between the skewness and the kurtosis of trait distributions (Skewness-Kurtosis relationship; SKR hereafter), allowing the assessment of the evenness (TADeve) and the stability (TADstab) of trait distributions (cf. Chapter 1).

3. We found that maximizing the functional evenness across multiple trait dimensions simultaneously was needed to promote a high species richness, highlighting fundamental linkages between plant functional traits and the species niche. Our results also show that decreasing niche dimensionality reduces the opportunity for species to coexist. Finally, changes in multidimensional trait evenness preceded changes in species richness, suggesting that restoring assembly rules is needed to promote the long-term increase of biodiversity in degraded grassland.

Synthesis. By accounting for the dynamic nature of ecological communities, the SKR framework provides clear insights into how communities respond to land-use change, community assembly rules, and their long-term consequences on grassland biodiversity. Our findings support the view that restoring assembly rules is a prerequisite to promote the long-term recovery of biodiversity. We suggest that the maximization of trait evenness can be used

as a functional baseline to design and diagnose the effectiveness of restoration strategies on biodiversity.

Key words: Assembly rules, functional evenness, grassland, land-use, long-term experiment, skewness-kurtosis relationship (SKR), stability, trait abundance distributions.

INTRODUCTION

Land-use influences the rates of disturbance and eutrophication with direct consequences on species diversity, and ecosystem functioning (Chapin *et al.* 2000; Newbold *et al.* 2016). Restoring biodiversity in ecosystems that have been historically intensively-managed, with high rates of nutrient inputs, remains challenging (Buisson *et al.* 2022; Suding 2011; Török *et al.* 2021) as it requires understanding how abiotic and biotic factors determine species assemblages and their dynamics over time (Funk *et al.* 2008; Temperton 2004), the so-called “assembly rules” (Diamond 1975). However, the dynamics of species assemblages are inherently complex (Chesson 2000; Vellend *et al.* 2014), far-from equilibrium (Holling 1973; Levin 1998; Van Meerbeek *et al.* 2021), and the multiplicity of stochastic and deterministic processes that could influence community assembly has made the identification of assembly rules an elusive quest (Lawton 1999; Weiher *et al.* 1998). Discovering the rules that govern how natural communities are structured and how these rules change over time remains a critical step for guiding management efforts aiming at restoring biodiversity in degraded ecosystems.

Plant functional traits are widely considered to reflect how species impact and respond to their environment (Lavorel & Garnier 2002; Suding *et al.* 2003) – i.e. the species niche - and thus have been proposed as an effective tool to unveil ecological assembly rules (Götzenberger *et al.* 2012; Keddy 1992; Keddy & Laughlin 2021). In this context, recent studies proposed that significant advances on the search for assembly rules could be achieved by studying for spatiotemporal variability of trait abundance distributions (TADs) (Enquist *et al.* 2015; Gross *et al.* 2017; Liu *et al.* 2021). TADs in naturally assembled communities follow complex shapes (Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017) and can vary greatly in space and time. Despite such apparent complexity, identifying commonalities in the shape of TADs can serve as a basis to identify trait-based assembly rules (Box.1; Fig.1; Gross *et al.* 2021). For instance, recent observational studies conducted in various naturally-assembled communities (i.e. in alpine, dryland, tropical, and cold tree communities) have shown that, despite a high variability in their shape, location, and dispersion parameters, trait evenness within communities always tended to be maximized (Danet *et al.* 2018; Gross *et al.* 2017; Liu *et al.* 2021, Box.1). High trait evenness has been shown to reflect the co-occurrence of functionally-

contrasting species within communities (i.e. a niche differentiation among species; Cornwell & Ackerly 2009; Kraft *et al.* 2015; MacArthur & Levins 1967; Maire *et al.* 2012). In managed ecosystems however, land-use may decrease trait evenness by promoting the dominance of a limited set of highly competitive species characterized by similar trait values (Grime 1973; Gross *et al.* 2009; Keddy 1992; Schamp *et al.* 2008). As yet, we do not know how reductions in land-use intensity affect trait-based assembly rules and whether restoring high trait evenness can translate into higher species coexistence and diversity.

Restoring trait evenness may not necessarily promote higher species diversity for several reasons. First, a high functional redundancy among species may attenuate the linkages between trait diversity and species diversity (Mouchet *et al.* 2010; Mayfield *et al.* 2010). Second, species-poor systems may also exhibit a high trait diversity if dominant plants exhibit contrasting trait values (Grime 1998; Törnroos & Bonsdorff 2012). Third, species coexistence has been described as a multidimensional phenomenon (Chesson 2000; Kraft *et al.* 2015; Maire *et al.* 2012) where competing species need to differentiate among multiple niche axes simultaneously to coexist. In this context, land-use such as high fertilization rates have been shown to reduce niche dimensionality and species richness (e.g. by limiting access to light of weaker plant competitors in intensively-managed grasslands Harpole & Tilman 2007; Laliberté *et al.* 2010). Therefore, investigating the relationship between trait evenness and species taxonomic diversity requires to consider multiple traits simultaneously (Davison *et al.* 2024), this to identify which niche dimensions limit species coexistence the most (HilleRisLambers *et al.* 2012).

Here, we used a 17 years land-use experiment to evaluate the relationships between trait-based assembly rules and the long-term recovery of trait evenness and plant diversity in grasslands following a gradual reduction of mineral nutrient inputs and mowing. The experiment was conducted in an initially (until 2004) highly fertilized, mixing mowing and grazing, and species-poor grassland. In 2005, four experimental treatments of contrasting land-use were established: (i) a control treatment characterized by high levels of fertilization and frequent mowing; (ii, iii & iv) three treatments mimicking the gradual cessation of fertilization and mowing practices. We investigated the response of four plant traits related to contrasting plant species niche dimensions (Díaz *et al.* 2016; Westoby 1998): specific leaf

area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC), vegetative height (HV) and leaf area (LA). We expected that changes in land-use treatments impact plant community dynamics and assembly rules. In particular, we hypothesise that reducing management intensity shifts trait assemblages from peaked distributions towards high trait evenness. We also predicted that the long-term recovery of grassland plant species richness required evenness to be maximized on multiple traits at the same time.

Box. 1: The Skewness-Kurtosis relationship (SKR).

Skewness (S) and kurtosis (K) of complex trait distributions are mathematically-related according to the following skewness-kurtosis relationship (SKR): $K \geq \beta S^2 + \alpha$ (Cullen & Frey 1999). This inequality generates a mathematically-constrained triangle in which all possible trait distributions can be represented. While individual moments can provide useful information on TADs, the SKRs approach helps to diagnose complex distributions and identify commonalities in the shape of the trait distributions from which ecological assembly rules can be identified (see theoretical background, methods and applications in Gross et al. 2017, 2021).

In absence of stochastic processes, simulations have shown that contrasting deterministic processes generate single trait distributions (Gross et al. 2021). For instance, monotonic bell-shaped distributions (e.g. a normal distribution of $S = 0, K = 3$) are typically associated with environmental filtering processes (sensu Keddy 1992) according to a match between species traits and their abiotic or biotic environments (Enquist et al. 2015; Loranger et al. 2018). Similarly, skewed (asymmetrical) distributions such as the exponential distribution ($S = 2, K = 9$) can reflect the imprint of asymmetric competition (Gross et al. 2009; Schamp et al. 2008), or directional environmental changes (Enquist et al. 2015). Finally, even (e.g. uniform distribution $S = 0, K = 1.86$) or bimodal distributions (e.g. see the Bernoulli distribution for and extreme case of bimodality, $S = 0, K = 1$) can typically emerge from niche differentiation among functionally-contrasting species (Cornwell & Ackerly 2009; Maire et al. 2012) or facilitative interactions (Gross et al. 2009; Danet et al. 2018).

When stochastic processes are present (i.e. when simulating dynamical systems), the interplay between deterministic and stochastic processes can generate families of trait

distributions (Gross et al. 2021). Within a given family of distributions, a single distribution represents an instance of a more general trait distribution operating at larger spatial or temporal scale. In other words, if the trait distributions of a set of communities can be highly variable over space and time, they can all belong to the same family of distributions, and thus share common properties (Fig.S7). This is typically the case of the skew-uniform distribution ($K = S^2 + 1.86$) that has been observed across dryland plant communities worldwide (Gross et al. 2017). If a variety of environmental and geographical context (and stochastic processes) can impact the moments of trait distributions separately, they all belong to the family of skew-uniform distributions. As such, they all share the following properties: they are “thick-tailed” and highly even, indicating that functionally-rare species have higher abundance than expected under a purely stochastic scenario (Gross et al. 2021).

METHODS

Study site and experimental design

The experiment started in spring 2004 (first year of sampling before the application of the land-use treatments) and is part of an ongoing 3 ha grassland experiment in the French Massif Central (Theix: 45°43'23" N, 03°1'21" E). The climate is semi-continental (mean annual precipitation: 770 mm/year, mean annual temperature: 8.7°C for the period 2000 - 2021) and the elevation is 880 m.a.s.l. The bedrock is granitic and the soil has Cambisol characteristics.

Prior to the experiment, the grassland field site was intensively-managed with mowing and grazing, and with mineral and organic fertilization. The grassland field was dominated by tall and fast-growing species (e.g. grass species *Lolium perenne*, *Elytrigia repens*, *Alopecurus pratense*, *Poa pratensis* and *Festuca arundinacea*; dicots *Taraxacum officinalis*; legume species *Trifolium repens*) (Louault et al. 2017). The grassland was productive and species poor ($n \sim 17$ species per plots).

In 2005, four land-use treatments were established; four replicates of each treatment were applied to sixteen 400 m² grasslands plots spatially distributed within four blocks (Louault et al. 2017). The control treatment (mown-NPK) consists of three cuts per year and a

mineral addition of N (250.6 kgN.ha⁻¹), P (26.3 kgP.ha⁻¹) and K (158.2 kgK.ha⁻¹). This level of fertilization can be found in intensively managed grasslands in Europe (Allan *et al.* 2015). The three other treatments represent a reduction in mineral inputs and mowing:

- (i) A mown-PK treatment (mown-PK) mown three times per year and with a nutrient addition of P (19.9 kgP.ha⁻¹) and K (116.4 kgK.ha⁻¹): This treatment is designed to promote the abundance of leguminous species, since limiting N-inputs compared to P-inputs can promote the abundance of this functional group (Tognetti *et al.* 2021);
- (ii) A mown-Unfertilized treatment (mown-Unfertilized) mown three times per year and no fertilization: This treatment aims at testing the effects of nutrient exportation by mowing on plant diversity. Reducing soil fertility and plant productivity may reduce competitive interactions and promote higher plant diversity over time (Grime 1979; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2014; Maalouf *et al.* 2012);
- (iii) An Abandoned treatment (Ab) with no mowing and no fertilization: This treatment aims to test set aside grassland. Grassland abandonment is often associated with a strong decrease in grassland plant diversity because of the accumulation of high amounts of standing crop biomass and litter (Michalet *et al.* 2021; Quétier *et al.* 2007).

Plant species abundance

Each year between 2004 and 2021 (except 2005 and 2009), we conducted in each plot a botanical survey to record changes in plant species richness, abundance and taxonomic diversity using 40 pin-points along fixed transects. We then calculated the relative abundance (p_i) of each species i within each plot and each year as the % of occurrence of the species divided by the sum of all species occurrences (Louault *et al.* 2017). A total of 110 species were observed during the experimental period across the four different land-use.

Plant traits data

Plant trait data were retrieved from the trait database TRY (data extraction: 02/27/2023) (Kattge *et al.* 2020). We focused on four traits reflecting different dimensions of the global plant trait spectrum (Díaz *et al.* 2016): (1) SLA and LDMC are associated to the leaf economic spectrum (Wright *et al.* 2004). These traits segregate fast-growing species with high resource acquisition strategies from slow-growing and conservative species (Reich 2014); (2) HV and LA, two traits related to leaf and whole plant morphology which represent an additional but independent trait dimension related to light acquisition and competition for space (Grime 1973; Maire *et al.* 2012; Westoby 1998). Trait data were available for 98.5% of the species. We used averaged trait values when multiple trait data were available for a given species in the TRY database. All traits were log-transformed before analyses to improve the detection of functional community patterns (Májeková *et al.* 2016).

Characterization of trait abundance distributions (TADs)

Individual moment of the TADs

We quantified the distribution of the four traits for each plot and for each year (16 grasslands x 16 years (between 2004 and 2021 excluding 2005 and 2009) = 256 distributions per traits) using the mean, the variance, the skewness and the kurtosis (the four individual statistical moments of the distributions) of the TADs computed separately for the 4 traits:

$$Mean_j = \sum_i^n p_i T_i \quad (\text{Eq.1});$$

$$Variance_j = \sum_i^n p_i (T_i - Mean_j)^2 \quad (\text{Eq.2});$$

$$Skewness_j = \sum_i^n \frac{p_i (T_i - Mean_j)^3}{Variance_j^{\frac{3}{2}}} \quad (\text{Eq.3});$$

$$Kurtosis_j = \sum_i^n \frac{p_i (T_i - Mean_j)^4}{Variance_j^2} \quad (\text{Eq.4});$$

where p_i and T_i are the relative abundance and the trait value of the species i respectively, and n is the total number of species in a community. For each community, the sum of relative abundance equal to 100%, i.e. $\sum_i^n p_i = 1$.

The mean and the variance of the TADs characterize the location and the dispersion of trait values within a given community, i.e. whether the community (i) is dominated by slow growing or fast-growing plant species (mean) and (ii) exhibits a small or a wide range of values for a given trait (variance). When trait distributions deviate from a Gaussian distribution (Enquist *et al.* 2015; Gross *et al.* 2009, 2017; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017), the skewness and kurtosis complement the mean and the variance by describing the shape of the distributions. Skewness represents the asymmetry of the distribution. Kurtosis represents the relative peakiness of the trait distributions and the “heaviness” of its tails. Low kurtosis values reflect an even distribution of trait values within the community, a definition of a high trait diversity (Cornwell & Ackerly 2009).

Finally, we also calculated multi-traits functional dispersion (FDis) and functional evenness (FEve) using the `dbFD` function in the R package `FD` (Laliberté & Legendre, 2010). FDis is a commonly used index of functional diversity which calculates the averaged abundance-weighted distance between plant species to the community abundance-weighted functional mean value, and is therefore a multi-trait equivalent of the variance. The FEve measures the regularity of the functional distance between species within the multi-trait space (Mason *et al.* 2005). It considers the trait distance between the closest species (Mouillot *et al.* 2013) and therefore provides different information than kurtosis, which considers the evenness of the whole trait distribution independently from the even spacing of individual species within the community.

Statistical analyses

SKR patterns

We developed a statistical framework to analyze the SKR parameters and their properties in terms of trait diversity and temporal stability (see Box.1 for rationale) using null model

approaches (Gotelli & Entsminger 2001). We first fitted linear models from the R package `lme4` across all plots and years (excluding the first four years considering a lag response to land-use treatment), but for each trait and management treatment separately (number of observations: 4 replicates per land-use treatments \times 12 of sampled years = 48 TADs per model fit for each land-use treatments):

$$\text{lm (Kurtosis)} \sim \beta \text{ Skewness}^2 + \alpha \quad (\text{Eq.5});$$

We then extracted the following SKR-parameters: the coefficient of determination (R^2) and Root Mean Square Error (TADstab), the Y-intercept α and slope β . We used a null model approach to compare the changes in SKR-parameters in response to land-use against SKR-parameters of 1000 random communities. The aim of the randomizations was to retain the characteristics of the community (i.e. the distributions of species richness and species abundance distribution), while randomizing the values of the traits between species in order to break the observed relationship between traits and species abundance. The randomization of trait values minimized risks of bias in null predictions promoted by local variation in the number and cover of species observed at the community scale. Finally, we compared the observed parameter values of each empirical SKR to the distribution of the null-SKR parameters. We compared the observed SKR-parameters to the distribution (95% Confidence Interval, CI) of the random SKR-parameters using pseudo p-values (see Gross et al., 2017). The observed patterns significantly differed from null expectations when the observed SKR-parameters were either below the 0.05 or above the 0.95 percentile of the random distributions.

Diagnosing SKR patterns

Our framework allowed us to diagnose trait-based assembly rules in response to land-use and the temporal dynamic of TADs. Specifically, we compared observed and random parameters to characterize the properties of empirical SKRs according to three successive steps (Fig.S1).

We first considered the R^2 , and the TADstab (RMSE as an index of TADs stability cf. Chapter 1) of the SKRs to evaluate whether TADs converged toward a single distribution or a family of distributions. A lower R^2 and TADstab than expected by chance indicates that TADs converge toward a single distribution over time (case 1 in Fig.S1). In this case, the skewness and kurtosis can be used to diagnose the distribution directly. Note that the averaged kurtosis observed over time is equal to the Y intercept α in the case of a symmetric distribution. In contrast, higher R^2 together with lower TADstab than expected by chance indicates that TADs aligned and are constrained around family distribution over time (case 2 in Fig.S1). The equation of the SKR (Y-intercept α and slope β) describes how asymmetry and evenness are coupled across a set of study communities. The Y-intercept α indicates the lowest kurtosis value at skewness = 0, i.e., the highest trait evenness across the set of study communities. The slope β of the SKR describes how trait evenness (K) decreases with increased asymmetry (S), i.e. that trait distributions become more peaked when they become more skewed resulting in a decrease in trait evenness.

Second, the SKR framework can be used to quantify the extent to which trait evenness is maximized within communities (Gross *et al.* 2021). To do so, we focused on the distance to the skew-uniform distribution (Fig.1) as an index of functional evenness (TADeve, cf. Chapter 1). Mathematically, the skew-uniform sets a limit to the highest degree of evenness predicted for any degree of skewness, i.e., the potential maximum of trait evenness (the skew-uniform boundary). For each treatment j , we calculated how each community i deviates from the skew-uniform distribution, i.e. how they deviated from the highest degree of evenness possible for each degree of skewness (Fig.S2). We calculated the deviation from the skew-uniform such as:

$$\text{Dev}_{ij} = K_{ij} - (S_{ij}^2 + 1.86) \quad (\text{Eq.6});$$

We then calculated the average community distance to the skew uniform for each treatment j , the TADeve:

$$TADeve = \sqrt{\overline{Dev^2}_{i,j}} \quad (\text{Eq.7});$$

Observing a lower TADeve than expected by chance indicates that TADs are more functionally even than expected by chance. Conversely, when the observed TADeve is higher than expected by chance it indicates that TADs are less functionally even and more peaked.

Third, we evaluated the stability of the SKR pattern using the TADstab of the relationships. A lower TADstab than expected by chance indicates a lower temporal variability of TADs compared to the null expectation. In contrast, higher TADstab than expected by chance indicates a temporal variability of TADs. Assessing the TADstab allowed us to quantify the persistence of empirical SKR patterns observed over the 17 years of the experiment, i.e. the temporal stability of trait-based assembly rules in response to land-use treatments.

The skewness and the kurtosis values can be influenced by the number of species observed within communities (Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017; Loranger *et al.* 2018) especially in species-poor systems. Although we controlled for local species number in null models by keeping species richness constant during the randomization procedure, we further evaluated whether low species richness could influence our results. To do so, we evaluated the sensitivity of our analyses to variation in species richness. Within each community in each year, we ranked species according to their relative abundance and re-ran our analyses by removing species from the lowest to the highest relative abundance in turn. These analyses showed that removing low abundance species did not influence our results which are thus robust to variation in species richness (Fig.S3).

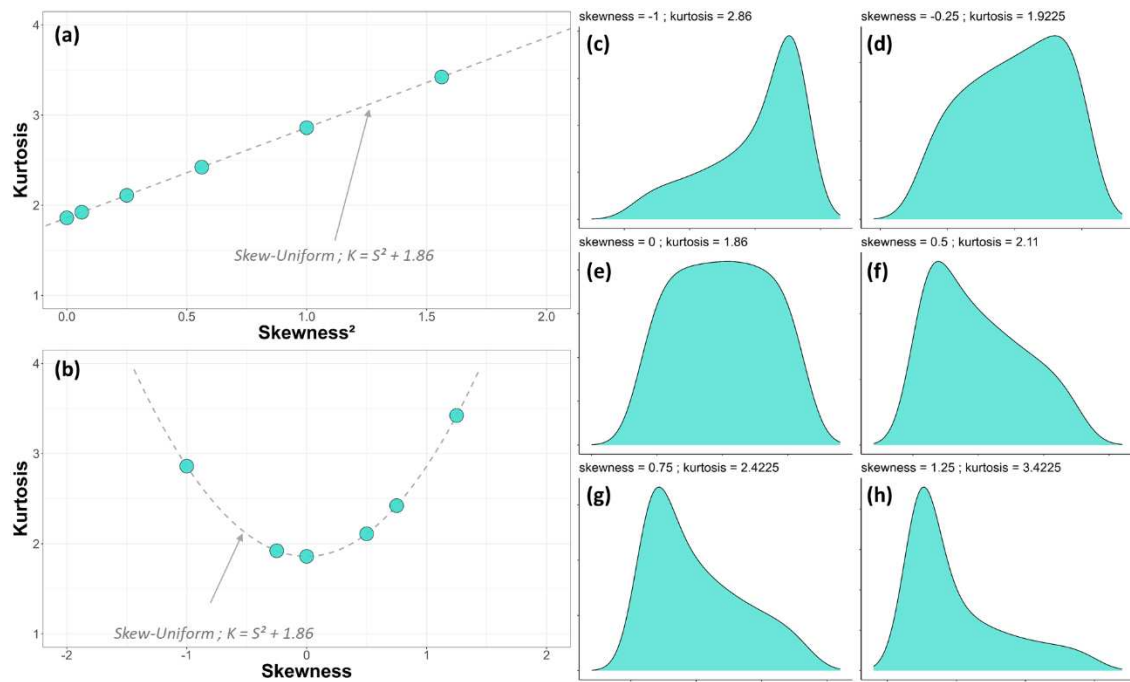


Figure 1: The skew uniform distribution. The SKR framework can be used to quantify the extent to which trait diversity is maximized within communities by focusing on the distance to the skew-uniform distribution when $K = S^2 + 1.86$ (a, b). The distributions characterized by this relationship have a certain level of evenness with left distribution tails when $S < 0$ (c, d), with right tails when $S > 0$ (f, g, h) or just uniform when $S = 0$ (e). The more extreme the skewness, the thinner is the tail.

Plant species richness and response to land-use

We tested how species richness responded to the contrasting experimental treatments using a linear model (R package `lme4`) fitted across all plots and all years (number of observations: 4 replicates per land-use treatments \times 16 years (between 2004 and 2021 excluding 2005 and 2009) = 64 observations). We then tested the relationship between changes in species richness observed within each experimental plot and properties of the empirical SKRs across all traits. To do so, we averaged the SKRs parameters fitted across our time series for each plot ($n = 16$) and averaged the TADstab and distance to the Skew-Uniform across all traits. The relationships between change in species richness and the SKRs parameters were fitted using Poisson family generalized linear models (function `glm`) from the R package `lme4`.

To compare the information the SKR framework can provide on the relationship between trait diversity and species to standard metrics of functional trait diversity, we also

tested the relationship between change in species richness, and standard trait diversity indices (FDis and FEve, Laliberté & Legendre, 2010; Villéger et al., 2008). FDis and FEve were computed each year from 2010 to 2020 and averaged across our time series as previously done with the SKRs parameters for each plot ($n = 16$). We then fitted the relationship between change in species richness and trait diversity indices using Poisson family generalized linear models (function `glm`) from the R package `lme4`.

RESULTS

Response of individual moments and standard functional diversity metrics to land-use

Across the four traits considered, we found complex responses to land-use in the four moments of the trait distributions considered separately (Fig.2). In most cases, we found inconsistent responses to land-use with significant treatment \times time interactions (Tab.S1). Responses were particularly weak for the higher moments (i.e. the mean, the variance, the skewness and the kurtosis) and did not differ from random expectations for most traits (Fig.S4). Furthermore, the temporal dynamics of the higher moments were highly variable as suggested by a weak temporal autocorrelation (Fig.S5). The response of standard trait diversity indices to land-use was also weak (Fig.S6 & Tab.S2) as we also observed a high temporal variability of the FDis and FEve index without clear and temporally-stable influence of the land-use treatments.

Despite such apparent complexity, we also observed a few patterns that showed remarkable consistency over time (Fig.2). This was the case for mean HV, LA in the Abandoned (Ab) and mown-NPK treatments which were higher than other treatments. The mown-NPK treatment showed on average right-skew and peaked distributions for SLA while the other treatments showed flat and right-skew distributions. Also, we observed on average left-skew and peaked distributions for LDMC only in Abandoned plots (Ab). Finally, the mown-NPK treatment showed higher FDis on average compared with the other treatments (Fig.S6).

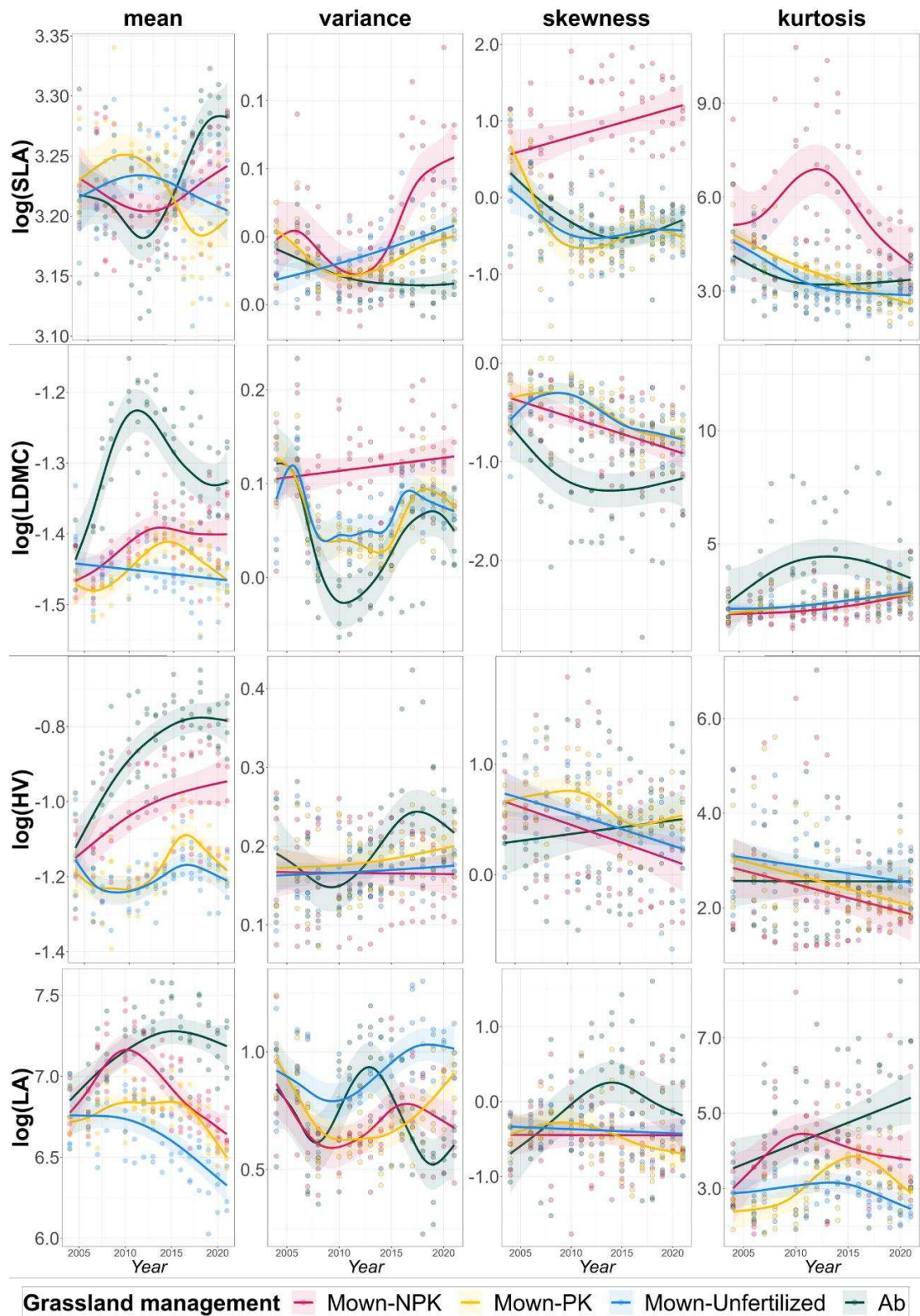


Figure 2: Long term dynamics of the four moments of TADs in response to contrasting land-use treatments. Colours indicate grassland restoration land-use treatments: mown-NPK, mown-PK, mown-Unfertilized and Ab. The lines represent gam (generalized additive model) models built for the different land-use treatments over time with 4 repetitions plot per year. (See Tab S1 for additional results).

SKRs patterns in response to land-use treatments

The SKR framework provides far less ambiguous patterns (Fig.3 & S7) compared to the investigation of individual moments separately and other functional diversity metrics. In 2004 the initial state before the application of the treatments, all trait distributions were located close to the TADs observed for the mown-NPK treatment in the SK-space (Fig.3), our intensively-managed control treatment. Four years after the start of the experiment (excluding the first four years considering a lag response to land-use treatment), we observed that SKR patterns had already shifted in response to the experimental treatments (Fig.3.a, b, c & d). For instance, we observed for SLA that TADs were all peaked and right-skewed at the start of the experiment (Skewness > 0 ; Kurtosis > 5 ; Fig.3.a) and become left-skewed (Skewness < 0) and more functionally even (Kurtosis < 3) in 2010. Once the shift in TADs occurred, the observed SKRs patterns remained constant over time until the end of the experiment in 2020. This result indicated a lag response of the SKR patterns to experimental treatments during the first four years of the experiment (2004-2008). We therefore excluded the first four years of the experiment from the following analyses.

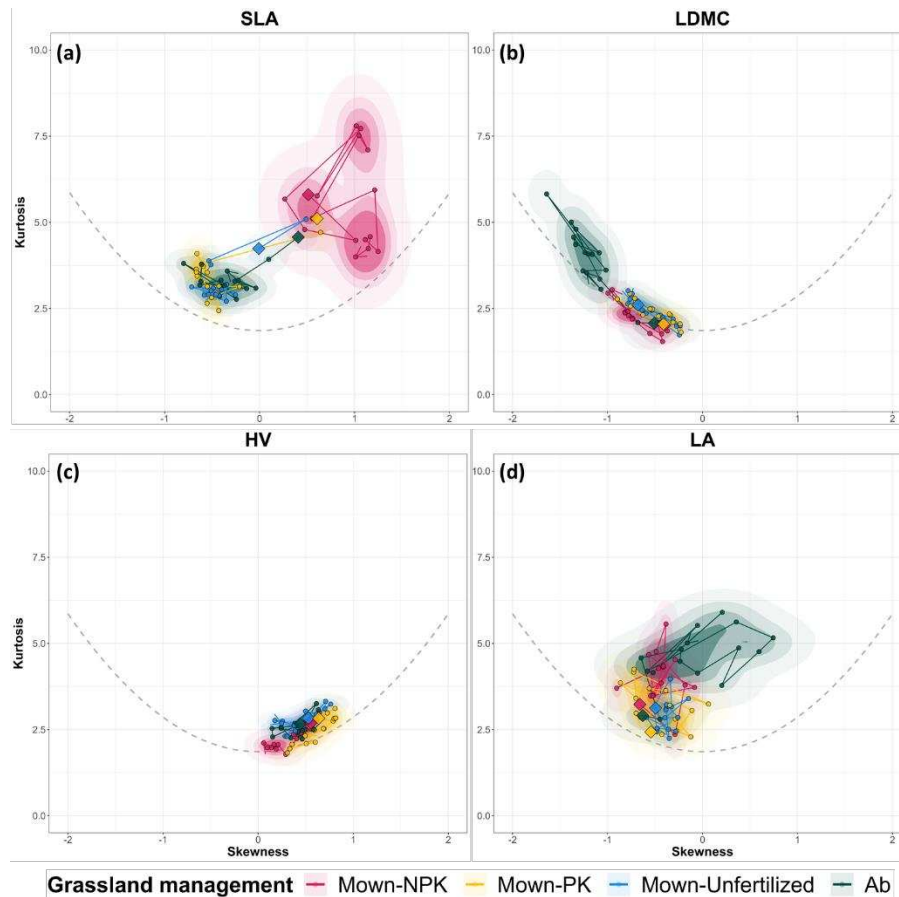


Figure 3: TADs dynamics reveal contrasting assembly rules driven by land-use. (a-d) TADs temporal response to land-use treatments in the skewness-kurtosis space for SLA (a), LDMC (b), HV (c) and LA (d). Colours indicate grassland land-use treatments: mown-NPK (red), mown-PK (Yellow), mown-Unfertilized (Blue) and Ab (dark green). Each dot represents the mean values of skewness and kurtosis observed every year ($n = 4$) on the time series 2004 – 2021. The larger diamonds refer to the initial year 2004. The arrows indicate the temporal trajectories of the SKR. Areas represent the probability density of community SKR at different levels from the darkest area to the lightest area: 95%, 75%, 50% and 25%. The dotted lines represent the skew-uniform, the most even distribution law with $K = S^2 + 1.86$. See supplementary Fig.S7 and Tab.S3 for detailed statistics on SKR patterns.

Once SKR patterns reorganized into their new state, most observed SKR patterns differed from our random scenario (Fig.4 & S7, Tab.S3). A majority of nine trait-land-use combinations (e.g. HV in Abandoned treatment; LDMC and HV in mown-PK and mown-NPK treatments; all traits in the mown-Unfertilized treatment) were closer to the skew-uniform distribution (lower TADeve than expected by chance), indicating that these TADs were flat-tailed and more functionally even than expected by chance (Fig.4.a). Only two trait-land-use combinations were significantly more distant from the skew-uniform distribution (higher

TAD_{even} than expected by chance for the SLA in mown-NPK and LA in Abandonment treatments), indicating that these TADs were highly peaked, thin-tailed and thus highly uneven. This pattern reflects the dominance of a narrow set of traits values (“specialized”) and a lower abundance of rare phenotypes (Fig.S2).

Trait distributions with a lower TAD_{even} also showed a lower TAD_{stab} than expected by chance, suggesting that highly-even TADs were also highly stable over time (Fig.4.b). In contrast, we found that TADs with higher TAD_{even} were characterized by higher TAD_{stab} than expected by chance (e.g. SLA in the mown-NPK treatment), indicating that the presence of rare phenotypes within communities were highly unstable over time and more variable than expected by chance.

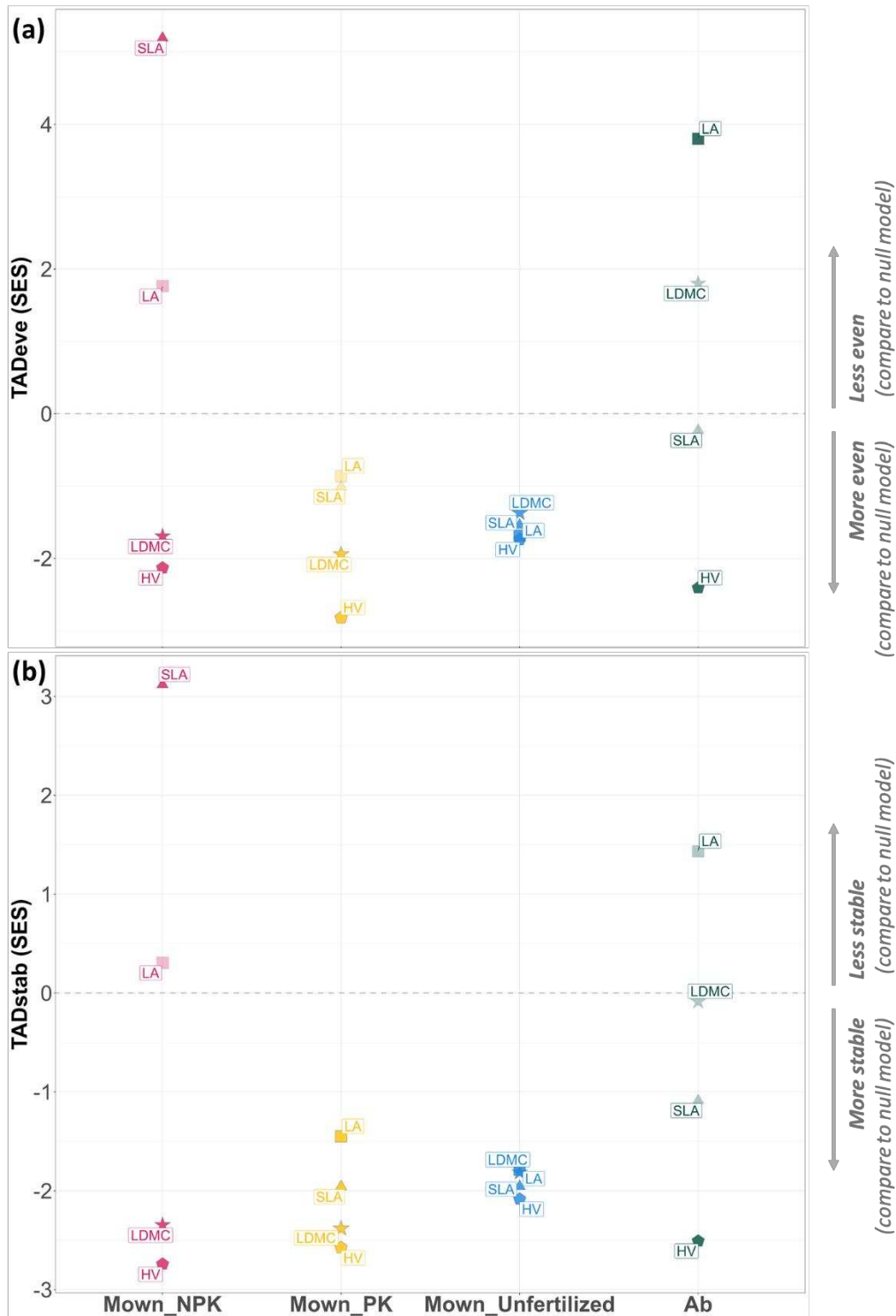


Figure 4: Deviation from null-predictions (SES) of maximum trait evenness (TADeve) (a) and temporal stability (TADstab) (b) of TADs. When the SES TADeve > 0, the observed TADs are less even and more peaked than expected by chance. When the SES TADeve < 0, the observed TADs are more even than expected by chance. Similarly, when the SES TADstab < 0, TADs are more stable than expected by chance. When the SES TADstab > 0, TADs are less stable than expected by chance. Dark symbols indicate a significant difference from the null models (observed value fit outside the 95% CI of the Null model predictions).

Relationships between trait diversity and species diversity

We observed the strongest increase in plant species richness in the mown-Unfertilized treatment (Fig.5.a), i.e. a significant increase from 18.50 species in 2004 to 28.25 species in 2021. In the mown-PK treatment, species richness increased significantly from 17.75 species in 2004 to 22.25 species in 2021. In the mown-NPK and Ab treatments, species diversity remained unchanged and characteristic of species poor ecosystems.

We observed a negative correlation between changes in species richness, observed between 2004 and 2021, and both the mean SES of the TADeve (Fig.5.b) and the mean SES of the TADstab (Fig.5.c) across traits. Early changes in TADs that were observed at the beginning of the experiment (2004 - 2008) predicted long term recovery of species richness observed after 17 years of constant land-use treatment. This relationship was only significant at the end of the experiment (Fig.5 & S8) suggesting a lag response between changes in trait diversity and species richness. In contrast, FDis and FEve did not explain changes in species richness observed during the experiment and were not significantly related to species richness across treatments (Fig.S9).

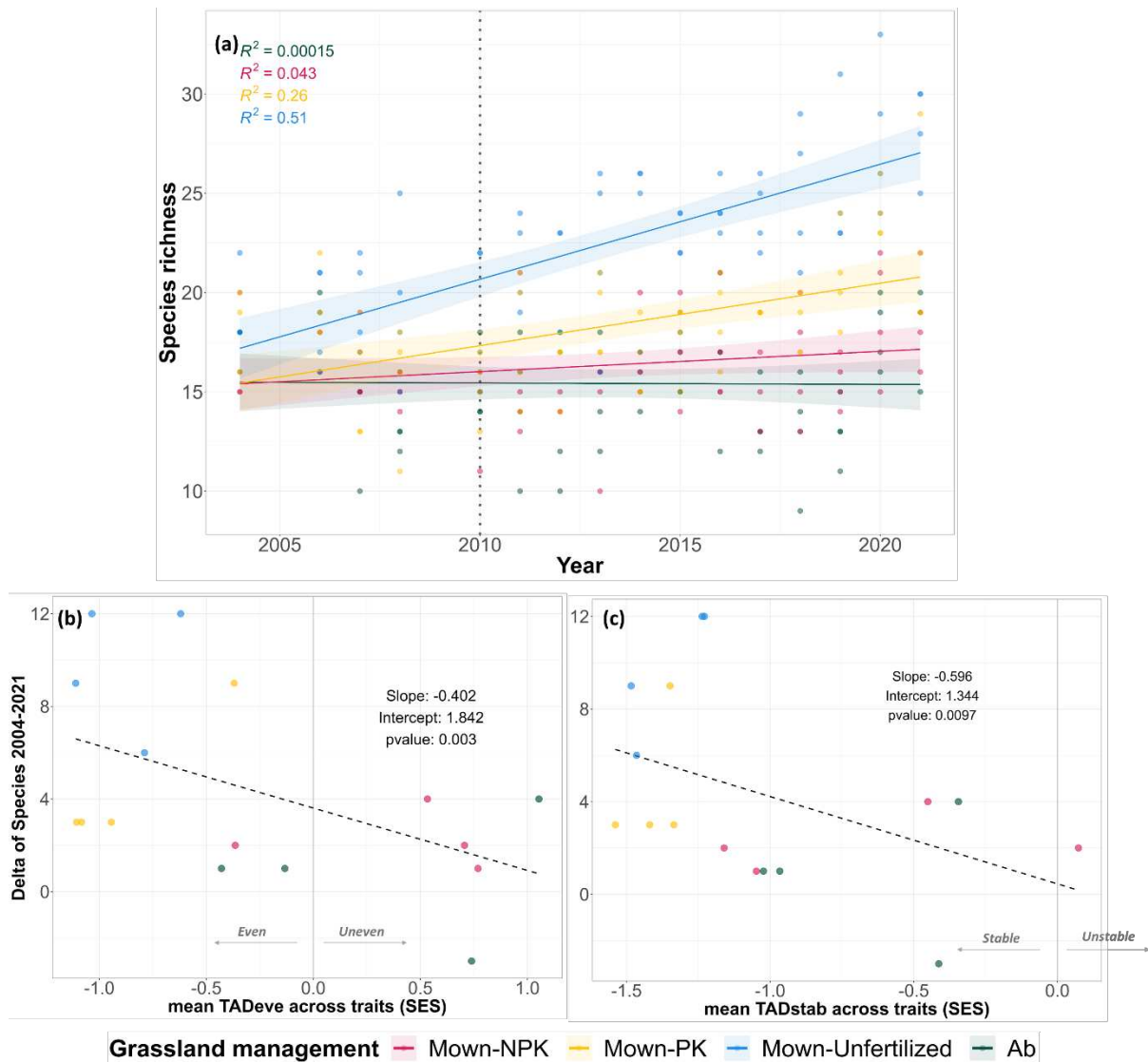


Figure 5: Long term species recovery predicted by TADs properties. (a) Change in species richness observed from 2004 to 2021 for the four land-use treatments. (b-c) relationship between change in species richness 2004 to 2021 and mean TADeve and TADstab (SES). Colours indicate grassland land-use treatments: mown-NPK, mown-PK, mown-Unfertilized and Ab. The dotted lines represent the Poisson regression between the difference in species richness between 2021 and 2004 and evenness (b) or stability (c) indicators. The parameters (intercept, slope, and p-values) of the Poisson regression are annotated in the figure panels.

DISCUSSION

Trait diversity showed complex responses to land-use change

Our long-term experiment shows a complex response of trait diversity over time (Fig.2). Despite constant land-use treatment, we observed high temporal variability of individual

moments (i.e. the mean, variance, skewness and kurtosis considered separately) and commonly-used functional diversity metrics suggesting the importance of stochastic processes for plant community dynamics subjected to contrasting land-use treatments. These complex dynamics are exemplified by temporal trends in the mean values of the TADs (often referred to as the community weighted mean, Violle *et al.*, 2007), one of the most basic and widely used metrics to predict vegetation responses to environmental gradients (De Bello *et al.* 2021; Violle *et al.* 2007). Although, we observed marked responses to experimental treatments during the first years of the experiments (after 4 years of constant land-use treatment) (Louault *et al.* 2017) - suggesting that different land-use intensity selected species with contrasting trait values and strategies – we also observed that these temporal trajectories were highly inconsistent for most traits in the long term and in many cases patterns were reversed after ten years of constant land-use treatments (Fig.2). Together, these results suggest that stochastic processes are important not only in driving the dynamics of communities (Gross *et al.* 2021) but also for the occurrence of apparent transient dynamics (Bektaş *et al.* 2021; Damgaard 2019; Fukami & Nakajima 2011; Hastings 2004) which may hinder our ability to anticipate how biodiversity responds to restoration practices in the long term.

The SKRs framework captures the long-term dynamic of grassland diversity

By accounting for the dynamic nature of ecological communities, the SKR framework provides clear insights into how communities respond to land-use change. We found that the variability of the TADs was not random but was constrained according to specific land-use and trait-dependent SKR patterns that both determine trait diversity patterns, the stability of ecological assemblages and the long-term recovery of plant species richness in managed grasslands.

In line with our main hypothesis, we found that maximizing the evenness of TADs for multiple traits is a prerequisite to promote high species richness in grassland ecosystems. We found that grassland species richness increased the most in the mown-Unfertilized treatment and to a lower extent in the mown-PK treatment (Fig.5). In these treatments, we observed that all traits converged toward highly-even TADs closer to the levels of maximum trait

evenness, indicating that functionally-contrasting plant species showed higher abundance than expected by chance. These results are consistent with theoretical and empirical findings that species must differentiate along multiple trait dimensions simultaneously to coexist (Chesson 2000; Kraft *et al.* 2015; Maire *et al.* 2012), and provide further evidence that differences in trait values are a good reflection of niche differences among competing species (Davison *et al.* 2024; Silvertown 2004).

Our results also show that decreasing niche dimensionality reduces the opportunity for species to coexist (Harpole *et al.* 2016; Harpole & Tilman 2007; HilleRisLambers *et al.* 2012). Across all treatments, we found that species richness was consistently low across the seventeen years study period in the mown-NPK and Abandoned treatments, where we observed peaked and narrow TADs (i.e. functionally rare species showed lower abundance compared to null predictions). These TADs reflect asymmetric competition where tall functionally-similar competitors may monopolize most resources (Gross *et al.* 2021; Herben & Goldberg 2014; Schamp *et al.* 2008) and act as an ecological filter (*sensu* Keddy 1992) by excluding functionally-rare species. Remarkably, our results highlight that such reductions in niche dimensionality need only occur in one trait to impede species richness increases, reinforcing the view that high species richness implies a high niche dimensionality (Harpole & Tilman 2007).

Reducing dimensionality limit species coexistence

By considering multiple traits at the same time, our study helps to understand which trait dimensions limit species richness the most. We found that the occurrence of peaked TADs did not involve the same traits in mown-NPK vs Abandoned treatments suggesting contrasting competitive exclusion mechanisms. In mown-NPK grasslands, the reduction in trait evenness occurred in SLA, a key trait separating fast-growing species (i.e. plant species characterized by high photosynthetic rates, resources capture but high tissue turnover) from slow-growing species (i.e. plant species characterized by low photosynthetic rates, resources capture and high resource use efficiency; Díaz *et al.* 2016; Reich 2014; Wright *et al.* 2004). The drastic reduction of evenness in SLA suggests that high fertilization rates reduced fast and slow

growing species coexistence to the benefit of fast-growing competitors (Maire *et al.* 2012). However, in Abandoned grasslands, we observed a strong reduction in the evenness of leaf area (Fig.4.a), together with the increase in tall conservative species as indicated by left-skewed LDMC TADs (Fig.3.b). These patterns typically reflect the dominance of tall and large leaves, conservative competitors, which can exclude inferior competitors by accumulating large amount of recalcitrant dead and living plant materials (Liancourt *et al.* 2009; Michalet *et al.* 2023; Quétier *et al.* 2007; Willems & Van Nieuwstadt 1996). Interestingly, our results show that in species-poor grasslands, most traits exhibited highly even TADs. This was typically the case of plant height which showed even distributions (low TADeve) in all land-use treatments (Fig.3 & 4), suggesting that, coexistence among tall and small plant species is maintained in grasslands with intense competition (e.g. due to contrasting shape tolerance among tall and smaller plants; Fridley 2003). The implication of these results is twofold (i) the niche differences in plant assemblage is a pervasive phenomenon occurring in species-poor communities, and (ii) high evenness for a single trait does not necessarily imply a high species richness.

Stable trait evenness promotes grassland diversity

Our long-term experiment unveils a tight coupling between the maximization of functional evenness and the stability of ecological assemblages. Over the seventeen years of the experiment, even TADs showed a remarkable stability as they were less variable than expected by chance (Fig.4.b), suggesting that the maximisation of trait evenness acted as a community assembly rule (Dakos & Kéfi 2022; Holling 1973; Odum 1969). In contrast, peaked distributions were unstable and more variable than expected by chance (e.g. SLA in highly mown-NPK treatment; Fig.4.b). These results are in accordance with recent theoretical evidence suggesting that strong environmental filtering, related to competitive asymmetry, can exacerbate the effect of stochastic factors on the variability of trait distributions, threatening the long-term persistence of functionally-rare species. While grassland communities are highly-dynamic systems, both in term of trait and species composition, our results indicate that the trait-based assembly rules in contrasting land-use treatments acted

as regulating processes determining both the stability of ecological assemblages and their ability to host a high biodiversity.

We found that restoring stable functional evenness across multiple traits preceded the long-term recovery of grassland species richness. While the time lags observed between changes in trait evenness and species diversity may be related to other ecological processes linked to dispersal and recruitment limitation (Leibold *et al.* 2004; Vellend 2010), our results indicate that promoting high trait evenness in multiple dimensions is a prerequisite to recover high grassland species richness after a period of high management intensity. Interestingly, neither trait dispersion nor related functional diversity indices (i.e. FDis) led to long-term recovery of plant species richness levels (Fig.S9). For instance, trait dispersion was higher in the mown and highly fertilized NPK treatment where species richness kept consistently low, likely because trait differences may have reflected strong average fitness differences (*sensu* (Chesson 2000) which limit local coexistence (Gross *et al.* 2015). In an era of global environmental change where ecosystems are pushed toward new boundaries (Newbold *et al.* 2016), defining desired characteristics of a system that promote ecosystem resilience remains one of the most pressing challenges of our time (Buisson *et al.* 2022; Suding & Gross 2006). Our findings suggest that trait differences can be optimized in multispecies assemblages by simultaneously managing the dispersion and the evenness of TADs and that maximising the evenness of trait distributions could help defining functional baselines to design effective restoration strategies that promote the long-term persistence of grassland biodiversity.

CONCLUSION

By applying a statistical framework adapted to complex dynamic systems, we revealed a series of trait and land-use specific assembly rules (*sensu* Gross *et al.* 2021), which predicted both functional and species diversity responses to different restoration land-use treatments. We found that maximizing the evenness of multiple traits preceded the recovery of grassland species richness. This highlights the fundamental linkages between plant functional traits, the species niche and coexistence (Kraft *et al.* 2015; Maire *et al.* 2012; Silvertown 2004). In this context, the maximization of trait evenness could be used as a diagnostic tool to predict

restoration success. Maximizing trait evenness has been also reported to promote high multifunctionality in natural and experimental ecosystems (Gross *et al.* 2017; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2021), suggesting that restoring trait-based assembly rules may scale up to the entire ecosystem and reinforce the resilience of biodiverse grassland ecosystems in the context of global change.

SUPPORTING INFORMATION

Supplementary Figures

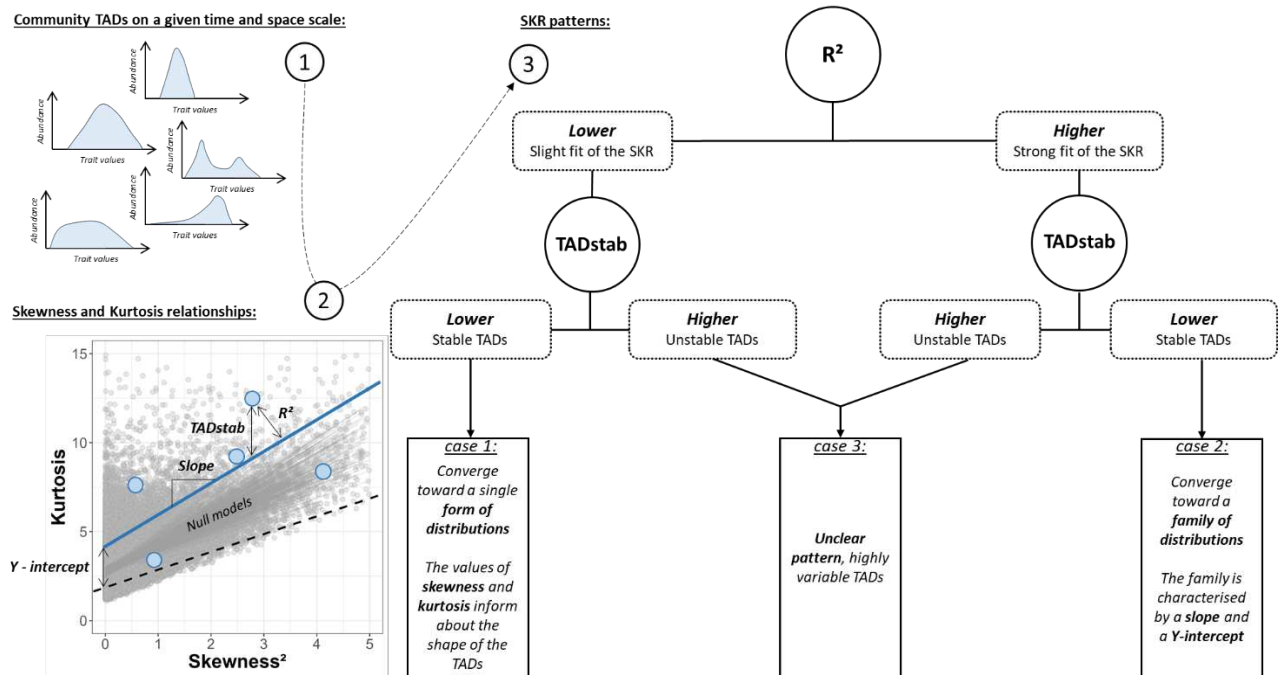


Figure S1: Study of the relationship between the skewness and kurtosis of TADs: presentation of the method. The new analytical framework based on the analysis of certain parameters of the SKR enables us to understand the spatial and temporal dynamics of the functional diversity and underlying community assembly rules. This analysis method is based on calculating the TAD moments for each community (a given year and management practice) (1). For all communities associated with a type of management it is possible to construct the SKR and calculate parameters that provide information on the shapes of distributions and their dynamics (2): The slope, the Y-intercept, the R^2 , and the Root Mean Square Error (RMSE). The values of those parameters are also calculated for a null model which makes it possible to conclude about patterns of functional diversity that differ from randomness. The values of the R^2 and the RMSE compare to the null model (3) give us information about the dynamic of trait distributions:

Case 1: A lower R^2 and RMSE than expected by chance is found for communities that converge towards a specific form of distributions.

Case 2: A higher R^2 and lower RMSE than expected by chance is found for communities that converge toward a family of distributions.

Case 3: A higher RMSE than expected by chance is associated to unclear pattern with a high degree of variability.

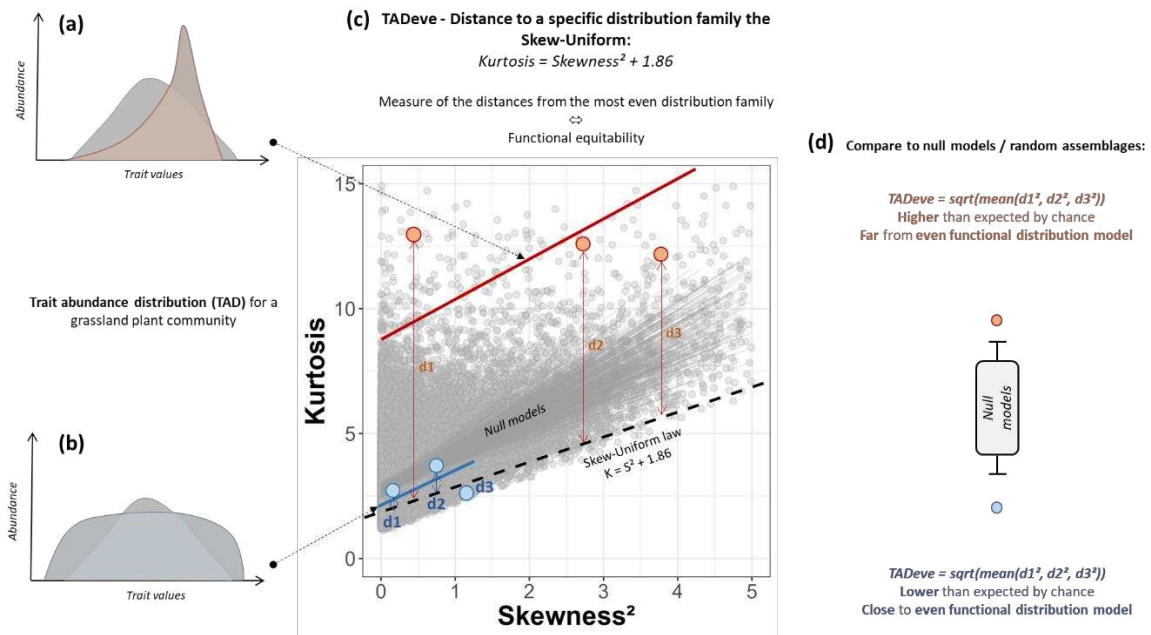


Figure S2: The TADeVe: a specific SKR parameter which give us information about TADs evenness. The Skew-Uniform is a specific family of distribution for which functional equitability is maximised. This family of distribution is characterised by a specific SKR: $K = S^2 + 1.86$ (slope = 1, Y-intercept = 1.86). Calculating the TADeVe (the distance between the SKR observed and the skew-uniform SKR family) allows us to conclude on the level of functional evenness of the communities associated with a specific management (c). Comparing the TADeVe calculated from the observations with the distances calculated from the randomised data (null model) gives us information about more or less functionally even assemblage than expected by chance (d). On the one hand, when the trait distributions are far from the skew-uniform (higher TADeVe) (a) they present peak, thin tails indicating for a dominance of specialized species. When the trait distributions are close to the skew-uniform (lower TADeVe) (b) they present flat-tails indicating for coexistence of functionally contrasting species.

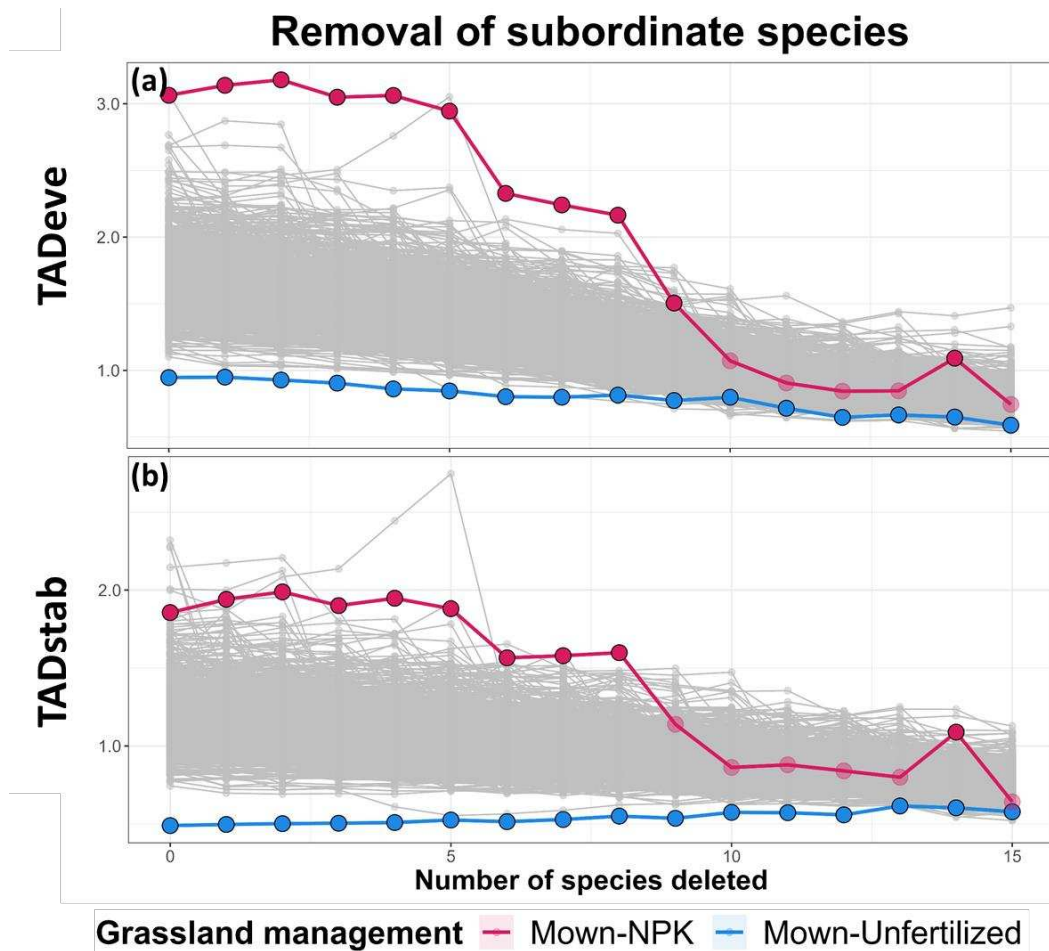


Figure S3: TADeve (a) and TADstab (b) dynamic facing rare species deletion. Effect of rare species deletion on the SKR parameters (TADeve and TADstab) for SLA functional trait. Colours indicate grassland management practices: Mown-NPK, and Mown-Unfertilized. The grey lines and points refer to null model expectations. Dark points indicate a significant difference from the null model (range 5% - 95%) whereas light points are not significantly different to the null model.

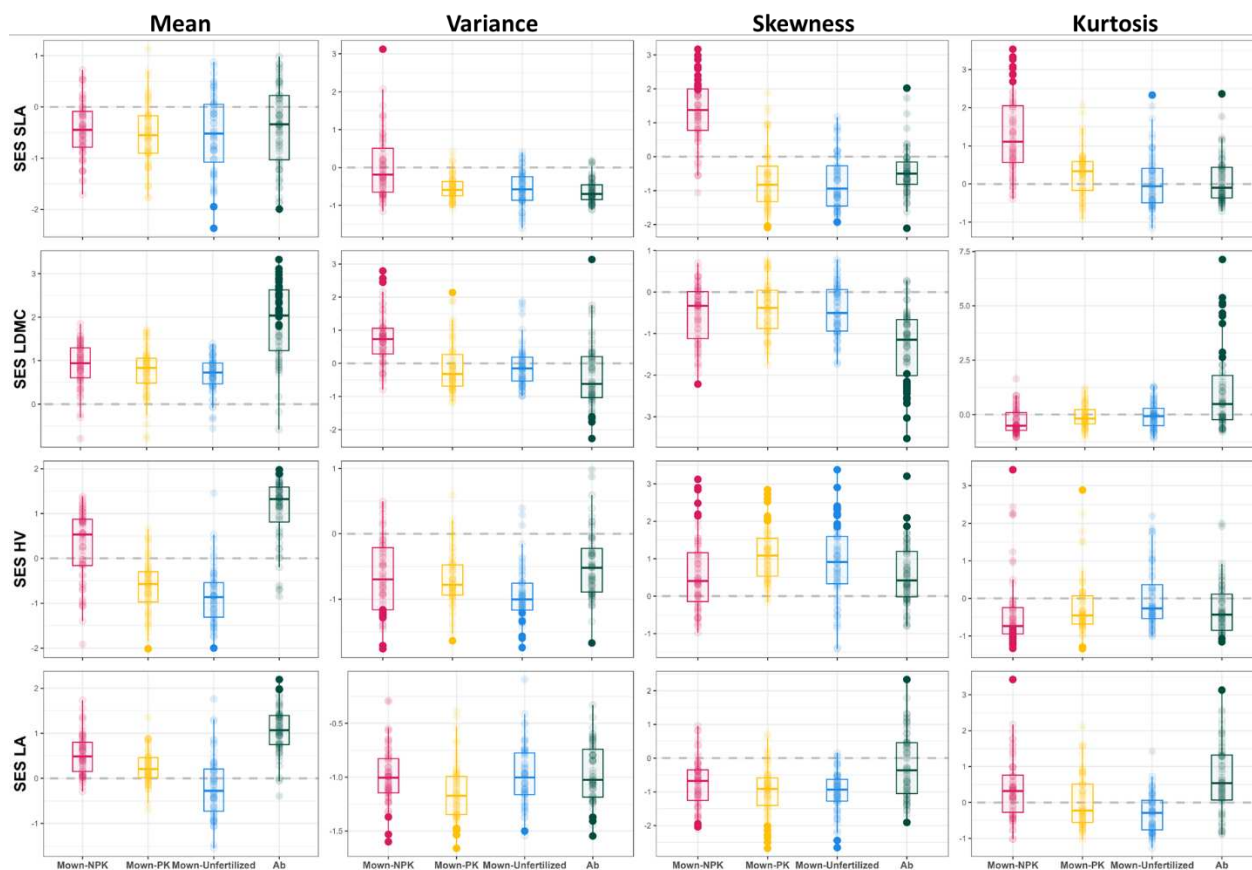


Figure S4: SES of the community weighted moments (mean, variance, skewness and kurtosis) compute over the period 2004 – 2021. Effect of the grassland management practices on the community weighted moments (mean, variance, skewness and kurtosis) for 4 traits (SLA, LDMC, HV and LA). Colours indicate grassland management practices: Mown-NPK, Mown-PK, Mown-Unfertilized and Ab. The SES compute the departure from the mean random communities divided by the standard deviation of the individual moments for the time series 2004 – 2021. Dark points indicate a significant difference from the null models (range 5% - 95%), when $SES > 0$ the moment values are higher than expected by chance and when $SES < 0$ moment values are lower than expected by chance. Light points are not significant compare to the null models.

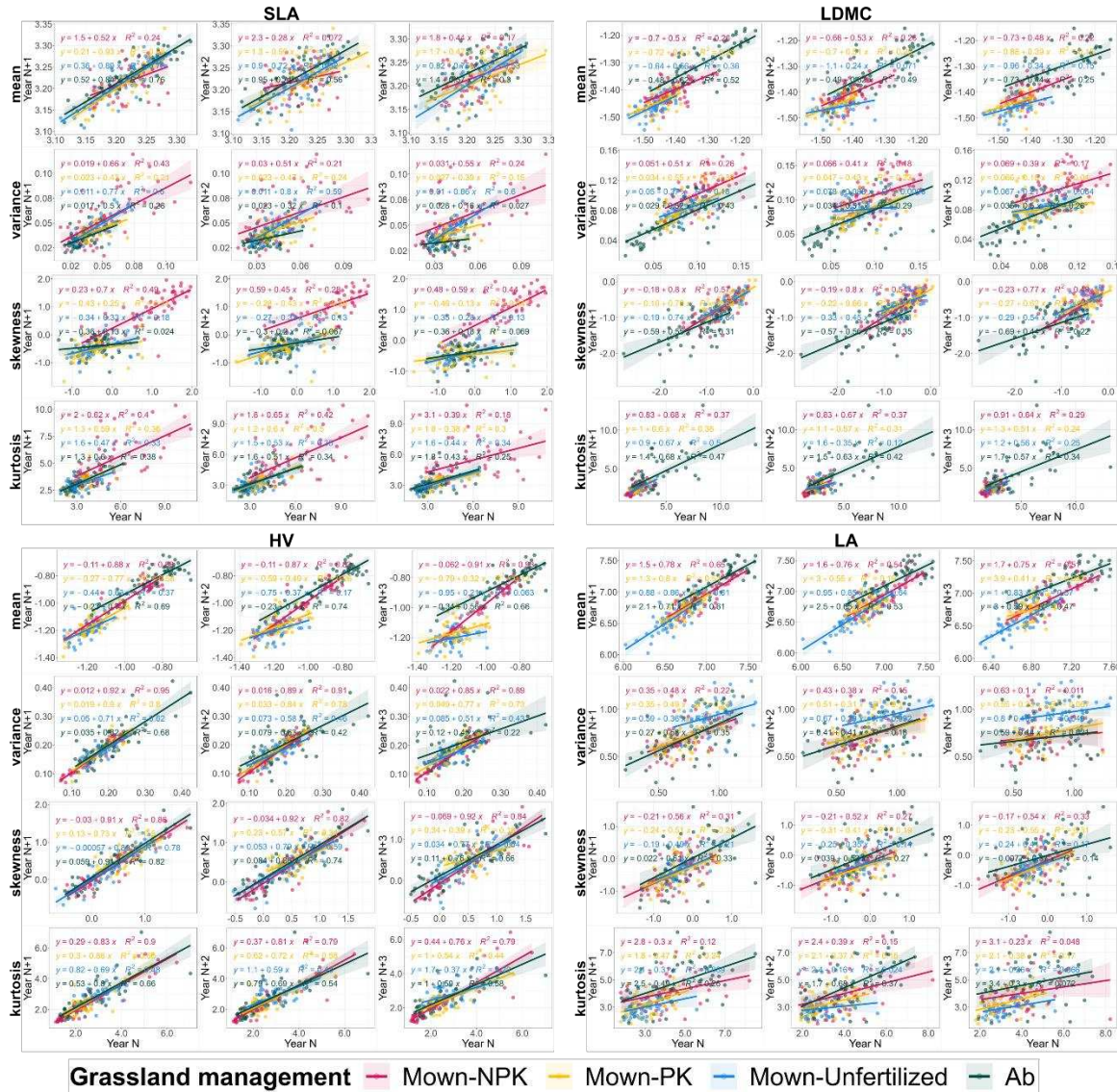


Figure S5: Temporal autocorrelation of the community weighted moments (mean, variance, skewness & kurtosis). Effect of the grassland management practices on the temporal autocorrelation for 4 traits (SLA, LDMC, HV and LA). Colours indicate grassland management practices: Mown-NPK, Mown-PK, Mown-Unfertilized and Ab. We construct the correlation of the moment values observed a year N with moment values observed for different time lag: 1 Year (N+1), 2 Years (N+2) and 3 Year (N+3). The lines indicate the linear relation between moments observed a year N and moments observed at different time lag. The parameters (intercept, slope and R^2) of the linear relations are annotated on the plot.

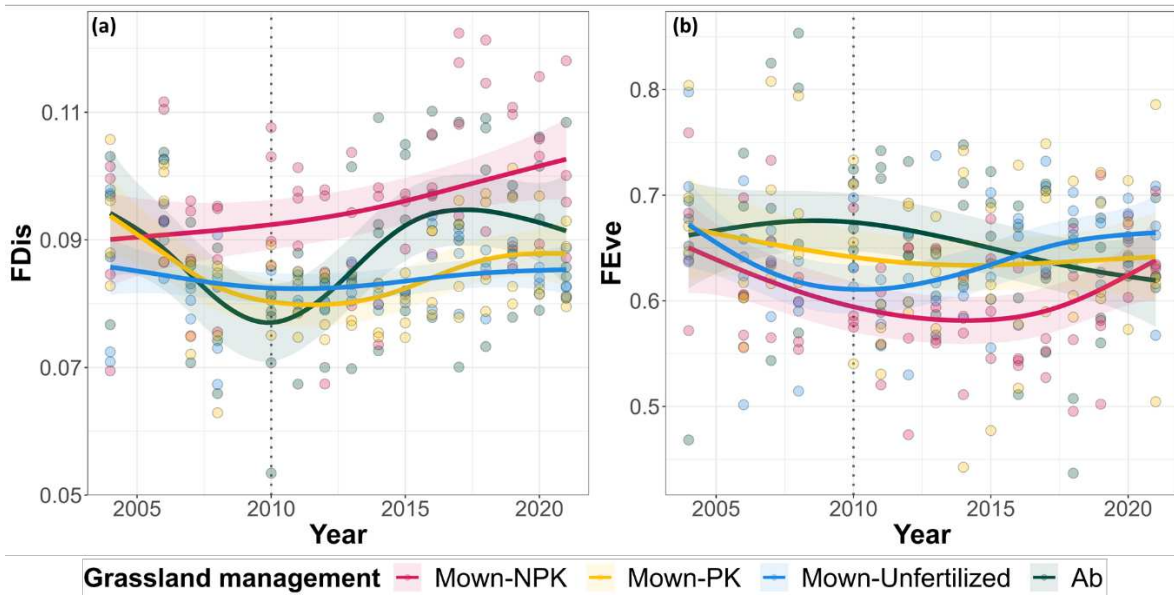
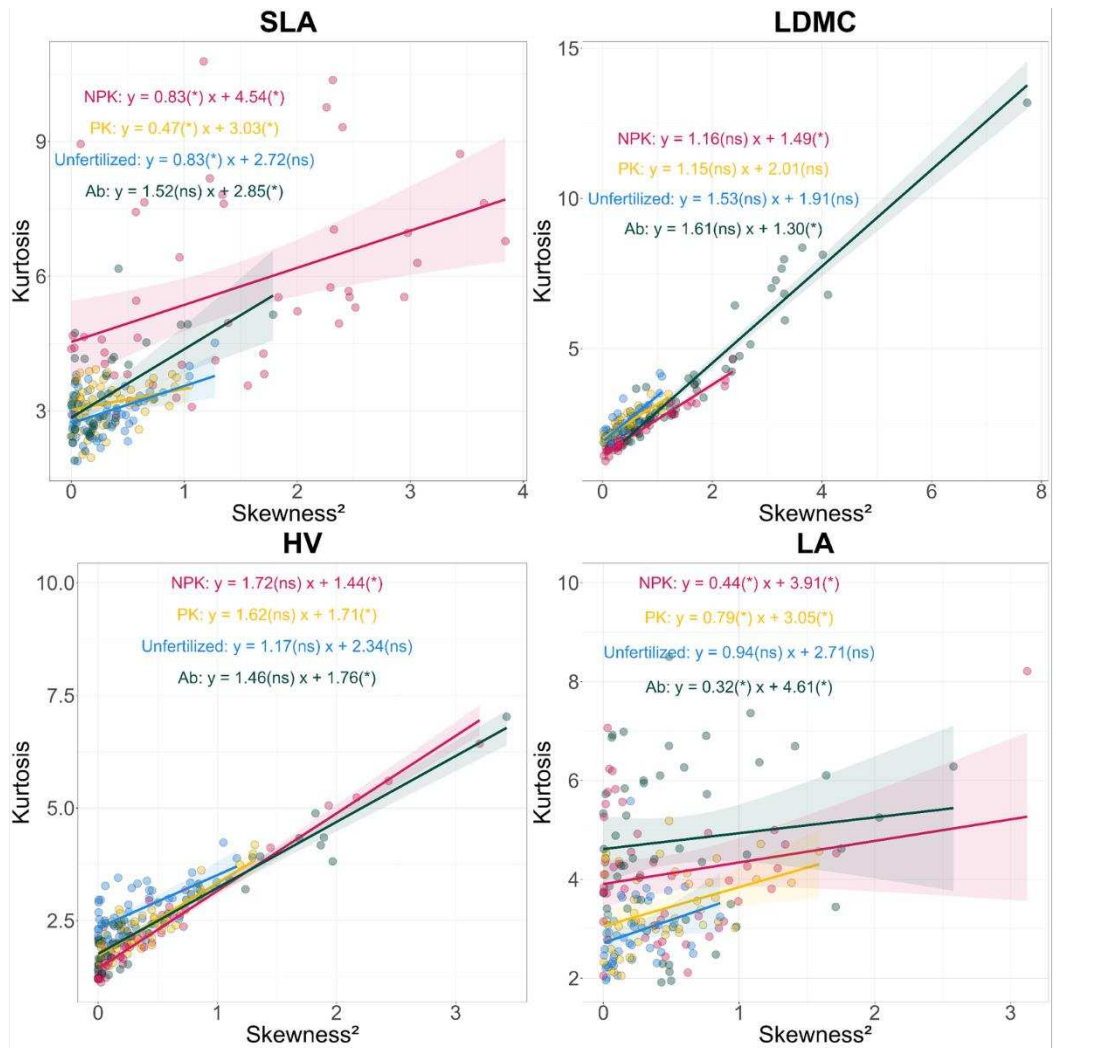


Figure S6: Long term dynamic of the FDis (a) and FEve (b) (Laliberté & Legendre, 2010). Colours indicate grassland management practices: Mown-NPK, Mown-PK, Mown-Unfertilized and Ab. The functional diversity index FDis and FEve were compute with the FD package. The lines represent gam (generalized additive model) models built for the different management practices over time with 4 repetitions plot per year.



Grassland management — Mown-NPK — Mown-PK — Mown-Unfertilized — Ab

Figure S7: Skewness-Kurtosis relationships (SKR). Effect of the grassland management practices on the SKR for 4 traits (SLA, LDMC, HV and LA). Colours indicate grassland management practices: Mown-NPK, Mown-PK, Mown-Unfertilized and Ab. Point indicate for each plot the skewness² and kurtosis compute for a trait distribution a specific year on the time series 2010 – 2021. The lines represent the linear relation between the kurtosis and the skewness². The parameters of the relation (slope and intercept) are annotated on the figure with information on the significance. The significance refers to the position of the observed parameters compared to the random parameters (null model), when we annotated (*) the parameters are different from the null expectations (observed parameters are outside the null model envelop [5% - 95%]) and when we annotated (ns) the parameters are not different from the null expectations (observed parameters are inside the null model envelop [5% - 95%]).

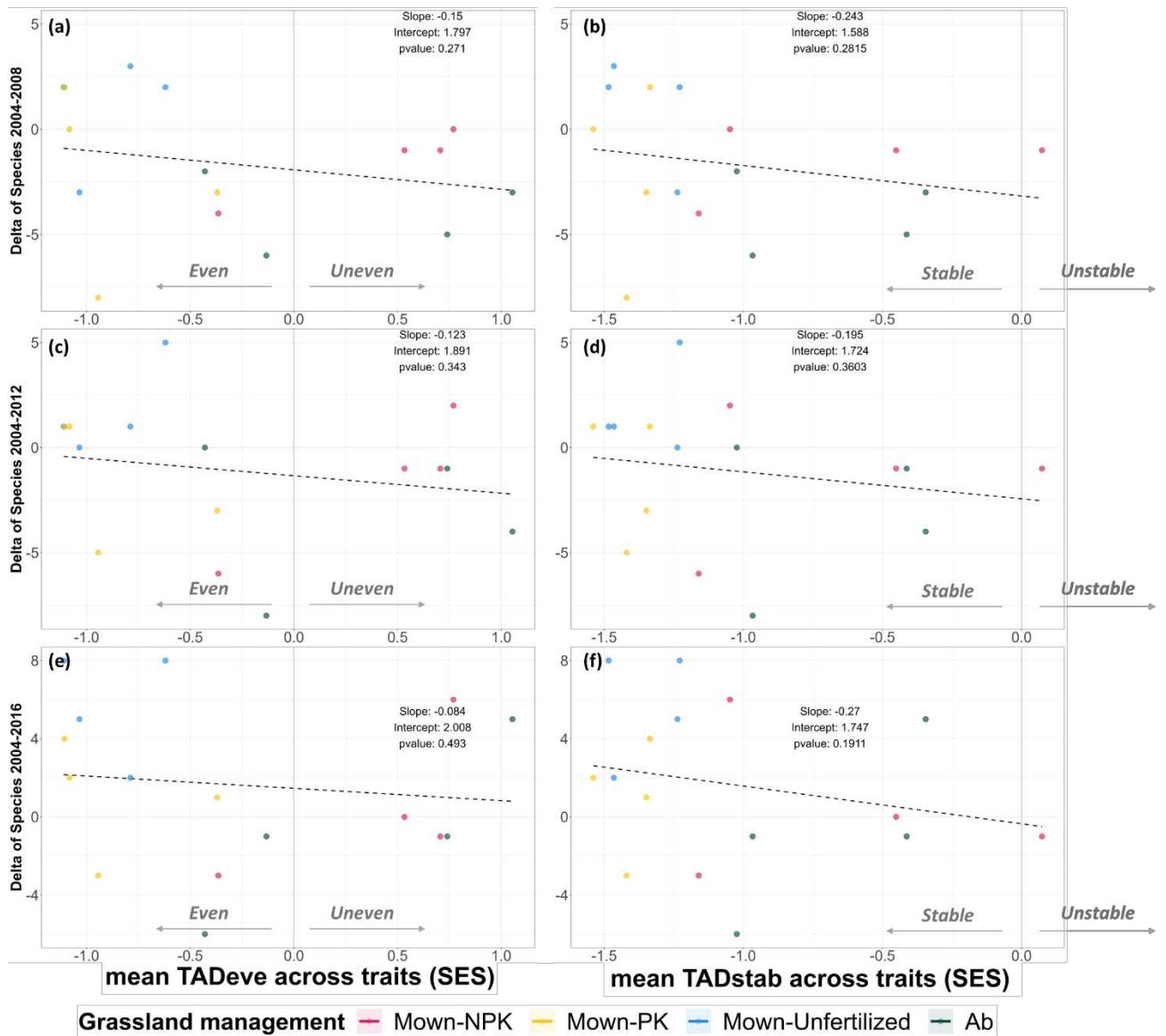


Figure S8: Relation between the species richness and the TADs dynamics. Relationship between change in species richness from 2004 to 2008 (a-b), from 2004 to 2012 (c-d) or from 2004 to 2016 (e-f) and TADeve and TADstab across all traits (SES). Colours indicate grassland management practices: Mown-NPK, Mown-PK, Mown-Unfertilized and Ab. The dot lines represent the Poisson regression between the difference in species richness and the evenness (a-c-e) or stability (b-d-f) indicators. The parameters (intercept, slope, and p-values) of the Poisson regression are annotated in the figure panels.

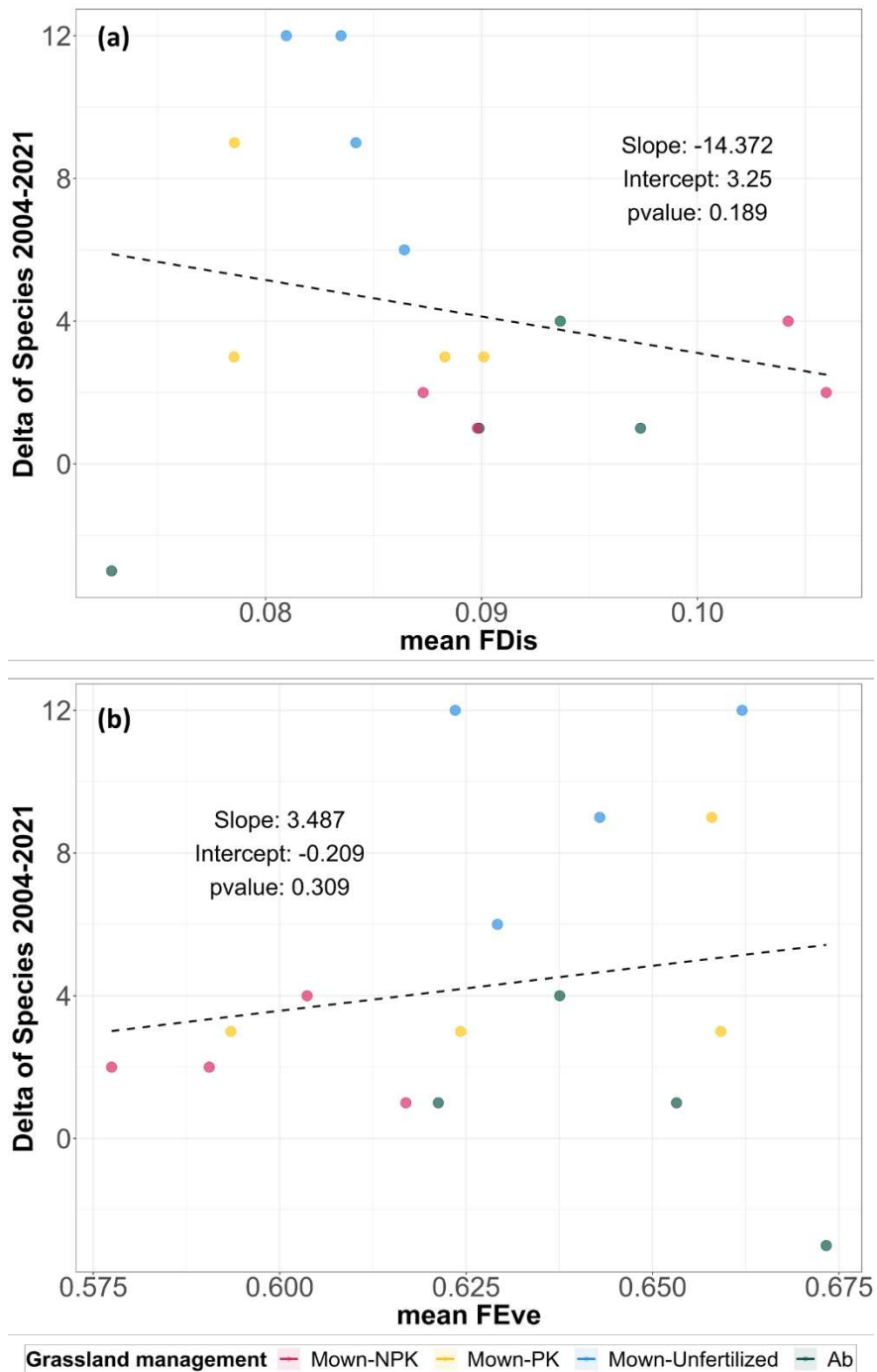


Figure S9: Relation between species richness dynamic and FDis (a) and FEve (b) indexes (Laliberté & Legendre, 2010). Relationship between change in species richness from 2004 to 2021 and the mean functional dispersion (a) and the mean functional evenness (b). Colours indicate grassland management practices: Mown-NPK, Mown-PK, Mown-Unfertilized and Ab. The dot lines represent the Poisson regression between the difference in species richness and the FDis (a) or FEve (b) indexes. The parameters (intercept, slope, and p-values) of the Poisson regression are annotated in the figure panels.

Supplementary Tables

Table S1: Community weighted moments correlation with management practices and time. Effect of the grassland management practices over the time on the community weighted moments for 4 traits (SLA, LDMC, HV and LA). We fit linear model with a random effect of the plots according to:

$lmer(\text{moment}) \sim \text{Time} * \text{Management} + (1|\text{Plot});$

in order to study the effect of the management practices over time (2004 – 2021) on the individual moments of the TADs. For each model related to each moment we compute the estimate, the standard error, the R^2 and the p-values (* $p < 0.05$ ** $p < 0.01$ *** $p < 0.001$).

Trait: SLA

Predictors	mean			variance			skewness			kurtosis		
	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p
(Intercept)	9.09 ***	0.13	<0.01	-0.40 ***	0.05	<0.01	-13.49 ***	1.06	<0.01	35.54 ***	2.50	<0.01
Year	-0.00 ***	0.00	<0.01	0.00 ***	0.00	<0.01	0.01 ***	0.00	<0.01	-0.02 ***	0.00	<0.01
Treatment [PK]	-0.07	0.19	0.70	-0.24 ***	0.07	<0.01	1.23	1.50	0.41	-3.33	3.54	0.35
Treatment [Unfertilized]	-0.33	0.19	0.08	-0.46 ***	0.07	<0.01	1.21	1.50	0.42	3.43	3.54	0.33
Treatment [Ab]	-0.30	0.19	0.11	0.08	0.07	0.22	2.97 *	1.50	0.05	-3.03	3.54	0.39
Year × Treatment [PK]	0.00	0.00	0.70	0.00 ***	0.00	<0.01	-0.00	0.00	0.42	0.00	0.00	0.37
Year × Treatment [Unfertilized]	0.00	0.00	0.08	0.00 ***	0.00	<0.01	-0.00	0.00	0.43	-0.00	0.00	0.32
Year × Treatment [Ab]	0.00	0.00	0.10	-0.00	0.00	0.22	-0.00 *	0.00	0.05	0.00	0.00	0.39
N	16 Plot			16 Plot			16 Plot			16 Plot		
Marginal R ² / Conditional R ²	0.028 / 0.042			0.005 / 0.016			0.002 / 0.006			0.004 / 0.015		

* p<0.05 ** p<0.01 *** p<0.001

Trait: LDMC

Predictors	mean			variance			skewness			kurtosis		
	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p
(Intercept)	2.01 ***	0.16	<0.01	-1.18 ***	0.05	<0.01	-19.29 ***	0.90	<0.01	6.52 ***	1.94	<0.01
Year	-0.00 ***	0.00	<0.01	0.00 ***	0.00	<0.01	0.01 ***	0.00	<0.01	-0.00 *	0.00	0.05
Treatment [PK]	0.18	0.23	0.42	-0.38 ***	0.08	<0.01	1.91	1.27	0.13	3.60	2.74	0.19
Treatment [Unfertilized]	0.25	0.23	0.27	-0.65 ***	0.08	<0.01	1.87	1.27	0.14	7.54 **	2.74	0.01
Treatment [Ab]	0.11	0.23	0.63	0.15	0.08	0.06	-0.92	1.27	0.47	-9.54 ***	2.74	<0.01
Year × Treatment [PK]	-0.00	0.00	0.42	0.00 ***	0.00	<0.01	-0.00	0.00	0.13	-0.00	0.00	0.17
Year × Treatment [Unfertilized]	-0.00	0.00	0.27	0.00 ***	0.00	<0.01	-0.00	0.00	0.14	-0.00 **	0.00	<0.01
Year × Treatment [Ab]	-0.00	0.00	0.63	-0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.47	0.00 ***	0.00	<0.01
N	16 Plot			16 Plot			16 Plot			16 Plot		
Marginal R ² / Conditional R ²	0.008 / 0.055			0.016 / 0.018			0.006 / 0.014			0.006 / 0.011		

* p<0.05 ** p<0.01 *** p<0.001

Trait: HV

Predictors	mean			variance			skewness			kurtosis		
	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p
(Intercept)	-8.80 ***	0.29	<0.01	-11.09 ***	0.21	<0.01	-52.05 ***	0.99	<0.01	-56.63 ***	2.15	<0.01
Year	0.00 ***	0.00	<0.01	0.01 ***	0.00	<0.01	0.03 ***	0.00	<0.01	0.03 ***	0.00	<0.01
Treatment [PK]	-0.39	0.41	0.34	-0.89 **	0.30	<0.01	-1.82	1.40	0.19	0.48	3.05	0.87
Treatment [Unfertilized]	-0.25	0.41	0.54	-2.36 ***	0.30	<0.01	-8.35 ***	1.40	<0.01	-11.68 ***	3.05	<0.01
Treatment [Ab]	-0.52	0.41	0.21	0.83 **	0.30	0.01	1.99	1.40	0.15	7.74 *	3.05	0.01
Year × Treatment [PK]	0.00	0.00	0.34	0.00 **	0.00	<0.01	0.00	0.00	0.19	-0.00	0.00	0.84
Year × Treatment [Unfertilized]	0.00	0.00	0.53	0.00 ***	0.00	<0.01	0.00 ***	0.00	<0.01	0.01 ***	0.00	<0.01
Year × Treatment [Ab]	0.00	0.00	0.20	-0.00 **	0.00	0.01	-0.00	0.00	0.15	-0.00 *	0.00	0.01
N	16 Plot			16 Plot			16 Plot			16 Plot		
Marginal R ² / Conditional R ²	0.012 / 0.013			0.051 / 0.052			0.044 / 0.068			0.014 / 0.059		

* p<0.05 ** p<0.01 *** p<0.001

Trait: LA

Predictors	mean			variance			skewness			kurtosis		
	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p
(Intercept)	5.89 ***	0.72	<0.01	-0.65	1.31	0.62	4.70 ***	1.08	<0.01	-5.81 *	2.53	0.02
Year	0.00	0.00	0.29	0.00	0.00	0.09	-0.00 ***	0.00	<0.01	0.00 ***	0.00	<0.01
Treatment [PK]	-2.14 *	1.02	0.04	-6.82 ***	1.85	<0.01	-3.20 *	1.52	0.04	1.02	3.58	0.78
Treatment [Unfertilized]	-1.58	1.02	0.12	-12.45 ***	1.85	<0.01	-6.38 ***	1.52	<0.01	10.49 **	3.58	<0.01
Treatment [Ab]	-1.68	1.02	0.10	3.11	1.85	0.09	3.60 *	1.52	0.02	-1.08	3.58	0.76
Year × Treatment [PK]	0.00 *	0.00	0.04	0.00 ***	0.00	<0.01	0.00 *	0.00	0.03	-0.00	0.00	0.74
Year × Treatment [Unfertilized]	0.00	0.00	0.12	0.01 ***	0.00	<0.01	0.00 ***	0.00	<0.01	-0.01 **	0.00	<0.01
Year × Treatment [Ab]	0.00	0.00	0.10	-0.00	0.00	0.09	-0.00 *	0.00	0.02	0.00	0.00	0.76
N	16 Plot			16 Plot			16 Plot			16 Plot		
Marginal R ² / Conditional R ²	0.000 / 0.001			0.003 / 0.012			0.001 / 0.002			0.002 / 0.010		

* p<0.05 ** p<0.01 *** p<0.001

Table S2: FDis and FEve correlation with management practices and time. Effect of the grassland management practices over the time on the FDis and FEve compute from multiple traits (SLA, LDMC, HV and LA) with the FD package (function dbFD). We fit linear model according to:

$lm(FDis) \sim Time * Management;$

$lm(FEve) \sim Time * Management;$

For each model related to each moment we compute the estimate, the standard error, the R^2 and the p-values (* $p < 0.05$ ** $p < 0.01$ *** $p < 0.001$).

Predictors	Functional Dispersion			Functional Evenness		
	Estimates	std. Error	p	Estimates	std. Error	p
(Intercept)	-1.08 *	0.51	0.03	7.51 *	3.36	0.03
Year	0.00 *	0.00	0.02	-0.00 *	0.00	0.04
Treatment [Mown-NPK]	-0.35	0.72	0.62	-5.12	4.75	0.28
Treatment [Mown-PK]	1.16	0.72	0.11	-4.01	4.75	0.40
Treatment [Mown-Unfertilized]	1.04	0.72	0.15	-10.15 *	4.75	0.03
Year × Treatment [Mown-NPK]	0.00	0.00	0.62	0.00	0.00	0.29
Year × Treatment [Mown-PK]	-0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.40
Year × Treatment [Mown-Unfertilized]	-0.00	0.00	0.15	0.01 *	0.00	0.03
R^2 / R^2 adjusted	0.210 / 0.188			0.091 / 0.065		

* $p < 0.05$ ** $p < 0.01$ *** $p < 0.001$

Table S3: Parameters of the SKR. Effect of the grassland management practices on the parameters of the SKR (Slope, Intercept, R^2 , TADstab and TADeve). Colours indicate grassland management practices: Mown-NPK, Mown-PK, Mown-Unfertilized and Ab. The values are computed from the relation between the kurtosis and the skewness² for each management practices on the time series 2010 – 2021. The significance refers to the position of the observed parameters compared to the random parameters, when the significance = TRUE the observation is outside the null model envelop [5% - 95%] and when the significance = FALSE the observation is inside the null model envelop [5% - 95%].

Trait: SLA										
Treatment	Slope		Intercept		R^2		TADstab		TADeve	
	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance
Ab	1.52	FALSE	2.85	FALSE	0.34	FALSE	0.72	FALSE	1.36	FALSE
Mown_NPK	0.83	TRUE	4.54	TRUE	0.20	FALSE	1.86	TRUE	3.06	TRUE
Mown_Unfertilized	0.83	TRUE	2.72	FALSE	0.22	FALSE	0.49	TRUE	0.95	TRUE
Mown_PK	0.47	TRUE	3.03	TRUE	0.09	TRUE	0.49	TRUE	1.11	FALSE

Trait: LDMC										
Treatment	Slope		Intercept		R^2		TADstab		TADeve	
	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance
Ab	1.61	FALSE	1.30	TRUE	0.93	TRUE	0.60	FALSE	1.16	FALSE
Mown_NPK	1.16	FALSE	1.49	TRUE	0.94	TRUE	0.19	TRUE	0.34	TRUE
Mown_Unfertilized	1.53	FALSE	1.91	FALSE	0.71	FALSE	0.29	TRUE	0.41	TRUE
Mown_PK	1.15	FALSE	2.01	FALSE	0.80	FALSE	0.18	TRUE	0.28	TRUE

Trait: HV										
Treatment	Slope		Intercept		R^2		TADstab		TADeve	
	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance
Ab	1.46	FALSE	1.76	TRUE	0.92	TRUE	0.32	TRUE	0.49	TRUE
Mown_NPK	1.72	FALSE	1.44	TRUE	0.95	TRUE	0.27	TRUE	0.57	TRUE
Mown_Unfertilized	1.17	FALSE	2.34	FALSE	0.44	FALSE	0.42	TRUE	0.68	TRUE
Mown_PK	1.62	FALSE	1.71	TRUE	0.74	FALSE	0.31	TRUE	0.38	TRUE

Trait: LA										
Treatment	Slope		Intercept		R^2		TADstab		TADeve	
	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance
Ab	0.32	TRUE	4.61	TRUE	0.03	TRUE	1.59	FALSE	2.87	TRUE
Mown_NPK	0.44	TRUE	3.91	TRUE	0.06	TRUE	1.25	FALSE	2.19	FALSE
Mown_Unfertilized	0.94	FALSE	2.71	FALSE	0.10	TRUE	0.62	TRUE	1.04	TRUE
Mown_PK	0.79	TRUE	3.05	FALSE	0.16	FALSE	0.72	TRUE	1.32	FALSE

REFERENCES

- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., *et al.* (2015). Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters*, 18, 834–843.
- Bektaş, B., Thuiller, W., Saillard, A., Choler, P., Renaud, J., Colace, M., *et al.* (2021). Lags in phenological acclimation of mountain grasslands after recent warming. *J Ecol*, 109, 3396–3410.
- Buisson, E., Archibald, S., Fidelis, A. & Suding, K.N. (2022). Ancient grasslands guide ambitious goals in grassland restoration. *Science*, 377, 594–598.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., *et al.* (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Chesson, P. (2000). General Theory of Competitive Coexistence in Spatially-Varying Environments. *Theoretical Population Biology*, 58, 211–237.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Cullen, A.C. & Frey, H.C. (1999). *Probabilistic techniques in exposure assessment: a handbook for dealing with variability and uncertainty in models and inputs*. Plenum Press, New York, NY.
- Dakos, V. & Kéfi, S. (2022). Ecological resilience: what to measure and how. *Environ. Res. Lett.*, 17, 043003.
- Damgaard, C. (2019). A Critique of the Space-for-Time Substitution Practice in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 416–421.
- Danet, A., Anthelme, F., Gross, N. & Kéfi, S. (2018). Effects of indirect facilitation on functional diversity, dominance and niche differentiation in tropical alpine communities. *J Vegetation Science*, 29, 835–846.
- Davison, J., Gerz, M., Hiiesalu, I., Moora, M., Semchenko, M. & Zobel, M. (2024). Niche types and community assembly. *Ecology Letters*, 27, e14327.
- De Bello, F., Lavorel, S., Hallett, L.M., Valencia, E., Garnier, E., Roscher, C., *et al.* (2021). Functional trait effects on ecosystem stability: assembling the jigsaw puzzle. *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 822–836.
- Diamond, J. (Ed.). (1975). *Ecology and evolution of communities*. 3. print. Belknap Pr, Cambridge, Mass.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., *et al.* (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171.
- Enquist, B.J., Norberg, J., Bonser, S.P., Violle, C., Webb, C.T., Henderson, A., *et al.* (2015). Scaling from Traits to Ecosystems. In: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 249–318.
- Fridley, J.D. (2003). Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants. *Journal of Ecology*, 91, 396–406.
- Fukami, T. & Nakajima, M. (2011). Community assembly: alternative stable states or alternative transient states?: Alternative transient states. *Ecology Letters*, 14, 973–984.
- Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N. & Zavaleta, E.S. (2008). Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 695–703.

- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001). Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. *Oecologia*, 129, 281–291.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., *et al.* (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87, 111–127.
- Grime, J.P. (1973). Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature*, 242, 344–347.
- Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Repr. Wiley, Chichester.
- Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J Ecology*, 86, 902–910.
- Gross, N., Bagousse-Pinguet, Y.L., Liancourt, P., Berdugo, M., Gotelli, N.J. & Maestre, F.T. (2017). Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nat Ecol Evol*, 1, 0132.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology*, 23, 1167–1178.
- Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Y., Liancourt, P., Saiz, H., Violle, C. & Munoz, F. (2021). Unveiling ecological assembly rules from commonalities in trait distributions. *Ecology Letters*, 24, 1668–1680.
- Gross, N., Liancourt, P., Butters, R., Duncan, R.P. & Hulme, P.E. (2015). Functional equivalence, competitive hierarchy and facilitation determine species coexistence in highly invaded grasslands. *New Phytol*, 206, 175–186.
- Harpole, W.S., Sullivan, L.L., Lind, E.M., Firn, J., Adler, P.B., Borer, E.T., *et al.* (2016). Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 537, 93–96.
- Harpole, W.S. & Tilman, D. (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 446, 791–793.
- Hastings, A. (2004). Transients: the key to long-term ecological understanding? *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 39–45.
- Herben, T. & Goldberg, D.E. (2014). Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: testing the consequences of dispersion of individual traits. *Journal of Ecology*, 102, 156–166.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M. & Mayfield, M.M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 43, 227–248.
- Holling, C.S. (1973). Resilience and Stability of Ecological Systems.
- Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S. & Prentice, I.C. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- Keddy, P.A. & Laughlin, D.C. (2021). *A Framework for Community Ecology: Species Pools, Filters and Traits*. 1st edn. Cambridge University Press.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct Ecol*, 29, 592–599.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.

- Laliberté, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., *et al.* (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13, 76–86.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail: *Plant response and effect groups*. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Lawton, J.H. (1999). Are There General Laws in Ecology? *Oikos*, 84, 177.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F.T., Maire, V., De Bello, F., Fonseca, C.R., *et al.* (2017). Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*, 105, 1058–1069.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Saiz, H., Maestre, F.T., Ruiz, S., Dacal, M., *et al.* (2021). Functional rarity and evenness are key facets of biodiversity to boost multifunctionality. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 118, e2019355118.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Xiao, S., Brooker, R.W., Gross, N., Liancourt, P., Straile, D., *et al.* (2014). Facilitation displaces hotspots of diversity and allows communities to persist in heavily stressed and disturbed environments. *J Veg Sci*, 25, 66–76.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., *et al.* (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Levin, S.A. (1998). Ecosystems and the Biosphere as Complex Adaptive Systems. *Ecosystems*, 1, 431–436.
- Liancourt, P., Viard-Crétat, F. & Michalet, R. (2009). Contrasting community responses to fertilization and the role of the competitive ability of dominant species. *J Vegetation Science*, 20, 138–147.
- Liu, C., Li, Y., Yan, P. & He, N. (2021). How to Improve the Predictions of Plant Functional Traits on Ecosystem Functioning? *Front. Plant Sci.*, 12, 622260.
- Loranger, J., Munoz, F., Shipley, B. & Violle, C. (2018). What makes trait–abundance relationships when both environmental filtering and stochastic neutral dynamics are at play? *Oikos*, 127, 1735–1745.
- Louault, F., Pottier, J., Note, P., Vile, D., Soussana, J.-F. & Carrère, P. (2017). Complex plant community responses to modifications of disturbance and nutrient availability in productive permanent grasslands. *J Veg Sci*, 28, 538–549.
- Maalouf, J.-P., Le Bagousse-Pinguet, Y., Marchand, L., Touzard, B. & Michalet, R. (2012). The interplay of stress and mowing disturbance for the intensity and importance of plant interactions in dry calcareous grasslands. *Annals of Botany*, 110, 821–828.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.
- Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L. da S., *et al.* (2012). Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytol*, 196, 497–509.
- Májeková, M., Paal, T., Plowman, N.S., Bryndová, M., Kasari, L., Norberg, A., *et al.* (2016). Evaluating Functional Diversity: Missing Trait Data and the Importance of Species Abundance Structure and Data Transformation. *PLoS ONE*, 11, e0149270.

- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S. & Vesk, P.A. (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 423–431.
- Michalet, R., Delerue, F. & Liancourt, P. (2023). Disentangling the effects of biomass and productivity in plant competition. *Ecology*, 104, e3851.
- Michalet, R., Delerue, F., Liancourt, P. & Pugnaire, F.I. (2021). Are complementarity effects of species richness on productivity the strongest in species-rich communities? *Journal of Ecology*, 109, 2038–2046.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Bellwood, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 167–177.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., *et al.* (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, 353, 288–291.
- Odum, E.P. (1969). The Strategy of Ecosystem Development: An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. *Science*, 164, 262–270.
- Quétier, F., Thébault, A. & Lavorel, S. (2007). Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs*, 77, 33–52.
- Reich, P.B. (2014). The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- Schamp, B.S., Chau, J. & Aarssen, L.W. (2008). Dispersion of traits related to competitive ability in an old-field plant community. *Journal of Ecology*, 96, 204–212.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605–611.
- Suding, K.N. (2011). Toward an Era of Restoration in Ecology: Successes, Failures, and Opportunities Ahead. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 42, 465–487.
- Suding, K.N., Goldberg, D.E. & Hartman, K.M. (2003). RELATIONSHIPS AMONG SPECIES TRAITS: SEPARATING LEVELS OF RESPONSE AND IDENTIFYING LINKAGES TO ABUNDANCE. *Ecology*, 84, 1–16.
- Suding, K.N. & Gross, K.L. (2006). Modifying native and exotic species richness correlations: the influence of fire and seed addition. *Ecological Applications*, 16, 1319–1326.
- Temperton, V.M. (Ed.). (2004). *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Science and practice of ecological restoration. Island Press, Washington, DC.

- Tognetti, P.M., Prober, S.M., Báez, S., Chaneton, E.J., Firn, J., Risch, A.C., *et al.* (2021). Negative effects of nitrogen override positive effects of phosphorus on grassland legumes worldwide. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 118, e2023718118.
- Törnroos, A. & Bonsdorff, E. (2012). Developing the multitrait concept for functional diversity: lessons from a system rich in functions but poor in species. *Ecological Applications*, 22, 2221–2236.
- Török, P., Brudvig, L.A., Kollmann, J., N. Price, J. & Tóthmérész, B. (2021). The present and future of grassland restoration. *Restoration Ecology*, 29, e13378.
- Van Meerbeek, K., Jucker, T. & Svenning, J. (2021). Unifying the concepts of stability and resilience in ecology. *Journal of Ecology*, 109, 3114–3132.
- Vellend, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183–206.
- Vellend, M., Srivastava, D.S., Anderson, K.M., Brown, C.D., Jankowski, J.E., Kleyhans, E.J., *et al.* (2014). Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123, 1420–1430.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008). NEW MULTIDIMENSIONAL FUNCTIONAL DIVERSITY INDICES FOR A MULTIFACETED FRAMEWORK IN FUNCTIONAL ECOLOGY. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Weiher, E., Clarke, G.D.P. & Keddy, P.A. (1998). Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species. *Oikos*, 81, 309.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme.
- Willems, J.H. & Van Nieuwstadt, M.G.L. (1996). Long-term after effects of fertilization on above-ground phytomass and species diversity in calcareous grassland. *J Vegetation Science*, 7, 177–184.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.

**Chapitre 3 – Une complémentarité
entre les espèces dominantes et
subordonnées détermine
l'assemblage et la dynamique des
communautés**

Chapitre 3 – Une complémentarité entre les espèces dominantes et subordonnées détermine l'assemblage et la dynamique des communautés

1. Présentation

Dans ce troisième chapitre de thèse, nous explorerons la relation entre l'abondance des espèces et les distributions de traits à l'échelle des communautés. Plus particulièrement, le chapitre 2 nous a montré que les distributions de traits ne sont pas liées au hasard, mais suivent des lois d'assemblage qui dépendent des pratiques en prairies. Par exemple, la SLA suit des distributions équitables dans les traitements non fertilisés de notre expérimentation long terme. Au contraire, dans les prairies de fauche fertilisées la SLA se structurait suivant des distributions inéquitables et pointues. Comment s'agencent les espèces dominantes et subordonnées en fonction de leurs traits ? Comment une distribution d'abondance d'espèces asymétrique (SAD log-normal) peut être associée à une distribution fonctionnelle uniforme ? Notre ambition a donc été d'explorer l'origine des schémas fonctionnels et structurels observés dans le chapitre 2. Nous tenterons en particulier d'expliquer la relation entre distribution d'abondance des espèces et distribution d'abondance des traits, en se basant sur les hypothèses : (i) d'une importance de l'ensemble des espèces, qu'elles soient abondantes ou non, dans l'émergence des patrons de diversité fonctionnelle et d'assemblage des communautés, (ii) d'une complémentarité fonctionnelle entre espèces abondantes et peu abondantes.

Afin de caractériser l'émergence d'un assemblage fonctionnel stable et équitable, nous avons développé un procédé de manipulation artificiel du nombre d'espèces (suppression successives ordonnées d'espèces à la communauté en fonction de leur niveau d'abondance) à partir de différents jeux de données :

- (i) Des communautés prairiales gérées expérimentalement ;
- (ii) Des communautés prairiales observées dans des exploitations agricoles européennes à différentes latitudes et donc dans différentes conditions pédoclimatiques ;

(iii) Des communautés végétales naturelles des écosystèmes arides du monde entier.

Ces manipulations consistent à supprimer fictivement des espèces en fonction de leur niveau d'abondance (rang). En supprimant d'une part les espèces moins abondantes (subordonnées *sensu* Grime 1998) et d'autre part les espèces les plus abondantes (dominantes *sensu* Grime 1998) il est possible d'étudier la contribution des espèces en fonction de leur abondance aux distributions de traits et donc de mieux comprendre la structuration des communautés végétales naturelles et gérées.

Les communautés virtuelles ainsi créées ont été analysées par l'approche SKR et plus spécifiquement le R package `TAD` développé dans le premier chapitre (Chapitre 1). L'approche SKR sur ces différentes communautés manipulées a permis de mettre en évidence des similitudes dans l'assemblage des communautés du monde entier. Plus particulièrement, les communautés naturellement assemblées sont associées à des distributions de traits stables et équitables ; un schéma fonctionnel comparable aux communautés prairiales non fertilisées. Cette équitabilité fonctionnelle et cette stabilité des assemblages provient d'une structuration spécifique de la communauté autour d'un grand nombre d'espèces peu abondantes fonctionnellement redondantes mais différentes d'un faible nombre d'espèces abondantes. Les espèces subordonnées et dominantes sont fonctionnellement complémentaires ce qui explique la stabilité et l'équitabilité observées pour les distributions de traits et des assemblages.

2. Contribution personnelle

- Mobilité de 3 mois en Ecosse afin d'acquérir les méthodes nécessaires à cette étude (Accueilli dans l'unité de Robin Pakeman du *James Hutton Institute* à Aberdeen) (Annexe IV).
- Développement du cadre conceptuel de l'analyse et du protocole de manipulation des communautés par suppressions ordonnées d'espèces.
- Développement du script des analyses statistiques.
- Conduite des analyses.
- Interprétation et mise en forme graphique des résultats.

- Co-rédaction de l'article (Chapitre 3).

3. Valorisation

Ce chapitre fait l'objet de plusieurs stratégies de valorisation :

- (i) Une valorisation sous la forme de deux articles : Un article présentant les résultats clés de ce chapitre (la complémentarité fonctionnelle entre espèces dominantes et subordonnées explique la stabilité et l'équitabilité des d'assemblages) obtenues à partir des données sur prairies permanentes gérées expérimentalement (Chapitre 3 Partie 1). Un article sur la généralité de ces patrons de diversité fonctionnelle et d'assemblage observés pour des communautés végétales naturelles et gérées du monde (Chapitre 3 Partie 2).
- (ii) Une valorisation sous la forme d'un article « global » mobilisant des jeux de données supplémentaires, sur des communautés végétales du monde entier, avec l'idée de marquer la généralité dans les patrons de diversité fonctionnelle et d'assemblage observées ce qui suggérerait pour l'existence de règles générales d'assemblage.

4. Article

Title: Functional complementarity between dominant and subordinate species drives community assembly and dynamics

Authors

Nathan Rondeau^{1*} (nathan.rondeau@inrae.fr), Yoann Le Bagousse-Pinguet² (yoann.pinguet@imbe.fr), Frédérique Louault¹ (frederique.louault@inrae.fr), Pascal Carrère¹ (pascal.carrere@inrae.fr), Katja Klumpp¹ (katja.klumpp@inrae.fr), Pierre Liancourt³ (pierre.liancourt@gmail.com), Nicolas Gross¹ (nicolas.gross@inrae.fr)

¹UCA, INRAE, VetAgro Sup, UMR Ecosystème Prairial, 63000 Clermont-Ferrand, France.

²Aix Marseille Univ, CNRS, Avignon Université, IRD, IMBE, Aix-en-Provence, 50 France

³State Museum of Natural History Stuttgart, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Germany

*Authors for correspondence:

Nathan Rondeau: nathan.rondeau@inrae.fr

Acknowledgments

We thank the staff of INRAE-UREP0874 for technical expertise in field measurements and laboratory analysis. The experiment is part of the SOERE-ACBB project (<http://www.soere-acbb.com>) funded by Allenvi and the French National Infrastructure AnaEE-F through ANR-11-INBS-0001. This work has received financial support from the Biosefair Meta-programme (INRAE) and Clermont Auvergne Metropole through the co-funding of CIR-AES of the CAP 20-25 I-Site project.

Author contributions

N.R., Y.L.B.-P., P.L. and N.G. developed the original idea of the study, with inputs from all co-authors. F.L. organized and conducted the botanical survey. Statistical analyses were performed by N.R. and N.G. N.R. and N.G. wrote the first draft. All authors contributed to the draft revisions and gave final approval for publication.

Conflict of interest statement

In agreement with all co-authors we declare no conflict of interest.

ABSTRACT

Natural communities are dominated by a small number of species interacting with many low abundance and subordinate species. Understanding how dominant species interact and coexist with the many subordinate species is fundamental to anticipating biodiversity responses to ongoing global change. To address these modern challenges, assessing the contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions can help to better understand how communities assemble in space and time. Here, we investigated the contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions in natural and managed ecosystems. We combined (Part. 1) time-series data from long-term land-use experiments and (Part. 2) observational data from extensively and intensively managed grasslands and natural ecosystems. Our results showed that subordinates and dominant species assemble in a complementary way, explaining the emergence of highly even and stable functional assemblages. Furthermore, we found common patterns to occur between natural and managed systems over time and space, suggesting that complementarity between dominant and subordinate species is a common rule governing the dynamics and assemblage of natural and semi-natural ecosystems. Overall, our study highlights the potential existence of general assembly rules that influence the way species interact and coexist.

Key words: Trait abundance distribution (TAD), Species abundance distribution (SAD), Subordinate, Community assembly rules, Grassland management, Functional redundancy, Coexistence.

INTRODUCTION

Natural communities are dominated by a small number of species and host many low abundance species (i.e., subordinate and transient species, *sensu* Grime 1998), resulting in the common pattern of log-normal species abundance distributions (SADs; Callaghan *et al.* 2023; MacArthur 1957) (Fig. 1.a). Contrasting theories have been proposed to explain such an emergent pattern. While dispersal limitation and stochastic processes alone have been able to successfully predicted SADs in some cases (Chave 2004; Hubbell 2001), recent evidence suggests that community dynamics cannot be understood without considering deterministic processes such as habitat filtering and niche differentiation (MacArthur & Levins 1967; Silvertown 2004). Understanding how dominant species interact with the many subordinate species is fundamental to better predicting biodiversity and ecosystem responses to ongoing global change (Isbell *et al.* 2023; Leitão *et al.* 2016).

Habitat filtering (Keddy 1992) is one of the most influential concepts in ecology, being central to many studies of plant community assembly, biogeography and trait-based modelling (Gross *et al.* 2024; Joswig *et al.* 2021; Keddy & Laughlin 2021; Kraft *et al.* 2015; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017; Swenson *et al.* 2012; Van Bodegom *et al.* 2014). Under the habitat filtering hypothesis, species abundance simply results from a probabilistic relationship between species traits and the local environment (Shipley *et al.* 2006). For instance, dominant species are predicted to have the trait values that best match the local abiotic or biotic conditions (Keddy & Laughlin 2021; Mc Gill *et al.* 2006), while subordinate species have low abundance because they are less adapted to local environmental conditions. Habitat filtering theory has been successful in predicting changes in the abundance of dominant species along successional (e.g. Shipley *et al.* 2006) and resource gradients, but has shown limitations in predicting changes in the abundance of subordinate species (Warton *et al.* 2015).

At the community level, habitat filtering predicts a normal or leptokurtic abundance distribution of species traits (trait abundance distribution, TADs hereafter, Enquist *et al.* 2015; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017), where the mean trait value of the community represents the trait of the dominant species that best matches the environment (see the “Trait optimal” in Enquist *et al.* 2015) and the dispersion of the trait values represent the strength of the filtering effect (Violle *et al.* 2007). However, emerging empirical evidence suggests that TADs

have complex shapes that strongly deviate from a Gaussian distribution, i.e., they can have asymmetric flat, peaked or multimodal shapes (Denelle *et al.* 2019; Enquist *et al.* 2015; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017; Rondeau Chapter 2). These discrepancies highlight some of the limitations of habitat filtering in explaining community-level patterns alone, and caution us to consider other processes, such as niche differentiation, which may be important in explaining the long-term persistence of species richness and the maintenance of functional diversity within communities (Gross *et al.* 2015; Kraft *et al.* 2015; Levine & HilleRisLambers 2009; Maire *et al.* 2012).

Niche differentiation can shape trait distributions by selecting species on multiple optimal trait values simultaneously, according to the hypothesis that different functional strategies may have equal fitness in a given environment (e.g. grazing-avoidant vs. grazing-tolerant species in pastures, Milchunas & Noy-Meir 2002; or shade-tolerant species coexisting with a tall shade-intolerant competitor in productive environments, Fridley 2003). In this case, trait diversity may increase through selection of dominant species at the opposite ends of the local trait spectrum (Botta-Dukát 2005), leading to bimodal TADs at the community-level (Laughlin 2014; Laughlin *et al.* 2015; Mason *et al.* 2005; Mason & De Bello 2013). However, this theoretical scenario does not account for the many subordinate species that may contribute to community structure and functioning (Gross *et al.* 2017; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2021; Mariotte *et al.* 2013). Within communities, subordinate species can interact in a predominant way with the most frequent one, i.e., the dominant species (Garbin *et al.* 2016; Grime 1998; Mariotte *et al.* 2013; Scherrer & Guisan 2019). In this context, trait dissimilarity between dominant and subordinate species has been shown to promote their coexistence through stabilising niche differences and density-dependent mechanisms (Chesson 2000; HilleRisLambers *et al.* 2012; Levine & HilleRisLambers 2009; Maire *et al.* 2012). At the community level, these processes may promote highly even and flat-tailed TADs (Danet *et al.* 2018; Gross *et al.* 2017; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017; Rondeau Chapter 1 & 2). These empirical patterns support the hypothesis that “functional complementarity” between subordinate and dominant species occurs in natural communities that promote highly even TADs.

Land use intensification alters the interactions between dominant and subordinate species, and can therefore influence TADs in managed communities (Gossner *et al.* 2016; Gross *et al.* 2009; Laliberté *et al.* 2010); Rondeau Chapter 1 & 2). For example, in Chapter 2, we observed highly even and stable TADs for specific leaf area (SLA) to occur in extensively managed (unfertilized) grasslands, while this pattern shifts to highly peaked and uneven SLA TADs in fertilized grasslands. SLA is a key marker of plant resource use strategy, and therefore may well reflect how plants respond to biotic interactions, and land-use intensification through higher fertilization rates (Garnier *et al.* 2004; Gross *et al.* 2009; Newbold *et al.* 2016). Highly even TADs have also been observed for SLA in naturally assembled communities, suggesting for a coexistence of species with contrasting resources use strategies (Danet *et al.* 2018; Gross *et al.* 2017; Liu *et al.* 2021). In contrast, fertilization may act as a filter hat selects a narrow set of SLA values, leading to a reduction in the diversity resources used strategies. In highly fertilized and intensively managed grasslands, tall and fast-growing species may develop a disproportionately large competitive effect on local resources, reduce the importance of stabilising processes, and themselves act as a biotic filter excluding less competitive subordinate species (Grime 1973, 2006; Maire *et al.* 2012; Rondeau Chapter 1 & 2). However, no study has explicitly assessed the contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions in natural or semi-natural ecosystems compared to intensively managed ecosystems. This knowledge may be critical to better understand why land use intensification is one of the major treats to grassland diversity worldwide (Newbold *et al.* 2016).

Here, we assessed the contribution of dominant and subordinate species to trait abundance distributions in natural and managed ecosystems. We used: (Part. 1) Time-series data from a long-term fertilization experiment mimicking management practices observed in extensively and intensively managed grasslands (Fig. 1; Louault *et al.* 2017; Rondeau Chapter 2); (Part. 2) Data from observational studies collecting data from 252 natural and managed ecosystems worldwide (128 managed grasslands in Europe; 124 dryland ecosystems). We tested the hypothesis that functional complementarity between dominant and subordinate traits occurs in extensively managed grasslands, resulting in highly uniform distributions of trait abundance (Danet *et al.* 2018; Gross *et al.* 2017; Liu *et al.* 2021). We also hypothesised

that land use intensification shifts the relationship between dominant and subordinate species as asymmetric competition may filter out functionally dissimilar species, in line with the prediction of the habitat filtering hypothesis (Herben & Goldberg 2014; Keddy 1992; Keddy & Laughlin 2021). Finally, we explored the consequences of this finding for community stability and species coexistence, and discussed its implications for ecosystem functioning.

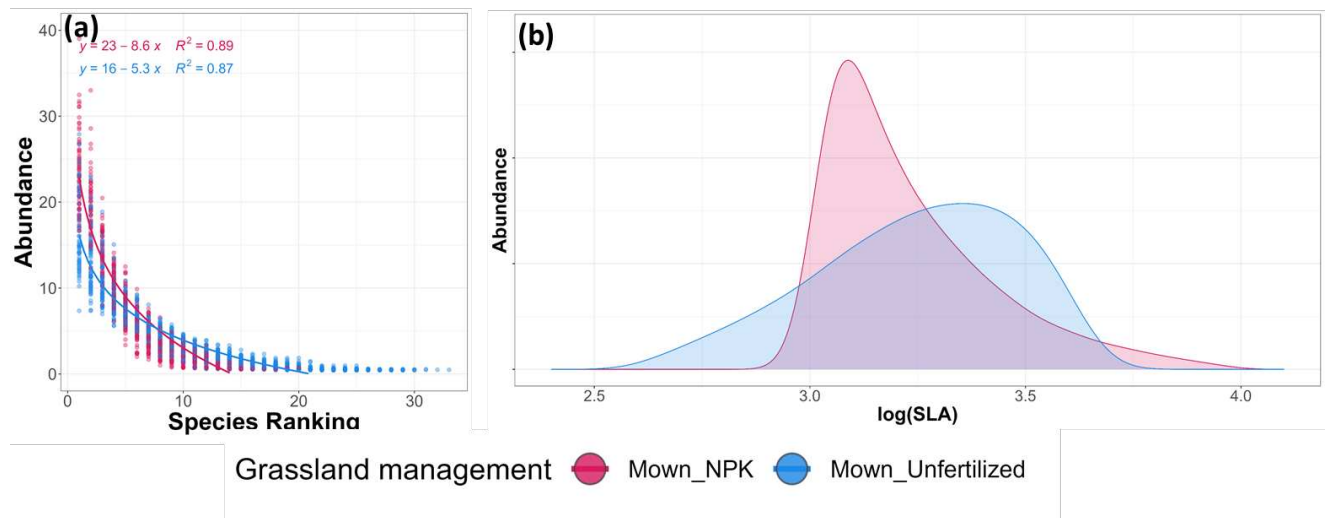


Figure 1: Species (a) and trait abundance distributions (b) in unfertilized and fertilized treatments of the land use experiment. Blue and red colours indicate unfertilized and fertilized treatments, respectively. In panel (a), species were ranked according to their relative abundance. Dots represent the abundance of the species measured in a given year in a given experimental plot. For each treatment, we fitted a linear relationship between the species rank and the $\log(\text{abundance})$. We report the regression parameters for each treatment (R^2 , Slope and Intercept). In panel (b), trait distributions are generated using the four moments of the distribution averaged over the time series 2010 – 2021 in unfertilized and fertilized treatments (pearson function; R package PearsonDS). Both species and trait abundance distributions were more even in the unfertilized treatment than in the fertilized treatment.

PART. 1 - The long-term land use experiment

METHODS

Experimental design

We used a long-term experiment started in spring 2004 (first year of sampling before the application of the land-use treatments) and set up on a species-poor (mean = 17.56; sd = 1.99

plant species), productive and intensively managed 3 ha grassland field in the Massif-central (France, Theix: 45°43'23" N, 03°1'21" E). The grassland was dominated by tall and fast-growing species (e.g. grass species, *Lolium perenne*, *Elytrigia repens*, *Alopecurus pratense*, *Poa pratensis*, and *Festuca arundinacea*; dicot species, *Taraxacum officinalis*; legume species, *Trifolium repens*) (Louault et al., 2017). The climate is semi-continental (mean annual rainfall: 770 mm/year, mean annual temperature: 8.7°C on the period 2000 - 2021) and the altitude is 880 m.a.s.l. The bedrock is granitic and the soil has Cambisol soil characteristics.

Contrasting land use treatments were applied each year from 2005 to 2021. Four replicates of each treatment were established in sixteen 400 m² grassland plots (Louault *et al.* 2017). We focus on two specific treatments with contrasting nutrient inputs:

- (i) The Mown-Fertilized treatment with three cuts per year and a mineral addition of N (250.6 kgN.ha⁻¹), P (26.3 kgP.ha⁻¹) and K (158.2 kgK.ha⁻¹). This level of fertilization is typical of intensively managed grasslands in Europe (Allan et al., 2015);
- (ii) The Mown-Unfertilized management with three cuts per year and no fertilization. The absence of fertilization reflects an extensive land use. This treatment aims to restore plant diversity, as the effect of nutrient export by mowing can reduce ecosystem eutrophication with long-term beneficial effects on species richness (Rondeau Chapter 2).

Plant species abundance

Each year between 2004 and 2021 (except 2005 and 2009), we conducted a botanical survey to record changes in plant species richness and abundance using 40 pin-points along fixed transects. We then calculated the relative abundance (AB_i) of each species i within each plot and each year, as the % of the species occurrence divided by the sum of all species occurrences) (Louault *et al.* 2017). A total of 110 species were observed over the course of the experiment on the two different types of management practices.

Plant trait data

SLA trait data were retrieved from the TRY database (data extraction: 02/27/2023) (Kattge *et al.* 2020), and were available for 105 out of the 110 species identified in the design. We averaged the trait values when multiple trait data were available for a given species. Species mean trait values are markers of species functional strategy (*sensu* Grime 1979) and species niche centroids (Maire *et al.* 2013; Silvertown 2004; Treurnicht *et al.* 2020). Therefore, changes in trait distributions can be directly interpreted as the selection for different species characterised by contrasting ecological strategies. SLA traits were log-transformed prior to the analysis to improve the detection of functional community patterns (Májeková *et al.* 2016).

Statistical analyses

To assess the relative contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions, we first ranked all species from the most to the least abundant in each year in each plot. We then sequentially removed species from the most abundant to the least abundant in successive steps to assess the contribution of subordinate species to the trait distribution. We repeated this procedure in the reverse, i.e., by removing species from the least abundant to the most abundant, to assess the contribution of dominant species to community patterns using the Skewness-Kurtosis relationship (SKR, Rondeau Chapter 1).

In each successive step of species removal, we calculated the four moments of the trait distribution observed in each plot in each year ($n = 96$ observations). We then fitted the SKR using the function `lm` from the R package `lme4` over all plots and dates ($n = 48$ observations/management practice) for each management practice, such as:

$$lm(Kurtosis) \sim \beta Skewness^2 + \alpha \quad (Eq. 1);$$

where β is the slope, and α is the Y-intercept of the SKR. We also calculated the observed the R^2 and the TADstab (referring to the RMSE as a stability index, Rondeau Chapter 1) of the relationship.

The SKR framework can also be used to quantify the extent to which trait diversity is maximised (TADeve, Rondeau Chapter 1). To do this, we focused on the distance to the skew-

uniform distribution. The skew-uniform sets a mathematical limit to the highest degree of trait evenness predicted for any degree of skewness, i.e., the potential maximum of trait evenness (the skew-uniform boundary). This distance quantifies the extent to which an observed trait distribution deviates from the potential maximum of trait evenness, regardless of the degree of skewness. The distance is therefore a measure of trait evenness corrected for the asymmetry of the distribution. Distance to maximum evenness was calculated using the methods presented in Chapter 1: The TADeve.

In each step, we used a null model to compare the observed SKR parameters against the SKR signals of 1000 random communities for each of the management practices. The randomisations aimed to control for community characteristics (i.e., species richness and species abundance distributions), but randomised the trait values across species to break the observed relationship between traits and species abundance. Therefore, the randomisation of trait values avoided any bias in the null predictions favoured by local variation in the number and cover of species observed at the community scale. The 1000 randomisation were performed once for complete communities, and these randomised communities were then manipulated by removing species according to their rank as described above (from the most to the least abundant species, and from the least to the most abundant species). Finally, we compared the observed parameter values with the distribution of the null SKR parameters by using the SES approach (95% Confidence Interval, CI).

Deviations of the SKR parameters from null predictions provide information on community assembly processes. Specifically, we focused on two parameters, TADeve (distance to maximum trait evenness) and TADstab (RMSE) of the SKR, respectively, to interpret the patterns of the SKR (Rondeau Chapter 1):

- (i) A lower TADeve than expected by chance indicates that trait evenness is maximised (Gross *et al.* 2017). In this case, the tails of the distribution are thicker than expected by chance indicating that functionally contrasting species are more abundant than expected by chance. A TADeve higher than expected by chance indicates that trait distributions are peaked and highly uneven (Gross *et al.* 2017). In this case, the tails of the distribution are thinner than expected

by chance, indicating that functionally contrasting species show lower abundance than expected by chance;

- (ii) A lower TADstab than expected by chance indicates that a low spatio-temporal variability in trait distributions. This pattern suggests that trait assemblages are highly stable over time. A higher TADstab than expected by chance indicates that a high spatio-temporal variability of trait distributions. This pattern indicates that trait assemblages are highly unstable.

For all analyses we used data from 2010-to-2021, so that our results are not influenced by the lagged response to experimental treatments (Rondeau Chapter 2). All analyses were performed using R v.4.0.5 statistical software.

RESULTS

Response of trait distributions to species removal in the long-term land use experiment

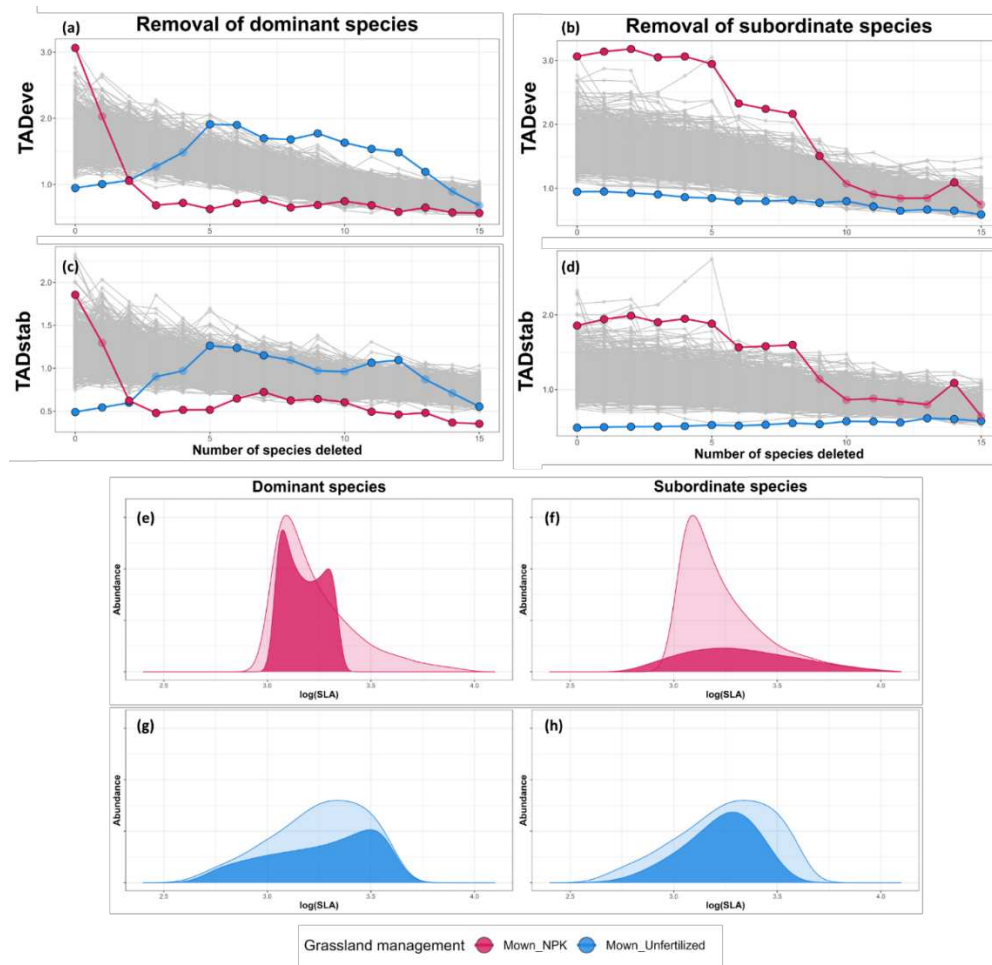


Figure 2: Contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions. Panels (a) and (b) show TADeve in response to species removal (distance to the skew uniform). Panels (c) and (d) show TADstab in response to species removal (RMSE). In panels (a) and (c) species were removed from the most abundant to the least abundant species (dominant species removal). In panels (b) and (d) species were removed from the least to the most abundant species (subordinate species removal). Grey dots and lines refer to null model expectations (1000 runs per number of species removed). Bright dots indicate that observations were outside of the 0.95 confidence interval of the null prediction. Light dots indicate that the observed values are not different from the null expectation. Panels (e), (f), (g) and (h) show the TADs of dominant and subordinate species. Bright colours denote complete communities without elimination of species. Filled colours refer to dominant (e & g) and subordinate (f & h) TADs.

In the unfertilized management practice, the trait distributions were closer to the uniform distribution (lower TADeve) and more stable (lower TADstab) than expected by chance when all species were considered (no species removed, blue lines in Fig. 2.a & d; Tab. S1). Removal of the five most dominant species shifted the pattern from a highly even to a peaked

distribution (Fig. 2.h). In addition, the distributions of subordinate species show higher TADeve than random expectation (when the number of dominant species removed >5 , Fig. 2.a). This response pattern suggests that (i) dominant species are functionally distinct from subordinate species; (ii) subordinate species share the same range of trait values, i.e., they are functionally redundant. We observed the same pattern for TADstab (blue line, Fig. 2.c), as this index shifted from lower to higher than expected by chance when dominant species were removed (number species removed >5).

Removal of subordinate species did not affect the pattern of TADs (blue lines in Fig. 2.b & d). After the removal of the 15 least abundant species, we still observed a trait distribution with lower TADeve (Fig. 2.b) and TADstab (Fig. 2.d). This result indicated that the most dominant plant in the unfertilized grassland had a contrasting trait value (Fig. 2.g). Taken together, these results showed that highly even and flat distributions resulted from a functional complementarity between dominant and subordinate species, with functionally distinct dominants occupying the opposite end of the trait spectrum and functionally redundant subordinates filling the empty functional space within the bulk of the distribution (Fig. 2.g & h).

We observed opposite patterns in the fertilized treatments (red line in Fig. 2). In this case, trait distributions were highly peaked and less stable than expected by chance when considering all species (no species removed, red lines in Fig. 2.a & d; Tab. S1). Removal of the two most dominant species shifted TADs from highly peaked to highly even (Fig. 2.f). Distributions of subordinate species in the fertilized treatment had a lower TADeve and TADstab than random expectation (when the number of dominant species removed was >2 , red line in Fig. 2.a & c). More evenness means thicker tails than expected by chance, indicating that subordinate species with extreme trait values had relatively higher abundances than expected by chance. As in the unfertilized treatments, removal of subordinate species did not affect trait distribution in the fertilized treatment (red lines Fig. 2.b & d). The trait distribution remained highly peaked and unstable suggesting that dominant plants were functionally similar and occupied the bulk of the distribution (Fig. 2.e).

DISCUSSION

Contribution of dominant and subordinate species to TADs

Consistent with our hypothesis, we observed a functional complementarity between dominant and subordinate species in unfertilized grasslands. We found that the removal of dominant species shifted TADs from highly even to peaked distributions (Fig. 2). This result suggests that subordinate and dominant species are functionally distinct and that subordinate species are functionally redundant, i.e. they occupy a narrow range of trait values (Rosenfeld 2002). The emergence of flat uniform TADs therefore results from a functional complementarity between few dominant species and the many functionally similar subordinate species. This pattern may typically reflect the importance of niche differentiation processes, which promote the coexistence between subordinate and dominant species through limiting similarities and associated density-dependent mechanisms (Chesson 2000; Maire *et al.* 2012; Mayfield & Levine 2010). The fact that community-level trait distributions maximised evenness (closer to the uniform distribution than expected by chance, lower TADeve values) reveals the strength of niche differentiation processes driving overall community structure as it promotes the co-dominance of contrasting phenotypes (Gross *et al.* 2017). Our results are consistent with theoretical and empirical evidence on the role of subordinate species in driving ecosystem functioning (Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2019; Loreau *et al.* 2001; Mariotte *et al.* 2013), as the sum of many functionally similar subordinate can equal the influence of dominant plants on grassland functional structure (See *Mass-ratio Theory* in Grime 1998).

Dominant and subordinate species assembled in an opposite way in fertilized compared to unfertilized grasslands. These grasslands were characterised by highly peaked and uneven distributions, reflecting the overdominance of a few functionally similar species and the exclusion of functionally rare phenotypes (e.g. asymmetric competition; Rondeau Chapter 2; Gross *et al.* 2021; Herben & Goldberg 2014; Schamp *et al.* 2008). In this case, the removal of dominant species shifted TADs from peaked to uniform (Fig. 2). The remaining subordinate species that persisted in this competitive environment showed a wide range of trait values and a low level of functional redundancy (Rosenfeld 2002). Our results are consistent with the general observation that the management intensification decreases

functional redundancy (Gossner *et al.* 2016; Laliberté *et al.* 2010). Furthermore, we also showed that subordinate species with extreme phenotypes were more abundant than expected by chance. This result suggests that species that are functionally distant from the dominants gain advantages, and that niche differentiation may still play a role by promoting the maintenance of functionally rare phenotypes in species-poor and competitive environments (Chesson 2000; Maire *et al.* 2012).

Functional differences between subordinates promote greater stability

Functional differences among subordinate species translated into contrasting temporal dynamics in fertilized and unfertilized grassland communities. Considering only subordinate species, we found that TADs were respectively more stable than expected by chance in fertilized grasslands, and less stable than expected by chance in unfertilized grasslands. However, the pattern of functional diversity does not necessarily reflect the stability of individual subordinate species within communities. Indeed, in contrast to what was observed for rare trait values, we observed a higher stability in the abundance of subordinate species in unfertilized compared to fertilized grasslands (Fig. S1). Within communities, subordinate species may preferentially interact with dominants and not among themselves (Garbin *et al.* 2016; Grime 1998; Mariotte *et al.* 2013; Scherrer & Guisan 2019). Being functionally different from the dominants may therefore stabilise the abundance of subordinate species over time in unfertilized grasslands (through stabilising niche differences *sensu* Chesson 2000), a pattern consistent with the high stability of TADs observed when dominants and subordinates are considered together (Fig. 2, no species removed). In contrast, trait differences may reflect asymmetric responses to competition in fertilized grasslands and higher competitive exclusion of subordinate species (Gross *et al.* 2021; Herben & Goldberg 2014; Schamp *et al.* 2008), resulting in lower species richness in fertilized compared to unfertilized grasslands (Rondeau Chapter 2; Gough *et al.* 2000; Mittelbach *et al.* 2001). These results further support our main hypothesis of an emergent complementarity between dominant and subordinate species, that promotes the long-term and stable persistence of many subordinates in species-rich extensively managed grasslands (Chapter 2).

The higher variability of subordinate trait distributions may reflect the competitive exclusion of transient species (*sensu* Grime 1998), which are functionally similar to dominants in unfertilized grasslands. The removal of subordinate species from the trait assemblage did not alter the evenness of the TADs (Fig. 2.b & d). This result indicates that dominant species were functionally contrasting in unfertilized grasslands, and occupying opposite ends of the local trait spectrum (Fig. 2.g & h), consistent with the idea that dominant species are selected according to multiple trait optima (Laughlin *et al.* 2015). Our analysis further showed that most subordinate species occupied a narrow range of trait values not occupied by the dominants within the bulk of the trait spectrum. In this configuration, transient species were those closer to the dominant species and were characterised by higher instability and lower abundance than expected by chance (Fig. 2.e & f). Overall, our results are consistent with the niche-filling hypothesis (Price *et al.* 2014), whereby subordinate species are selected within communities because they complement the dominants, i.e., they occupy the vacant niche space (Harpole & Tilman 2007).

PART. 2 - Observational studies

In the following section we will use data from managed and natural grasslands observed through space in order to understand the degree of genericity of the pattern observed for the long-term experimental grasslands (Part. 1). In other words:

- (i) Contrasting assemblages depending on the management practices;
- (ii) The emergence of a functional complementarity between subordinate and dominant species, explaining the evenness and stability of the assemblages.

METHODS

Observational designs

We collected published data from 640 observed grassland communities in Europe and elsewhere in the world. These data are representative of temperate managed grasslands across Europe and natural dryland ecosystems, including contrasting vegetation types such as

natural grassland, shrubland and savannah. Trait data were obtained from TRY (Kattge *et al.* 2020) and were available for more than >80% of the species within all selected communities.

Managed grasslands

We used observational data from extensively- and intensively- managed grasslands in France and Germany. Thirty-five permanent grassland plots were sampled in the French Massif-central, resulting in the observation of 113 grassland communities (several vegetation facies within a plot, observations over space and time) (data from Allart *et al.* 2024). Species abundance was monitored using the Braun-Blanquet phytosociological method (Allart *et al.* 2024). The phytosociological data were transformed into relative abundance (AB_i) per species i within a community according to Mueller-Dombois & Ellenberg 1974 (Vittoz & Guisan 2007). Grasslands were grouped according to management: Extensively managed grasslands refer to necessarily mown and potentially grazed grasslands with a total nitrogen input < 60 nitrogen units related to organic inputs (63 grasslands with an average species richness ~ 30.7 species). Intensively managed grasslands refer to necessarily mown and potentially grazed grasslands with a total nitrogen input > 100 nitrogen units related to organic and mineral inputs (50 grasslands with a mean species richness ~ 25.1 species).

Ninety-three permanent grassland plots, resulting in the observation of 403 grassland communities (observations over space and time) were sampled in three different regions of Germany (A South-West region: Schwäbische Alb, a North-East region: Schorfheide-Chorin, and the central region: around the Hainich National Park). The three regions differ greatly in climate, geology, and topography and are representative of Central Europe, covering a range of 8 to 10 °C and 500 to 1000 mm in mean annual temperature and precipitation (time series 2017-2019; Holtgrave *et al.* 2023). Over the period 2008-2020, plant species cover was quantified each year at each grassland site in a permanent 4m x 4m plot (Bolliger *et al.* 2021). The cover of each species i is used as a proxy for species abundance (AB_i) in each community. Grasslands were grouped according to management: Extensively managed grasslands were necessarily mown and potentially lightly grazed without mineral inputs (122 observations with a mean species richness ~ 33.6 species). Intensively managed grasslands were necessarily

mown, potentially grazed and subject to high rate of nitrogen inputs (> 100 nitrogen units) (281 observations with a mean species richness ~ 24.4 species).

Dryland ecosystems

Field data were obtained from Gross *et al.* (2017), in which 124 sites located in 13 countries (Argentina, Australia, Chile, China, Ecuador, Israel, Kenya, Mexico, Morocco, Spain, Tunisia, USA and Venezuela) were sampled. This dataset includes representative sites of the main dryland vegetation types (i.e., grasslands, Savannah, Shrublands), which vary widely in plant species richness (5 to 44 species per site, average = 16.44) and environmental conditions (mean annual temperature and precipitation ranged from -1.8°C to 27.8°C, and from 79 mm to 1177 mm, respectively). The relative abundance of each species was obtained using a detailed dataset containing the percent cover of each perennial plant species measured in 80 quadrats of 2.25 m² within each site, with the sum of the cover for each species is used as a proxy for species abundance at each site (see details in Gross *et al.* 2017).

Statistical analyses

We performed the same analyses as in Part. 1 for the three observation datasets. We ranked all species from the most to the least abundant in each community (each plot, year, treatment). We then removed a percentage of the number of species in the community from the most to the least abundant in successive steps (from 10% to 60% of the number of species removed in 10% steps) to assess the contribution of subordinate species to the trait distribution. We repeated this procedure by removing species from the least to the most abundant to assess the contribution of dominant species to community patterns.

In the case of the managed grasslands in the Massif-central, the dataset is a categorical dataset derived from a transformation of phytosociological data. Categorical species abundance data can be problematic for distinguishing subordinate species of intermediate abundance (Tichý *et al.* 2020). To account for the potential bias, we performed 25

randomisations of species ranking with a randomised ranking of species at the same level of abundance and reran the entire set of analyses each time.

RESULTS

Response of trait distribution to species removal in managed grasslands

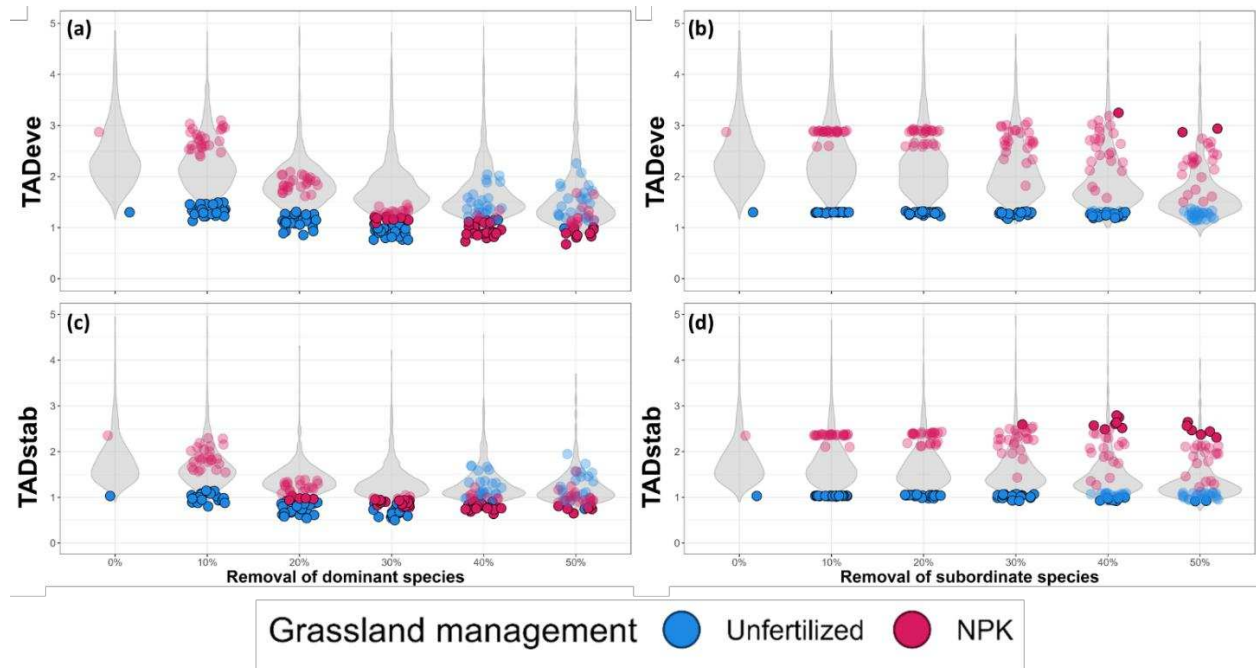


Figure 3: Contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions in managed grasslands (French Massif Central). Panels (a) and (b) show trait evenness in response to the % of species removal (TADeve). Panels (c) and (d) show the temporal stability of trait distribution in response to the % species removal (TADstab). In panels (a) and (c), % species were removed from the most abundant to the least abundant species (dominant species removal). In panels (b) and (d), % species were removed from the least to the most abundant species (subordinate species removal). Grey violin plots show the null envelope (1000 run per % of removed species). Bright dots indicate that observations were outside of the 0.95 confidence interval (CI) of the null prediction. Light dots indicate that the observed values are not different from the null expectation. For each removal step, we generate 25 observations using bootstrapping (see Methods).

In France and Germany, the trait distributions observed in extensively managed grasslands were more even and less variable than expected by chance when considering all species (no species removed) (lower TADstab and TADeve; blue dots in Figs. 3 & 4). In contrast, the trait

distributions observed in intensively managed grasslands were less even and more variable than expected by chance when considering all species (lower TADstab and TADeve, red dots in Figs. 3 & 4). Consistent with what was observed in the land use experiment (Fig. 2), removing the most dominant species reversed these patterns (Figs. 3 & 4). Extensively managed grasslands show more peaked and more variable distributions when only subordinate species are considered (i.e., after removing 40% of the species in Fig. 3; and 10% of the species in Fig. 4), whereas intensively managed grasslands show more even and stable distributions (i.e., after removing 30% of the species in Fig. 3; and 40% of the species in Fig. 4). The removal of subordinates (from the least to the most abundant species) did not affect the patterns (Fig. 3.b & d; Fig. 4.b & d). However, the levels of significance differed from the land use experiment (Fig. 2). Subordinate trait distributions in intensively managed grassland were more even than expected by chance (Fig. 3.a & c; Fig. 4.a & c). In contrast, extensively managed grassland did not differ from random expectations, although subordinate trait distributions became more peaked as dominants were removed, and were also less even than in intensively managed grassland.

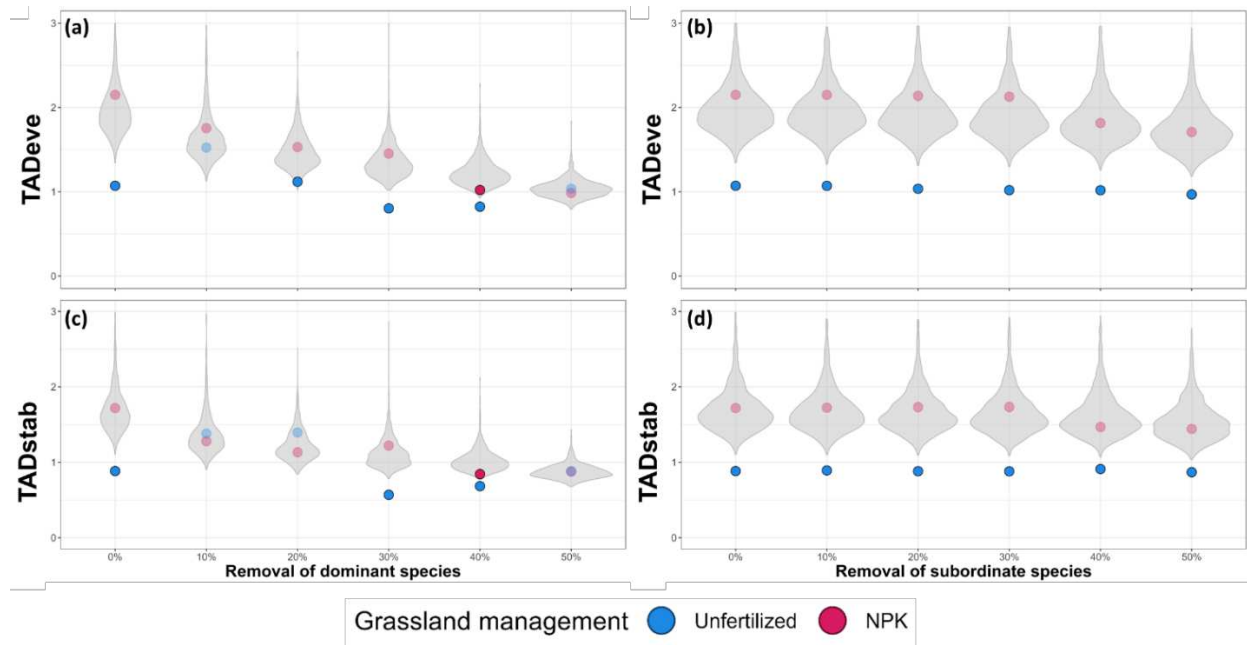


Figure 4: Contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions in managed grasslands (Germany). See legend in Fig. 3.

Response of trait distributions to species removal in global drylands

Trait distributions were more even and less variable than expected by chance in dryland plant communities when all species were considered (Fig. 5). This pattern is consistent with that found in the unfertilized treatment (blue line in Fig. 2) and in extensively managed grasslands (blue dots in Figs. 2, 3 & 4). The removal of the most dominant species shifted the distributions towards more peaked and variable distributions (removed species > 10%, Fig. 5.a & c). This pattern was particularly strong at 20% of species removal although it was not significantly different from null expectation. As in previous results, the removal of the least abundant species did not affect the trait pattern. Trait distributions remained highly even and stable at 50% of the species removal (Fig. 5.b & d). This result indicates that SKR patterns are not sensitive to the exclusion of the low abundant species and that dominant plants in dryland communities have contrasting trait values as in unfertilized and extensively managed grasslands.

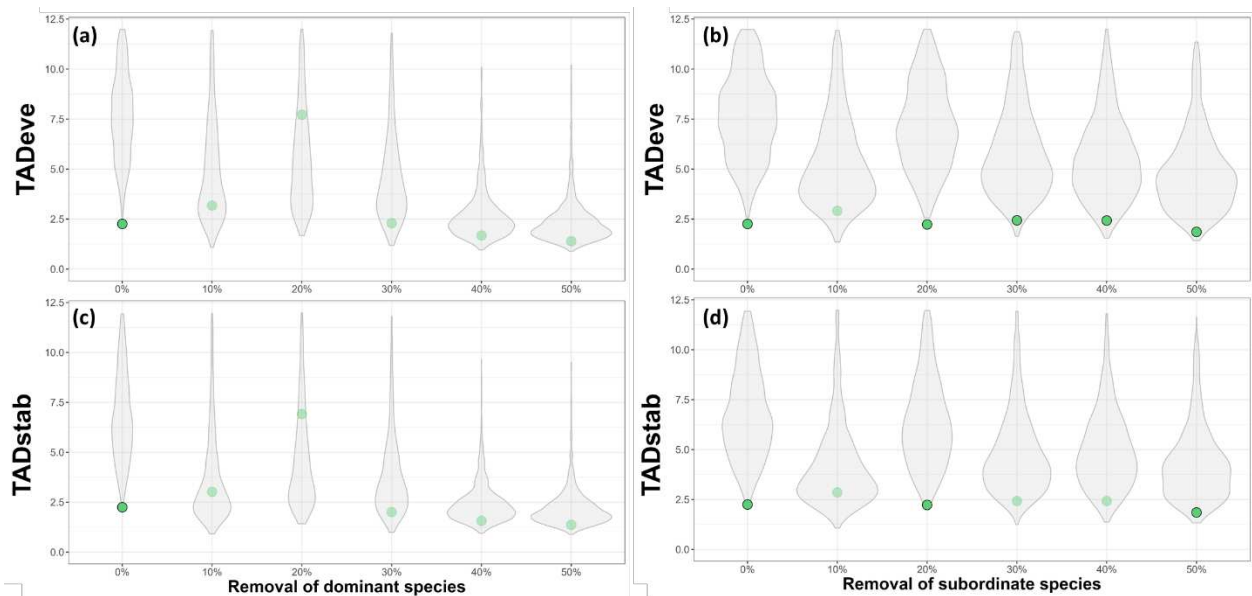


Figure 5: Contribution of dominant and subordinate species to community-level trait distributions in dryland communities worldwide. See legend in Fig. 3.

DISCUSSION

General rules in natural vs. managed ecosystems

We found that the temporal variability of TADs in our long-term experiment mirrors the spatial variability of trait distributions in temperate grasslands (Allan *et al.* 2015; Allart *et al.* 2024) and dryland communities worldwide (Gross *et al.* 2017). The observation of common patterns - over time and space, and across a wide range of plant communities characterised by contrasting species pools, management, and environmental conditions - supports the existence of general rules (*sensu* Lawton 1999; Levin 1998) that govern both the assembly and dynamics of ecological communities:

- (i) A maximized evenness, high functional redundancy and spatio-temporal stability of trait distributions, suggesting for the importance of niche differentiation processes in natural systems;
- (ii) Uneven distributions, low functional redundancy and spatio-temporal stability of trait distributions suggesting for the importance of filtering processes in intensively managed grasslands.

Identifying fundamental differences in the set of rules that govern natural compared to managed ecosystems can help to better define the attributes of naturalness (Kellert & Wilson 1993; Purcell & Lamb 1998; Saltz & Cohen 2023). For example, we have shown that there are common properties between natural ecosystems and extensively managed grasslands, suggesting that ecosystems can be managed to a certain extent without losing attributes of high naturalness, in line with the definition of a semi-natural ecosystem, i.e.,: “An ecosystem with most of its processes and biodiversity intact, though altered by human activity in strength or abundance relative to the natural state” (IPBES 2019). In contrast, strong filtering processes (*sensu* Keddy 1992) and the absence of stabilising niche differences (*sensu* Chesson 2000) in intensively managed grasslands may explain why land-use intensification is considered as one of the major threats to biodiversity (Newbold *et al.* 2016), disrupting the ability of managed ecosystems to support species-rich and functionally diverse communities.

While we observed common patterns, there were also notable differences between datasets and study systems. For instance, we observed marked differences in the strength of

the pattern across observational studies (Figs. 3, 4 & 5), with some patterns of response to species removal significantly different from null predictions (e.g. Fig. 3) while others remain within the null envelope (e.g. Fig. 5). The number of dominant species removed to detect a shift in trait distribution also differs between the datasets: only 20% of species removal was required to detect a shift in trait distribution in the dryland ecosystems and in the land use experiment; while 40% of species removal was required in the managed grasslands (Figs. 3 & 4). These differences may reflect system-specific differences in the strength of assembly processes (Brooker 2006; Enquist *et al.* 2015; Keddy & Laughlin 2021) between ecological systems or contrasting species abundance distributions (McGill 2010). They may also reflect methodological issues in the way species abundance has been measured. In our case, species abundance was recorded using different methods, including relative cover using different numbers and sizes of quadrats (Dryland and German grasslands), pinpoint intercept (Land use experiment) or the Braun-Blanquet phytosociological method (French managed grasslands). These different methods could provide contrasting estimates of abundance-weighted trait distributions, especially in the case of complex distributions. For example, class-based abundance indices such as phytosociological sampling are biased in estimating the abundance of subordinate species (Sabatini *et al.* 2021; Violle *et al.* 2015; Vittoz & Guisan 2007). Furthermore, density, cover and biomass estimates represent contrasting biological facets of the organisms with different functional meaning (Brown *et al.* 2004; Morlon *et al.* 2009), resulting in contrasting species and trait abundance distributions. Significant efforts have been made to standardise trait measurements in order to compare species across ecosystems (Cornelissen *et al.* 2003; Kattge *et al.* 2020) and to provide reliable estimates of trait diversity at the community-level (Chacón-Labelle *et al.* 2023; Maitner *et al.* 2023). For more general comparative ecology at the community and ecosystem scale, standardised protocols that take into account the different ways of measuring species abundance need to be defined.

CONCLUSION

Species abundance distribution (SAD) is one of the few universal patterns in ecology. Our study shows that this general pattern hides contrasting rules in natural and managed ecosystems that govern both community assembly and dynamics. Just as Gaston 2010 argued that the

commonness is rare and rarity is common, our study shows that rarity within a community means being functionally common in natural and semi-natural systems, which is not the case in managed ecosystems. Our study shows that complementarity between subordinate and dominant species is a fundamental feature of natural systems that promotes high diversity and stability within ecological communities. Our study suggests that, with appropriate methods, it is possible to discover general rules in ecology that would simplify biodiversity prediction, which may represent "a rare victory of generality over contingency in community ecology" (Adler *et al.* 2013).

SUPPORTING INFORMATION

Supplementary Figures

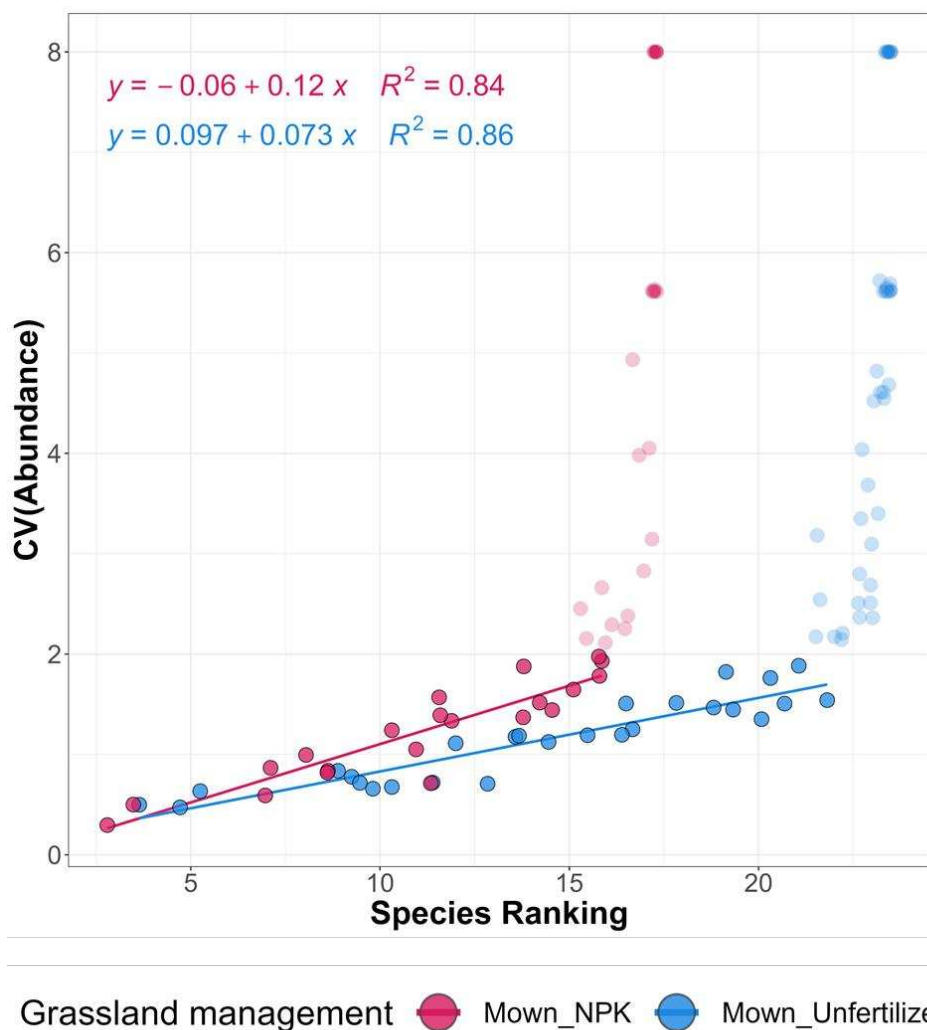


Figure S1: Relationship between species abundance and demographic stability in response to unfertilized and fertilized treatments. We tested the relationship between the mean rank of species over space and time (plot and year) and the coefficient of variation of the abundance of species over space and time (plot and year). Colours indicate experimental treatments. The dots represent each species sampled during the experiment. Bright dots indicate dominant and subordinate species. Light dots show transient species (species observed only once during the experiment). We fitted a linear regression between the mean ranking and the CV(Abundance) of dominant and subordinate species. The parameters of the linear relationship (R^2 , Slope and Intercept) are shown. Transient species were excluded from the analyses.

The relationship between species ranking and changes in abundance over time (CV of species abundance) differed between management practices. Species CV increased with species rank in both unfertilized and fertilized treatments. The slope of the relationships was stronger in fertilized compared to the unfertilized treatment. This result indicates that subordinate species are more stable without fertilization.

Supplementary Tables

Table S1: SKR parameters for complete communities under experimental management. Effect of the grassland management practices on the parameters of the SKR (Slope, Intercept, R^2 , TADstab and TADeve) for complete communities (with 0 species removed). Colours indicate the grassland management practices: Mown-NPK and Mown-Unfertilized. The values are calculated from the relationship between the kurtosis and the skewness² for each management practice on the time series 2010 – 2021. The significance refers to the position of the observed parameters compared to the random parameters, if significance = TRUE the observation is outside the null model envelope [5% - 95%] and if significance = FALSE the observation is inside the null model envelope [5% - 95%].

Trait: SLA										
Treatment	Slope		Intercept		R ²		TADstab		TADeve	
	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance	Values	Significance
Mown_NPK	0.83	TRUE	4.54	TRUE	0.20	FALSE	1.86	TRUE	3.06	TRUE
Mown_Unfertilized	0.83	TRUE	2.72	FALSE	0.22	FALSE	0.49	TRUE	0.95	TRUE

REFERENCES

- Adler, P.B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A.R. & Kraft, N.J.B. (2013). Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 1294–1306.
- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., *et al.* (2015). Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters*, 18, 834–843.
- Allart, L., Dumont, B., Joly, F., Mosnier, C., Alvarez, G., Galliot, J. -N., *et al.* (2024). Species richness: A pivotal factor mediating the effects of land use intensification and climate on grassland multifunctionality. *Journal of Applied Ecology*, 61, 1053–1066.
- Bolliger, R., Prati, D. & Fischer, M. (2021). Vegetation Records for Grassland EPs, 2008 - 2020.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *J Vegetation Science*, 16, 533–540.
- Brooker, R.W. (2006). Plant–plant interactions and environmental change. *New Phytologist*, 171, 271–284.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S.M., *et al.* (2018). Global trait–environment relationships of plant communities. *Nat Ecol Evol*, 2, 1906–1917.
- Callaghan, C.T., Borda-de-Água, L., Van Klink, R., Rozzi, R. & Pereira, H.M. (2023). Unveiling global species abundance distributions. *Nat Ecol Evol*.
- Chacón-Labela, J., Hinojo-Hinojo, C., Bohner, T., Castorena, M., Violle, C., Vandvik, V., *et al.* (2023). How to improve scaling from traits to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 38, 228–237.
- Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology: Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7, 241–253.
- Chesson, P. (2000). General Theory of Competitive Coexistence in Spatially-Varying Environments. *Theoretical Population Biology*, 58, 211–237.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., *et al.* (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 51, 335.
- Danet, A., Anthelme, F., Gross, N. & Kéfi, S. (2018). Effects of indirect facilitation on functional diversity, dominance and niche differentiation in tropical alpine communities. *J Vegetation Science*, 29, 835–846.
- Denelle, P., Violle, C. & Munoz, F. (2019). Distinguishing the signatures of local environmental filtering and regional trait range limits in the study of trait–environment relationships. *Oikos*, 128, 960–971.
- Enquist, B.J., Norberg, J., Bonser, S.P., Violle, C., Webb, C.T., Henderson, A., *et al.* (2015). Scaling from Traits to Ecosystems. In: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 249–318.
- Fridley, J.D. (2003). Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants. *Journal of Ecology*, 91, 396–406.
- Garbin, M.L., Guidoni-Martins, K.G., Hollunder, R.K., Mariotte, P., Scarano, F.R. & Carrizo, T.T. (2016). Spatial segregation of subordinate species is not controlled by the dominant species in a tropical coastal plant community. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 18, 23–32.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., *et al.* (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gaston, K.J. (2010). Valuing Common Species. *Science*, 327, 154–155.

- Gossner, M.M., Lewinsohn, T.M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., *et al.* (2016). Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, 540, 266–269.
- Gough, L., Osenberg, C.W., Gross, K.L. & Collins, S.L. (2000). Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos*, 89, 428–439.
- Grime, J.P. (1973). Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature*, 242, 344–347.
- Grime, J.P. (1979). Primary strategies in plants. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*, 43, 151–160.
- Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J Ecology*, 86, 902–910.
- Grime, J.P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *J Vegetation Science*, 17, 255–260.
- Gross, N., Bagousse-Pinguet, Y.L., Liancourt, P., Berdugo, M., Gotelli, N.J. & Maestre, F.T. (2017). Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nat Ecol Evol*, 1, 0132.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology*, 23, 1167–1178.
- Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Y., Liancourt, P., Saiz, H., Violle, C. & Munoz, F. (2021). Unveiling ecological assembly rules from commonalities in trait distributions. *Ecology Letters*, 24, 1668–1680.
- Gross, N., Liancourt, P., Butters, R., Duncan, R.P. & Hulme, P.E. (2015). Functional equivalence, competitive hierarchy and facilitation determine species coexistence in highly invaded grasslands. *New Phytol*, 206, 175–186.
- Gross, N., Maestre, F.T., Liancourt, P., Berdugo, M., Martin, R., Gozalo, B., *et al.* (2024). Unforeseen plant phenotypic diversity in a dry and grazed world. *Nature*, 632, 808–814.
- Harpole, W.S. & Tilman, D. (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 446, 791–793.
- Herben, T. & Goldberg, D.E. (2014). Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: testing the consequences of dispersion of individual traits. *Journal of Ecology*, 102, 156–166.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M. & Mayfield, M.M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 43, 227–248.
- Holtgrave, A.-K., Lobert, F., Erasmi, S., Röder, N. & Kleinschmit, B. (2023). Grassland mowing event detection using combined optical, SAR, and weather time series. *Remote Sensing of Environment*, 295, 113680.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton.
- IPBES. (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Zenodo.
- Isbell, F., Balvanera, P., Mori, A.S., He, J., Bullock, J.M., Regmi, G.R., *et al.* (2023). Expert perspectives on global biodiversity loss and its drivers and impacts on people. *Frontiers in Ecol & Environ*, 21, 94–103.
- Joswig, J.S., Wirth, C., Schuman, M.C., Kattge, J., Reu, B., Wright, I.J., *et al.* (2021). Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nat Ecol Evol*, 6, 36–50.
- Kattge, J., Bönsch, G., Díaz, S., Lavorel, S. & Prentice, I.C. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.

- Keddy, P.A. & Laughlin, D.C. (2021). *A Framework for Community Ecology: Species Pools, Filters and Traits*. 1st edn. Cambridge University Press.
- Kellert, S.R. & Wilson, E. (Eds.). (1993). *The biophilia hypothesis*. A Shearwater book. Island Press / Shearwater Books, Washington, DC.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct Ecol*, 29, 592–599.
- Laliberté, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., *et al.* (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13, 76–86.
- Laughlin, D.C. (2014). The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *J Ecol*, 102, 186–193.
- Laughlin, D.C., Joshi, C., Richardson, S.J., Peltzer, D.A., Mason, N.W.H. & Wardle, D.A. (2015). Quantifying multimodal trait distributions improves trait-based predictions of species abundances and functional diversity. *J Vegetation Science*, 26, 46–57.
- Lawton, J.H. (1999). Are There General Laws in Ecology? *Oikos*, 84, 177.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Börger, L., Quero, J., García-Gómez, M., Soriano, S., Maestre, F.T., *et al.* (2015). Traits of neighbouring plants and space limitation determine intraspecific trait variability in semi-arid shrublands. *Journal of Ecology*, 103, 1647–1657.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F.T., Maire, V., De Bello, F., Fonseca, C.R., *et al.* (2017). Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*, 105, 1058–1069.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Saiz, H., Maestre, F.T., Ruiz, S., Dacal, M., *et al.* (2021). Functional rarity and evenness are key facets of biodiversity to boost multifunctionality. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 118, e2019355118.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Soliveres, S., Gross, N., Torices, R., Berdugo, M. & Maestre, F.T. (2019). Phylogenetic, functional, and taxonomic richness have both positive and negative effects on ecosystem multifunctionality. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 116, 8419–8424.
- Leitão, R.P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S.E., Baraloto, C., Fortunel, C., *et al.* (2016). Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proc. R. Soc. B.*, 283, 20160084.
- Levin, S.A. (1998). Ecosystems and the Biosphere as Complex Adaptive Systems. *Ecosystems*, 1, 431–436.
- Levine, J.M. & HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461, 254–257.
- Liu, C., Li, Y., Yan, P. & He, N. (2021). How to Improve the Predictions of Plant Functional Traits on Ecosystem Functioning? *Front. Plant Sci.*, 12, 622260.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., *et al.* (2001). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Louault, F., Pottier, J., Note, P., Vile, D., Soussana, J.-F. & Carrère, P. (2017). Complex plant community responses to modifications of disturbance and nutrient availability in productive permanent grasslands. *J Veg Sci*, 28, 538–549.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.
- MacArthur, R.H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 43, 293–295.
- Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L. da S., *et al.* (2012). Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytol*, 196, 497–509.

- Maire, V., Gross, N., Hill, D., Martin, R., Wirth, C., Wright, I.J., *et al.* (2013). Disentangling Coordination among Functional Traits Using an Individual-Centred Model: Impact on Plant Performance at Intra- and Inter-Specific Levels. *PLoS ONE*, 8, e77372.
- Maitner, B.S., Halbritter, A.H., Telford, R.J., Strydom, T., Chacon, J., Lamanna, C., *et al.* (2023). Bootstrapping outperforms community-weighted approaches for estimating the shapes of phenotypic distributions. *Methods Ecol Evol*, 2041–210X.14160.
- Májeková, M., Paal, T., Plowman, N.S., Bryndová, M., Kasari, L., Norberg, A., *et al.* (2016). Evaluating Functional Diversity: Missing Trait Data and the Importance of Species Abundance Structure and Data Transformation. *PLoS ONE*, 11, e0149270.
- Mariotte, P., Buttler, A., Kohler, F., Gilgen, A.K. & Spiegelberger, T. (2013). How do subordinate and dominant species in semi-natural mountain grasslands relate to productivity and land-use change? *Basic and Applied Ecology*, 14, 217–224.
- Mason, N.W.H. & De Bello, F. (2013). Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *J Vegetation Science*, 24, 777–780.
- Mason, N.W.H., Moullot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities: Phylogeny and coexistence. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093.
- Mc Gill, B., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- McGill, B.J. (2010). Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters*, 13, 627–642.
- Milchunas, D.G. & Noy-Meir, I. (2002). Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos*, 99, 113–130.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., *et al.* (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82, 2381–2396.
- Morlon, H., White, E.P., Etienne, R.S., Green, J.L., Ostling, A., Alonso, D., *et al.* (2009). Taking species abundance distributions beyond individuals. *Ecology Letters*, 12, 488–501.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974). Aims and Methods of Vegetation Ecology. *Geographical Review*, 66, 114.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., *et al.* (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, 353, 288–291.
- Price, T.D., Hooper, D.M., Buchanan, C.D., Johansson, U.S., Tietze, D.T., Alström, P., *et al.* (2014). Niche filling slows the diversification of Himalayan songbirds. *Nature*, 509, 222–225.
- Purcell, A.T. & Lamb, R.J. (1998). Preference and naturalness: An ecological approach. *Landscape and Urban Planning*, 42, 57–66.
- Rosenfeld, J.S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156–162.
- Sabatini, F.M., Lenoir, J., Hattab, T., Arnst, E.A., Chytrý, M., Dengler, J., *et al.* (2021). sPlotOpen – An environmentally balanced, open-access, global dataset of vegetation plots. *Global Ecol. Biogeogr.*, 30, 1740–1764.
- Saltz, D. & Cohen, S. (2023). Naturalness and principle pluralism in conservation. *Conservation Biology*, 37, e14137.
- Schamp, B.S., Chau, J. & Aarssen, L.W. (2008). Dispersion of traits related to competitive ability in an old-field plant community. *Journal of Ecology*, 96, 204–212.
- Scherrer, D. & Guisan, A. (2019). Ecological indicator values reveal missing predictors of species distributions. *Sci Rep*, 9, 3061.

- Shiple, B., Vile, D. & Garnier, É. (2006). From Plant Traits to Plant Communities: A Statistical Mechanistic Approach to Biodiversity. *Science*, 314, 812–814.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605–611.
- Swenson, N.G., Erickson, D.L., Mi, X., Bourg, N.A., Forero-Montaña, J., Ge, X., *et al.* (2012). Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93.
- Tichý, L., Hennekens, S.M., Novák, P., Rodwell, J.S., Schaminée, J.H.J. & Chytrý, M. (2020). Optimal transformation of species cover for vegetation classification. *Applied Vegetation Science*, 23, 710–717.
- Treurnicht, M., Pagel, J., Tonnabel, J., Esler, K.J., Slingsby, J.A. & Schurr, F.M. (2020). Functional traits explain the Hutchinsonian niches of plant species. *Global Ecol Biogeogr*, 29, 534–545.
- Van Bodegom, P.M., Douma, J.C. & Verheijen, L.M. (2014). A fully traits-based approach to modeling global vegetation distribution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 111, 13733–13738.
- Violle, C., Choler, P., Borgy, B., Garnier, E., Amiaud, B., Debarros, G., *et al.* (2015). Vegetation ecology meets ecosystem science: Permanent grasslands as a functional biogeography case study. *Science of The Total Environment*, 534, 43–51.
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Vittoz, P. & Guisan, A. (2007). How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. *J Vegetation Science*, 18, 413–422.
- Warton, D.I., Blanchet, F.G., O’Hara, R.B., Ovaskainen, O., Taskinen, S., Walker, S.C., *et al.* (2015). So Many Variables: Joint Modeling in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 766–779.

DISCUSSION GENERALE & SYNTHÈSE

Il est actuellement très largement admis que la biodiversité constitue le moteur du fonctionnement et de la stabilité des écosystèmes. Cependant, cette biodiversité est aujourd'hui menacée par le changement global qui impacte l'ensemble de ses facettes portant à la fois sur les caractéristiques des espèces, les relations qu'elles entretiennent avec les autres espèces, mais également sur la composition et la structure des communautés vivantes (Antão *et al.* 2022; Bardgett *et al.* 2021; Newbold *et al.* 2016; Seabloom *et al.* 2015; Steffen 2005). Comprendre la manière dont la biodiversité répond aux facteurs de changement et plus particulièrement identifier et prédire les processus relatifs aux assemblages des communautés et leurs implications pour le fonctionnement des écosystèmes sont ainsi des enjeux clés de l'écologie. Plus particulièrement, développer notre capacité à anticiper la réponse de la biodiversité constitue un défi scientifique majeur (IPBES 2019) en raison de la complexité inhérente aux systèmes écologiques (Chesson 2000; Holling 1973; Levin 1998; Vellend *et al.* 2014).

Dans le cadre de cette thèse, nous avons mobilisé une démarche scientifique basée sur l'étude des traits fonctionnels pour appréhender les processus sous-jacents à l'assemblage des communautés et leur dynamique. Plus particulièrement, en adaptant les dernières avancées en matière d'écologie fonctionnelle (Gross *et al.* 2017, 2021), nous nous sommes essayés à l'identification de règles d'assemblage par une étude de la variabilité spatio-temporelle de la forme des distributions de traits fonctionnels à l'échelle des communautés. Nous avons appliqué ce cadre d'analyse à la prairie permanente semi-naturelle car elle constitue un modèle d'intérêt du fait qu'elle se compose d'une strate de végétation spontanée qui répond rapidement aux changements et perturbations. De plus, cet écosystème répandu est au cœur d'enjeux écologiques et agronomiques (Habel *et al.* 2013; Hopkins & European Grassland Federation 2014; Schils *et al.* 2022), puisque grandement menacé par le changement global (Bardgett *et al.* 2021; Berdugo *et al.* 2020; Speißer *et al.* 2022).

S'intéresser à la forme des distributions de traits fonctionnels au sein des communautés permet d'éclaircir les liens directs entre les valeurs des traits des espèces et leur performance au sein des couverts (mesurée en terme d'abondance, de fréquence ou de biomasse) (Chacón-Labela *et al.* 2023; Enquist *et al.* 2015; Liu *et al.* 2021). Dans le cadre de cette thèse nous avons mis en avant que les distributions de traits permettaient

d'appréhender les processus d'assemblage en reflétant la manière dont les espèces coexistent et partagent les ressources (Introduction générale Fig. 22) (Enquist *et al.* 2015; Gross *et al.* 2017, 2021), ce qui influence la dynamique des communautés. Pour cela, nous avons mobilisé une approche dite SKR (Cristelli *et al.* 2012; Gross *et al.* 2017, 2021; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017; Liu *et al.* 2021) qui s'appuie sur l'analyse de la relation entre deux descripteurs de forme de ces distributions : la skewness (coefficient d'asymétrie) et la kurtosis (coefficient d'aplatissement). Ce cadre analytique permet de compléter des indicateurs fonctionnels plus classiquement mobilisés (p.ex. le « Community Weighted Mean » (CWM) ou le « Community Weighted Variance » (CWV)) mais plus limités notamment lorsque les distributions dévient fortement d'une distribution « Gaussienne » (forme complexe de distribution). En effet, l'idée que les distributions de traits convergent vers une « Gaussienne » est basée sur de forts « *a priori* » théoriques considérant des communautés écologiques à l'équilibre soumises à un filtrage (*sensu* Keddy 1992) et associées à des distributions de traits normales centrées autour d'un optimal fonctionnel (Topt in Enquist *et al.* 2015). Le cadre analytique de la SKR permet de mieux prendre en compte la réalité biologique des communautés, c'est-à-dire des systèmes complexes loin de l'équilibre et soumis à un fort niveau de stochasticité. Dans ce cadre, l'étude des formes de distribution de traits apporte des informations supplémentaires sur l'organisation des communautés et les principes de coexistence, notamment entre espèces phénotypiquement contrastées. Ainsi, dans ce travail, nous avons l'objectif de discriminer l'effet des processus stochastiques (p.ex. dispersion, extinction, natalité, Hubbell 2001) et déterministes (p.ex. différenciation de niche, filtre, ... Keddy 1992; MacArthur & Levins 1967) afin de pouvoir révéler des règles sous-jacentes aux assemblages des communautés, qui reste une question clé de l'écologie des communautés jusqu'à ce jour (Lawton 1999; Levin 1998).

Dans ce travail nous avons dans un premier temps développé des indicateurs dérivés de l'approche SKR. Ces indicateurs mesurent le niveau d'équitabilité fonctionnelle (TADeve) et la stabilité des formes de distribution de traits (TADstab) à l'échelle des communautés. Nous avons montré leur potentiel pour appréhender les assemblages et comment ils peuvent discriminer des familles de processus telle que la différenciation de niche avec des distributions uniformes qui sont le symbole d'une coexistence entre espèces

fonctionnellement contrastées (Chapitre 1). En liant équitabilité fonctionnelle (TADeve) et stabilité des assemblages (TADstab), il est possible de mettre en avant des similitudes dans l'expression fonctionnelle des communautés, dans le temps et l'espace, un élément clé pour identifier et prédire les assemblages des communautés. De plus, ces deux indicateurs permettent de tester le lien entre diversité et stabilité une idée fondamentale en écologie (Loreau *et al.* 2001).

Dans un second temps, en mobilisant la trame méthodologique développée dans notre premier chapitre de résultats, nous avons montré que le maintien de l'équitabilité fonctionnelle sur plusieurs dimensions de la niche (plusieurs traits fonctionnels) était un prérequis pour le recrutement d'espèces et l'augmentation de la richesse spécifique dans le cadre d'une expérimentation long terme de réduction de l'intensité des pratiques de gestion (Chapitre 2). Les patrons de diversité fonctionnelle étant déterminés par les modalités de gestion, une adaptation des pratiques de gestion (p.ex. de la fauche en absence de fertilisation pour limiter la compétition pour la lumière et les nutriments) favorisant l'équitabilité et la stabilité des assemblages permettrait de renforcer la capacité des écosystèmes à répondre aux changements. Plus particulièrement, nous avons montré que des changements de forme de distribution de traits sont détectables bien avant l'observation de changements de diversité taxonomique, ce qui pourrait suggérer que « restaurer » des assemblages fonctionnels par une réduction de l'intensité de gestion est un prérequis à la « restauration » de la diversité spécifique sur le long terme.

Nous avons également pu montrer que l'émergence de cette équitabilité des distributions de traits et cette stabilité des assemblages provient d'une complémentarité fonctionnelle entre espèces dominantes et subordonnées dans les prairies gérées de manière extensive (Chapitre 3). En revanche, les communautés soumises à des pratiques de gestion intensive (fertilisation NPK) s'assemblent d'une manière opposée. Elles sont caractérisées par des distributions très resserrées et inéquitables reflétant la sur-dominance de quelques espèces fonctionnellement similaires (adaptées au filtre *sensu* Keddy 1992) et l'exclusion d'espèces aux phénotypes fonctionnellement rares.

En mobilisant des jeux de données issus de différents réseaux d'observation suivis à différentes échelles (cf. Section Matériels et Méthodes de l'Introduction Générale), nous

avons pu montrer que cette logique d'assemblage se retrouve pour des communautés végétales naturelles. Les résultats de notre travail suggèrent l'existence de règles générales d'assemblage (Diamond 1975; Lawton 1999; Simberloff 2004).

Cette thèse illustre la pertinence de l'étude de la dynamique des formes de distribution de traits par le cadre analytique de la SKR, et des indicateurs qui en découlent, pour identifier des règles qui régissent l'assemblage des communautés (végétales prairiales et naturelles dans cette étude). Nous présenterons, dans cette discussion, une synthèse des apports conceptuels et finalisés des chapitres de résultats (Fig. 1). Nous mettrons en perspective l'ensemble des résultats clés de ces travaux dans le but d'en évaluer la portée finalisée.

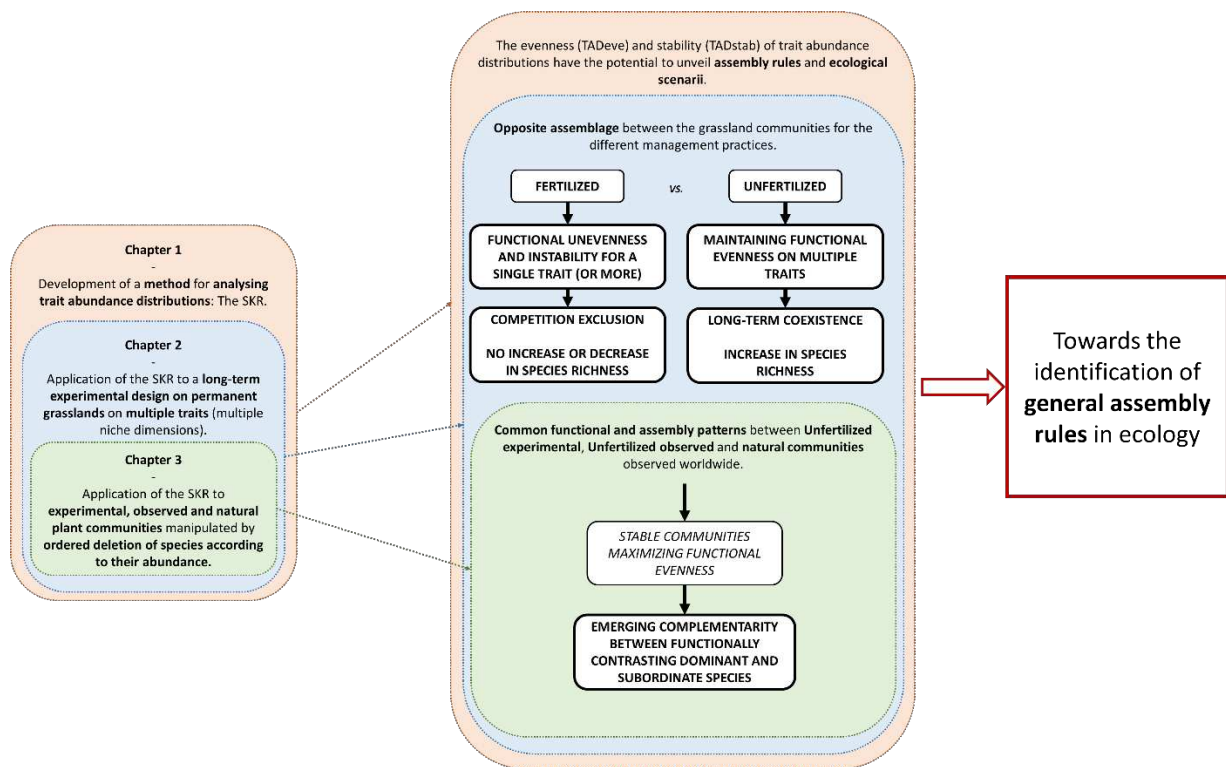


Figure 1 : Présentation des messages clés et de l'imbrication des trois chapitres de résultats.

I. Les distributions de traits fonctionnels permettent d'identifier des règles d'assemblage des communautés

1. Des patrons d'assemblage sur le long terme dépendant des pratiques de gestion

Nous avons quantifié la dynamique temporelle de la diversité fonctionnelle à partir de métriques telles que la moyenne, la variance ou des autres moments des distributions (skewness et kurtosis), en réponse à différentes pratiques de gestion des paires. Sur près de vingt ans, cette dynamique apparaît complexe et très variable dans le temps pour l'ensemble des traits et des pratiques de gestion (Chapitre 2 Fig. 2). Cette dynamique complexe (Bektaş *et al.* 2021; Damgaard 2019; Fukami & Nakajima 2011; Hastings *et al.* 2018) illustre l'importance des processus stochastiques (ex. aléas climatiques), des effets de *lags* (retards de réponse) ou encore la possibilité d'observer des dynamiques transients qui limitent notre capacité à identifier et prédire la réponse des communautés écologiques aux pratiques de gestion sur le long terme. Malgré cette forte variabilité, nous avons pu mettre en avant une dynamique non aléatoire des formes de distribution de traits mais dépendante des pratiques de gestion et des traits étudiés (Chapitre 2 Fig. 3) qui révèle une influence de processus déterministes sur la dynamique de ces communautés. Plus particulièrement, l'information transmise par la caractérisation du niveau d'équitabilité (TADeve) et de stabilité (TADstab) fonctionnelle des communautés (Chapitre 1) a permis de révéler l'existence de patrons communs de diversité fonctionnelle, dans le temps et l'espace, suggérant l'existence de règles d'assemblage dépendantes des pratiques de gestion (Chapitre 2). Par exemple, les communautés prairiales recevant une fertilisation azotée sont associées à des distributions fonctionnelles inéquitables et grandement variables, ce qui pourrait témoigner d'une limite à la coexistence (Harpole *et al.* 2016; Harpole & Tilman 2007; HilleRisLambers *et al.* 2012) et d'un effet plus important de la stochasticité environnementale (p.ex. aléas climatiques). Ce patron de diversité fonctionnelle suggère que les espèces adaptées à ce filtre environnemental (*sensu* Keddy 1992), filtre qui agit sur la disponibilité en nutriments, présentent une stratégie fonctionnelle compétitrice pour la ressource (lumière et nutriment)

(Gross *et al.* 2021; Herben & Goldberg 2014; Schamp *et al.* 2008) et excluent les espèces subordonnées. En l'absence de fertilisation (mais maintien de la fauche et/ou du pâturage) la compétition pour les nutriments et la lumière serait réduite, ce qui permettrait une coexistence entre espèces selon des processus de différenciation de niche (Chesson 2000; Maire *et al.* 2012) expliquant l'observation de distributions fonctionnelles équitables et stables.

Notre étude ayant porté sur des communautés soumises à des modalités de gestion contrastées (prairies hautement fertilisées vs. non fertilisées), nous avons identifié des traits fonctionnels marqueurs de la réponse de ces communautés au déterminisme des différentes pratiques. Par exemple :

- (i) Pour des prairies fauchées soumises à fertilisation NPK (Chapitres 2 & 3) on observe une réduction de l'équitabilité par un effet de sélection sur la SLA, un trait marqueur de la stratégie d'utilisation des ressources et de l'eutrophisation (Garnier *et al.* 2007; Newbold *et al.* 2016, Chapitre 2), expliquant une limite à la coexistence entre espèces à croissance rapide et espèces à croissance lente (Díaz *et al.* 2016; Maire *et al.* 2012; Wright *et al.* 2004) ;
- (ii) Pour des prairies abandonnées (absence de fauche, de pâturage et de fertilisation, Chapitre 2) on observe une faible équitabilité relative à la LA et LDMC. Cela reflète la dominance d'espèces à grandes et larges feuilles qui impactent la coexistence entre espèces à l'échelle de la communauté (Liancourt *et al.* 2009; Michalet *et al.* 2023) et limitent la capacité de l'écosystème à héberger une grande diversité spécifique et fonctionnelle.

Il apparaît que l'augmentation de la richesse spécifique à l'échelle des communautés prairiales nécessite une stabilité de l'équitabilité fonctionnelle sur plusieurs traits simultanément (Chapitre 2 Figs. 4 & 5). Ainsi, les espèces doivent se différencier simultanément sur plusieurs traits fonctionnels pour coexister (Chesson 2000; Kraft *et al.* 2015; Maire *et al.* 2012), ce qui laisse penser que les différences de valeurs de traits sont un bon reflet des différences de niche entre espèces (Davison *et al.* 2024; Silvertown 2004). Des communautés pauvres en espèces peuvent, pour certains traits, être associées à des distributions stables et équitables (Chapitre 2 Figs. 4 & 5) dans des conditions de gestion qui laissent supposer une coexistence

limitée. Par exemple, la hauteur des plantes (HV) a toujours été associée à des distributions stables et équitables dans l'ensemble des modalités de gestion. Cette observation révèle qu'une coexistence entre espèces fonctionnellement contrastées (entre espèces de petites et de grandes tailles) serait néanmoins possible même au sein de communautés où la compétition est intense (Abandon, fertilisation NPK) (Fridley 2003). L'équitabilité fonctionnelle et la stabilité des formes de distributions fonctionnelles agiraient comme point d'attraction, c'est-à-dire un état écologique atteignable dans un cadre de gestion particulier, qui permettrait de concevoir des stratégies de restauration favorisant une forte diversité et d'en évaluer le succès.

2. L'existence de règles d'assemblage : l'identification de patrons communs d'assemblage, dans le temps et l'espace, pour des communautés naturelles et gérées.

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés aux dynamiques d'assemblage des communautés en étudiant les patrons de la diversité fonctionnelle dans le temps (Chapitre 2 & 3) et l'espace (Chapitre 3). L'un des résultats marquants de ce travail a été de pouvoir mettre en avant des patrons communs de diversité fonctionnelle dans le temps et l'espace (par l'approche SKR) pour une multiplicité de communautés végétales, caractérisées par différentes conditions environnementales, pratiques de gestion et pool d'espèces. Cela laisse supposer quant à l'existence de règles générales d'assemblage (Chapitres 2 & 3). Il a notamment été constaté de grandes similitudes entre des communautés prairiales gérées de manière « extensive » (sans apport d'intrants et avec de la fauche et du pâturage) (Dispositifs ANAEE-ACBB, AEOLE et Exploratories) et des communautés végétales « naturellement assemblées » (Chapitre 3 Figs. 2, 3, 4 & 5). Ces communautés maintiennent une forte équitabilité fonctionnelle. Cette stabilité de l'équitabilité fonctionnelle est associée à une forte stabilité des espèces subordonnées qui complètent d'un point de vue fonctionnel les espèces dominantes. Ainsi, cette maximisation de l'équitabilité fonctionnelle serait le reflet de processus de différenciation de niche indiquant que les espèces optimisent l'utilisation et la répartition des ressources (Cornwell & Ackerly 2009; Kraft *et al.* 2015; MacArthur & Levins

1967; Maire *et al.* 2012). A l'inverse, l'expression de valeurs similaires de trait fonctionnel (c. -à-d. les valeurs de trait sont distribuées en pic autour d'une valeur) reflèterait la dominance d'espèces compétitives exprimant des traits adaptés aux conditions abiotiques (p.ex. fortes valeurs de SLA pour des communautés prairiales fertilisées NPK) et aux interactions biotiques locales (Grime 1998; Gross *et al.* 2009; Keddy 1992; Schamp *et al.* 2008). Ces conditions limitent ainsi la coexistence par de l'exclusion compétitrice. Ces observations suggèrent l'existence de règles d'assemblage (Lawton 1999; Levin 1998) dépendantes des pratiques de gestion qui déterminent à la fois la stabilité de ces assemblages d'espèces et la capacité de la communauté végétale à héberger un haut niveau de diversité spécifique et fonctionnelle (Fig. 2).

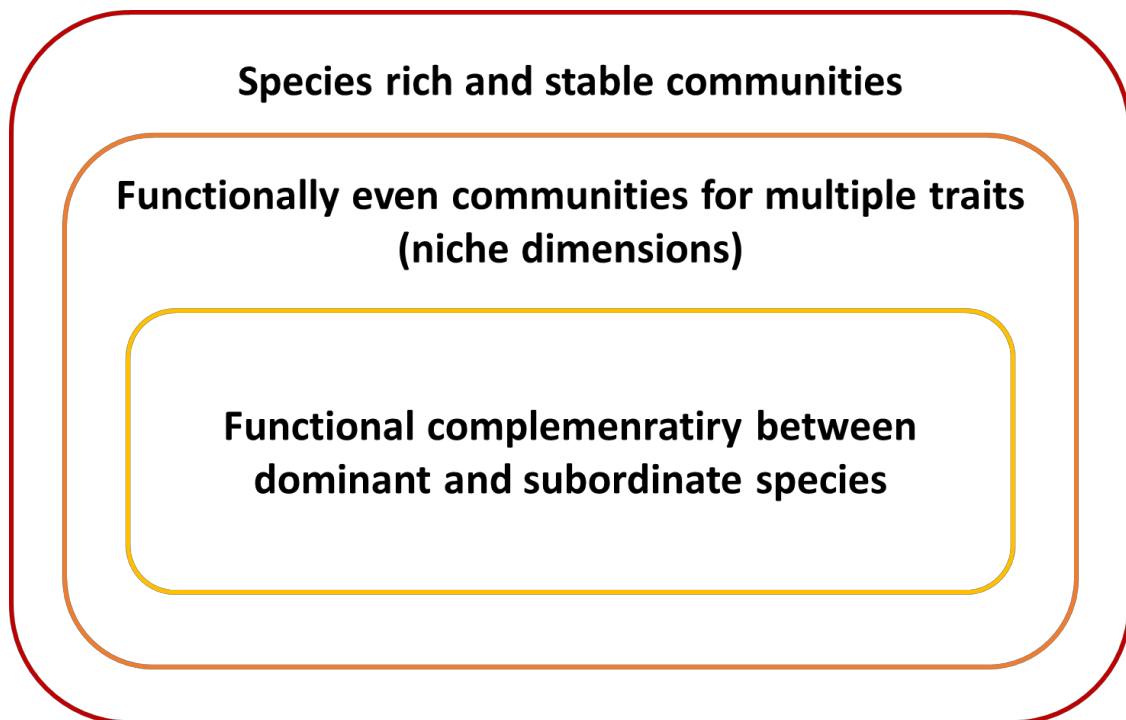


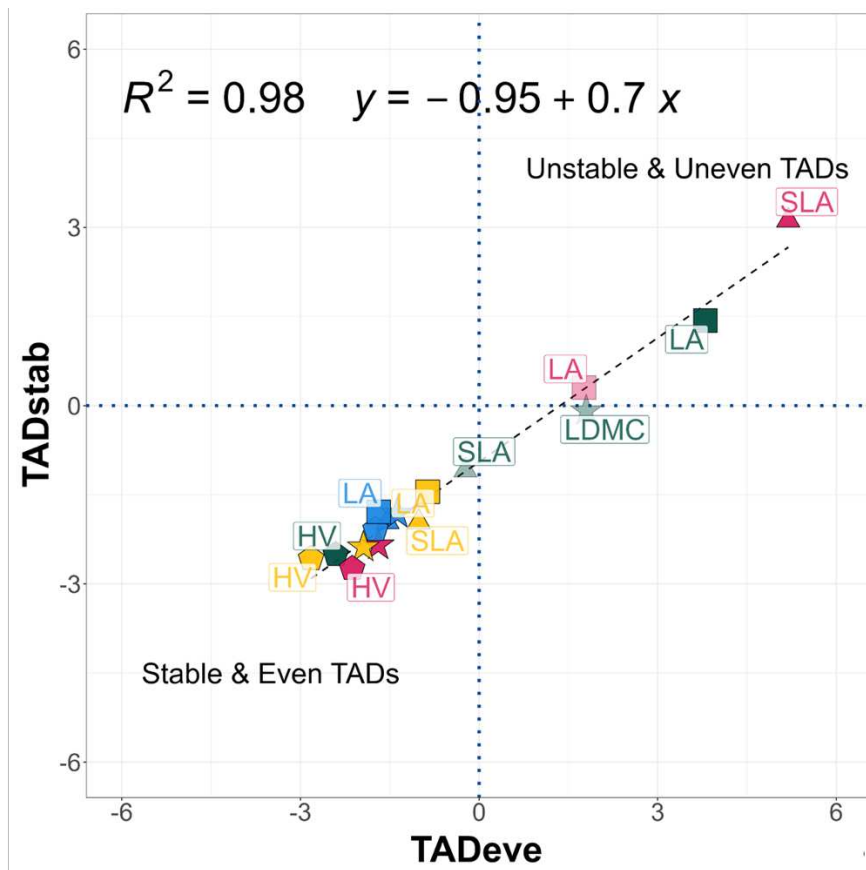
Figure 2 : Une meilleure explication de l'origine de la stabilité des communautés. Vers l'identification des processus et des règles d'assemblage ?

Des conclusions de la partie précédente, il ressort que les communautés végétales, pour lesquelles les distributions de valeurs de traits sont équitables, présentent une plus grande stabilité fonctionnelle. De plus, il existe un lien fort entre une expression équitale des

valeurs de trait et la stabilité dans l'expression fonctionnelle de la communauté (Fig. 3). Au contraire, les communautés avec des distributions fonctionnelles plus resserrées autour d'une valeur de trait seraient plus instables, ce qui pourrait témoigner d'une plus grande sensibilité à la stochasticité environnementale (p.ex. aléas climatiques). L'origine de l'équitabilité et de la stabilité des distributions de traits a pu être expliquée par une influence globale des espèces de la communauté ; qu'elles soient abondantes ou moins abondantes (dominantes et subordonnées *sensu* Grime (1998)). Pour faire suite aux travaux de Grime (1998), qui questionnaient sur l'importance et la place des espèces subordonnées dans les dynamiques d'assemblage, nous avons pu révéler une implication à deux niveaux des espèces subordonnées à l'échelle des communautés équitables et stables (Chapitre 3 Figs. 2, 3, 4 & 5) :

- (i) Les espèces subordonnées sont fonctionnellement complémentaires aux espèces dominantes avec lesquelles elles interagissent préférentiellement. Des processus de différenciation de niche favorisent la coexistence entre espèces dominantes et subordonnées (Chesson 2000; Maire *et al.* 2012) ;
- (ii) Les espèces subordonnées sont fonctionnellement redondantes entre elles (Rosenfeld 2002).

Ainsi, le cumul des abondances des espèces subordonnées représente un poids comparable à celui des espèces dominantes, et la mise en avant d'un contraste dans l'expression fonctionnelle des subordonnées et des dominantes permet d'expliquer l'équitabilité des formes de distribution de traits. Par ailleurs, les similitudes fonctionnelles entre espèces subordonnées seraient à même de rendre compte de la stabilité de l'assemblage fonctionnel. Cette mise en évidence de l'émergence de l'équitabilité et de la stabilité au sein des communautés végétales permet également de révéler que la complémentarité fonctionnelle entre espèces dominantes et espèces subordonnées est centrale pour expliquer la stabilité des espèces (aussi bien dominantes que subordonnées) et donc le maintien d'un haut niveau de richesse spécifique (Fig. 2). Il est possible d'ajouter une dimension fonctionnelle à l'affirmation de Gaston (2010) : « être commun c'est rare et être rare c'est commun », en complétant que pour des communautés végétales maintenant un haut niveau d'équitabilité fonctionnelle les espèces peu abondantes sont fonctionnellement communes.



Grassland management — Mown-NPK — Mown-PK — Mown-Unfertilized — Ab

Figure 3 : Relation entre équitabilité et stabilité des distributions de traits. Les mesures de TADeve et TADstab ont été menées sur les parcelles du dispositif ANAEE-ACBB pour 4 traits (SLA, HV, LA, LDMC) pour 4 modalités de gestion (Fauche-Nul, Fauche-NPK, Fauche-PK, Abandon). Les couleurs réfèrent aux pratiques de gestion des prairies. Les formes et étiquettes correspondent au nom des traits étudiés. Il existe une relation forte entre stabilité (TADstab) et équitabilité (TADeve) des assemblages. Cette relation observée est significativement différente de la relation attendue par chance ; suggérant que le maintien de l'équitabilité fonctionnelle pourrait agir comme règle d'assemblage.

3. La SKR : une démarche analytique robuste qui permet de conclure sur l'existence de règles générales d'assemblage

Le cadre analytique de la SKR permet d'appréhender la complexité des systèmes écologiques en tirant profit de l'information contenue dans les formes de distributions fonctionnelles. Les indicateurs issus de la SKR sont complémentaires à d'autres approches basées sur les traits et ont permis d'approfondir notre capacité à identifier et prédire les processus et règles relatifs aux assemblages des communautés (Fig. 4), en raison de :

- (i) La capacité de la SKR à prendre en compte la complexité et la dynamique des formes de distribution de traits fonctionnels. Le cadre analytique de la SKR sort du fort a priori théorique du CWM et du CWV qui sous-entend une distribution normale des valeurs de trait à l'échelle des communautés. Dans le cadre d'un effet de filtrage (*sensu* Keddy 1992), ces deux indicateurs peuvent être pertinents en prédisant l'optimal fonctionnel (CWM) et la dispersion par rapport à cet optimal (CWV) ce qui permet de refléter la réponse des communautés le long de gradients environnementaux (Violle *et al.* 2007). Cependant, les formes des distributions de traits des communautés naturellement assemblées sont très variables et différentes d'une distribution Gaussienne (Danet *et al.* 2018; Enquist *et al.* 2015; Gross *et al.* 2017; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2017; Liu *et al.* 2021; Maitner *et al.* 2023). La relation entre la skewness et la kurtosis a donc l'avantage de caractériser la complexité des formes de distribution des systèmes écologiques réels.
- (ii) La capacité du TADeve à refléter les différences relatives de traits, ce qui constitue une propriété intéressante dans une approche d'écologie comparative. Alors que, les indicateurs de dispersion fonctionnelle plus classiquement utilisés (p.ex. CWV Violle *et al.* 2007, et FDis Villéger *et al.* 2008) font état de différences fonctionnelles absolues influencées par le spectre des valeurs de trait et qui rendent la comparaison entre systèmes écologiques difficile.
- (iii) La capacité de la SKR à considérer les interactions globales entre espèces avec un indicateur d'équitabilité (TADeve) qui estime mathématiquement la régularité de la distribution des valeurs de traits à l'échelle de la communauté sans *a priori*. Au contraire, le FEve (Villéger *et al.* 2008) s'intéresse aux distances entre plus proches voisins dans l'espace fonctionnel. Cet indice, basé sur les hypothèses de *l'even spacing* (Cornwell & Ackerly 2009) et de la *limiting similarities* (Pacala & Tilman 1994), considère que les espèces interagissent préférentiellement avec leurs plus proches voisins fonctionnels alors qu'à l'échelle des communautés il semblerait que les interactions se fassent avec les espèces dominantes, les plus fréquentes.

(iv) De la capacité des formes de distribution de traits fonctionnels à refléter la performance à l'échelle de la communauté, à fournir un test sur la coexistence, et à appréhender les assemblages et leur dynamique. De plus, les indicateurs de stabilité (TADstab) et d'équitabilité (TADeve) qui découlent de la SKR sont cohérents avec l'idée que les différences de niche seraient favorables à la stabilité d'espèces fonctionnellement contrastées dans un environnement soumis à de la stochasticité (Adler *et al.* 2013; Chesson 2000; De Mazancourt *et al.* 2013; Gravel *et al.* 2011).

L'application de cette méthode d'analyse à différents jeux de données simulés, expérimentaux et observationnels (Chapitres 1, 2 & 3) est révélatrice de la robustesse de ce cadre analytique pour révéler les processus d'assemblage (p.ex. différenciation de niche, effet de filtre). Bien que la capacité des approches basées sur les traits à saisir efficacement les réponses écologiques aux changements environnementaux et les processus d'assemblage ait été remise en question récemment par plusieurs études (Bruehlheide *et al.* 2018; Götzenberger *et al.* 2012; Merchant *et al.* 2023; Van Der Plas *et al.* 2020), ces travaux de thèse rendent compte de la pertinence de l'analyse des distributions fonctionnelles pour révéler des relations trait-environnement, trait-assemblage ou trait-fonctionnement de l'écosystème. Plus globalement, ces résultats suggèrent que la stabilité de l'équitabilité fonctionnelle pourrait agir comme une règle d'assemblage des espèces, un point d'attraction vers lequel convergent les communautés végétales (Dakos & Kéfi 2022; Holling 1973; Odum 1969). La SKR permet de définir un état de l'écosystème avec des propriétés connues concernant sa stabilité, sa capacité à accueillir de la diversité spécifique et fonctionnelle, ... en opposition à un système soumis à une pression de filtre (Fig. 4), ce qui permettrait de développer des démarches d'écologie comparative.

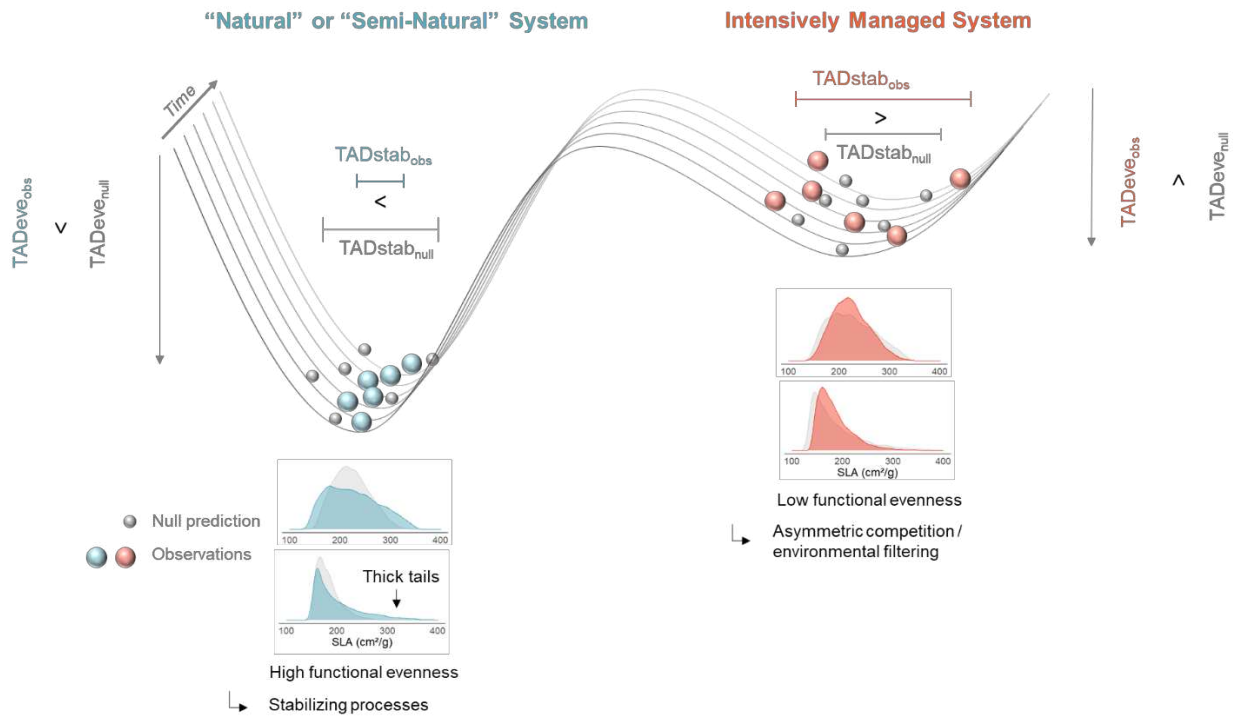


Figure 4 : La SKR et les indicateurs qui en découlent permettent d’appréhender les assemblages des communautés et les dynamiques écosystémiques. Le TADeve quantifie la distance par rapport au fond de la vallée : les communautés théoriques qui maximisent l’équitabilité fonctionnelle. Le TADstab quantifie la stabilité temporelle des communautés par rapport au SKR théorique qui agit comme un point d’attraction.

Le cadre analytique de la SKR a révélé son potentiel pour révéler des similitudes dans les dynamiques des formes de distributions fonctionnelles pour des communautés végétales du monde entier dans des contextes très variables laissant supposer pour l’existence de règles générales d’assemblage. Quelles seraient les perspectives pour renforcer cette démarche analytique et répondre aux enjeux écologiques et sociétaux ?

II. **Accroître le pouvoir de prédiction de la SKR en identifiant des seuils de réponse et en prenant compte les variabilités intraspécifiques des traits fonctionnels**

1. Le contraste dans la gestion des écosystèmes étudiés limite l'identification de seuils de réponse

L'étude des formes de distribution de traits permet-elle d'identifier des seuils de réponse des écosystèmes aux changements environnementaux (p.ex. niveau de sécheresse, niveau de fertilisation, ...) ? Dans le cadre des dispositifs mobilisés (cf. Matériel et Méthode 1.b, 1.c, 1.d & 1.e) nous avons pu mettre en évidence une pratique dépendance de l'assemblage des communautés végétales dans des contextes de gestion très contrastés. En effet, nous nous sommes intéressés d'une part, à des écosystèmes prairiaux non fertilisés face à des écosystèmes prairiaux soumis à de hauts niveaux de fertilisation (Chapitres 2 & 3) ; et d'autre part, des communautés végétales naturelles d'écosystèmes arides (Chapitre 3). Il semble pertinent d'être en capacité d'identifier le niveau d'apports d'intrants azotés à partir duquel on peut observer un basculement d'un assemblage stable fonctionnellement équitable, représentatif de communautés naturellement assemblées, vers des communautés instables avec de la convergence fonctionnelle, qui suggèrent une plus grande emprise de la stochasticité environnementale. Cela questionne plus fondamentalement sur la capacité de l'écosystème à maintenir ses propriétés malgré une intensification de sa gestion. Dans un contexte de changement global et à des fins de préservation des écosystèmes, il semble en effet important de développer notre capacité à détecter les niveaux de modification de l'environnement qui peuvent grandement affecter les écosystèmes tant dans leur structure que dans leur fonctionnement (Balvanera *et al.* 2014; Brum *et al.* 2017). Cependant, la complexité dans la réponse et dans la dynamique des systèmes écologiques semble être un frein à la détection des seuils de réponse des écosystèmes naturels (Hillebrand *et al.* 2020). Le cadre analytique de la SKR a démontré son potentiel pour l'étude des systèmes complexes dynamiques dans des conditions contrastées (Chapitres 2 & 3), par une mise en avant de variable d'état caractéristique du système. Cette approche semble prometteuse pour la

détection de seuils de réponse des communautés écologiques face à des facteurs environnementaux changeants (Fig. 5).

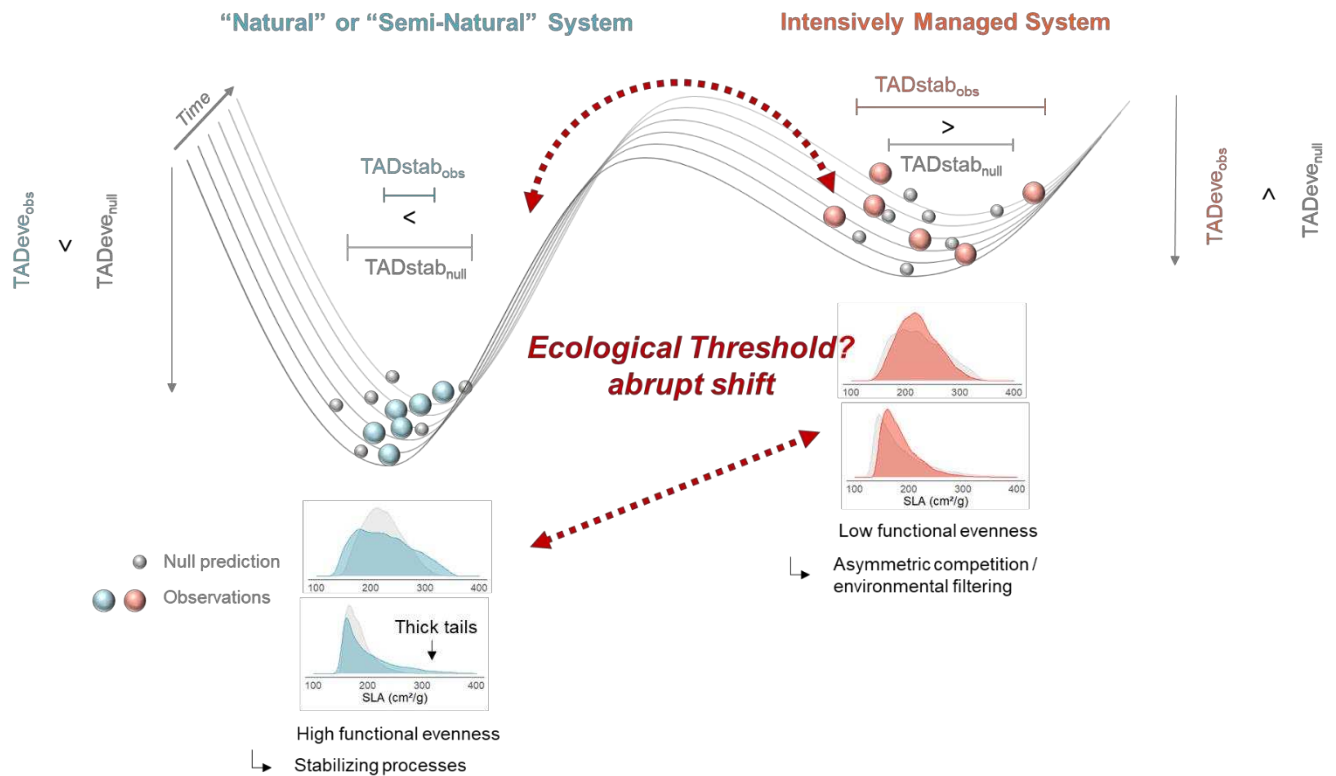


Figure 5 : L’approche SKR une méthode pertinente pour identifier des seuils de réponse des systèmes écologiques à des facteurs environnementaux changeant. Les indicateurs fonctionnels qui découlent de la SKR permettraient d’identifier le seuil à partir duquel on passe de communautés stables et fonctionnellement équitables (p.ex. communautés végétales naturelles ou prairiales gérées sans apport d’intrants) vers des communautés instables et inéquitables (p.ex. communautés prairiales fertilisées).

2. Une prise en compte de la variabilité intraspécifique des valeurs de traits pour l’étude des formes de distributions fonctionnelles

La variabilité intraspécifique des valeurs de traits fonctionnels (Garnier & Navas 2012; Messier *et al.* 2010) repose sur le constat que les changements dans les formes des distributions de traits ne sont pas seulement associés à des variations d’abondance des espèces, mais pourraient être un marqueur d’une adaptation des espèces caractérisées par des

changements dans leurs valeurs de traits. La variabilité intraspécifique des valeurs de traits considère que chaque espèce est caractérisée par une distribution pour le trait fonctionnel étudié, et non par une valeur moyenne, reflétant la variabilité fonctionnelle des individus de l'espèce (Fig. 6). Les facteurs biotiques et abiotiques peuvent sélectionner des espèces dominantes adaptées aux filtres environnementaux (*sensu* Keddy 1992), ce qui peut potentiellement impacter l'expression fonctionnelle d'autres espèces, et les conduire à adapter leur stratégie pour mieux s'adapter à l'environnement local, ce qui renforce l'effet de filtre (Lepš *et al.* 2011). Par exemple, pour des prairies recevant une fertilisation azotée importante on pourrait s'attendre à observer de la plasticité sur la SLA pour des individus en capacité de le faire (Chapitre 2, dispositif ANAEE-ACBB prairies sous gestion constante). Des changements de valeurs de traits permettraient de favoriser la survie des individus dans un milieu où la compétition pour les nutriments et la lumière devient plus intense. Ainsi, une meilleure prise en compte de la variabilité intraspécifique des traits, au même titre que les dynamiques d'abondance d'espèces, peut sembler importante dans l'idée de mieux caractériser les réponses des communautés aux changements environnementaux. L'ITV pourrait également permettre de mieux (ou moins bien du fait de la considération de facteurs supplémentaires) appréhender les processus d'assemblage (Albert *et al.* 2011; Jung *et al.* 2010). Il semblerait pertinent d'intégrer de la variabilité intraspécifique des traits dans l'analyse des formes de distribution de traits. Cependant pour ce faire, plusieurs points de vigilance devront être considérés :

- (i) Il peut être techniquement compliqué d'assurer un suivi des mesures de traits à l'échelle de l'ensemble des espèces d'une communauté (coût, temps). Ce suivi permettrait d'intégrer plusieurs valeurs de trait mesurées pour une espèce, et plus spécifiquement de caractériser l'expression fonctionnelle de l'espèce dans différentes conditions environnementales (p.ex. pédoclimatiques, pratiques de gestion, ...).
- (ii) La réponse fonctionnelle d'un individu peut elle-même être complexe avec de potentiels effets de retard (*lag responses*), une influence de l'aléatoire (p.ex. contexte historique), Il semble donc difficile de caractériser la variabilité intraspécifique des valeurs de traits et d'en expliquer l'origine.

La prise en compte de la variabilité intraspécifique des valeurs de traits pour la construction des distributions de trait pourrait se faire par des méthodes de *Bootstrapping* (Maitner *et al.* 2023). Ainsi, la communauté est caractérisée par une gamme potentielle de distribution de traits par la prise en compte de l'ensemble des distributions de traits à l'échelle des espèces et le calcul des moments de la distribution (moyenne, variance, skewness et kurtosis) se fait dans un intervalle de confiance (Fig. 6). Par exemple, il pourrait être intéressant de prendre en compte la variabilité fonctionnelle intraspécifique dans l'idée de mieux évaluer la sensibilité de la réponse des communautés, en faisant l'hypothèse que la variabilité intraspécifique des valeurs de traits est un concept déterminant pour les assemblages (Cheng *et al.* 2022). Dans l'idée d'intégrer de la variabilité intraspécifique de traits dans l'étude des formes de distributions fonctionnelles (approche SKR), il serait aisément possible d'intégrer cette modalité dans le package « TAD » développé dans le premier chapitre de cette thèse.

La SKR ayant permis d'identifier des similitudes dans les formes de distribution dans une diversité de contextes pédoclimatiques et de pratiques de gestion (Chapitre 3). La prise en compte de l'ITV dans le cadre analytique de la SKR ne semble pas être un paramètre qui puisse remettre en cause les résultats clés de cette thèse. Bien que la variabilité intraspécifique des valeurs de traits puisse permettre de mieux caractériser les distributions de trait au sens des phénotypes réalisés, elle pourrait au contraire biaiser nos conclusions sur les assemblages, basées sur l'utilisation d'une valeur moyenne de trait par espèce, en ajoutant un niveau de complexité qui pourrait limiter notre capacité à identifier les processus d'assemblage. La valeur moyenne de trait a une signification claire sur la stratégie fonctionnelle de l'espèce alors que le phénotype réalisé peut avoir d'autres significations qu'une adaptation fonctionnelle. Par exemple, une augmentation de valeur de SLA chez une espèce souffrant de compétition pour la lumière ne traduit pas un fort taux de croissance mais plutôt que l'espèce meurt (Maire *et al.* 2013). Cependant, par cette approche de *bootstrapping* il serait possible de tester le rôle de l'ITV dans les assemblages et de quantifier les effets des pressions de sélection qui pourraient conduire :

- (i) A une convergence fonctionnelle plus marquée, avec un renforcement de l'effet du filtre (*sensu* Keddy 1992) ;

- (ii) A de la divergence fonctionnelle, selon des processus de différenciation de niche, pour éviter les pressions dues à la compétition.

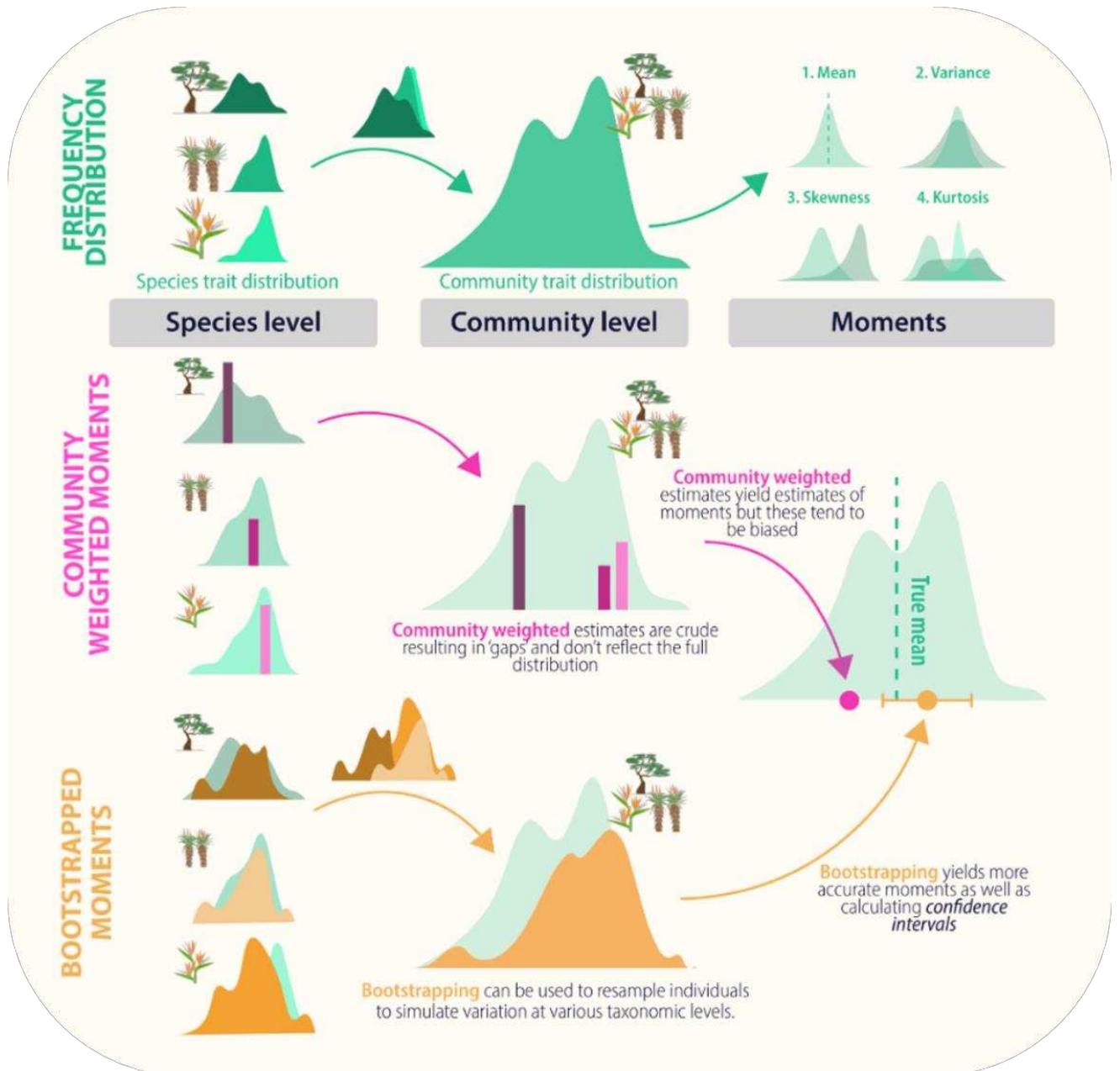


Figure 6 : Intégrer la plasticité fonctionnelle dans l'étude des formes de distribution de traits : l'exemple du Bootstrapping (Provenant de Maitner et al. 2023).

Il est cependant important de repréciser que l'étude des formes de distribution de traits fonctionnels repose sur deux variables :

- (i) Les valeurs de traits fonctionnels par espèce ;
- (ii) L'abondance des espèces.

La conformité des mesures des traits semble centrale aux études de l'écologie fonctionnelle avec l'idée de normaliser la manière de mesurer les traits fonctionnels et de s'engager dans une démarche comparative (Cornelissen *et al.* 2003; Kattge *et al.* 2020), pour fournir des estimations stables de la diversité fonctionnelle à l'échelle des communautés (Chacón-Labela *et al.* 2023; Maitner *et al.* 2023). Cependant, il paraît essentiel, au vu de la pertinence de l'étude des distributions fonctionnelles pour appréhender les assemblages (Chapitres 1, 2 & 3), d'accorder de l'importance aux données d'abondance et notamment par une normalisation des protocoles intégrant différentes manières de mesurer/estimer l'abondance des espèces.

III. La SKR et l'étude des distributions de traits fonctionnels pour mieux comprendre le monde réel

1. Une meilleure identification des patrons de biodiversité pour décrire et préserver les écosystèmes

Mes travaux suggèrent des règles d'assemblage des communautés végétales opposées dans des prairies intensément gérées vs. des communautés végétales naturelles (Chapitre 3). Cette mise en lumière d'assemblages contrastés pourrait permettre de définir les propriétés d'un écosystème « naturel » (Kellert & Wilson 1993; Purcell & Lamb 1998; Saltz & Cohen 2023). Dans l'introduction générale nous avons défini comme « prairie naturelle » ou « prairie semi-naturelle » : une prairie hébergeant une végétation spontanée (auto-ensemencement) pouvant être gérée par des pratiques de fauche et/ou de pâturage et de fertilisation. Cependant, selon l'IPBES (2019) un « écosystème semi-naturel » réfère à : « un écosystème

qui maintient, bien que soumis à la gestion humaine, son niveau de biodiversité et la plupart de ses processus par rapport à un état dit naturel ».

Au regard de nos résultats, nous avons pu montrer que pour des prairies soumises à un intense niveau de fertilisation, la pratique de gestion influençait les assemblages (caractérisés par une grande variabilité, ne convergeant pas vers un point d'équilibre et rendant leur prédiction complexe). Des communautés végétales pourtant caractérisées de « semi-naturelles » peuvent donc s'assembler d'une manière opposée par rapport à des communautés naturelles. Cela questionne sur leur réel caractère « naturel » puisque profondément impacté par les pratiques anthropiques en comparaison à des communautés naturelles (Chapitre 3). Au contraire, nous avons montré qu'il existe des propriétés communes entre les écosystèmes naturels et les prairies gérées (sans fertilisation) (Chapitre 3), ce qui suggère qu'il est possible de gérer des écosystèmes tout en préservant leur naturalité. L'intensification des pratiques de gestion (p.ex. généralisation de l'utilisation d'intrants en agriculture) peut donc constituer une grande menace pour la biodiversité (Newbold *et al.* 2016) en limitant la capacité des écosystèmes à accueillir des communautés diversifiées d'un point de vue fonctionnel et taxonomique. Ainsi, il nous semble possible d'identifier des pratiques de gestion permettant de préserver (Chapitre 3) et éventuellement restaurer (Chapitre 2 réduction de l'intensité de gestion initiale par suppression des apports d'intrants) en caractérisant les similitudes dans les formes de distribution et les assemblages entre communautés gérées et communautés naturelles. Il ne s'agit pas de cibler un état passé de la communauté qui pourrait être inadapté aux facteurs du changement global en cours, mais de cibler des assemblages fonctionnels stables et équitables qui se retrouvent pour des communautés naturellement assemblées du monde entier.

L'identification des processus d'assemblage des communautés végétales par l'étude des formes de distribution de traits fonctionnels a révélé que la stabilité de communautés fonctionnellement équitables était un prérequis au recrutement d'espèces et à l'augmentation de la richesse spécifique (Chapitre 2). Ces résultats clés, sont marqueurs du potentiel de l'écologie fonctionnelle à transmettre des signaux sur la multifonctionnalité de l'écosystème et sa capacité à héberger un haut niveau de richesse spécifique. Les règles d'assemblage basées sur les traits fonctionnels agissent comme processus de régulation qui

détermine à la fois la stabilité des assemblages écologiques et leur capacité à héberger une grande biodiversité. Notre aptitude à détecter l'effet des pratiques de gestion humaine sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes permettrait de définir des états de référence écologiques (*baseline*) (Moore *et al.* 1999; Scheffer *et al.* 2001; Seabloom *et al.* 2015; Suding *et al.* 2003). En effet nous avons mis en avant que cibler la restauration des assemblages fonctionnels (distributions fonctionnelles stables et équitables) pourrait constituer une cible pour concevoir des stratégies de restauration efficaces favorisant la persistance de différentes facettes de la biodiversité des écosystèmes.

2. Une écologie basée sur les traits fonctionnels pour mieux prédire les dynamiques des écosystèmes naturels et agricoles et favoriser leur multifonctionnalité.

L'orientation de la gestion agricole des dernières décennies (depuis la révolution verte des années 50) s'est surtout concentrée sur la maximisation de fonctions écosystémiques spécifiques (surtout liées à la production), au détriment de la stabilité et de la résilience des écosystèmes, en impactant profondément leurs propriétés intrinsèques. La préservation concomitante des services écosystémiques et de la biodiversité des écosystèmes agricoles est un principe de base des solutions fondées sur la nature et de l'agroécologie. Il s'agit tout à la fois de limiter les charges d'exploitation des systèmes agricoles (réduire les intrants), de maximiser les bénéfices dont la société tirera avantage (multifonctionnalité), mais également maintenir ou restaurer une plus grande diversité biologique (Calame & Darrot 2016; Gliessman 2014). Ainsi, développer notre capacité à mieux identifier les processus relatifs aux assemblages des communautés nous permettrait de mieux prédire les effets des pratiques de gestion sur la biodiversité des agroécosystèmes en faveur d'une gestion agricole durable favorable à la multifonctionnalité des agroécosystèmes. La gestion des systèmes d'élevage herbagers réside dans notre capacité à comprendre la manière dont les communautés pourraient être affectées par une modification de leur environnement (p.ex. facteurs du changement global : pratiques, climat, ...) et en quoi cela pourrait affecter les propriétés de l'écosystème tout entier et par là même sa robustesse et sa stabilité (Carrère *et al.* 2022).

Ainsi, l'identification de pratiques de gestion permettant la stabilité d'agroécosystèmes diversifiés tant d'un point de vue fonctionnel que taxonomique, semblerait pouvoir permettre de répondre à ces enjeux de la durabilité agricole.

Nos travaux pourraient permettre de répondre aux enjeux de la durabilité agricole en complétant efficacement la construction des typologies prairiales qui se sont développées ces dix dernières années sur des bases empiriques (Galliot *et al.* 2020; Michaud *et al.* 2013) en proposant des lois plus génériques. Celles-ci devront être traduites dans un cadre plus opérationnel pour permettre une gestion plus durable des prairies. En effet, les travaux conduits notamment à l'échelle du Massif-central montrent que même si la mise en place de productions fourragères à haut rendement est aujourd'hui une nécessité économique, puisque le maintien de la biodiversité des écosystèmes prairiaux, au sein des exploitations agricoles, présente des intérêts qui ne sont pas qu'environnementaux. Elles présentent en effet de nombreuses qualités agronomiques (p.ex. souplesse d'exploitation, faible coût d'entretien, qualité du fourrage, intérêt phytosanitaire et vétérinaire lié à la présence naturelle d'espèces riches en antioxydant ...) (Le Hénaff 2016).

3. Une approche basée sur les traits fonctionnels généralisable à travers les écosystèmes et les réseaux trophiques

Ces travaux de thèse ont fait état d'assemblages stables et fonctionnellement équitables pour des communautés végétales naturelles ou soumises à certaines pratiques de gestion (non fertilisées) (Chapitres 2 & 3). Ces observations se sont faites sur le niveau trophique des producteurs primaires, et questionnent sur les effets du maintien de l'équitabilité fonctionnelle à ce niveau trophique sur les niveaux trophiques supérieurs (consommateurs primaires, décomposeurs, ...). Par exemple, à l'échelle des agroécosystèmes prairiaux il a été mis en avant un effet positif de la diversité des herbivores pâturant sur la biodiversité de la communauté végétale (Liu *et al.* 2015; Shepard & Baneth 2016). Le pâturage, en réalisant une exploitation non homogène de la parcelle (du milieu) du fait de l'expression de préférences alimentaires des animaux (Dumont *et al.* 2002, 2009), conduit à une structuration spatiale (hétérogénéité structurale) de l'espace favorable à la diversité floristique et faunistique

(Marriott & Carrère 1998). De plus les effets du pâturage, à travers le piétinement et les déjections, sont également à prendre en compte, car ils peuvent modifier les facteurs environnementaux, pouvant générer de l'hétérogénéité (p.ex. exemple, le piétinement peut structurer les communautés végétales en créant des ouvertures dans le couvert pouvant être colonisées par de nouvelles espèces) (García *et al.* 2013). Compléter notre compréhension des mécanismes fonctionnels en jeux dans la structuration spatiale et l'agrégation des espèces au sein des parcelles pâturées constitue un enjeu important pour en améliorer la gestion et favoriser la biodiversité. L'hypothèse que le maintien de l'équitabilité fonctionnelle de la communauté d'un niveau trophique puisse avoir des impacts sur les patrons de diversité (fonctionnelle et spécifique) des niveaux trophiques supérieurs et/ou inférieurs pourrait être testée par le cadre analytique de la SKR, et plus particulièrement d'une relation positive entre diversité fonctionnelle et spécifique entre niveaux trophiques (Deraison 2014; Ebeling *et al.* 2018) (Fig. 7).

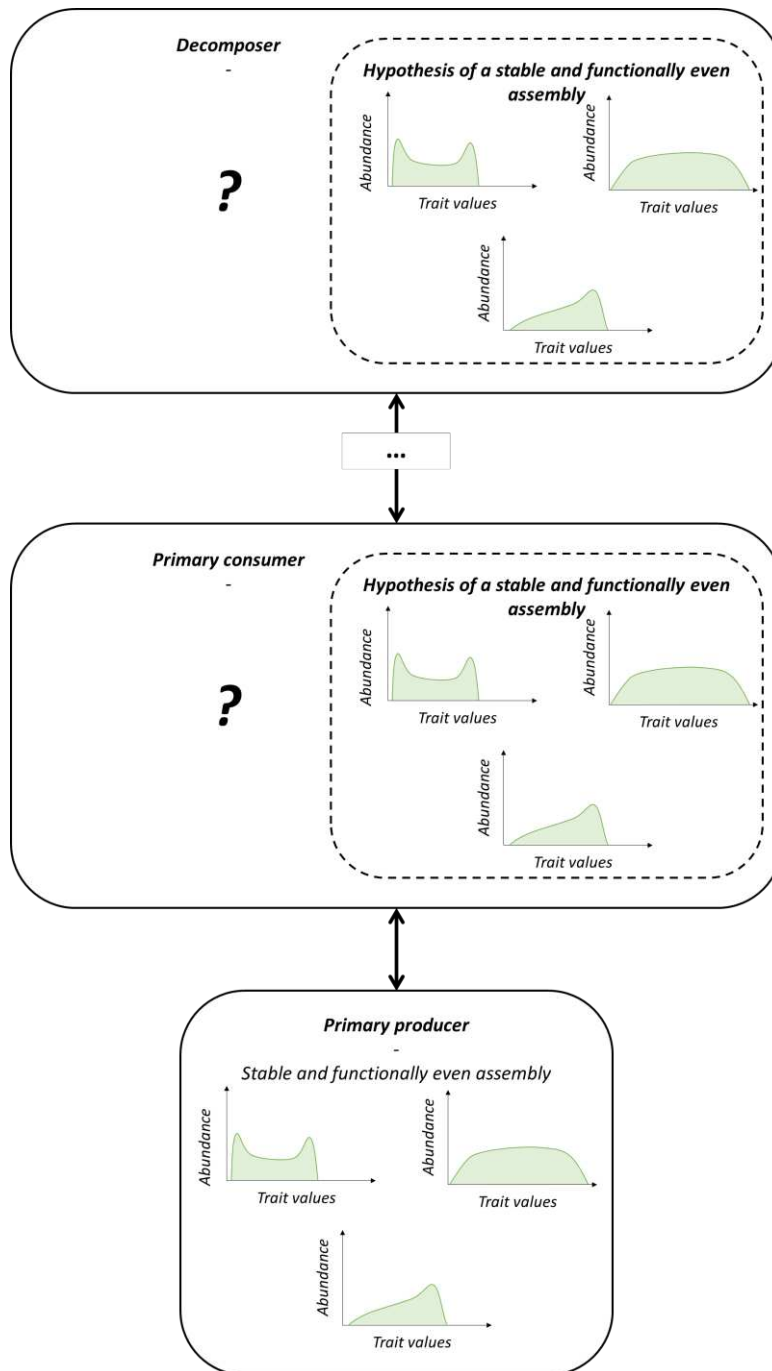


Figure 7 : Les effets de la diversité fonctionnelle et de la structuration des assemblages des communautés entre niveaux trophiques.

CONCLUSION GENERALE

L'identification et la prédiction de règles d'assemblage des communautés, à partir des patrons de diversité fonctionnelle, ont été au cœur des objectifs écologiques des dernières décennies (Götzenberger *et al.* 2012; Münkemüller *et al.* 2020). Cependant, la complexité et la dynamique des communautés écologiques et des variables fonctionnelles qui leur sont associées ont compliqué cette recherche de règle d'assemblage. L'étude des formes de distribution de traits fonctionnels et de leur dynamique nous a permis d'appréhender cette complexité et d'identifier des processus d'assemblage en se basant sur des similitudes dans les formes de distribution de traits dans le temps et l'espace. Des similitudes ont notamment été observées entre communautés naturelles vs. gérées de manière extensive (sans apport d'intrants) associées à des distributions fonctionnelles stables (TADstab) maximisant l'équitabilité fonctionnelle (TADeve). Des observations qui suggèrent l'existence de règles générales d'assemblage.

Le maintien de l'équitabilité fonctionnelle semble être une propriété intrinsèque aux communautés végétales naturellement assemblées (Chapitres 1, 2 & 3), mais est-ce une règle générale de la nature ? Une application de la méthode développée dans cette thèse, visant à étudier la dynamique des formes de distribution de traits fonctionnels sur d'autres communautés (aquatiques ou terrestres, animales ou végétales, ...) semble prometteuse pour étudier les processus d'assemblage relatifs à ces systèmes complexes dynamiques et d'explorer l'existence de règles générales d'assemblage. Cette perspective, au-delà de valider la robustesse du cadre analytique de la SKR, favoriserait l'identification de règles générales d'assemblage des communautés dans un domaine où la contingence semblait régner (Lawton 1999; Simberloff 2004). De plus, son application pourrait permettre de mieux prédire les dynamiques spatio-temporelles de la biodiversité, et donc de répondre aux enjeux sociétaux et environnementaux par une préservation et une restauration des écosystèmes face aux pressions des facteurs du changement global.

BIBLIOGRAPHIE

- Abakumova, M., Zobel, K., Lepik, A. & Semchenko, M. (2016). Plasticity in plant functional traits is shaped by variability in neighbourhood species composition. *New Phytologist*, 211, 455–463.
- Abid, S.H. (2015). Some Properties of Skew Uniform Distribution. *American Journal of Applied Mathematics and Statistics*.
- Adler, P.B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A.R. & Kraft, N.J.B. (2013). Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 1294–1306.
- Adler, P.B. & Lauenroth, W.K. (2003). The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters*, 6, 749–756.
- Agreste. (2023). Synthèses conjoncturelles, Bilan conjoncturel 2023.
- Aguirre-Gutiérrez, J., Malhi, Y., Lewis, S.L., Fauset, S., Adu-Bredu, S., Affum-Baffoe, K., *et al.* (2020). Long-term droughts may drive drier tropical forests towards increased functional, taxonomic and phylogenetic homogeneity. *Nat Commun*, 11, 3346.
- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G. & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 217–225.
- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., *et al.* (2015). Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters*, 18, 834–843.
- Allart, L., Dumont, B., Joly, F., Mosnier, C., Alvarez, G., Galliot, J. -N., *et al.* (2024). Species richness: A pivotal factor mediating the effects of land use intensification and climate on grassland multifunctionality. *Journal of Applied Ecology*, 61, 1053–1066.
- Amiaud, B. & Carrère, P. (2012). La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques, 11.
- Antão, L.H., Weigel, B., Strona, G., Hällfors, M., Kaarlejärvi, E., Dallas, T., *et al.* (2022). Climate change reshuffles northern species within their niches. *Nat. Clim. Chang.*, 12, 587–592.
- Balvanera, P., Siddique, I., Dee, L., Paquette, A., Isbell, F., Gonzalez, A., *et al.* (2014). Linking Biodiversity and Ecosystem Services: Current Uncertainties and the Necessary Next Steps. *BioScience*, 64, 49–57.
- Barabás, G., D’Andrea, R. & Stump, S.M. (2018). Chesson’s coexistence theory. *Ecological Monographs*, 88, 277–303.
- Bardgett, R.D., Bullock, J.M., Lavorel, S., Manning, P., Schaffner, U., Ostle, N., *et al.* (2021). Combatting global grassland degradation. *Nat Rev Earth Environ*, 2, 720–735.
- Beisner, B., Haydon, D. & Cuddington, K. (2003). Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 376–382.
- Bektaş, B., Thuiller, W., Saillard, A., Choler, P., Renaud, J., Colace, M., *et al.* (2021). Lags in phenological acclimation of mountain grasslands after recent warming. *J Ecol*, 109, 3396–3410.
- Bengtsson, J., Bullock, J.M., Egoh, B., Everson, C., Everson, T., O’Connor, T., *et al.* (2019). Grasslands—more important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere*, 10, e02582.
- Berdugo, M., Delgado-Baquerizo, M., Soliveres, S., Hernández-Clemente, R., Zhao, Y., Gaitán, J.J., *et al.* (2020). Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science*, 367, 787–790.
- Biggs, C.R., Yeager, L.A., Bolser, D.G., Bonsell, C., Dichiera, A.M., Hou, Z., *et al.* (2020). Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere*, 11, e03184.

- Block, S., Maechler, M., Levine, J.I., Alexander, J.M., Pellissier, L. & Levine, J.M. (2022). Ecological lags govern the pace and outcome of plant community responses to 21st-century climate change. *Ecology Letters*, ele.14087.
- Blois, J.L., Williams, J.W., Fitzpatrick, M.C., Jackson, S.T. & Ferrier, S. (2013). Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 110, 9374–9379.
- Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C. & Enquist, B.J. (2014). The n -dimensional hypervolume: The n -dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 595–609.
- Boero, F., Belmonte, G., Bussotti, S., Fanelli, G., Fraschetti, S., Giangrande, A., *et al.* (2004). From biodiversity and ecosystem functioning to the roots of ecological complexity. *Ecological Complexity*, 1, 101–109.
- Bolliger, R., Prati, D. & Fischer, M. (2021). Vegetation Records for Grassland EPs, 2008 - 2020.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *J Vegetation Science*, 16, 533–540.
- Brasil, L.S., Vieira, T.B., Andrade, A.F.A., Bastos, R.C., Montag, L.F.D.A. & Juen, L. (2020). The importance of common and the irrelevance of rare species for partition the variation of community matrix: implications for sampling and conservation. *Sci Rep*, 10, 19777.
- Braun-Blanquet, J., Conard, H.S. & Fuller, G.D. (1932). *Plant sociology; the study of plant communities; authorized English translation of Pflanzensoziologie, by Dr. J. Braun-Blanquet. Translated, revised and edited by George D. Fuller and Henry S. Conard.* McGraw-Hill book company, inc., New York and London,.
- Brooker, R.W. (2006). Plant–plant interactions and environmental change. *New Phytologist*, 171, 271–284.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S.M., *et al.* (2018). Global trait–environment relationships of plant communities. *Nat Ecol Evol*, 2, 1906–1917.
- Brum, F.T., Graham, C.H., Costa, G.C., Hedges, S.B., Penone, C., Radeloff, V.C., *et al.* (2017). Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 114, 7641–7646.
- Buisson, E., Archibald, S., Fidelis, A. & Suding, K.N. (2022). Ancient grasslands guide ambitious goals in grassland restoration. *Science*, 377, 594–598.
- Burkett, V.R., Wilcox, D.A., Stottlemyer, R., Barrow, W., Fagre, D., Baron, J., *et al.* (2005). Nonlinear dynamics in ecosystem response to climatic change: Case studies and policy implications. *Ecological Complexity*, 2, 357–394.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079–1087.
- Calame, M. & Darrot, C. (2016). *Comprendre l'agroécologie: origines, principes et politiques.* Éditions Charles Léopold Mayer, Paris.
- Callaghan, C.T., Borda-de-Água, L., Van Klink, R., Rozzi, R. & Pereira, H.M. (2023). Unveiling global species abundance distributions. *Nat Ecol Evol*.
- Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thorne, P.W., Trisos, C., *et al.* (2023). *IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*

- [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland. First. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC).
- Carrère, P., Gastal, F., Pierre, P. & Vertès, F. (2022). Longévité / Pérennité / Durabilité des prairies ?, 11.
- Carrère, P., Plantureux, S. & Pottier, E. (2012). Concilier les services rendus par les prairies pour assurer la durabilité des systèmes d'élevage herbagers.
- Chacón-Labela, J., Hinojo-Hinojo, C., Bohner, T., Castorena, M., Violle, C., Vandvik, V., *et al.* (2023). How to improve scaling from traits to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 38, 228–237.
- Chapin, F.S., Walker, B.H., Hobbs, R.J., Hooper, D.U., Lawton, J.H., Sala, O.E., *et al.* (1997). Biotic Control over the Functioning of Ecosystems. *Science*, 277, 500–504.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., *et al.* (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Chase, J.M. & Myers, J.A. (2011). Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 366, 2351–2363.
- Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology: Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7, 241–253.
- Chen, Y., Duo, L., Zhao, D., Zeng, Y. & Guo, X. (2023). The response of ecosystem vulnerability to climate change and human activities in the Poyang lake city group, China. *Environmental Research*, 233, 116473.
- Cheng, Y., Long, W., Xiao, C., Jiang, H. & Feng, G. (2022). Intraspecific Trait Variation Promoting Plant Community Assemblage in a Tropical Cloud Forest. In: *Tropical Cloud Forest Ecology in Hainan Island* (ed. Long, W.). Springer Nature Singapore, Singapore, pp. 103–112.
- Chesson, P. (2000a). General Theory of Competitive Coexistence in Spatially-Varying Environments. *Theoretical Population Biology*, 58, 211–237.
- Chesson, P. (2000b). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 343–366.
- Clark, J.S. (2009). Beyond neutral science. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 8–15.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., *et al.* (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 51, 335.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. (2006). A TRAIT-BASED TEST FOR HABITAT FILTERING: CONVEX HULL VOLUME. *Ecology*, 87, 1465–1471.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., *et al.* (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- Craven, D., Eisenhauer, N., Pearse, W.D., Hautier, Y., Isbell, F., Roscher, C., *et al.* (2018). Multiple facets of biodiversity drive the diversity–stability relationship. *Nat Ecol Evol*, 2, 1579–1587.
- Cristelli, M., Zaccaria, A. & Pietronero, L. (2012). Universal relation between skewness and kurtosis in complex dynamics. *Phys. Rev. E*, 85, 066108.

- Cullen, A.C. & Frey, H.C. (1999). *Probabilistic techniques in exposure assessment: a handbook for dealing with variability and uncertainty in models and inputs*. Plenum Press, New York, NY.
- Cushing, Dennis, B., Desharnais, & Costantino. (1998). Moving toward an unstable equilibrium: saddle nodes in population systems. *Journal of Animal Ecology*, 67, 298–306.
- Dakos, V. & Kéfi, S. (2022). Ecological resilience: what to measure and how. *Environ. Res. Lett.*, 17, 043003.
- Damgaard, C. (2019). A Critique of the Space-for-Time Substitution Practice in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 416–421.
- Danet, A., Anthelme, F., Gross, N. & Kéfi, S. (2018). Effects of indirect facilitation on functional diversity, dominance and niche differentiation in tropical alpine communities. *J Vegetation Science*, 29, 835–846.
- Davison, J., Gerz, M., Hiiesalu, I., Moora, M., Semchenko, M. & Zobel, M. (2024). Niche types and community assembly. *Ecology Letters*, 27, e14327.
- De Bello, F., Lavorel, S., Hallett, L.M., Valencia, E., Garnier, E., Roscher, C., *et al.* (2021). Functional trait effects on ecosystem stability: assembling the jigsaw puzzle. *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 822–836.
- De Mazancourt, C., Isbell, F., Larocque, A., Berendse, F., De Luca, E., Grace, J.B., *et al.* (2013). Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecology Letters*, 16, 617–625.
- Denelle, P., Violle, C. & Munoz, F. (2019). Distinguishing the signatures of local environmental filtering and regional trait range limits in the study of trait–environment relationships. *Oikos*, 128, 960–971.
- Deraison, H. (2014). Effet de la diversité fonctionnelle de communautés d’insectes herbivores sur la diversité et le fonctionnement d’un écosystème prairial.
- Diamond, J. (Ed.). (1975). *Ecology and evolution of communities*. 3. print. Belknap Pr, Cambridge, Mass.
- Díaz, S., Cabido, M., Zak, M., Martínez Carretero, E. & Aranibar, J. (1999). Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *J Vegetation Science*, 10, 651–660.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., *et al.* (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 104, 20684–20689.
- Dixon, A.P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J. & Loucks, C.J. (2014). Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography*, 41, 2003–2019.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J.M., Petchey, O.L., Pimm, S.L., Fowler, M.S., *et al.* (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, 19, 1172–1185.
- Dovrat, G., Meron, E., Shachak, M., Moshe, Y. & Osem, Y. (2021). The relationship between species diversity and functional diversity along aridity gradients in semi-arid rangeland. *Journal of Arid Environments*, 195, 104632.

- Dumont, B., Carrère, P. & D'Hour, P. (2002). Foraging in patchy grasslands: diet selection by sheep and cattle is affected by the abundance and spatial distribution of preferred species. *Anim. Res.*, 51, 367–381.
- Dumont, B., Carrère, P., Ginane, C., Farruggia, A., Lanore, L., Tardif, A., *et al.* (2011). Plant–herbivore interactions affect the initial direction of community changes in an ecosystem manipulation experiment. *Basic and Applied Ecology*, 12, 187–194.
- Dumont, B., Farruggia, A., Garel, J. -P., Bachelard, P., Boitier, E. & Frain, M. (2009). How does grazing intensity influence the diversity of plants and insects in a species-rich upland grassland on basalt soils? *Grass and Forage Science*, 64, 92–105.
- Durand, Y., Brun, E., Merindol, L., Guyomarc'h, G., Lesaffre, B. & Martin, E. (1993). A meteorological estimation of relevant parameters for snow models. *Ann. Glaciol.*, 18, 65–71.
- Ebeling, A., Rzanny, M., Lange, M., Eisenhauer, N., Hertzog, L.R., Meyer, S.T., *et al.* (2018). Plant diversity induces shifts in the functional structure and diversity across trophic levels. *Oikos*, 127, 208–219.
- Elmendorf, S.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Fosaa, A.M., Gould, W.A., Hermanutz, L., *et al.* (2015). Experiment, monitoring, and gradient methods used to infer climate change effects on plant communities yield consistent patterns. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 112, 448–452.
- Enquist, B.J., Norberg, J., Bonser, S.P., Violle, C., Webb, C.T., Henderson, A., *et al.* (2015). Scaling from Traits to Ecosystems. In: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 249–318.
- Eurostat. (2024). *Eurostat regional yearbook: 2024 edition*. Publications Office, LU.
- Fridley, J.D. (2003). Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants. *Journal of Ecology*, 91, 396–406.
- Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S.R. & Van Der Putten, W.H. (2005). Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, 8, 1283–1290.
- Fukami, T. & Nakajima, M. (2011). Community assembly: alternative stable states or alternative transient states?: Alternative transient states. *Ecology Letters*, 14, 973–984.
- Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N. & Zavaleta, E.S. (2008). Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 695–703.
- Galliot, J.-N., Hulin, S., Le Henaff, P.-M., Farrugia, A., Seytre, L., Perera, S., *et al.* (2020). Typologie multifonctionnelle des prairies du Massif central. *Galliot J.N., Hulin S., Le Henaff P.M., Farruggia A., Seytre L., Perera S., Dupic G., Faure P., Carrère P., 2020. Typologie multifonctionnelle des prairies du Massif central. Edition Sidam-AEOLE, 284 pages.*, 284.
- Garbin, M.L., Guidoni-Martins, K.G., Hollunder, R.K., Mariotte, P., Scarano, F.R. & Carrijo, T.T. (2016). Spatial segregation of subordinate species is not controlled by the dominant species in a tropical coastal plant community. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 18, 23–32.
- García, R.R., Fraser, M.D., Celaya, R., Ferreira, L.M.M., García, U. & Osoro, K. (2013). Grazing land management and biodiversity in the Atlantic European heathlands: a review. *Agroforest Syst.*, 87, 19–43.

- García-Palacios, P., Gross, N., Gaitán, J. & Maestre, F.T. (2018). Climate mediates the biodiversity–ecosystem stability relationship globally. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 115, 8400–8405.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., *et al.* (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., *et al.* (2007). Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany*, 99, 967–985.
- Garnier, E. & Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agron. Sustain. Dev.*, 32, 365–399.
- Gaston, K.J. (2010). Valuing Common Species. *Science*, 327, 154–155.
- Gaston, K.J. (2012). The importance of being rare.
- Gibson, D.J. (2009). *Grasses and grassland ecology*. Oxford biology. First edition. Oxford University Press, Oxford New York, NY.
- Gleason, H.A. (1927). Further Views on the Succession-Concept. *Ecology*, 8, 299–326.
- Gliessman, S.R. (2014). *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems, Third Edition*. 0 edn. CRC Press.
- Gossner, M.M., Lewinsohn, T.M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., *et al.* (2016). Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, 540, 266–269.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001). Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight’s tour. *Oecologia*, 129, 281–291.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996). *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Gotelli, N.J., Ulrich, W. & Maestre, F.T. (2011). Randomization tests for quantifying species importance to ecosystem function. *Methods Ecol Evol*, 2, 634–642.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., *et al.* (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87, 111–127.
- Gough, L., Osenberg, C.W., Gross, K.L. & Collins, S.L. (2000). Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos*, 89, 428–439.
- Gravel, D., Massol, F., Canard, E., Mouillot, D. & Mouquet, N. (2011). Trophic theory of island biogeography: Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters*, 14, 1010–1016.
- Griffin-Nolan, R.J., Blumenthal, D.M., Collins, S.L., Farkas, T.E., Hoffman, A.M., Mueller, K.E., *et al.* (2019). Shifts in plant functional composition following long-term drought in grasslands. *Journal of Ecology*, 107, 2133–2148.
- Grime, J.P. (1973). Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature*, 242, 344–347.
- Grime, J.P. (1979a). *Plant strategies and vegetation processes*. Repr. Wiley, Chichester.
- Grime, J.P. (1979b). Primary strategies in plants. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*, 43, 151–160.
- Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J Ecology*, 86, 902–910.

- Grime, J.P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *J Vegetation Science*, 17, 255–260.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., *et al.* (1997). Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. *Oikos*, 79, 259.
- Gross, N. (2007). Mécanismes de structuration des prairies subalpines: apport des traits fonctionnels, 319.
- Gross, N., Bagousse-Pinguet, Y.L., Liancourt, P., Berdugo, M., Gotelli, N.J. & Maestre, F.T. (2017). Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nat Ecol Evol*, 1, 0132.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology*, 23, 1167–1178.
- Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Y., Liancourt, P., Saiz, H., Violle, C. & Munoz, F. (2021). Unveiling ecological assembly rules from commonalities in trait distributions. *Ecology Letters*, 24, 1668–1680.
- Gross, N., Liancourt, P., Butters, R., Duncan, R.P. & Hulme, P.E. (2015). Functional equivalence, competitive hierarchy and facilitation determine species coexistence in highly invaded grasslands. *New Phytol*, 206, 175–186.
- Gross, N., Maestre, F.T., Liancourt, P., Berdugo, M., Martin, R., Gozalo, B., *et al.* (2024). Unforeseen plant phenotypic diversity in a dry and grazed world. *Nature*, 632, 808–814.
- Gross, N., Robson, T.M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y. & Guillemin, R. (2008). Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist*, 180, 652–662.
- Habel, J.C., Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C. & Wiezik, M. (2013). European grassland ecosystems: threatened hotspots of biodiversity. *Biodivers Conserv*, 22, 2131–2138.
- Hallett, L.M., Farrer, E.C., Suding, K.N., Mooney, H.A. & Hobbs, R.J. (2018). Tradeoffs in demographic mechanisms underlie differences in species abundance and stability. *Nat Commun*, 9, 5047.
- Halpern, B. & Floeter, S. (2008). Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 364, 147–156.
- Harpole, W.S., Sullivan, L.L., Lind, E.M., Firn, J., Adler, P.B., Borer, E.T., *et al.* (2016). Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 537, 93–96.
- Harpole, W.S. & Tilman, D. (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 446, 791–793.
- Harrison, I., Abell, R., Darwall, W., Thieme, M.L., Tickner, D. & Timboe, I. (2018). The freshwater biodiversity crisis. *Science*, 362, 1369–1369.
- Hastings, A. (2004). Transients: the key to long-term ecological understanding? *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 39–45.
- Hastings, A., Abbott, K.C., Cuddington, K., Francis, T., Gellner, G., Lai, Y.-C., *et al.* (2018). Transient phenomena in ecology. *Science*, 361, eaat6412.
- Hautier, Y., Tilman, D., Isbell, F., Seabloom, E.W., Borer, E.T. & Reich, P.B. (2015). Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science*, 348, 336–340.

- Hector, A. & Bagchi, R. (2007). Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448, 188–190.
- Herben, T. & Goldberg, D.E. (2014). Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: testing the consequences of dispersion of individual traits. *Journal of Ecology*, 102, 156–166.
- Hillebrand, H., Donohue, I., Harpole, W.S., Hodapp, D., Kucera, M., Lewandowska, A.M., *et al.* (2020). Thresholds for ecological responses to global change do not emerge from empirical data. *Nat Ecol Evol*, 4, 1502–1509.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M. & Mayfield, M.M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 43, 227–248.
- Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Böhm, M., Brooks, T.M., Butchart, S.H.M., *et al.* (2010). The Impact of Conservation on the Status of the World’s Vertebrates. *Science*, 330, 1503–1509.
- Holling, C.S. (1973). Resilience and Stability of Ecological Systems.
- Holtgrave, A.-K., Lobert, F., Erasmi, S., Röder, N. & Kleinschmit, B. (2023). Grassland mowing event detection using combined optical, SAR, and weather time series. *Remote Sensing of Environment*, 295, 113680.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., *et al.* (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Hoover, D.L., Knapp, A.K. & Smith, M.D. (2014). Resistance and resilience of a grassland ecosystem to climate extremes. *Ecology*, 95, 2646–2656.
- Hopkins, A. & European Grassland Federation (Eds.). (2014). *EGF at 50: the future of European grasslands; proceedings of the 25th General Meeting of the European Grassland Federation, Aberystwyth, Wales, 7 - 11 September 2014*. Grassland science in Europe. European Grassland Federation, Zürich.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton.
- IDELE. (2021). *Les chiffres clés des prairies et des parcours - Les atouts et caractéristiques des prairies et parcours en France, au coeur des territoires et au menu des ruminants*.
- Intergovernmental Panel On Climate Change (Ippc). (2023). *Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. 1st edn. Cambridge University Press.
- IPBES. (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Zenodo.
- Isbell, F., Balvanera, P., Mori, A.S., He, J., Bullock, J.M., Regmi, G.R., *et al.* (2023). Expert perspectives on global biodiversity loss and its drivers and impacts on people. *Frontiers in Ecol & Environ*, 21, 94–103.
- Jain, M., Flynn, D.F.B., Prager, C.M., Hart, G.M., DeVan, C.M., Ahrestani, F.S., *et al.* (2014). The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecology and Evolution*, 4, 104–112.

- Johnson, E.A. & Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11, 419–431.
- Joswig, J.S., Wirth, C., Schuman, M.C., Kattge, J., Reu, B., Wright, I.J., *et al.* (2021). Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nat Ecol Evol*, 6, 36–50.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.
- Kattge, J., Bönišch, G., Díaz, S., Lavorel, S. & Prentice, I.C. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- Keddy, P.A. & Laughlin, D.C. (2021). *A Framework for Community Ecology: Species Pools, Filters and Traits*. 1st edn. Cambridge University Press.
- Keddy, P.A. & Shipley, B. (1989). Competitive Hierarchies in Herbaceous Plant Communities. *Oikos*, 54, 234.
- Kéfi, S., Domínguez-García, V., Donohue, I., Fontaine, C., Thébault, E. & Dakos, V. (2019). Advancing our understanding of ecological stability. *Ecol Lett*, 22, 1349–1356.
- Keith, D.A., Benson, D.H., Baird, I.R.C., Watts, L., Simpson, C.C., Krogh, M., *et al.* (2023). Effects of interactions between anthropogenic stressors and recurring perturbations on ecosystem resilience and collapse. *Conservation Biology*, 37.
- Kellert, S.R. & Wilson, E. (Eds.). (1993). *The biophilia hypothesis*. A Shearwater book. Island Press / Shearwater Books, Washington, DC.
- Klein, N., Theux, C., Arlettaz, R., Jacot, A. & Pradervand, J. (2020). Modeling the effects of grassland management intensity on biodiversity. *Ecology and Evolution*, 10, 13518–13529.
- Klesse, S., DeRose, R.J., Babst, F., Black, B.A., Anderegg, L.D.L., Axelson, J., *et al.* (2020). Continental-scale tree-ring-based projection of Douglas-fir growth: Testing the limits of space-for-time substitution. *Glob Change Biol*, 26, 5146–5163.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct Ecol*, 29, 592–599.
- Kunstler, G., Guyennon, A., Ratcliffe, S., Rüger, N., Ruiz-Benito, P., Childs, D.Z., *et al.* (2021). Demographic performance of European tree species at their hot and cold climatic edges. *Journal of Ecology*, 109, 1041–1054.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Laliberté, E., Shipley, B., Norton, D.A. & Scott, D. (2012). Which plant traits determine abundance under long-term shifts in soil resource availability and grazing intensity? *Journal of Ecology*, 100, 662–677.
- Laliberté, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., *et al.* (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13, 76–86.
- Laughlin, D.C. (2014). The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *J Ecol*, 102, 186–193.

- Laughlin, D.C., Joshi, C., Richardson, S.J., Peltzer, D.A., Mason, N.W.H. & Wardle, D.A. (2015). Quantifying multimodal trait distributions improves trait-based predictions of species abundances and functional diversity. *J Vegetation Science*, 26, 46–57.
- Laughlin, D.C. & Messier, J. (2015). Fitness of multidimensional phenotypes in dynamic adaptive landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 487–496.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W. & Ronce, O. (2010). Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 41, 321–350.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail: *Plant response and effect groups*. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 474–478.
- Lawton, J.H. (1999). Are There General Laws in Ecology? *Oikos*, 84, 177.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Börger, L., Quero, J., García-Gómez, M., Soriano, S., Maestre, F.T., *et al.* (2015). Traits of neighbouring plants and space limitation determine intraspecific trait variability in semi-arid shrublands. *Journal of Ecology*, 103, 1647–1657.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F.T., Maire, V., De Bello, F., Fonseca, C.R., *et al.* (2017). Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*, 105, 1058–1069.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Saiz, H., Maestre, F.T., Ruiz, S., Dacal, M., *et al.* (2021). Functional rarity and evenness are key facets of biodiversity to boost multifunctionality. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 118, e2019355118.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Soliveres, S., Gross, N., Torices, R., Berdugo, M. & Maestre, F.T. (2019). Phylogenetic, functional, and taxonomic richness have both positive and negative effects on ecosystem multifunctionality. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 116, 8419–8424.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Xiao, S., Brooker, R.W., Gross, N., Liancourt, P., Straile, D., *et al.* (2014). Facilitation displaces hotspots of diversity and allows communities to persist in heavily stressed and disturbed environments. *J Veg Sci*, 25, 66–76.
- Le Hénaff, P.-M. (2016). *TRAME: trame agropastorale, une approche multiscalaire pour l'appréciation des états de conservation des végétations agropastorales guide technique*. Conservatoire botanique national du Massif central, Chavaniac-Lafayette.
- Legras, G. & Gaertner, J.-C. (2018). Assessing functional evenness with the FEve index: A word of warning. *Ecological Indicators*, 90, 257–260.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., *et al.* (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Leitão, R.P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S.E., Baraloto, C., Fortunel, C., *et al.* (2016). Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proc. R. Soc. B.*, 283, 20160084.
- Lepš, J., De Bello, F., Šmilauer, P. & Doležal, J. (2011). Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34, 856–863.

- Lester, R.E., Close, P.G., Barton, J.L., Pope, A.J. & Brown, S.C. (2014). Predicting the likely response of data-poor ecosystems to climate change using space-for-time substitution across domains. *Glob Change Biol*, 20, 3471–3481.
- Levin, S.A. (1998). Ecosystems and the Biosphere as Complex Adaptive Systems. *Ecosystems*, 1, 431–436.
- Levine, J.M., Bascompte, J., Adler, P.B. & Allesina, S. (2017). Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature*, 546, 56–64.
- Levine, J.M. & HilleRisLambers, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461, 254–257.
- Liancourt, P., Viard-Crétat, F. & Michalet, R. (2009). Contrasting community responses to fertilization and the role of the competitive ability of dominant species. *J Vegetation Science*, 20, 138–147.
- Lindborg, R. & Eriksson, O. (2004). HISTORICAL LANDSCAPE CONNECTIVITY AFFECTS PRESENT PLANT SPECIES DIVERSITY. *Ecology*, 85, 1840–1845.
- Lipoma, L., Kambach, S., Díaz, S., Sabatini, F.M., Damasceno, G., Kattge, J., *et al.* (2024). No general support for functional diversity enhancing resilience across terrestrial plant communities. *Global Ecol Biogeogr*, 33, e13895.
- Liu, C., Li, Y., Yan, P. & He, N. (2021). How to Improve the Predictions of Plant Functional Traits on Ecosystem Functioning? *Front. Plant Sci.*, 12, 622260.
- Liu, J., Feng, C., Wang, D., Wang, L., Wilsey, B.J. & Zhong, Z. (2015). Impacts of grazing by different large herbivores in grassland depend on plant species diversity. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1053–1062.
- Lomba, A., Pellissier, L., Randin, C., Vicente, J., Moreira, F., Honrado, J., *et al.* (2010). Overcoming the rare species modelling paradox: A novel hierarchical framework applied to an Iberian endemic plant. *Biological Conservation*, 143, 2647–2657.
- Loranger, J., Munoz, F., Shipley, B. & Violle, C. (2018). What makes trait–abundance relationships when both environmental filtering and stochastic neutral dynamics are at play? *Oikos*, 127, 1735–1745.
- Loreau, M. (2004). Does functional redundancy exist? *Oikos*, 104, 606–611.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., *et al.* (2001). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, 294, 804–808.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., *et al.* (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107, 433–438.
- Louault, F., Pottier, J., Note, P., Vile, D., Soussana, J.-F. & Carrère, P. (2017). Complex plant community responses to modifications of disturbance and nutrient availability in productive permanent grasslands. *J Veg Sci*, 28, 538–549.
- Lyons, K.G., Brigham, C.A., Traut, B.H. & Schwartz, M.W. (2005). Rare Species and Ecosystem Functioning. *Conservation Biology*, 19, 1019–1024.
- Maalouf, J.-P., Le Bagousse-Pinguet, Y., Marchand, L., Touzard, B. & Michalet, R. (2012). The interplay of stress and mowing disturbance for the intensity and importance of plant interactions in dry calcareous grasslands. *Annals of Botany*, 110, 821–828.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.
- MacArthur, R.H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 43, 293–295.

- Maestre, F.T., Quero, J.L., Gotelli, N.J., Escudero, A., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M., *et al.* (2012). Plant Species Richness and Ecosystem Multifunctionality in Global Drylands. *Science*, 335, 214–218.
- Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L. da S., *et al.* (2012). Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytol*, 196, 497–509.
- Maire, V., Gross, N., Hill, D., Martin, R., Wirth, C., Wright, I.J., *et al.* (2013). Disentangling Coordination among Functional Traits Using an Individual-Centred Model: Impact on Plant Performance at Intra- and Inter-Specific Levels. *PLoS ONE*, 8, e77372.
- Maitner, B.S., Halbritter, A.H., Telford, R.J., Strydom, T., Chacon, J., Lamanna, C., *et al.* (2023). Bootstrapping outperforms community-weighted approaches for estimating the shapes of phenotypic distributions. *Methods Ecol Evol*, 2041–210X.14160.
- Májeková, M., Paal, T., Plowman, N.S., Bryndová, M., Kasari, L., Norberg, A., *et al.* (2016). Evaluating Functional Diversity: Missing Trait Data and the Importance of Species Abundance Structure and Data Transformation. *PLoS ONE*, 11, e0149270.
- Manneville, V. (2014). Un espace de biodiversité au service des productions herbivores : la prairie permanente.
- Mariotte, P., Buttler, A., Kohler, F., Gilgen, A.K. & Spiegelberger, T. (2013a). How do subordinate and dominant species in semi-natural mountain grasslands relate to productivity and land-use change? *Basic and Applied Ecology*, 14, 217–224.
- Mariotte, P., Vandenberghe, C., Kardol, P., Hagedorn, F. & Buttler, A. (2013b). Subordinate plant species enhance community resistance against drought in semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101, 763–773.
- Marriott, C.A. & Carrère, P. (1998). Structure and dynamics of grazed vegetation. *Ann. Zootech.*, 47, 359–369.
- Mason, N.W.H. & De Bello, F. (2013). Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *J Vegetation Science*, 24, 777–780.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S. & Vesk, P.A. (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 423–431.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities: Phylogeny and coexistence. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093.
- Mc Gill, B., Enquist, B., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- McCann, K.S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405, 228–233.
- McGill, B.J. (2010). Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters*, 13, 627–642.
- McLaren, J.R. & Turkington, R. (2010). Ecosystem properties determined by plant functional group identity. *Journal of Ecology*, 98, 459–469.

- Merchant, T.K., Henn, J.J., De Silva, I., Van Cleemput, E. & Suding, K.N. (2023). Four reasons why functional traits are not being used in restoration practice. *Restoration Ecology*, 31, e13788.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13, 838–848.
- Miao, R., Qiu, X., Guo, M., Ala, M. & Jiang, D. (2016). Accuracy of space-for-time substitution for vegetation state prediction following shrub restoration. *JPECOL*, rtw133.
- Michalet, R., Delerue, F. & Liancourt, P. (2023). Disentangling the effects of biomass and productivity in plant competition. *Ecology*, 104, e3851.
- Michalet, R., Delerue, F., Liancourt, P. & Pugnaire, F.I. (2021). Are complementarity effects of species richness on productivity the strongest in species-rich communities? *Journal of Ecology*, 109, 2038–2046.
- Michaud, A., Carrère, P., Farruggia, A., Jeangros, B., Orth, D., Pauthenet, Y., *et al.* (2013). Construire des typologies de prairies pour évaluer leur potentiel à rendre des services agro-environnementaux.
- Milchunas, D.G. & Noy-Meir, I. (2002). Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos*, 99, 113–130.
- Milner, C. & Hughes, R.E. (1968). *Methods for the measurement of the primary production of grassland*. IBP handbook. International Biological Programme; Blackwell Scientific, London, Oxford, Edinburgh.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., *et al.* (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82, 2381–2396.
- Moore, M.M., Wallace Covington, W. & Fulé, P.Z. (1999). REFERENCE CONDITIONS AND ECOLOGICAL RESTORATION: A SOUTHWESTERN PONDEROSA PINE PERSPECTIVE. *Ecological Applications*, 9, 1266–1277.
- Morlon, H., White, E.P., Etienne, R.S., Green, J.L., Ostling, A., Alonso, D., *et al.* (2009). Taking species abundance distributions beyond individuals. *Ecology Letters*, 12, 488–501.
- Morozov, A.Yu., Banerjee, M. & Petrovskii, S.V. (2016). Long-term transients and complex dynamics of a stage-structured population with time delay and the Allee effect. *Journal of Theoretical Biology*, 396, 116–124.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules: Functional diversity measures. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Bellwood, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 167–177.
- Mouillot, D., Mason, W.H.N., Dumay, O. & Wilson, J.B. (2005). Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 142, 353–359.
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M. & Mason, N.W.H. (2011). Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLoS ONE*, 6, e17476.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974). Aims and Methods of Vegetation Ecology. *Geographical Review*, 66, 114.

- Münkemüller, T., Gallien, L., Pollock, L.J., Barros, C., Carboni, M., Chalmandrier, L., *et al.* (2020). Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. *Global Ecol Biogeogr*, 29, 1212–1229.
- Munoz, F., Grenié, M., Denelle, P., Taudière, A., Laroche, F., Tucker, C., *et al.* (2018). *ecolottery*: Simulating and assessing community assembly with environmental filtering and neutral dynamics in R. *Methods Ecol Evol*, 9, 693–703.
- Myers, J.A. & Harms, K.E. (2009). Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 12, 1250–1260.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. & Woodfin, R.M. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368, 734–737.
- Naeem, S. & Wright, J.P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6, 567–579.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., *et al.* (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science*, 353, 288–291.
- Odum, E.P. (1969). The Strategy of Ecosystem Development: An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature. *Science*, 164, 262–270.
- Oro, D. & Martínez-Abraín, A. (2023). Ecological non-equilibrium and biological conservation. *Biological Conservation*, 286, 110258.
- Pacala, S.W. & Tilman, D. (1994). Limiting Similarity in Mechanistic and Spatial Models of Plant Competition in Heterogeneous Environments. *The American Naturalist*, 143, 222–257.
- Panhelleux, L., Rapinel, S. & Hubert-Moy, L. (2023). Natural grasslands across mainland France: A dataset including a 10 m raster and ground reference points. *Data in Brief*, 49, 109348.
- Pauly, D. (1995). Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 430.
- Pecl, G.T., Araújo, M.B., Bell, J.D., Blanchard, J., Bonebrake, T.C., Chen, I.-C., *et al.* (2017). Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, 355, eaai9214.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarrés, J.F., *et al.* (2010). Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science*, 330, 1496–1501.
- Pérez-Ramos, I.M., Matías, L., Gómez-Aparicio, L. & Godoy, Ó. (2019). Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. *Nat Commun*, 10, 2555.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758.
- Pickett, S.T.A. (1989). Space-for-Time Substitution as an Alternative to Long-Term Studies. In: *Long-Term Studies in Ecology* (ed. Likens, G.E.). Springer New York, New York, NY, pp. 110–135.
- Pillar, V.D., Blanco, C.C., Müller, S.C., Sosinski, E.E., Joner, F. & Duarte, L.D.S. (2013). Functional redundancy and stability in plant communities. *J Vegetation Science*, 24, 963–974.
- Plantureux, S., Pottier, E. & Carrère, P.P. (2012). La prairie permanente: nouveaux enjeux, nouvelles définitions?, 15.

- Podani, J., Ricotta, C. & Schmera, D. (2013). A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. *Ecological Complexity*, 15, 52–61.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., *et al.* (2008). ARE FUNCTIONAL TRAITS GOOD PREDICTORS OF DEMOGRAPHIC RATES? EVIDENCE FROM FIVE NEOTROPICAL FORESTS. *Ecology*, 89, 1908–1920.
- Price, T.D., Hooper, D.M., Buchanan, C.D., Johansson, U.S., Tietze, D.T., Alström, P., *et al.* (2014). Niche filling slows the diversification of Himalayan songbirds. *Nature*, 509, 222–225.
- Purcell, A.T. & Lamb, R.J. (1998). Preference and naturalness: An ecological approach. *Landscape and Urban Planning*, 42, 57–66.
- Qiu, J. & Cardinale, B.J. (2020). Scaling up biodiversity–ecosystem function relationships across space and over time. *Ecology*, 101, e03166.
- Quétier, F., Thébault, A. & Lavorel, S. (2007). Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs*, 77, 33–52.
- Reich, P.B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- Ricotta, C., Bacaro, G. & Moretti, M. (2014). A New Measure of Functional Evenness and Some of Its Properties. *PLoS ONE*, 9, e104060.
- Rosenfeld, J.S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156–162.
- Roughgarden, J. (1983). Competition and Theory in Community Ecology. *The American Naturalist*, 122, 583–601.
- Sabatini, F.M., Lenoir, J., Hattab, T., Arnst, E.A., Chytrý, M., Dengler, J., *et al.* (2021). sPlotOpen – An environmentally balanced, open-access, global dataset of vegetation plots. *Global Ecol. Biogeogr.*, 30, 1740–1764.
- Sala, O.E., Stuart Chapin, F., Iii, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., *et al.* (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Saltz, D. & Cohen, S. (2023). Naturalness and principle pluralism in conservation. *Conservation Biology*, 37, e14137.
- Sattin, F., Agostini, M., Cavazzana, R., Serianni, G., Scarin, P. & Vianello, N. (2009). About the parabolic relation existing between the skewness and the kurtosis in time series of experimental data. *Phys. Scr.*, 79, 045006.
- Schamp, B.S., Chau, J. & Aarssen, L.W. (2008). Dispersion of traits related to competitive ability in an old-field plant community. *Journal of Ecology*, 96, 204–212.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591–596.
- Scheiner, S.M., Kosman, E., Presley, S.J. & Willig, M.R. (2017). Decomposing functional diversity. *Methods Ecol Evol*, 8, 809–820.
- Scherrer, D. & Guisan, A. (2019). Ecological indicator values reveal missing predictors of species distributions. *Sci Rep*, 9, 3061.
- Schijns, R. & Pauly, D. (2022). Management implications of shifting baselines in fish stock assessments. *Fisheries Management Eco*, 29, 183–195.

- Schils, R.L.M., Bufe, C., Rhymer, C.M., Francksen, R.M., Klaus, V.H., Abdalla, M., *et al.* (2022). Permanent grasslands in Europe: Land use change and intensification decrease their multifunctionality. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 330, 107891.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F. & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80, 469–484.
- Schoener, T.W. (1986). Mechanistic Approaches to Community Ecology: A New Reductionism. *Am Zool*, 26, 81–106.
- Seabloom, E.W., Borer, E.T., Buckley, Y.M., Cleland, E.E., Davies, K.F., Firn, J., *et al.* (2015). Plant species' origin predicts dominance and response to nutrient enrichment and herbivores in global grasslands. *Nat Commun*, 6, 7710.
- Shannon, C.E. (1948). A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, 27, 379–423.
- Shepard, M. & Baneth, P.L. (2016). *L'agriculture de régénération: conversion de 42 ha, conçue en permaculture, un système hautement productif et rentable, des analyses chiffrées*. Éditions Imagine un colibri, Marsac.
- Shipley, B., Vile, D. & Garnier, É. (2006). From Plant Traits to Plant Communities: A Statistical Mechanistic Approach to Biodiversity. *Science*, 314, 812–814.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605–611.
- Simberloff, D. (2004). Community Ecology: Is It Time to Move On?: (An American Society of Naturalists Presidential Address). *The American Naturalist*, 163, 787–799.
- Smith, M.D. & Knapp, A.K. (2003). Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, 6, 509–517.
- Soussana, J.-F. & Lemaire, G. (2014). Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 190, 9–17.
- Spasojevic, M.J., Catano, C.P., LaManna, J.A. & Myers, J.A. (2018). Integrating species traits into species pools. *Ecology*, 99, 1265–1276.
- Speißen, B., Wilschut, R.A. & van Kleunen, M. (2022). Number of simultaneously acting global change factors affects composition, diversity and productivity of grassland plant communities. *Nat Commun*, 13, 7811.
- Spiegelberger, T., Hegg, O., Matthies, D., Hedlund, K. & Schaffner, U. (2006). LONG-TERM EFFECTS OF SHORT-TERM PERTURBATION IN A SUBALPINE GRASSLAND. *Ecology*, 87, 1939–1944.
- Steffen, W.L. (Ed.). (2005). *Global change and the Earth system: a planet under pressure*. Global change--the IGBP series. Springer, Berlin ; New York.
- Stokes, A., Bocquého, G., Carrere, P., Salazar, R.C., Deconchat, M., Garcia, L., *et al.* (2023). Services provided by multifunctional agroecosystems: Questions, obstacles and solutions. *Ecological Engineering*, 191, 106949.
- Suding, K.N. (2011). Toward an Era of Restoration in Ecology: Successes, Failures, and Opportunities Ahead. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 42, 465–487.
- Suding, K.N., Goldberg, D.E. & Hartman, K.M. (2003). Relationship among species traits: separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology*, 84, 1–16.
- Suding, K.N. & Gross, K.L. (2006). Modifying native and exotic species richness correlations: the influence of fire and seed addition. *Ecological Applications*, 16, 1319–1326.

- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., *et al.* (2008). Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants: SCALING COMMUNITY-LEVEL PROCESSES. *Global Change Biology*, 14, 1125–1140.
- Sutherland, J.P. (1974). Multiple Stable Points in Natural Communities. *The American Naturalist*, 108, 859–873.
- Swenson, N.G., Erickson, D.L., Mi, X., Bourg, N.A., Forero-Montaña, J., Ge, X., *et al.* (2012). Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93.
- Temperton, V.M. (Ed.). (2004). *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Science and practice of ecological restoration. Island Press, Washington, DC.
- Thom, D., Rammer, W., Dirnböck, T., Müller, J., Kobler, J., Katzensteiner, K., *et al.* (2017). The impacts of climate change and disturbance on spatio-temporal trajectories of biodiversity in a temperate forest landscape. *Journal of Applied Ecology*, 54, 28–38.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., *et al.* (2008). Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 137–152.
- Tichý, L., Hennekens, S.M., Novák, P., Rodwell, J.S., Schaminée, J.H.J. & Chytrý, M. (2020). Optimal transformation of species cover for vegetation classification. *Applied Vegetation Science*, 23, 710–717.
- Tilman, D. (1996). Biodiversity: Population Versus Ecosystem Stability. *Ecology*, 77, 350–363.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997). The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Tilman, D., Reich, P.B. & Knops, J.M.H. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441, 629–632.
- Tognetti, P.M., Prober, S.M., Báez, S., Chaneton, E.J., Firn, J., Risch, A.C., *et al.* (2021). Negative effects of nitrogen override positive effects of phosphorus on grassland legumes worldwide. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 118, e2023718118.
- Törnroos, A. & Bonsdorff, E. (2012). Developing the multitrait concept for functional diversity: lessons from a system rich in functions but poor in species. *Ecological Applications*, 22, 2221–2236.
- Török, P., Brudvig, L.A., Kollmann, J., N. Price, J. & Tóthmérész, B. (2021). The present and future of grassland restoration. *Restoration Ecology*, 29, e13378.
- Treurnicht, M., Pagel, J., Tonnabel, J., Esler, K.J., Slingsby, J.A. & Schurr, F.M. (2020). Functional traits explain the Hutchinsonian niches of plant species. *Global Ecol Biogeogr*, 29, 534–545.
- Turcotte, M.M. & Levine, J.M. (2016). Phenotypic Plasticity and Species Coexistence. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 803–813.
- Ulman, A. & Pauly, D. (2016). Making history count: The shifting baselines of Turkish fisheries. *Fisheries Research*, 183, 74–79.
- Van Bodegom, P.M., Douma, J.C. & Verheijen, L.M. (2014). A fully traits-based approach to modeling global vegetation distribution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 111, 13733–13738.

- Van Der Plas, F., Schröder-Georgi, T., Weigelt, A., Barry, K., Meyer, S., Alzate, A., *et al.* (2020). Plant traits alone are poor predictors of ecosystem properties and long-term ecosystem functioning. *Nat Ecol Evol*, 4, 1602–1611.
- Van Meerbeek, K., Jucker, T. & Svenning, J. (2021). Unifying the concepts of stability and resilience in ecology. *Journal of Ecology*, 109, 3114–3132.
- Vellend, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183–206.
- Vellend, M., Srivastava, D.S., Anderson, K.M., Brown, C.D., Jankowski, J.E., Kleynhans, E.J., *et al.* (2014). Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123, 1420–1430.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F. & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20, 1512–1522.
- Violle, C., Choler, P., Borgy, B., Garnier, E., Amiaud, B., Debarros, G., *et al.* (2015). Vegetation ecology meets ecosystem science: Permanent grasslands as a functional biogeography case study. *Science of The Total Environment*, 534, 43–51.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., *et al.* (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 244–252.
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N.J.B., Cadotte, M.W., *et al.* (2017). Functional Rarity: The Ecology of Outliers. *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 356–367.
- Vittoz, P. & Guisan, A. (2007). How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. *J Vegetation Science*, 18, 413–422.
- Wagg, C., Bender, S.F., Widmer, F. & Van Der Heijden, M.G.A. (2014). Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 111, 5266–5270.
- Walker, B., Kinzig, A. & Langridge, J. (1999). Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems*, 2, 95–113.
- Wardle, D.A. (2016). Do experiments exploring plant diversity–ecosystem functioning relationships inform how biodiversity loss impacts natural ecosystems? *J Vegetation Science*, 27, 646–653.
- Warton, D.I., Blanchet, F.G., O’Hara, R.B., Ovaskainen, O., Taskinen, S., Walker, S.C., *et al.* (2015). So Many Variables: Joint Modeling in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 766–779.
- Watkins, Aj. & Wilson, J.B. (2003). Local texture convergence: a new approach to seeking assembly rules. *Oikos*, 102, 525–532.
- Weiher, E., Clarke, G.D.P. & Keddy, P.A. (1998). Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species. *Oikos*, 81, 309.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 366, 2403–2413.

- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme.
- White, H.J., McKeon, C.M., Pakeman, R.J. & Buckley, Y.M. (2023). The contribution of geographically common and rare species to the spatial distribution of biodiversity. *Global Ecol Biogeogr*, 32, 1730–1747.
- Wieczynski, D.J., Boyle, B., Buzzard, V., Duran, S.M., Henderson, A.N., Hulshof, C.M., *et al.* (2019). Climate shapes and shifts functional biodiversity in forests worldwide. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 116, 587–592.
- Wiesmeier, M., Urbanski, L., Hobbey, E., Lang, B., von Lützw, M., Marin-Spiotta, E., *et al.* (2019). Soil organic carbon storage as a key function of soils - A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma*, 333, 149–162.
- Willems, J.H. & Van Nieuwstadt, M.G.L. (1996). Long-term after effects of fertilization on above-ground phytomass and species diversity in calcareous grassland. *J Vegetation Science*, 7, 177–184.
- Wilson, J.B., Gitay, H. & Agnew, A.D.Q. (1987). Does Niche Limitation Exist? *Functional Ecology*, 1, 391.
- Wogan, G.O.U. & Wang, I.J. (2018). The value of space-for-time substitution for studying fine-scale microevolutionary processes. *Ecography*, 41, 1456–1468.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Yachi, S. & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 96, 1463–1468.
- Yang, L.H. (2020). Toward a more temporally explicit framework for community ecology. *Ecological Research*, 35, 445–462.
- Zavaleta, E.S., Pasari, J.R., Hulvey, K.B. & Tilman, G.D. (2010). Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 107, 1443–1446.
- Zhou, J., Deng, Y., Zhang, P., Xue, K., Liang, Y., Van Nostrand, J.D., *et al.* (2014). Stochasticity, succession, and environmental perturbations in a fluidic ecosystem. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 111.
- Zobel, K. & Zobel, M. (1988). A new null hypothesis for measuring the degree of plant community organization. *Vegetatio*, 75, 17–25.

ANNEXES

Annexe I : Présentation poster congrès annuel de la BES 2022.

Temporal dynamics of functional diversity in permanent grassland along a fertilisation gradient

RESEARCH TEAM
 RONDEAU Nathan
 LOUAULT Frédérique
 KLUMPP Katja
 CARRERE Pascal
 GROSS Nicolas

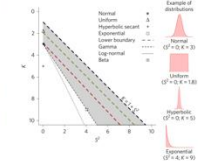


INTRODUCTION

Trait abundance distributions (TADs) are a major driver of the functioning of ecosystems [1].
 By impacting disturbance and fertilization rates, land management change may impact TADs with long term consequences for diversity and stability of plant assemblage [2, 3].

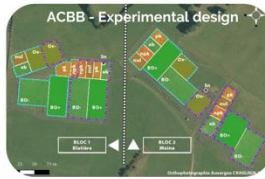
The information held in TADs can be used to infer ecological assembly rules [4, 5, 6].

We used a novel analytical framework (The Skewness-Kurtosis relationships, SKR) focusing on the shape of TADs to evaluate how land management changes community assembly rules and impact the long term dynamics of species assemblage in permanent grassland.



MATERIAL & METHODS

- Long term experiment on Massif-central (885 m asl) managed mowed permanent grassland (nul, PK, NPK | 4 plots per treatment) with 18 years of constant land use [7].
- Species relative abundance measured on a yearly basis.

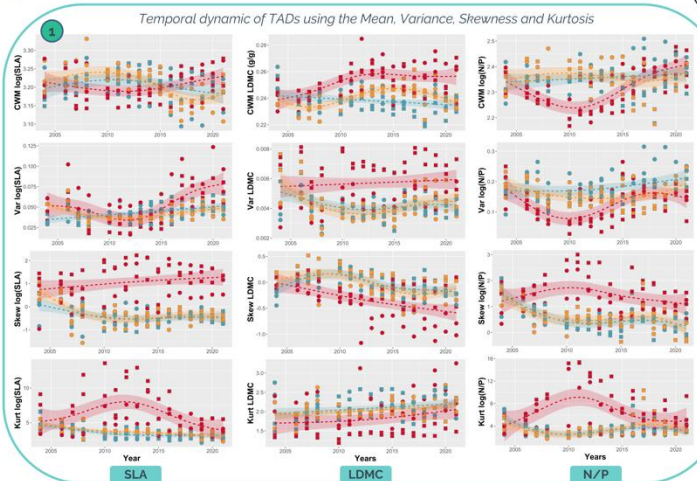


Functional trait data extract from the TRY Plant Trait Database [8]:
 SLA - LDMC - Leaf N/P
 (Mean trait's value calculated per species)

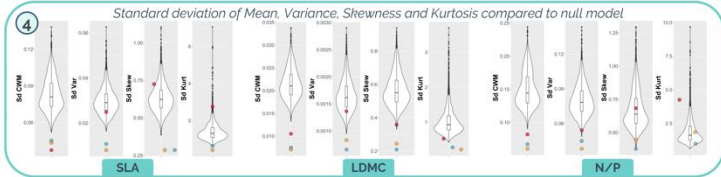
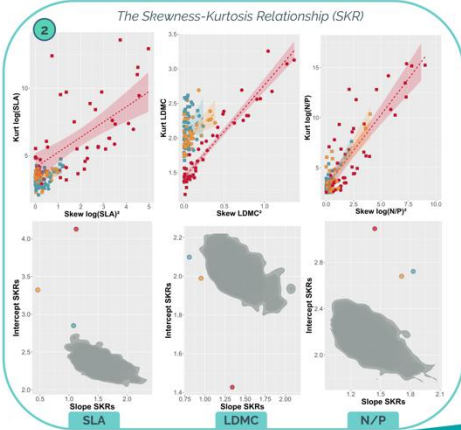
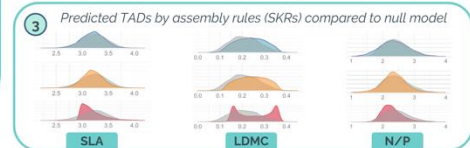
- Statistical analysis [3, 4]:
- Temporal dynamic of the TADs.
 - Skewness-Kurtosis Relationship (SKR).
 - Comparison to random expectations.
 - The stability of TADs.

RESULTS & DISCUSSION

Legend & Colours	Treatment	Block
● nul	● PK	□ 1
● NPK	● Null Model	□ 2



- Complex temporal trajectories of TADs in each land use treatment suggesting for transient dynamics [9].
- However, TADs follow non random SKR relationships linked to fertilisation rate : suggesting for land use-dependent assembly rules.
- NPK fertilized mowed grassland are less functionally diverse (bimodal, hyperbolic, skewed distribution) than PK and nul fertilized mowed grassland which present more even distributions.
- Differences in TADs is associated to strong differences in plant assemblage stability along a fertilisation gradient. High fertilized grassland show TADs variability whereas low fertilized grassland show remarkable TADs constancy (lower than expected by chance).



CONCLUSION & PERSPECTIVES

- Land use is changing assembly rules with important consequences on temporal community dynamic and plant assemblage stability.
- Next steps:
 - A better understanding of the underlying biological processes.
 - Take into account intraspecific trait variation related to land management.



LAB.

UREP
 5 chemin de Beaulieu
 Site de Crouël
 63000 Clermont-Ferrand

Tel. : + 33 (0)1 42 75 90 00
 Mail : nathan.rondeau@inrae.fr

www.clermont.inrae.fr/urep



[1] Diaz, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 104, 20684–20689 (2007).
 [2] García-Palacios, P., Gross, N., Gaitán, J. & Maestre, F. T. Climate mediates the biodiversity–ecosystem stability relationship globally. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 115, 8400–8405 (2018).
 [3] Gross, N., Peltzer, P., et al. Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. Nat. Ecol. Evol. 1, 0133 (2017).
 [4] Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Y., Liangzou, P. et al. Unveiling ecological assembly rules from commonalities in trait distributions. Ecology Letters 2021, 1–10.
 [5] Chacón-Labella, J. et al. How to improve scaling from traits to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution 33, 1202–1210 (2018).
 [6] Enquist, B. J. et al. Scaling from Traits to Ecosystems. In Advances in Ecological Research vol. 52 249–318 (Elsevier, 2015).
 [7] Louault, F. et al. Complex plant community responses to modifications of disturbance and nutrient availability in productive permanent grasslands. J. Veg. Sci. 28, 989–999 (2017).
 [8] Kattge, J., Bonner, G., Diaz, S. et al. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. Glob. Change Biol. 2020, 26 110–188.
 [9] Hastings, A. Transients: the key to long-term ecological understanding? Trends in Ecology & Evolution 19, 39–45 (2004).

Annexe II : Présentation et prévision de la campagne 2022 de l'analyse des sols des prairies permanentes du Massif-central.



Présentation et prévision de la campagne 2022 de l'analyse des sols des prairies permanentes du Massif-central

1	Présentation des parcelles et de la stratégie d'échantillonnage	2
1.1	ORGANISATION DE L'ÉCHANTILLONNAGE POUR LES PARCELLES PROCHES	2
1.1.1	<i>Bilan sur les besoins pour l'échantillonnage des 30 parcelles proches</i>	4
1.2	ORGANISATION DE L'ÉCHANTILLONNAGE POUR LES PARCELLES ELOIGNEES	4
1.2.1	<i>Bilan sur les besoins pour l'échantillonnage des 59 parcelles éloignées</i>	6
1.3	STRATEGIE ET PLANIFICATION DE L'ÉCHANTILLONNAGE	6
2	Objectifs des prélèvements	7
3	Prélèvements sur les parcelles	7
3.1	REALISATION DES CAROTTES POUR LA DENSITE APPARENTE	9
3.2	REALISATION DES ECHANTILLONS COMPOSITES POUR LES HORIZONS 0-10 CM ET 10-30 CM	9
3.2.1	<i>Méthode 1 : Utilisation d'une tarière Edelman avec une gouge de 20 cm</i>	9
3.2.2	<i>Utilisation d'une tarière « demi-lune » [Méthode privilégiée]</i>	11
4	Conditionnement et gestion des échantillons	11
5	Traitement des échantillons	11
5.1.1	<i>Traitement des échantillons de DA</i>	12
5.1.2	<i>Traitement des échantillons composites</i>	13
6	Pesées et mesures de la Densité Apparente	15
7	Besoins matériels	16
7.1	PRELEVEMENTS DE SOL	16
7.2	TRAITEMENTS ET ANALYSES EN LABORATOIRE	16
7.3	CONSOMMABLES	17
8	Besoins humains et temps passé	17
8.1	PRELEVEMENTS DE SOL	17
8.2	TRAITEMENTS ET ANALYSES EN LABORATOIRE	17
9	Besoins financiers	18
9.1	PRELEVEMENTS DE SOL	18
9.2	TRAITEMENTS ET ANALYSES EN LABORATOIRE	18

1 Présentation des parcelles et de la stratégie d'échantillonnage

La campagne terrain 2022 concerne les 143 parcelles du projet AEOLE. Cependant, dans un souci d'organisation et d'optimisation du temps passé, le choix a été fait de ne pas échantillonner la totalité des parcelles du projet. Ainsi, il a été nécessaire de définir une stratégie d'échantillonnage et de cibler un groupe de parcelles représentatives de la variabilité des conditions pédoclimatiques, des pratiques de gestion, de la biodiversité, ... **89 parcelles** ont été sélectionnées.

Parmi ces 89 parcelles, nous avons identifié des parcelles proches du laboratoire (<60 km) qui pourraient être échantillonnées à la journée et des parcelles plus éloignées (>60 km) qui nécessiteront des déplacements sur plusieurs jours.

1.1 Organisation de l'échantillonnage pour les parcelles proches

30 parcelles sont situées à moins de 60 km de l'UREP. Ces parcelles pourraient être échantillonnées lors de déplacements sur une seule journée avec un retour à l'UREP le soir même. Ainsi, il est possible de prévoir l'échantillonnage des parcelles proches sur **5 jours** en divisant les 30 parcelles en 5 sous-groupes d'échantillonnage. Pour chacun de ces sous-groupes, il a été estimé un temps et une distance de trajet sur la journée.

Départ	Arrivé	Distance (km)	Temps (min)
UREP	23-RI	50	54
23-RI	08-RI	0,7	5
08-RI	11-RI-n1	0,35	5
11-RI-n1	02-RI	8,5	10
02-RI	11-RI-n3	1,5	5
11-RI-n3	UREP	50	54
Groupe 1	Tot	111,05	133

Départ	Arrivé	Distance (km)	Temps (min)
UREP	08-SU-n5	31	33
08-SU-n5	08-SU-n3	0,8	5
08-SU-n3	02-SU-n2	0,6	5
02-SU-n2	02-SU-n1	1,7	5
02-SU-n1	08-SU-n4	0,4	5
08-SU-n4	UREP	32	35
Groupe 2	Tot	66,5	88

Départ	Arrivé	Distance (km)	Temps (min)
UREP	33-RV	59	64
33-RV	38-RV	0,25	5
38-RV	16-GS	10	20
16-GS	12-GS-n2	7	17
12-GS-n2	15-GS	0,2	5
15-GS	12-GS-n3	0,1	5
12-GS-n3	18-GS	0,4	5
18-GS	UREP	54	59
Groupe 3	Tot	130,95	180

Départ	Arrivé	Distance (km)	Temps (min)
UREP	28-FO	35	38
28-FO	06-FO	2,5	7
06-FO	06-RP	25	30
06-RP	06-GA	18	22
06-GA	06-RO	4	8
06-RO	07-RO	3	6
07-RO	UREP	23	25
Groupe 5	Tot	110,5	136

Départ	Arrivé	Distance (km)	Temps (min)
UREP	01-GM-n2	34	37
01-GM-n2	01-GM-n3	4	7
01-GM-n3	01-GM-n1	4	7
01-GM-n1	28-GM	3	5
28-GM	38-GR	14	14
38-GR	07-GM	14	15
07-GM	08-GM	4	7
08-GM	UREP	36	40
Groupe 6	Tot	113	132

Tableau 1 : Présentation des 5 sous-groupes proches de l'UREP et de l'organisation des déplacements à la journée

NB : Les sous-groupes 5 et 6 se situent dans une zone proche. Il serait possible de prévoir un déplacement sur 2 jours pour limiter les frais km et le temps passé.

1.1.1 Bilan sur les besoins pour l'échantillonnage des 30 parcelles proches

Besoins	
Nombre de parcelles	30
Temps	5 jours (déplacements à la journée)
Main d'œuvre	2 personnes
Estimation km	600 km
Frais de repas	10 repas midi

Tableau 2 : Estimation des besoins pour l'échantillonnage des 30 parcelles proches de l'UREP

1.2 Organisation de l'échantillonnage pour les parcelles éloignées

59 parcelles sont situées à plus de 60 km de l'UREP. Pour ces parcelles, des déplacements sur plusieurs jours seront nécessaires.

Ainsi, il est possible de prévoir l'échantillonnage de ces parcelles sur **3 semaines avec 3 jours de déplacement** par semaine et 2 jours dédiés au pré-traitement des échantillons collectés. Les 59 parcelles ont été divisées en 3 sous-groupes de parcelles, chaque sous-groupe correspond à des parcelles pouvant être échantillonnées la même semaine.

Jour	Départ	Arrivé	Distance (km)	Temps (min)	Tot (min)	Tot (km)	Jour	Départ	Arrivé	Distance (km)	Temps (min)	Tot (min)	Tot (km)
1	UREP	05-PE-n2	137	150	176	149	1	UREP	08-FR	134	146	181	143,8
	05-PE-n2	10-PE-n4	6	10				08-FR	03-FR-n1	0,5	5		
	10-PE-n4	05-PE-n1	0	5				03-FR-n1	03-FR-n4	0,5	5		
	05-PE-n1	10-PE-n3	2	5				03-FR-n4	03-FR-n3	0,3	5		
	10-PE-n3	21-PE	4	6				03-FR-n3	03-FR-n2	0	5		
2	06-CY	22-CY-n3	2	5	40	40	2	03-FR-n2	19-FR	1,5	5	43	9,3
	22-CY-n3	22-CY-n4	0	5				19-FR	03-DA-n1	7	10		
	22-CY-n4	22-CY-n5	0,4	5				38-DA	09-DA	0,1	5		
	22-CY-n5	08-CY	0,4	5				09-DA	01-DA	1,5	5		
	08-CY	32-VH-n2	5	10				01-DA	03-DA-n2	1,3	5		
	32-VH-n2	32-VH-n1	2	5				03-DA-n2	08-TO	0,8	5		
	32-VH-n1	26-MO	3	5				08-TO	07-TO	3	8		
3	32-LA	18-VE-n4	110	130	205	253	3	07-TO	18-TO-n4	1,6	5	179	154
	18-VE-n4	14-VE	0	5				18-TO-n4	18-TO-n5	1	5		
	14-VE	13-VE	3	5				18-TO-n5	14-TO	0	5		
	13-VE	18-VE-n3	5	15				17-DA	08-PO	20	25		
	18-VE-n3	12-VE	2	5				08-PO	03-PO-n1	1	5		
12-VE	UREP	85	93	03-PO-n1	03-PO-n2	1	5						
							03-PO-n2	UREP	132	144			

Jour	Départ	Arrivé	Distance (km)	Temps (min)	Tot (min)	Tot (km)
1	UREP	16-AU	144	157	224	198,5
	16-AU	37-TA	4	7		
	37-TA	17-TH	18	23		
	17-TH	16-PO-n4	7	8		
	16-PO-n4	16-PO-n3	0,5	5		
	16-PO-n3	37-PL	25	24		
2	01-MA	09-MA	4	5	66	43,2
	09-MA	06-AR	0,2	5		
	06-AR	20-MA	1	5		
	20-MA	23-MA	1	5		
	23-MA	04-MA	10	14		
3	04-MA	17-BI	27	32	139	106,8
	12-BA-n1	33-CH	6	7		
	33-CH	33-BA	0	5		
	33-BA	07-BA	0,8	5		
	07-BA	12-BA-n2	0,4	5		
	12-BA-n2	08-BA	1	5		
	08-BA	19-BA	0,6	5		
19-BA	UREP	98	107			

Tableau 3 : Présentation des 3 sous-groupes éloignés de l'UREP et de l'organisation des déplacements sur 3 jours.

1.2.1 Bilan sur les besoins pour l'échantillonnage des 59 parcelles éloignées

Besoins	
Nombres de parcelles	59
Temps	3 x 3 jours (déplacement sur 3 jours)
Main d'œuvre	1 personnes (stagiaire bac + 2)
Estimation du kilométrage	1 100 km (besoin d'une voiture)
Frais de bouche	2 x 15 = 30 repas
Frais hébergement	3 x 2 nuits x 2 personnes

Tableau 4 : Estimation des besoins pour l'échantillonnage des 59 parcelles éloignées de l'UREP

1.3 Stratégie et planification de l'échantillonnage

Les 8 groupes (5 groupes proches et 3 groupes éloignés de l'UREP) seront échantillonnés dans la mesure du possible en suivant le gradient altimétrique : en premier lieu les parcelles de basse altitude, puis les parcelles plus en altitude. Cela permettra d'échelonner le gradient climatique.

Ainsi, il a été défini un ordre d'échantillonnage et un calendrier prévisionnel de prélèvement pour l'ensemble des groupes.

Prévisionnel déplacement terrain	
Groupe	Date
G5p	30-mars
G1p	31-mars
G2p	04-avr
G6p	05-avr
G3p	07-avr
G1l	11 au 13 avril
G2l	20 au 22 avril
G3l	26 au 28 avril

Tableau 5 : Calendrier prévisionnel pour l'échantillonnage des 89 parcelles

2 Objectifs des prélèvements

La campagne de prélèvement de sol est associée à l'étude de plusieurs indicateurs pour lesquels une analyse laboratoire complémentaire sera conduite. Pour les 89 parcelles ciblées, l'ensemble des indicateurs de sol ci-dessous seront analysés.

NB : La granulométrie sera analysée pour les parcelles qui n'ont pas encore de données de textures, soit 25 parcelles.

NB : En 2008, 31 parcelles ont été échantillonnées et ont subi des analyses de POM. Dans un objectif de comparaison diachronique 25 de ces 31 parcelles pourront être rééchantillonnées.

Données acquises en 2008 : Ctot, Ntot, granulo, POM, Macroéléments, pH, DA.

Données acquises en 2016 : DA, Ctot, Ntot.

Plusieurs indicateurs biologiques, physiques et chimiques du sol seront mesurés en 2022 :

Physique	Chimique	Biologique
Densité apparente	C CEC, taux de saturation Macroéléments (P2O5, K2O, MgO, Na2O, CaO) pH POM SOM	Activité biologique → Humads

Tableau 6 : PrÉvision des analyses de sol à rÉaliser

3 Prélèvements sur les parcelles

Pour les 89 parcelles sélectionnées pour l'échantillonnage de sol, il y aura 6 prélèvements :

- Une carotte de sol par mise en défense sur l'horizon 0-10 cm pour la mesure de la densité apparente. Soit 2 carottes par parcelle. [Utilisation d'une tarière racinaire à manivelle]

- Un échantillon composite réalisé par le prélèvement de 5 sous-échantillons par mise en défense sur l'horizon 0-10 cm. Soit 1 échantillon composite par parcelle composé de 10 sous-échantillons (5 par MD) pour l'horizon 0-10 cm. [Utilisation d'une tarière demi-lune]
- Un échantillon composite réalisé par le prélèvement de 5 sous-échantillons par mise en défense sur l'horizon 10-30 cm. Soit 1 échantillon composite par parcelle composé de 10 sous-échantillons (5 par MD) pour l'horizon 10-30 cm. [Utilisation d'une tarière demi-lune]

Type d'échantillon	Horizon concerné	Nombre d'échantillon par mise en defens	Nombre d'échantillon par parcelle
DA / Tarière racinaire	0-10 cm	1	2
Composite / Tarière gouge de 20 cm	0-10 cm	5 sous échantillon	1 (échantillon composite avec 10 sous échantillons)
Composite / Tarière gouge de 20 cm	10-30 cm	5 sous échantillon	1 (échantillon composite avec 10 sous échantillons)
		Total	4

Tableau 7 : Bilan sur l'échantillonnage et les prélèvements terrains

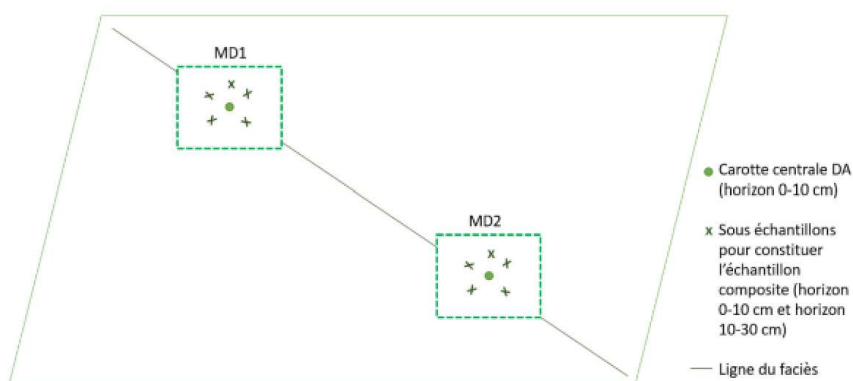


Figure 1 : Présentation de la méthode de prélèvement sur le terrain

3.1 Réalisation des carottes pour la densité apparente

Les carottes de sol servent à calculer la densité apparente (DA). Elles sont prélevées avec le plus grand soin afin d'avoir chacune un volume constant connu. Nous utilisons pour cela une tarière bipartite (tarière adaptée aux prélèvements en prairies) de 8 cm de diamètre, en veillant à ne pas tasser le sol pendant le forage (piétinement, découpe circulaire sans appuyer...). La carotte extraite est débarrassée de l'herbe vivante du couvert, puis découpée afin de ne conserver que les 8 premiers cm (cf. schéma). La carotte finale a donc un volume standard connu V_{carotte} de $402,12 \text{ cm}^3$ ($V_{\text{carotte}} = \pi \cdot 4^2 \cdot 8 \text{ cm}^3$).

Chaque carotte est placée individuellement dans un sachet zip étiqueté (Code parcelle – numéro carotte), conservée dans une glacière sur le terrain et mise en chambre froide le plus rapidement possible au retour au laboratoire.

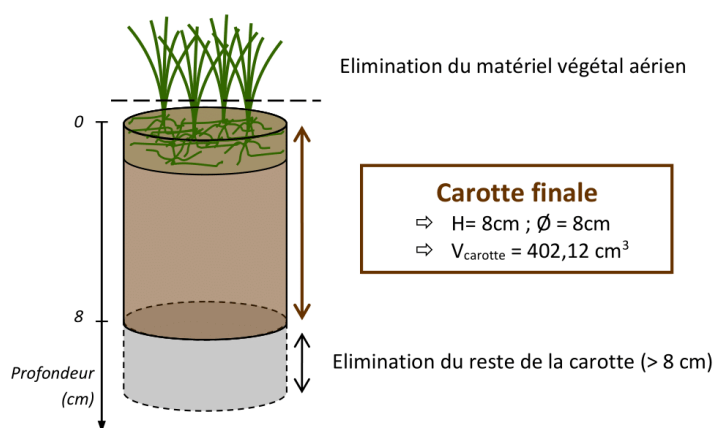


Figure 2 : Présentation de la méthode de prélèvement des carottes pour la DA

3.2 Réalisation des échantillons composites pour les horizons 0-10 cm et 10-30 cm

3.2.1 Méthode 1 : Utilisation d'une tarière Edelman avec une gouge de 20 cm

La réalisation des échantillons composites se fait par un prélèvement aléatoire, à la tarière classique à gouge de 20 cm, de 5 sous-échantillons par mise en défense.

NB : Une méthode pourrait être de prendre aléatoirement 5 points sur le rayon d'un cercle dont le centre sera le prélèvement de la carotte pour la DA et un rayon de 3 m (env. 3 pas).

Pour le prélèvement de chaque sous-échantillon la végétation de surface est éliminée en utilisant une tondeuse à main et une paire de ciseaux. Le prélèvement à la tarière se fait en deux temps :

- Une première carotte est prélevée, cette carotte comprend l'horizon 0-20 cm de sol. Elle est séparée en deux et on place dans un sac ziplock identifié (code parcelle et profondeur) l'horizon 0-10 cm et dans un second sac identifié l'horizon 10-20 cm.
- On prélève au même point une seconde carotte. Les 10^e cm de ce prélèvement sont éliminés (cela correspond à une accumulation de la terre de l'horizon supérieur). Les 10 cm suivants sont placés dans le second sac et correspondent à l'horizon 20-30 cm.

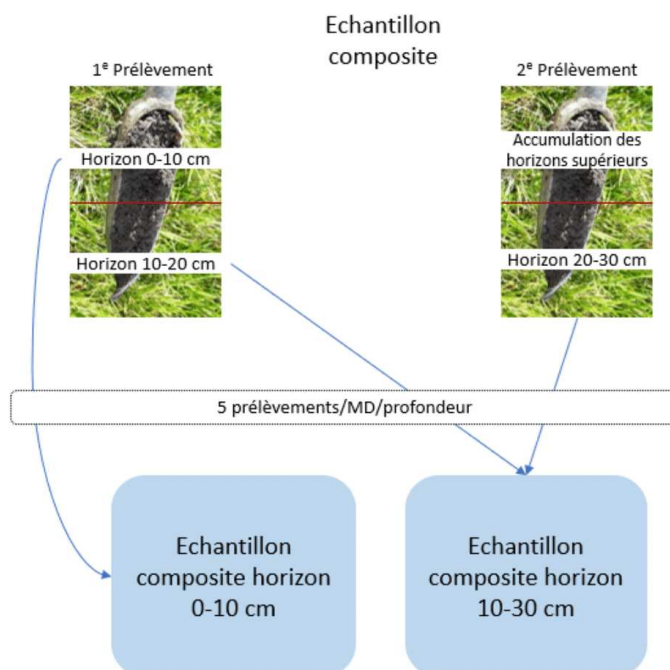


Figure 3 : Présentation de la méthode de prélèvement des échantillons composites à la tarière Edelman

3.2.2 Utilisation d'une tarière « demi-lune » [Méthode privilégiée]

La stratégie d'échantillonnage reste la même : on définit aléatoirement 5 points par MD. La méthode de prélèvement va cependant différer. Après élimination de la végétation de surface, un seul passage de tarière permet de prélever les deux horizons d'intérêt.

L'utilisation de cette tarière a plusieurs intérêts :

- On optimise le temps en limitant le nombre de coups de tarière.
- On limite la fatigue des personnes mobilisées pour le prélèvement de sol.
- On limite la quantité de sol prélevée, ce qui permet un gain de temps pour le traitement des échantillons et on limite également la place occupée par les échantillons.

NB : Point d'attention, cette méthode pourrait paraître limitante avec des objectifs d'analyses de POM. Ce n'est pas nécessairement la méthode la plus adaptée.

4 Conditionnement et gestion des échantillons

Pour l'ensemble des parcelles, les 2 carottes pour la DA et les 2 échantillons composites (0-10 cm et 10-30 cm) sont prélevés et stockés dans des sacs ziplocks identifiés avec le code de la parcelle, la profondeur et le type de prélèvement.

Les échantillons composites, seront homogénéisés, quartés et séparés puis mis à sécher. Les échantillons DA seront mis à sécher. Aucun besoin de maintien au frais n'est nécessaire (pas de mobilisation de glacières ou frigo).

Au total, **178 carottes** seront collectées pour la DA et **178 échantillons composites** seront réalisés pour l'ensemble des 89 parcelles.

NB : Le maximum de parcelles traitées en un déplacement est de **23** ce qui générera **92 échantillons** (46 DA et 46 composites). Cette estimation permet de prévoir en conséquence le matériel, la place et le temps passé pour le traitement de ces échantillons.

5 Traitement des échantillons

Le traitement du sol permet d'une part d'avoir accès à la Densité Apparente par des pesées et des estimations ; d'autre part de générer des échantillons de sol stables et qui pourront ensuite être soumis aux analyses physiques, chimiques et biologiques décrites

précédemment. On distingue deux modes de traitement en fonction du type d'échantillon (DA ou composite).

5.1.1 Traitement des échantillons de DA

Le traitement des 178 échantillons de DA (2 par parcelles / 1 par MD) se déroule comme suit :

- 1- **Séchage à l'air (10 jours)** : Les 178 échantillons de DA seront émiettés grossièrement en barquette puis laissés sécher environ 10 jours à l'air libre avant un tamisage à 2 mm.
- 2- **Pesée de l'échantillon sec.**
- 3- **Tamisage à 2 mm** : Les échantillons secs sont tamisés à 2 mm, on obtient 2 fractions. Une fraction de terre fine avec des débris racinaires et le refus tamis.
- 4- **Séchage et pesée des deux fractions** : Le refus tamis et la terre fine sont séchés (48h à 30°C) et pesés.
- 5- **Lavage** : Le refus tamis est lavé puis on procède à une séparation des racines et des cailloux.
- 6- **Récupération du sol** : Le sol récupéré lors du lavage est ajouté à la partie terre fine.
- 7- **Séchage et pesée des deux fractions lavées** : La partie racinaire et la partie cailloux du refus sont séchées (48h à 30°C) et pesées.
- 8- **Tri racinaire supplémentaire sur la terre fine** : L'échantillon de terre fine peut subir, si nécessaire, un tri racinaire supplémentaire permettant une correction de la DA.

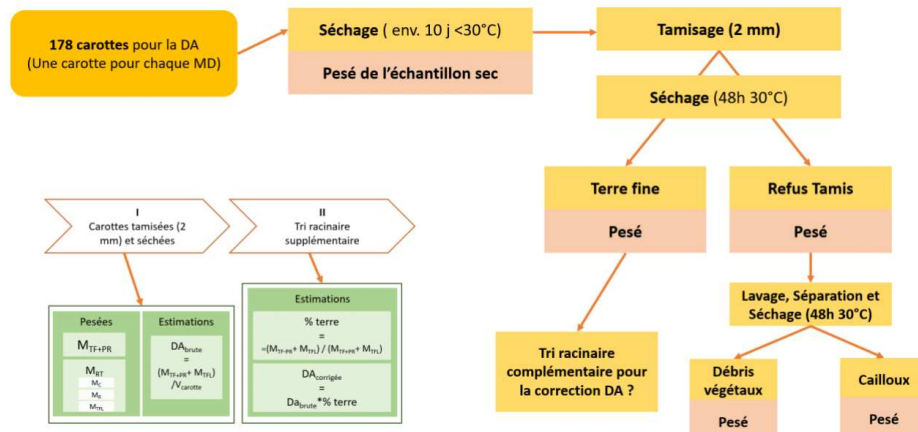


Figure 4 : Présentation du protocole de traitement des échantillons de DA en laboratoire

5.1.2 Traitement des échantillons composites

On distingue deux modes de traitement, en fonction du type d'analyse qui sera conduite par la suite, pour les 178 échantillons composites (2 par parcelles, 1 pour la profondeur 0-10 cm et 1 pour la profondeur 10-30 cm). L'échantillon initial est le même, mais après traitement, on obtient trois sous-échantillons : 1 échantillon sera séché, tamisé à 2 mm et subira par la suite des analyses de paramètres physico-chimiques « de base », 1 échantillon sera séché pour des mesures de POM et SOM, et 1 échantillon sera séché pour des mesures d'Humads (mesure de C en phase liquide). Le mode opératoire est décrit ci-dessous :

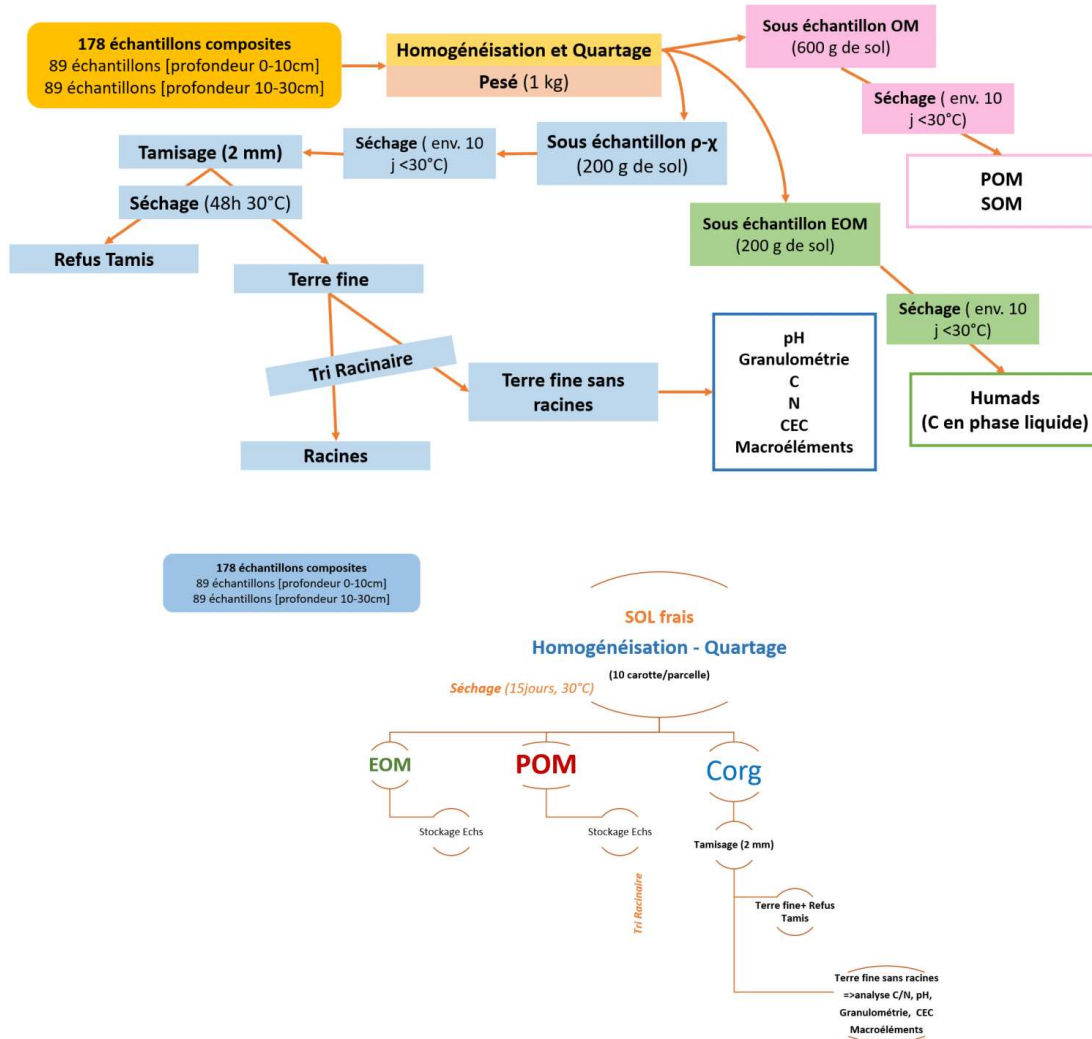


Figure 5 : Présentation du protocole de traitement des échantillons composites en laboratoire

- 1- **Homogénéisation et Quartage des échantillons composites** : Les 178 échantillons composites (89 par profondeur) sont traités au retour au laboratoire. On place l'échantillon dans un bac pour l'homogénéisation et le quartage. Le sol est émietté à la main jusqu'à ne plus voir de grosses particules. L'échantillon est ensuite étalé dans tout le bac, on divise en quatre la surface occupée par le sol et on regroupe les quarts opposés. Cette tâche est réalisée plusieurs fois [sol étalé, quarté, regroupé, étalé, ...]. Une fois l'échantillon homogène, on fait un nouveau quartage en supprimant cette fois les 2 quarts opposés. Cette tâche est répétée jusqu'à avoir un échantillon de masse souhaité → 1 000 g. (cf. *Genosol protocole Juliette Bloor*)
- 2- **Création de 3 sous-échantillons, un pour les analyses physico-chimiques de base ($p-\chi$), un pour les analyses de POM et SOM (OM) et un pour les analyses Humads (EOM)** : Les 1 000 g de sol sont divisés en trois sous-échantillons, 200 g sont pesés pour l'échantillon ($p-\chi$), 600 g pour l'échantillon (OM) et 200 g pour l'échantillon (EOM).

Echantillons $p-\chi$

a) Séchage à l'air (10 jours) pour les 178 échantillons $p-\chi$: Les échantillons sont placés dans des barquettes en alu et mis à sécher à l'air libre pendant une dizaine de jours.

b) Tamisage à 2 mm : Les échantillons secs sont tamisés à 2 mm, on obtient 2 fractions. Une fraction de terre fine avec des débris racinaires et le refus tamis.

c) Tri racinaire : Le sous-échantillon $p-\chi$ est débarrassé des racines fines (<2mm) afin que le matériel végétal n'intervienne pas dans les dosages carbone et azote. Pour cela, les sous-échantillons sont étalés sur un support blanc, de sorte à mettre en évidence les débris racinaires qui ont pu être écartés à l'aide de pinces de précision. Une méthode complémentaire est utilisée afin d'accélérer le processus : des films plastiques chargés d'électricité statique (pochettes transparentes frottées contre un lainage) sont passés délicatement au-dessus des échantillons : les racines se soulèvent et viennent s'y coller alors que les agrégats restent à terre.

Echantillons OM

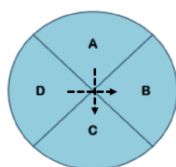
a) Séchage à l'air (10 jours) pour les 178 échantillons OM : Les échantillons sont placés dans des barquettes en alu et mis à sécher à l'air libre pendant une dizaine de jours.

b) Stockage avant analyse : Les échantillons secs sont stockés au sec avant analyses.

Echantillons EOM

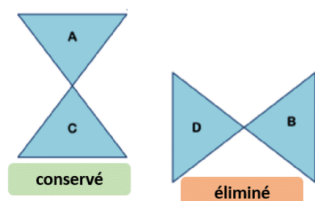
a) Séchage à l'air (10 jours) pour les 178 échantillons EOM : Les échantillons sont placés dans des barquettes en alu et mis à sécher à l'air libre pendant une dizaine de jours.

b) Stockage avant analyses : Les échantillons secs sont stockés au sec avant analyses.



Lors de la phase d'**homogénéisation**, le sol est étalé et divisé en quart. Les quarts opposés sont regroupés : A avec C et B avec D.

L'opération est répétée plusieurs fois (X5)



Lors de la phase de **quartage** et de création du sous échantillon, on procède de la même manière en divisant l'échantillon en quart. 2 des quarts opposés sont conservés et 2 des quarts opposés sont éliminés : On regroupe et conserve A et C, et élimine B et D.

L'opération est répétée jusqu'à avoir la masse de sous échantillon souhaitée.

Figure 6 : Présentation du protocole d'homogénéisation pour les échantillons $\rho\text{-}\chi$

6 Pesées et mesures de la Densité Apparente

La mesure et l'estimation de la densité apparente se font par différentes pesées au cours du processus de traitement des échantillons.

- La carotte de sol pour la DA est pesée après séchage et tamisage à 2 mm. On obtient la masse de terre fine et des résidus de racines pour la carotte → M_{TF+PR}
- Le refus tamis issu du tamisage à 2 mm de la carotte pour la DA est également pesé → M_{RT} . On pèse après lavage les racines M_R , les cailloux M_C et la terre fine récupérée M_{TFL} .
- On peut estimer la DA brute → $DA_{brute} = (M_{TF+PR} + M_{TFL}) / V_{carotte}$

Un tri racinaire pourra être réalisé en complément sur l'échantillon de terre fine. L'objectif sera de corriger la valeur de DA. Ce tri sera réalisé en fonction de la MO disponible et d'un réel besoin identifié (beaucoup de racines après tamisage, ...)

- Le sous-échantillon de terre fine est pesé après tri des petites racines (<2mm) → M_{TF-PR}
- Les racines issues du tri sont pesées → M_{PR}
- On peut estimer le pourcentage de terre fine du sous-échantillon : $\%TF = (M_{TF-PR} + M_{TFL}) / (M_{TF+PR} + M_{TFL})$.
- La DA corrigée est estimée en factorisant la DA brute par le taux de terre fine du sous-échantillon → $DA_{corrigée} = \%TF \times DA_{brute}$
 Soit $DA_{corrigée} = (M_{TF-PR} + M_{TFL} / M_{TF+PR}) \times (M_{TF+PR} + M_{TFL} / V_{carotte})$

7 Besoins matériels

7.1 Prélèvements de sol

Matériel prélèvement
Tarière racinaire
Tarière manuelle gouge 20 cm
Tarière demi-lune
Voiture
GPS
Gouttière
Bacs à sol
Mini tondeuse
Spatule
Couteau pédo
Règle, mètre
Gants
Marqueur

Tableau 8 : Besoins matériels pour le terrain

7.2 Traitements et analyses en laboratoire

Matériel labo
Tamis (356 échantillons)
Etuve (356 échantillons)
Balance
Matériel de quartage (bac à sol)
Petit matériel de laboratoire

Tableau 9 : Besoins matériels en laboratoire

7.3 Consommables

Consommables	Nombre
Sacs Ziplocs (35 x 45)	356
Sacs Ziplocs (16 x 22)	356
Sacs Ziplocs (12 x 18)	178
Sacs Ziplocs (23 x 32)	356
Etiquettes larges et souples	356
Etiquettes fines et souples	356
Etiquettes autocollantes plastifiées	712
Mains en alu	356

Tableau 10 : Besoins en consommables

8 Besoins humains et temps passé

8.1 Prélèvements de sol

Tache	Description	Temps & MO	Temps moyen	Commentaires
Terrain prélèvements proches	2 carottes à la tarière racinaire 4 échantillons composites (avec 5 sous échantillons à la tarière classique)	5 jours à 2 ETP	env. 1h /parcelle trajet compris (en moyenne 6 à 7 parcelles/jour)	Parcelles situées à -60 km
Terrain prélèvements éloignés	2 carottes à la tarière racinaire 4 échantillons composites (avec 5 sous échantillons à la tarière classique)	3 x 3 jours consécutifs à 2 ETP	env. 1h /parcelle trajet compris (en moyenne 20 parcelles sur les 3 jours)	Parcelles situées de 80 à 160 km
Total		14 jours		

Tableau 11 : Estimation des besoins humains et du temps passé sur le terrain

8.2 Traitements et analyses en laboratoire

	Description / nb échantillons	Temps moyen	Temps & MO
Tamissage et pesées	356 échantillons pesés & tamises	40min /échantillons à 1 ETP	20 jours à 2 ETP
Quartage	Quartage des 2 échantillons par parcelle soit 178 échantillons	30min /parcelle à 2 ETP	7 jours à 2 ETP
POM	Lavage et tamisages successifs	2h /parcelle à 1 ETP	20 jours à 1 ETP
Total			27 jours à 2 ETP 20 jours à 1 ETP

Tableau 12 : Estimation des besoins humains et du temps passé en laboratoire

9 Besoins financiers

9.1 Prélèvements de sol

Type de frais	coût unitaire	Estimation des besoins	Coût total (€)
Déplacement	0,4 (€/km)	1900 km	760 €
Hébergement	60 (€/nuit)	12 nuits	720 €
Repas	15 (€/repas)	46 repas	690 €
Total			2 170 €

Tableau 13 : Estimation des besoins financiers pour le terrain

9.2 Traitements et analyses en laboratoire

Laboratoire	Type d'analyse	Code analytique	Coût unitaire (€ HT)	Nb d'échantillons concernés	Quantité de sol nécessaire (g sol sec ou frais)	Coût total (€ HT)
VetAgro	Prise en charge	R-SOL-A01	0,5	356		178 €
VetAgro	Broyage	R-SOL-A03	1,1	178	20 g (sec tamisé)	195,8 €
VetAgro	Humres / pHeau / C / N / Cat ech / CEC / P2O5	R-SOL-C01	15,6	178	150 g (sec tamisé)	2776,8 €
VetAgro	Granulométrie 5 fractions / Humres	R-SOL-E01	7,5	25	20 g (sec tamisé)	187,5 €
Total (sans tamisage)					150 g (sol sec)	3 338,1 €

Tableau 14 : Estimation des besoins financiers pour le laboratoire

Annexe III : Documentations du R package TAD.

Annexe III.a : Vignette package « TAD ».

Package ‘TAD’

October 10, 2024

Title R Functions to Realize the Trait Abundance Distribution

Version 1.0.0

Description Useful functions to analyze the Trait Abundance Distribution.

License BSD_3_clause + file LICENSE

URL https://forgemia.inra.fr/urep/data_processing/tad

BugReports https://forgemia.inra.fr/urep/data_processing/tad/-/issues

Encoding UTF-8

Roxygen list(markdown = TRUE)

RoxygenNote 7.3.2

Depends R (>= 3.5)

Imports doFuture,
foreach,
mbim (>= 0.12),
methods,
stats

Suggests Cairo,
covr,
dplyr,
devtools,
future (>= 1.33),
ggplot2 (>= 3.5),
ggpubr (>= 0.6),
knitr,
Matrix (>= 1.6),
pkgdown,
rlang,
rmarkdown,
roxygen2,
testthat (>= 3.0),
tinytex

Collate utils.R
saving_and_loading_data.R
graph.R
tad.R
data.R

Config/testthat/edition 3

Config/testthat/parallel true

Language en-US

VignetteBuilder knitr

LazyData true

LazyDataCompression bzip2

R topics documented:

DEFAULT_INTERCEPT_DISTANCE	2
DEFAULT_LIN_MOD	3
DEFAULT_SIGNIFICATIVITY_THRESHOLD	3
DEFAULT_SLOPE_DISTANCE	3
generate_random_matrix	4
launch_analysis_tad	5
moments_graph	8
null_model_distribution_stats	9
SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE	10
SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE	11
skr_graph	11
skr_param_graph	13
weighted_mvsk	14
Index	16

DEFAULT_INTERCEPT_DISTANCE

The DEFAULT_INTERCEPT_DISTANCE constant

Description

Constant value. Provides a simple way to fix the `intercept_distance` parameter to a default value
(=`TAD::SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE`)

Usage

DEFAULT_INTERCEPT_DISTANCE

Format

An object of class `numeric` of length 1.

DEFAULT_LIN_MOD *The DEFAULT_LIN_MOD constant*

Description

Constant value. Provides a simple way to fix the lin_mod parameter to a default value (= "1m")

Usage

DEFAULT_LIN_MOD

Format

An object of class `character` of length 1.

DEFAULT_SIGNIFICATIVITY_THRESHOLD
The DEFAULT_SIGNIFICATIVITY_THRESHOLD constant

Description

Constant value. Provides a simple way to fix the significativity_threshold parameter to a default value (= c(0.025, 0.975))

Usage

DEFAULT_SIGNIFICATIVITY_THRESHOLD

Format

An object of class `numeric` of length 2.

DEFAULT_SLOPE_DISTANCE
The DEFAULT_SLOPE_DISTANCE constant

Description

Constant value. Provides a simple way to fix the slope_distance parameter to a default value (= TAD::SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE)

Usage

DEFAULT_SLOPE_DISTANCE

Format

An object of class `numeric` of length 1.

```
generate_random_matrix
      Generate random matrix
```

Description

Generate and save random matrix

Usage

```
generate_random_matrix(
  weights,
  aggregation_factor = NULL,
  randomization_number,
  seed = NULL
)
```

Arguments

`weights` the dataframe of weights, one row correspond to a series of observation

`aggregation_factor` the dataframe of factor to take into account for the randomization

`randomization_number` the number of random abundance matrix to generate

`seed` the seed of the pseudo random number generator

Value

a data.frame of `randomization_number` observations

Examples

```
aggregation_factor_name <- c("Year", "Bloc")
weights_factor = TAD::AB[, c("Year", "Plot", "Treatment", "Bloc")]
aggregation_factor <- as.data.frame(
  weights_factor[, aggregation_factor_name]
)
random_matrix <- TAD::generate_random_matrix(
  weights = TAD::AB[, 5:102],
  aggregation_factor = aggregation_factor,
  randomization_number = 100,
  seed = 1312
)
head(random_matrix)
```

```
launch_analysis_tad
```

Launch the analysis

Description

Launch distribution analysis

Usage

```
launch_analysis_tad(
  weights,
  weights_factor,
  trait_data,
  randomization_number,
  aggregation_factor_name = NULL,
  statistics_factor_name = NULL,
  seed = NULL,
  abundance_file = NULL,
  weighted_moments_file = NULL,
  stat_per_obs_file = NULL,
  stat_per_rand_file = NULL,
  stat_skr_param_file = NULL,
  regenerate_abundance_df = FALSE,
  regenerate_weighted_moments_df = FALSE,
  regenerate_stat_per_obs_df = FALSE,
  regenerate_stat_per_rand_df = FALSE,
  regenerate_stat_skr_df = FALSE,
  significativity_threshold = DEFAULT_SIGNIFICATIVITY_THRESHOLD,
  lin_mod = DEFAULT_LIN_MOD,
  slope_distance = DEFAULT_SLOPE_DISTANCE,
  intercept_distance = DEFAULT_INTERCEPT_DISTANCE,
  csv_tsv_load_parameters = {
    parameters <- list()
    names <-
    c(ABUNDANCE_DF_NAME, WEIGHTED_MOMENTS_NAME, STATISTICS_PER_OBSERVATION_NAME,
      STATISTICS_PER_RANDOM_NAME, STAT_SKR_PARAM_NAME)
    parameters[names] <-
    rep(list(list()), length(names))
    parameters
  }
)
```

Arguments

`weights` the dataframe of weights, one row correspond to a series of observation

`weights_factor` the dataframe which contains the different factor linked to the weights

`trait_data` a vector of the data linked to the different factor

`randomization_number` the number of random abundance matrix to generate

aggregation_factor_name
 vector of factor name for the generation of random matrix
 statistics_factor_name
 vector of factor name for the computation of statistics for each generated matrix
 seed
 the seed of the pseudo random number generator
 abundance_file
 the path and name of the RDS file to load/save the dataframe which contains the
 observed data and the generated matrix
 weighted_moments_file
 the path and name of the RDS file to load/save the dataframe which contains the
 calculated moments
 stat_per_obs_file
 the path and name of the RDS file to load/save the dataframe which contains the
 statistics for each observed row regarding the random ones
 stat_per_rand_file
 the path and name of the RDS file to load/save the dataframe which contains the
 statistics for each random matrix generated
 stat_skr_param_file
 default=NULL You can provide the output to write the SKR statistics results to.
 regenerate_abundance_df
 boolean to specify if the abundance dataframe is computed again
 regenerate_weighted_moments_df
 boolean to specify if the weighted moments dataframe is computed again
 regenerate_stat_per_obs_df
 boolean to specify if the statistics per observation dataframe is computed again
 regenerate_stat_per_rand_df
 boolean to specify if the statistics per random matrix dataframe is computed
 again
 regenerate_stat_skr_df
 boolean to specify if the stats SKR dataframe is computed again
 significativity_threshold
 the significance threshold to consider that the observed value is in the random-
 ized value
 lin_mod
 Indicates the type of linear model to use for (SKR): choose "lm" or "mblm"
 slope_distance
 slope of the theoretical distribution law (default: slope = 1 intercept = 1.86 skew-
 uniform distribution family)
 intercept_distance
 intercept of the theoretical distribution law (default: slope = 1 intercept = 1.86
 skew-uniform distribution family)

Value

A list of the 9 following named elements:

- raw_abundance_df
- filtered_weights
- filtered_weights_factor
- filtered_trait_data

- abundance_df
- weighted_moments
- statistics_per_observation
- stat_per_rand
- ses_skr

Examples

```

output_path <- file.path(tempdir(), "outputs")
dir.create(output_path)
results <- TAD::launch_analysis_tad(
  weights = TAD::AB[, 5:102],
  weights_factor = TAD::AB[, c("Year", "Plot", "Treatment", "Bloc")],
  trait_data = log(TAD::trait[["SLA"]]),
  aggregation_factor_name = c("Year", "Bloc"),
  statistics_factor_name = (statistics_factor_name <- c("Treatment")),
  regenerate_abundance_df = TRUE,
  regenerate_weighted_moments_df = TRUE,
  regenerate_stat_per_obs_df = TRUE,
  regenerate_stat_per_rand_df = TRUE,
  weighted_moments_file = file.path(output_path, "weighted_moments.csv"),
  stat_per_obs_file = file.path(output_path, "stat_per_obs.csv"),
  stat_per_rand_file = file.path(output_path, "stat_per_rand.csv"),
  stat_skr_param_file = file.path(output_path, "stat_skr_param.csv"),
  randomization_number = 20,
  seed = 1312,
  significativity_threshold = c(0.05, 0.95),
  lin_mod = "lm",
  slope_distance = (
    slope_distance <- TAD::SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE
  ),
  intercept_distance = (
    intercept_distance <- TAD::SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE
  )
)
moments_graph <- TAD::moments_graph(
  moments_df = results$weighted_moments,
  statistics_per_observation = results$statistics_per_observation,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
  output_path = file.path(output_path, "moments_graph.jpeg"),
  dpi = 100
)
skr_graph <- TAD::skr_graph(
  moments_df = results$weighted_moments,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
  output_path = file.path(output_path, "skr_graph.jpeg"),
  slope_distance = slope_distance,
  intercept_distance = intercept_distance,
  dpi = 100
)
skr_param_graph <- TAD::skr_param_graph(
  skr_param = results$ses_skr,

```

```

statistics_factor_name = statistics_factor_name,
statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
slope_distance = slope_distance,
intercept_distance = intercept_distance,
save_skr_param_graph = file.path(output_path, "skr_param_graph.jpeg"),
dpi = 100
)

unlink(output_path, recursive = TRUE, force = TRUE)

```

moments_graph	<i>moments_graph</i>
---------------	----------------------

Description

Graph of the distributions' moments (mean, variance, skewness and kurtosis) compared to null model

Usage

```

moments_graph(
  moments_df,
  statistics_per_observation,
  statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = NULL,
  statistics_factor_name_col = NULL,
  output_path = NULL,
  dpi = 600
)

```

Arguments

`moments_df` Moments data frame (mean, variance, skewness, kurtosis)

`statistics_per_observation` SES of the Moments data frame and significance compared to null model

`statistics_factor_name` column of data use for colors discrimination

`statistics_factor_name_breaks` vector of factor levels of the `statistics_factor_name`, same dimension than `statistics_factor_name_col`

`statistics_factor_name_col` vector of colors, same dimension than `statistics_factor_name_breaks`

`output_path` The path to save the graph

`dpi` The dpi number to use when we generate png/jpg graph

Value

A graph instance

Examples

```

results <- TAD::launch_analysis_tad(
  weights = TAD::AB[, 5:102],
  weights_factor = TAD::AB[, c("Year", "Plot", "Treatment", "Bloc")],
  trait_data = log(TAD::trait[["SLA"]]),
  aggregation_factor_name = c("Year", "Bloc"),
  statistics_factor_name = (statistics_factor_name <- c("Treatment")),
  randomization_number = 100
)

# if you want to display the graph
graph <- TAD::moments_graph(
  moments_df = results$weighted_moments,
  statistics_per_observation = results$statistics_per_observation,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159")
)

plot(graph)

# if you want to save the graph as a file
# either jpg, jpeg, png or svg are
output_path <- file.path(tempdir(), "outputs")
TAD::moments_graph(
  moments_df = results$weighted_moments,
  statistics_per_observation = results$statistics_per_observation,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
  output_path = file.path(output_path, "moment_graph.png")
)

unlink(output_path, recursive = TRUE, force = TRUE)

```

null_model_distribution_stats

Compare a value to random values

Description

Compute different statistics (standardized by the distribution of random values).

Usage

```

null_model_distribution_stats(
  observed_value,
  random_values,
  significance_threshold = c(0.05, 0.95),
  remove_nas = TRUE
)

```

Arguments

`observed_value` the observed value
`random_values` the random Values
`significance_threshold` the array of values used to compute the quantile (c(0.025, 0.975) by default)
`remove_nas` boolean - tells whether to remove NAs or not

Value

a list corresponding to :

- the observed value
- quantile values (minimum significance threshold)
- quantile values (maximum significance threshold)
- significance (observed value not in quantile values)

Examples

```

null_model_distribution_stats(
  observed_value = 2,
  random_values = c(1, 4, 5, 6, 8),
  significance_threshold = c(0.025, 0.975)
)
  
```

SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE

The SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE constant

Description

Constant value. Provides a simple way to fix the `intercept_distance` parameter to a skew uniform value (=1.86)

Usage

```
SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE
```

Format

An object of class `numeric` of length 1.

SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE
The SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE constant

Description

Constant value. Provides a simple way to fix the slope_distance parameter to a skew uniform value (=1)

Usage

```
SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE
```

Format

An object of class `numeric` of length 1.

`skr_graph` *skr_graph*

Description

Graph of the SKR, compared to null model

Usage

```
skr_graph(
  moments_df,
  statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = NULL,
  statistics_factor_name_col = NULL,
  slope_distance = SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE,
  intercept_distance = SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE,
  output_path = NULL,
  dpi = 600
)
```

Arguments

`moments_df` moments data frame (mean, variance, skewness, kurtosis)
`statistics_factor_name` column of data use for colors discrimination
`statistics_factor_name_breaks` vector of factor levels of the `statistics_factor_name`, same dimension than `statistics_factor_name_col`
`statistics_factor_name_col` vector of colors, same dimension than `statistics_factor_name_breaks`
`slope_distance` slope of the theoretical distribution law (default: slope = 1 intercept = 1.86 skew-uniform)

`intercept_distance`
 intercept of the theoretical distribution law (default: slope = 1 intercept = 1.86 skew-uniform)
`output_path` The path to save the graph
`dpi` The dpi number to use when we generate png/jpg graph

Value

A graph instance

Examples

```

results <- TAD::launch_analysis_tad(
  weights = TAD::AB[, 5:102],
  weights_factor = TAD::AB[, c("Year", "Plot", "Treatment", "Bloc")],
  trait_data = log(TAD::trait[["SLA"]]),
  aggregation_factor_name = c("Year", "Bloc"),
  statistics_factor_name = (statistics_factor_name <- c("Treatment")),
  randomization_number = 100,
  slope_distance = (
    slope_distance <- TAD::SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE
  ),
  intercept_distance = (
    intercept_distance <- TAD::SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE
  )
)

graph <- TAD::skr_graph(
  moments_df = results$weighted_moments,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
  slope_distance = slope_distance,
  intercept_distance = intercept_distance
)

plot(graph)

output_path <- file.path(tempdir(), "outputs")
TAD::skr_graph(
  moments_df = results$weighted_moments,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
  slope_distance = slope_distance,
  intercept_distance = intercept_distance,
  dpi = 200,
  output_path = file.path(output_path, "moment_graph.png")
)

unlink(output_path, recursive = TRUE, force = TRUE)

```

 skr_param_graph skr_param_graph

Description

Graph of the parameters computed from the SKR, compared to null model

Usage

```
skr_param_graph(
  skr_param,
  statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = NULL,
  statistics_factor_name_col = NULL,
  slope_distance = SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE,
  intercept_distance = SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE,
  save_skr_param_graph = NULL,
  dpi = 600
)
```

Arguments

```
skr_param     SES of SKR parameters data frame (SES and Significance)
statistics_factor_name     column of data use for colors discrimination
statistics_factor_name_breaks     vector of factor levels of the statistics_factor_name, same dimension than statistics_factor_name_col
statistics_factor_name_col     vector of colors, same dimension than statistics_factor_name_breaks
slope_distance     slope of the theoretical distribution law (default: slope = 1 intercept = 1.86 skew-uniform distribution family)
intercept_distance     intercept of the theoretical distribution law (default: slope = 1 intercept = 1.86 skew-uniform distribution family)
save_skr_param_graph     The path to save the graph
dpi     The dpi number to use when we generate png/jpg graph
```

Value

A graph instance

Examples

```
results <- TAD::launch_analysis_tad(
  weights = TAD::AB[, 5:102],
  weights_factor = TAD::AB[, c("Year", "Plot", "Treatment", "Bloc")],
  trait_data = log(TAD::trait[["SLA"]]),
  aggregation_factor_name = c("Year", "Bloc"),
```

```

statistics_factor_name = (statistics_factor_name <- c("Treatment")),
randomization_number = 100,
slope_distance = (
  slope_distance <- TAD::SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE
),
intercept_distance = (
  intercept_distance <- TAD::SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE
)
)

# if you want to display the graph
graph <- TAD::skr_param_graph(
  skr_param = results$ses_skr,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
  slope_distance = slope_distance,
  intercept_distance = intercept_distance
)

plot(graph)

output_path <- file.path(tempdir(), "outputs")

# if you want to save the graph as a file
# either jpg, jpeg, png or svg are
TAD::skr_param_graph(
  skr_param = results$ses_skr,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
  slope_distance = slope_distance,
  intercept_distance = intercept_distance,
  save_skr_param_graph = file.path(output_path, "skr_param_graph.jpeg"),
  dpi = 300
)

unlink(output_path, recursive = TRUE, force = TRUE)

```

weighted_mvsk

Compute the weighted mean, variance, skewness and kurtosis

Description

Compute the weighted mean, variance, skewness and kurtosis of data with given weights

Usage

```
weighted_mvsk(data, weights)
```

Arguments

`data` the data
`weights` the vector or matrix of weights corresponding to the data (each row corresponding to an iteration of data)

Value

the list of weighted mean, variance, skewness and kurtosis of the data

Examples

```
weighted_mvsk(  
  data = c(1, 2, 3),  
  weights = matrix(data = c(1, 1, 1, 2, 1, 3), nrow = 2, ncol = 3)  
)
```

Index

- * **Statistics**
 - null_model_distribution_stats, 9
 - weighted_mvsk, 14
- * **datasets**
 - DEFAULT_INTERCEPT_DISTANCE, 2
 - DEFAULT_LIN_MOD, 3
 - DEFAULT_SIGNIFICATIVITY_THRESHOLD, 3
 - DEFAULT_SLOPE_DISTANCE, 3
 - SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE, 10
 - SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE, 11
- * **tad**
 - generate_random_matrix, 4
 - launch_analysis_tad, 5

DEFAULT_INTERCEPT_DISTANCE, 2
DEFAULT_LIN_MOD, 3
DEFAULT_SIGNIFICATIVITY_THRESHOLD, 3
DEFAULT_SLOPE_DISTANCE, 3
generate_random_matrix, 4
launch_analysis_tad, 5
moments_graph, 8
null_model_distribution_stats, 9
SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE, 10
SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE, 11
skr_graph, 11
skr_param_graph, 13
weighted_mvsk, 14

Best strategy

For high number of randomization and number of weights, the multiprocessing strategy is faster.

But for low randomization numbers and number of weights, prefer sequential processing for better performances.

```
## increase the randomization_number to at least 1000 to have
## better results
## our analysis parameters:
tad_analysis_parameter <- list(
  weights = TAD::AB[, c(5:102)],
  weights_factor = TAD::AB[, c("Year", "Plot", "Treatment", "Bloc")],
  trait_data = log(TAD::trait[["SLA"]]),
  aggregation_factor_name = c("Year", "Bloc"),
  statistics_factor_name = c("Treatment"),
  regenerate_abundance_df = TRUE,
  regenerate_weighted_moments_df = TRUE,
  regenerate_stat_per_obs_df = TRUE,
  regenerate_stat_per_rand_df = TRUE,
  seed = 1312,
  significativity_threshold = c(0.05, 0.95)
)

## We will try different strategies, with different number of randomisations
## with a fixed number of weights (98)
strategies <- list(
  sequential = future::sequential,
  multisession = future::multisession
)
results_string <- list()

## We run the TAD with 10 and then with 1000 randomisations, with
## multiprocessing and without multiprocessing to see the difference
for (randomization_number in c(10, 1000)) {

  tad_analysis_parameter$randomization_number <- randomization_number

  for (strat in names(strategies)) {

    ## We set the strategy
    future::plan(strategies[[strat]])

    time_before <- proc.time()[[1]]
    do.call(TAD::launch_analysis_tad, tad_analysis_parameter)
    elapsed_time <- proc.time()[[1]] - time_before

    results_string[[length(results_string) + 1]] <- sprintf(
      "[%s rand - %12s] The TAD Analysis took %s seconds.",
      as.character(randomization_number),
```

```
    as.character(strat),
    as.character(ellapsed_time)
  )
}
## Always reset the strategy to sequential after your processing
future::plan(future::sequential)
}
#> Loading required package: foreach
#> Loading required package: future

cat(paste(results_string, collapse = "\n"), "\n")
#> [10 rand - sequential] The TAD Analysis took 0.616 seconds.
#> [10 rand - multisession] The TAD Analysis took 1.255 seconds.
#> [1000 rand - sequential] The TAD Analysis took 45.576 seconds.
#> [1000 rand - multisession] The TAD Analysis took 10.565 seconds.
```

Annexe III.c : Vignette « Get outputs in different formats Main function and parameters ».

Get outputs in different formats

Main function and parameters

Here are the parameters to run the `TAD::launch_analysis_tad` function, and how it is run. One file is provided for each output. Those outputs will be written by `TAD::launch_analysis_tad` and we will read the outputs in the next sections.

The randomisation number is very low, so the code executes fast.

```
weights <- TAD::AB[, 5:20]
weights_factor <- TAD::AB[, c("Year", "Plot", "Treatment", "Bloc")]
trait_data <- log(TAD::trait[["SLA"]][seq_len(ncol(weights))])
aggregation_factor_name <- c("Year", "Bloc")
statistics_factor_name <- c("Treatment")
regenerate_abundance_df <- TRUE
regenerate_weighted_moments_df <- TRUE
regenerate_stat_per_obs_df <- TRUE
regenerate_stat_per_rand_df <- TRUE
regenerate_stat_skr_df <- TRUE
randomization_number <- 20
seed <- 1312
significativity_threshold <- c(0.025, 0.975)
lin_mod <- "lm"
slope_distance <- 1
intercept_distance <- 1.86

produce_results <- function(
  abundance_file,
  weighted_moments_file,
  stat_per_obs_file,
  stat_per_rand_file,
  stat_skr_param_file
) {

  TAD::launch_analysis_tad(
    weights = weights,
    weights_factor = weights_factor,
    trait_data = trait_data,
    randomization_number = randomization_number,
    aggregation_factor_name = aggregation_factor_name,
    statistics_factor_name = statistics_factor_name,
    seed = seed,
    abundance_file = abundance_file,
    weighted_moments_file = weighted_moments_file,
    stat_per_obs_file = stat_per_obs_file,
    stat_per_rand_file = stat_per_rand_file,
    stat_skr_param_file = stat_skr_param_file,
```

```

regenerate_abundance_df = regenerate_abundance_df,
regenerate_weighted_moments_df = regenerate_weighted_moments_df,
regenerate_stat_per_obs_df = regenerate_stat_per_obs_df,
regenerate_stat_per_rand_df = regenerate_stat_per_rand_df,
regenerate_stat_skr_df = regenerate_stat_skr_df,
significativity_threshold = significativity_threshold,
lin_mod = lin_mod,
slope_distance = slope_distance,
intercept_distance = intercept_distance
)
}

```

Get CSV outputs

```

## We don't especially need multiprocessing
future::plan(future::sequential)

## We define the outputs.
csv_files <- c(
  abundance_csv_file <- "abundance_file.csv",
  weighted_moments_csv_file <- "weighted_moments_file.csv",
  stat_per_obs_csv_file <- "stat_per_obs_file.csv",
  stat_per_rand_csv_file <- "stat_per_rand_file.csv",
  stat_skr_param_csv_file <- "stat_skr_param_file.csv"
)

## We run the analysis and provide the paths to write the results to.
results <- produce_results(
  abundance_file = abundance_csv_file,
  weighted_moments_file = weighted_moments_csv_file,
  stat_per_obs_file = stat_per_obs_csv_file,
  stat_per_rand_file = stat_per_rand_csv_file,
  stat_skr_param_file = stat_skr_param_csv_file
)

#> Loading required package: foreach
#> Loading required package: future

## Let's see if all the files have been created: we should
## see five CSV files here
list.files(pattern = "*.csv", full.names = TRUE)
#> [1] "./abundance_file.csv"      "./stat_per_obs_file.csv"
#> [3] "./stat_per_rand_file.csv"  "./stat_skr_param_file.csv"
#> [5] "./weighted_moments_file.csv"

```

Showing CSV outputs

```

abundance_from_csv <- TAD::load_abundance_dataframe(

```

```

abundance_csv_file
)
head(abundance_from_csv[
  c(1:3),
  c(colnames(abundance_from_csv) %in% colnames(abundance_from_csv)[1:8])
])
#>   number   index1   index2 index3 index4   index5   index6 index7
#> 1     0 0.0000000 0.0000000     0     0 1.000000 1.000000     0
#> 2     0 0.8403361 0.8403361     0     0 1.680672 0.000000     0
#> 3     0 0.0000000 0.0000000     0     0 21.259843 1.574803     0

weighted_moments_from_csv <- TAD::load_weighted_moments(
  weighted_moments_csv_file,
  factor_names = c("Year", "Plot", "Bloc")
)
head(weighted_moments_from_csv, n = 3)
#>   Year Plot Treatment Bloc number   mean   variance   skewness kurtosis
#> 1 2010   6 Mown_NPK   1     0 3.312137 0.013064571 0.0000000 1.000000
#> 2 2010  13 Mown_NPK   1     0 3.183708 0.060678220 -0.8908442 2.61656
#> 3 2010  20 Mown_NPK   2     0 3.213602 0.003355466 3.4020691 12.57407
#>   distance_low
#> 1 -0.86000000
#> 2 -0.03704301
#> 3 -0.86000000

stat_per_obs_from_csv <- TAD::load_statistics_per_obs(
  stat_per_obs_csv_file,
  factor_names = c("Year", "Plot", "Bloc")
)
head(stat_per_obs_from_csv, n = 3)
#>   Year Plot Treatment Bloc standardized_observedmean
#> 1 2010   6 Mown_NPK   1             0.3307537
#> 2 2010  13 Mown_NPK   1            -0.8739049
#> 3 2010  20 Mown_NPK   2             0.1927875
#>   standardized_min_quantilemean standardized_max_quantilemean significancemean
#> 1             -1.845560             1.107442             FALSE
#> 2             -1.306323             2.034754             FALSE
#> 3             -1.442063             1.079019             FALSE
#>   standardized_observedvariance standardized_min_quantilevariance
#> 1             -0.36071237             -0.5709610
#> 2             -0.01502695             -2.0413751
#> 3             -0.65298390             -0.9586044
#>   standardized_max_quantilevariance significancevariance
#> 1             2.078434             FALSE
#> 2             1.384701             FALSE
#> 3             1.782211             FALSE
#>   standardized_observedskewness standardized_min_quantileskewness
#> 1             0.1093812             -1.1187589
#> 2             0.6625729             -1.3435337
#> 3             0.9746794             -0.9746794
#>   standardized_max_quantileskewness significanceskewness

```

```

#> 1          1.6253667          FALSE
#> 2          2.1153354          FALSE
#> 3          0.9746794          FALSE
#> standardized_observedkurtosis standardized_min_quantilekurtosis
#> 1          0.00000000          0.000000
#> 2          0.09646385          -2.269381
#> 3          0.27232206          -1.173578
#> standardized_max_quantilekurtosis significancekurtosis
#> 1          1.779513          FALSE
#> 2          1.118933          FALSE
#> 3          2.360124          FALSE

```

```

stat_per_rand_from_csv <- TAD:::load_statistics_per_random(
  stat_per_rand_csv_file,
  factor_names = c("Treatment")
)

```

```

head(stat_per_rand_from_csv, n = 3)
#> number Treatment slope intercept rsquare tad_stab
#> 1 0 Mown_NPK 1.257924 1.358449 0.8494475 2.2072484
#> 2 0 Mown_Unfertilized 1.424814 1.329256 0.8825581 0.5975996
#> 3 1 Mown_NPK 1.078927 1.230682 0.9720407 1.1807309
#> distance_to_family cv_distance_to_family
#> 1 2.4530737 300.8936
#> 2 0.7977601 169.9280
#> 3 1.3105775 266.3767

```

```

stat_skr_param_from_csv <- TAD:::load_stat_skr_param(
  stat_skr_param_csv_file,
  character_names = c("Treatment")
)

```

```

#> Warning in load_tad_table(path = path, table_name = env_attr, sep = ",", :
#> Unknown attribute distance_to_family_ses in table stat_skr_param loaded from
#> /home/lain/gitlab/UREP/data_processing/tad/vignettes/stat_skr_param_file.csv.
#> Warning in load_tad_table(path = path, table_name = env_attr, sep = ",", :
#> Unknown attribute cv_distance_to_family_ses in table stat_skr_param loaded from
#> /home/lain/gitlab/UREP/data_processing/tad/vignettes/stat_skr_param_file.csv.
head(stat_skr_param_from_csv, n = 3)
#> slope_ses slope_signi intercept_ses intercept_signi rsquare_ses rsquare_signi
#> 1 1.341678 FALSE -0.9032159 FALSE -1.849008 TRUE
#> 2 3.112774 TRUE -1.0340836 FALSE -1.062311 FALSE
#> tad_stab_ses tad_stab_signi tad_eve_ses tad_eve_signi cv_tad_eve_ses
#> 1 1.163717 FALSE 1.432937 FALSE 0.05052686
#> 2 -1.074969 FALSE -1.049399 FALSE -1.25788001
#> cv_tad_eve_signi Treatment
#> 1 FALSE Mown_NPK
#> 2 FALSE Mown_Unfertilized

```

```
warnings()
```

Get tsv outputs

```
## We don't want multiprocessing
future::plan(future::sequential)

## We define the outputs.
tsv_files <- c(
  abundance_tsv_file <- "abundance_file.tsv",
  weighted_moments_tsv_file <- "weighted_moments_file.tsv",
  stat_per_obs_tsv_file <- "stat_per_obs_file.tsv",
  stat_per_rand_tsv_file <- "stat_per_rand_file.tsv",
  stat_skr_param_tsv_file <- "stat_skr_param_file.tsv"
)

## We run the analysis and provide the paths to write the results to.
results <- produce_results(
  abundance_file = abundance_tsv_file,
  weighted_moments_file = weighted_moments_tsv_file,
  stat_per_obs_file = stat_per_obs_tsv_file,
  stat_per_rand_file = stat_per_rand_tsv_file,
  stat_skr_param_file = stat_skr_param_tsv_file
)

## Let's see if all the files have been created: we should
## see five tsv files here
list.files(pattern = "*.tsv", full.names = TRUE)
#> [1] "./abundance_file.tsv"      "./stat_per_obs_file.tsv"
#> [3] "./stat_per_rand_file.tsv"  "./stat_skr_param_file.tsv"
#> [5] "./weighted_moments_file.tsv"
```

Showing tsv outputs

```
abundance_from_tsv <- TAD::load_abundance_dataframe(
  abundance_tsv_file
)
head(abundance_from_tsv[
  c(1:3),
  c(colnames(abundance_from_tsv) %in% colnames(abundance_from_tsv)[1:8])
])
#>   number  index1  index2 index3 index4  index5  index6 index7
#> 1     0 0.0000000 0.0000000     0     0 1.000000 1.000000     0
#> 2     0 0.8403361 0.8403361     0     0 1.680672 0.000000     0
#> 3     0 0.0000000 0.0000000     0     0 21.259843 1.574803     0

weighted_moments_from_tsv <- TAD::load_weighted_moments(
  weighted_moments_tsv_file,
  factor_names = c("Year", "Plot", "Bloc")
)
```

```

)
head(weighted_moments_from_tsv, n = 3)
#>   Year Plot Treatment Bloc number   mean   variance  skewness kurtosis
#> 1 2010    6 Mown_NPK    1     0 3.312137 0.013064571  0.0000000  1.00000
#> 2 2010   13 Mown_NPK    1     0 3.183708 0.060678220 -0.8908442  2.61656
#> 3 2010   20 Mown_NPK    2     0 3.213602 0.003355466  3.4020691 12.57407
#>   distance_law
#> 1 -0.86000000
#> 2 -0.03704301
#> 3 -0.86000000

stat_per_obs_from_tsv <- TAD::load_statistics_per_obs(
  stat_per_obs_tsv_file,
  factor_names = c("Year", "Plot", "Bloc")
)
head(stat_per_obs_from_tsv, n = 3)
#>   Year Plot Treatment Bloc standardized_observedmean
#> 1 2010    6 Mown_NPK    1           0.3307537
#> 2 2010   13 Mown_NPK    1          -0.8739049
#> 3 2010   20 Mown_NPK    2           0.1927875
#>   standardized_min_quantilemean standardized_max_quantilemean significancemean
#> 1                -1.845560                1.107442                FALSE
#> 2                -1.306323                2.034754                FALSE
#> 3                -1.442063                1.079019                FALSE
#>   standardized_observedvariance standardized_min_quantilevariance
#> 1                -0.36071237                -0.5709610
#> 2                -0.01502695                -2.0413751
#> 3                -0.65298390                -0.9586044
#>   standardized_max_quantilevariance significancevariance
#> 1                2.078434                FALSE
#> 2                1.384701                FALSE
#> 3                1.782211                FALSE
#>   standardized_observedskewness standardized_min_quantileskewness
#> 1                0.1093812                -1.1187589
#> 2                0.6625729                -1.3435337
#> 3                0.9746794                -0.9746794
#>   standardized_max_quantileskewness significanceskewness
#> 1                1.6253667                FALSE
#> 2                2.1153354                FALSE
#> 3                0.9746794                FALSE
#>   standardized_observedkurtosis standardized_min_quantilekurtosis
#> 1                0.00000000                0.0000000
#> 2                0.09646385                -2.269381
#> 3                0.27232206                -1.173578
#>   standardized_max_quantilekurtosis significancekurtosis
#> 1                1.779513                FALSE
#> 2                1.118933                FALSE
#> 3                2.360124                FALSE

stat_per_rand_from_tsv <- TAD::load_statistics_per_random(
  stat_per_rand_tsv_file,

```

```

    factor_names = c("Treatment")
  )
head(stat_per_rand_from_tsv, n = 3)
#>   number      Treatment    slope intercept  rsquare  tad_stab
#> 1     0          Mown_NPK 1.257924  1.358449 0.8494475 2.2072484
#> 2     0 Mown_Unfertilized 1.424814  1.329256 0.8825581 0.5975996
#> 3     1          Mown_NPK 1.078927  1.230682 0.9720407 1.1807309
#>   distance_to_family cv_distance_to_family
#> 1         2.4530737             300.8936
#> 2         0.7977601             169.9280
#> 3         1.3105775             266.3767

stat_skr_param_from_tsv <- TAD::load_stat_skr_param(
  stat_skr_param_tsv_file,
  character_names = c("Treatment")
)
#> Warning in load_tad_table(path = path, table_name = env_attr, sep = "\t", :
#> Unknown attribute distance_to_family_ses in table stat_skr_param loaded from
#> /home/lain/gitlab/UREP/data_processing/tad/vignettes/stat_skr_param_file.tsv.
#> Warning in load_tad_table(path = path, table_name = env_attr, sep = "\t", :
#> Unknown attribute cv_distance_to_family_ses in table stat_skr_param loaded from
#> /home/lain/gitlab/UREP/data_processing/tad/vignettes/stat_skr_param_file.tsv.
head(stat_skr_param_from_tsv, n = 3)
#>   slope_ses slope_signi intercept_ses intercept_signi rsquare_ses rsquare_signi
#> 1  1.341678      FALSE    -0.9032159             FALSE    -1.849008      TRUE
#> 2  3.112774      TRUE     -1.0340836             FALSE    -1.062311      FALSE
#>   tad_stab_ses tad_stab_signi tad_eve_ses tad_eve_signi cv_tad_eve_ses
#> 1    1.163717      FALSE     1.432937             FALSE     0.05052686
#> 2   -1.074969      FALSE    -1.049399             FALSE    -1.25788001
#>   cv_tad_eve_signi      Treatment
#> 1             FALSE          Mown_NPK
#> 2             FALSE Mown_Unfertilized

```

TSV and CSV should be identical

```

print(identical(abundance_from_tsv, abundance_from_csv))
#> [1] TRUE
print(identical(weighted_moments_from_tsv, weighted_moments_from_csv))
#> [1] TRUE
print(identical(stat_per_obs_from_tsv, stat_per_obs_from_csv))
#> [1] TRUE
print(identical(stat_per_rand_from_tsv, stat_per_rand_from_csv))
#> [1] TRUE
print(identical(stat_skr_param_from_tsv, stat_skr_param_from_csv))
#> [1] TRUE

```

Get rda outputs

```

## We don't want multiprocessing
future::plan(future::sequential)

## We define the outputs.
rda_files <- c(
  abundance_rda_file <- "abundance_file.rda",
  weighted_moments_rda_file <- "weighted_moments_file.rda",
  stat_per_obs_rda_file <- "stat_per_obs_file.rda",
  stat_per_rand_rda_file <- "stat_per_rand_file.rda",
  stat_skr_param_rda_file <- "stat_skr_param_file.rda"
)

## We run the analysis and provide the paths to write the results to.
results <- produce_results(
  abundance_file = abundance_rda_file,
  weighted_moments_file = weighted_moments_rda_file,
  stat_per_obs_file = stat_per_obs_rda_file,
  stat_per_rand_file = stat_per_rand_rda_file,
  stat_skr_param_file = stat_skr_param_rda_file
)

## Let's see if all the files have been created: we should
## see five rda files here
list.files(pattern = "*.rda", full.names = TRUE)
#> [1] "./abundance_file.rda"      "./stat_per_obs_file.rda"
#> [3] "./stat_per_rand_file.rda"  "./stat_skr_param_file.rda"
#> [5] "./weighted_moments_file.rda"

```

Showing rda outputs

```

abundance_from_rda <- TAD::load_abundance_dataframe(
  abundance_rda_file
)
head(abundance_from_rda[
  c(1:3),
  c(colnames(abundance_from_rda) %in% colnames(abundance_from_rda)[1:8])
])
#>   number   index1   index2 index3 index4   index5   index6 index7
#> 1     0 0.0000000 0.0000000     0     0 1.000000 1.000000     0
#> 2     0 0.8403361 0.8403361     0     0 1.680672 0.000000     0
#> 3     0 0.0000000 0.0000000     0     0 21.259843 1.574803     0

weighted_moments_from_rda <- TAD::load_weighted_moments(
  weighted_moments_rda_file
)
head(weighted_moments_from_rda, n = 3)
#>   Year Plot Treatment Bloc number   mean   variance   skewness kurtosis
#> 1 2010     6 Mown_NPK     1     0 3.312137 0.013064571 0.0000000 1.000000

```

```

#> 2 2010 13 Mown_NPK 1 0 3.183708 0.060678220 -0.8908442 2.61656
#> 3 2010 20 Mown_NPK 2 0 3.213602 0.003355466 3.4020691 12.57407
#> distance_law
#> 1 -0.86000000
#> 2 -0.03704301
#> 3 -0.86000000

stat_per_obs_from_rda <- TAD::load_statistics_per_obs(
  stat_per_obs_rda_file
)
head(stat_per_obs_from_rda, n = 3)
#> Year Plot Treatment Bloc standardized_observedmean
#> 1 2010 6 Mown_NPK 1 0.3307537
#> 2 2010 13 Mown_NPK 1 -0.8739049
#> 3 2010 20 Mown_NPK 2 0.1927875
#> standardized_min_quantilemean standardized_max_quantilemean significancemean
#> 1 -1.845560 1.107442 FALSE
#> 2 -1.306323 2.034754 FALSE
#> 3 -1.442063 1.079019 FALSE
#> standardized_observedvariance standardized_min_quantilevariance
#> 1 -0.36071237 -0.5709610
#> 2 -0.01502695 -2.0413751
#> 3 -0.65298390 -0.9586044
#> standardized_max_quantilevariance significancevariance
#> 1 2.078434 FALSE
#> 2 1.384701 FALSE
#> 3 1.782211 FALSE
#> standardized_observedskewness standardized_min_quantileskewness
#> 1 0.1093812 -1.1187589
#> 2 0.6625729 -1.3435337
#> 3 0.9746794 -0.9746794
#> standardized_max_quantileskewness significanceskewness
#> 1 1.6253667 FALSE
#> 2 2.1153354 FALSE
#> 3 0.9746794 FALSE
#> standardized_observedkurtosis standardized_min_quantilekurtosis
#> 1 0.00000000 0.000000
#> 2 0.09646385 -2.269381
#> 3 0.27232206 -1.173578
#> standardized_max_quantilekurtosis significancekurtosis
#> 1 1.779513 FALSE
#> 2 1.118933 FALSE
#> 3 2.360124 FALSE

stat_per_rand_from_rda <- TAD::load_statistics_per_random(
  stat_per_rand_rda_file
)
head(stat_per_rand_from_rda, n = 3)
#> number Treatment slope intercept rsquare tad_stab
#> 1 0 Mown_NPK 1.257924 1.358449 0.8494475 2.2072484
#> 2 0 Mown_Unfertilized 1.424814 1.329256 0.8825581 0.5975996

```

```

#> 3      1      Mown_NPK 1.078927 1.230682 0.9720407 1.1807309
#> distance_to_family cv_distance_to_family
#> 1      2.4530737      300.8936
#> 2      0.7977601      169.9280
#> 3      1.3105775      266.3767

stat_skr_param_from_rda <- TAD:::load_stat_skr_param(
  stat_skr_param_rda_file
)
head(stat_skr_param_from_rda, n = 3)
#> slope_ses slope_signi intercept_ses intercept_signi rsquare_ses rsquare_signi
#> 1 1.341678 FALSE -0.9032159 FALSE -1.849008 TRUE
#> 2 3.112774 TRUE -1.0340836 FALSE -1.062311 FALSE
#> tad_stab_ses tad_stab_signi tad_eve_ses tad_eve_signi cv_tad_eve_ses
#> 1 1.163717 FALSE 1.432937 FALSE 0.05052686
#> 2 -1.074969 FALSE -1.049399 FALSE -1.25788001
#> cv_tad_eve_signi Treatment
#> 1 FALSE Mown_NPK
#> 2 FALSE Mown_Unfertilized

```

RDA and loaded CSV hold the same values

They are not absolutely identical because of floating point imprecision inherently due to floats representation in computers.

But, they are still equals +/- the computer's imprecision (10e-16, usually)

```

print(all.equal(abundance_from_rda, abundance_from_csv))
#> [1] TRUE
print(all.equal(weighted_moments_from_rda, weighted_moments_from_csv))
#> [1] TRUE
print(all.equal(stat_per_obs_from_rda, stat_per_obs_from_csv))
#> [1] TRUE
print(all.equal(stat_per_rand_from_rda, stat_per_rand_from_csv))
#> [1] TRUE
print(all.equal(stat_skr_param_from_rda, stat_skr_param_from_csv))
#> [1] TRUE
print(all.equal(abundance_from_rda, abundance_from_csv))
#> [1] TRUE
print(all.equal(weighted_moments_from_rda, weighted_moments_from_csv))
#> [1] TRUE
print(all.equal(stat_per_obs_from_rda, stat_per_obs_from_csv))
#> [1] TRUE
print(all.equal(stat_per_rand_from_rda, stat_per_rand_from_csv))
#> [1] TRUE
print(all.equal(stat_skr_param_from_rda, stat_skr_param_from_csv))
#> [1] TRUE

```

graph-outputs

The TAD package provides some Graph outputs functions

```
weights <- TAD::AB[, 5:102]
weights_factor <- TAD::AB[, c("Year", "Plot", "Treatment", "Bloc")]
trait_data <- log(TAD::trait[["SLA"]][seq_len(ncol(weights))])
aggregation_factor_name <- c("Year", "Bloc")
statistics_factor_name <- c("Treatment")
regenerate_abundance_df <- TRUE
regenerate_weighted_moments_df <- TRUE
regenerate_stat_per_obs_df <- TRUE
regenerate_stat_per_rand_df <- TRUE
regenerate_stat_skr_df <- TRUE
randomization_number <- 100
seed <- 1312
significativity_threshold <- c(0.025, 0.975)
lin_mod <- "lm"
slope_distance <- TAD::SKEW_UNIFORM_SLOPE_DISTANCE
intercept_distance <- TAD::SKEW_UNIFORM_INTERCEPT_DISTANCE

future::plan(future::multisession)
results <- TAD::launch_analysis_tad(
  weights = weights,
  weights_factor = weights_factor,
  trait_data = trait_data,
  randomization_number = randomization_number,
  aggregation_factor_name = aggregation_factor_name,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  seed = seed,
  regenerate_abundance_df = TRUE,
  regenerate_weighted_moments_df = TRUE,
  regenerate_stat_per_obs_df = TRUE,
  regenerate_stat_per_rand_df = TRUE,
  regenerate_stat_skr_df = TRUE,
  significativity_threshold = significativity_threshold,
  lin_mod = lin_mod,
  slope_distance = slope_distance,
  intercept_distance = intercept_distance
)
future::plan(future::sequential)
```

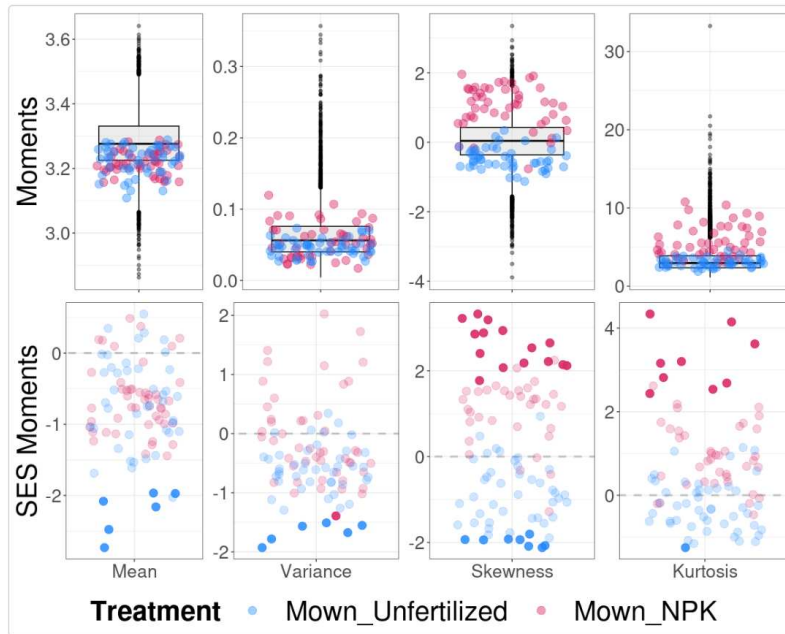
moments_graph function

```
str(results$weighted_moments)
#> 'data.frame': 9696 obs. of 10 variables:
```

```

#> $ Year      : Factor w/ 12 levels "2010","2011",...: 1 1 1 1 2 2 2 2 3 3 ...
#> $ Plot      : Factor w/ 8 levels "4","6","11","13",...: 2 4 6 8 2 4 6 8 2 4 ...
#> $ Treatment : Factor w/ 2 levels "Mown_NPK","Mown_Unfertilized": 1 1 1 1 1 1 1 1 1
  1 1 ...
#> $ Bloc      : Factor w/ 2 levels "1","2": 1 1 2 2 1 1 2 2 1 1 ...
#> $ number    : int  0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> $ mean      : num  3.19 3.22 3.24 3.2 3.2 ...
#> $ variance  : num  0.0233 0.0362 0.0317 0.0515 0.0343 ...
#> $ skewness  : num  1.082 1.157 1.911 0.116 1.108 ...
#> $ kurtosis  : num  10.78 7.82 7.62 4.67 8.18 ...
#> $ distance_law: num  7.75 4.62 2.11 2.8 5.09 ...
str(results$statistics_per_observation)
#> 'data.frame': 96 obs. of 20 variables:
#> $ Year      : Factor w/ 12 levels "2010","2011",...: 1 1 1 1
  2 2 2 2 3 3 ...
#> $ Plot      : Factor w/ 8 levels "4","6","11","13",...: 2 4 6
  8 2 4 6 8 2 4 ...
#> $ Treatment : Factor w/ 2 levels
  "Mown_NPK", "Mown_Unfertilized": 1 1 1 1 1 1 1 1 1 ...
#> $ Bloc      : Factor w/ 2 levels "1","2": 1 1 2 2 1 1 2 2 1
  1 ...
#> $ standardized_observedmean : num -0.939 -0.985 -0.632 -0.772 -0.78 ...
#> $ standardized_min_quantilemean : num -2.14 -1.92 -1.94 -1.83 -1.74 ...
#> $ standardized_max_quantilemean : num 2.23 1.94 1.71 1.95 1.74 ...
#> $ significancemean : logi FALSE FALSE FALSE FALSE FALSE FALSE ...
#> $ standardized_observedvariance : num -0.546 -0.397 -0.937 -0.241 -0.487 ...
#> $ standardized_min_quantilevariance: num -0.939 -1.052 -1.482 -1.36 -1.302 ...
#> $ standardized_max_quantilevariance: num 2.03 2.33 2.04 2.32 2.5 ...
#> $ significancevariance : logi FALSE FALSE FALSE FALSE FALSE FALSE ...
#> $ standardized_observedskewness : num 1.034 1.402 2.854 0.358 1.349 ...
#> $ standardized_min_quantileskewness: num -2.22 -2.39 -1.82 -2.04 -2.14 ...
#> $ standardized_max_quantileskewness: num 2 1.84 1.74 1.87 1.89 ...
#> $ significanceskewness : logi FALSE FALSE TRUE FALSE FALSE FALSE ...
#> $ standardized_observedkurtosis : num 1.723 0.966 2.092 1.052 2.439 ...
#> $ standardized_min_quantilekurtosis: num -0.928 -1.015 -0.778 -1.049 -0.99 ...
#> $ standardized_max_quantilekurtosis: num 2.53 2.35 2.6 2.88 2.33 ...
#> $ significancekurtosis : logi FALSE FALSE FALSE FALSE TRUE FALSE ...
moments_graph <- TAD::moments_graph(
  moments_df = results$weighted_moments,
  statistics_per_observation = results$statistics_per_observation,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159")
)
moments_graph

```



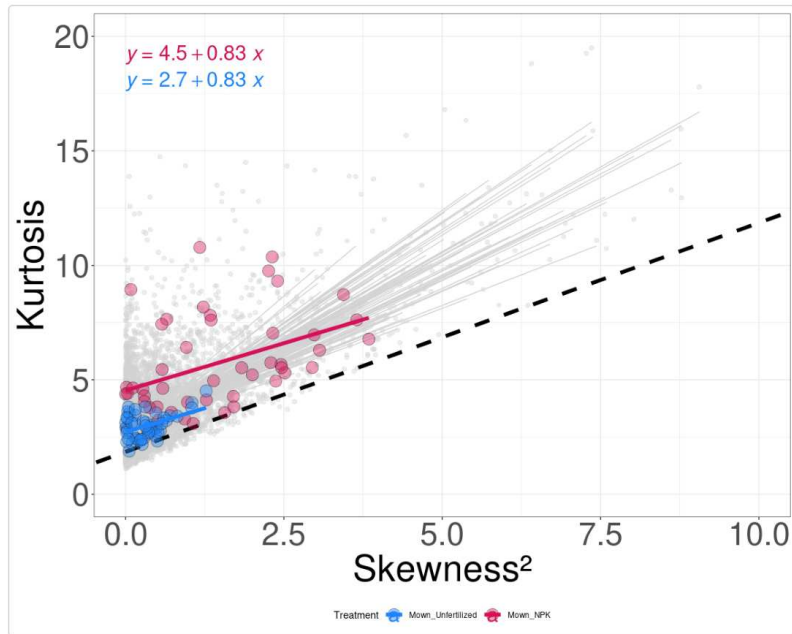
skr_graph function

```

str(results$weighted_moments)
#> 'data.frame':  9696 obs. of  10 variables:
#> $ Year      : Factor w/ 12 levels "2010","2011",..: 1 1 1 1 2 2 2 2 3 3 ...
#> $ Plot     : Factor w/ 8 levels "4","6","11","13",..: 2 4 6 8 2 4 6 8 2 4 ...
#> $ Treatment: Factor w/ 2 levels "Mown_NPK","Mown_Unfertilized": 1 1 1 1 1 1 1 1 1
  1 1 ...
#> $ Bloc     : Factor w/ 2 levels "1","2": 1 1 2 2 1 1 2 2 1 1 ...
#> $ number   : int  0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> $ mean     : num  3.19 3.22 3.24 3.2 3.2 ...
#> $ variance : num  0.0233 0.0362 0.0317 0.0515 0.0343 ...
#> $ skewness : num  1.082 1.157 1.911 0.116 1.108 ...
#> $ kurtosis : num  10.78 7.82 7.62 4.67 8.18 ...
#> $ distance_law: num  7.75 4.62 2.11 2.8 5.09 ...

skr_graph <- TAD::skr_graph(
  moments_df = results$weighted_moments,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
  slope_distance = slope_distance,
  intercept_distance = intercept_distance
)
skr_graph
#> Warning: Removed 5 rows containing non-finite values (`stat_smooth()`).
#> Warning: Removed 5 rows containing missing values (`geom_point()`).

```

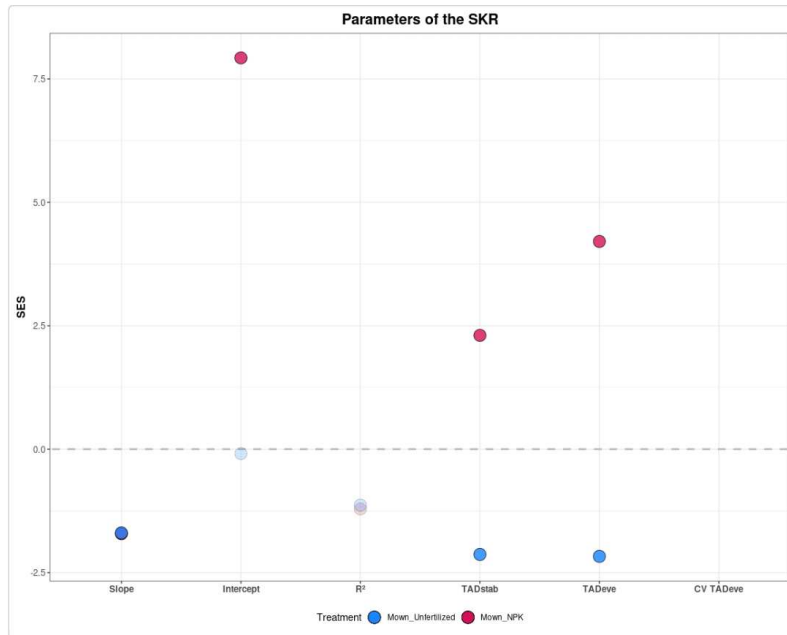


skr_param_graph function

```

str(results$ses_skr)
#> 'data.frame':  2 obs. of  13 variables:
#> $ slope_ses      : num  -1.71 -1.7
#> $ slope_signi    : logi  TRUE TRUE
#> $ intercept_ses  : num   7.9253 -0.0909
#> $ intercept_signi: logi  TRUE FALSE
#> $ rsquare_ses    : num  -1.21 -1.13
#> $ rsquare_signi  : logi  FALSE FALSE
#> $ tad_stab_ses   : num   2.3 -2.13
#> $ tad_stab_signi : logi  TRUE TRUE
#> $ tad_eve_ses    : num   4.21 -2.17
#> $ tad_eve_signi  : logi  TRUE TRUE
#> $ cv_tad_eve_ses : num  -1.03 -1.61
#> $ cv_tad_eve_signi: logi  FALSE TRUE
#> $ Treatment      : chr  "Mown_NPK" "Mown_Unfertilized"
skr_param_graph <- TAD::skr_param_graph(
  skr_param = results$ses_skr,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
  slope_distance = slope_distance,
  intercept_distance = intercept_distance
)
skr_param_graph
#> Warning: Removed 1 rows containing missing values (`geom_point()`).
#> Removed 1 rows containing missing values (`geom_point()`).

```



SKR graph when skew-non-uniform distribution

```

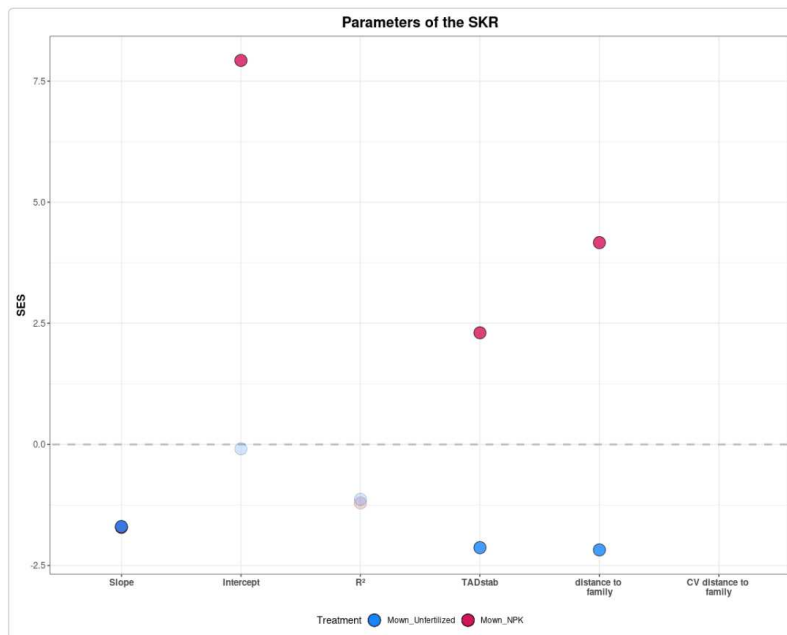
results <- TAD::launch_analysis_tad(
  weights = weights,
  weights_factor = weights_factor,
  trait_data = trait_data,
  randomization_number = randomization_number,
  aggregation_factor_name = aggregation_factor_name,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  seed = seed,
  regenerate_abundance_df = TRUE,
  regenerate_weighted_moments_df = TRUE,
  regenerate_stat_per_obs_df = TRUE,
  regenerate_stat_per_rand_df = TRUE,
  regenerate_stat_skr_df = TRUE,
  significativity_threshold = significativity_threshold,
  lin_mod = lin_mod,
  slope_distance = slope_distance,
  intercept_distance = (intercept_distance <- 1.90)
)
#> Loading required package: foreach
#> Loading required package: future
str(results$ses_skr)
#> 'data.frame':  2 obs. of  13 variables:
#> $ slope_ses          : num  -1.71 -1.7
#> $ slope_signi       : logi  TRUE TRUE
#> $ intercept_ses     : num  7.253 -0.0909

```

```

#> $ intercept_signi      : logi TRUE FALSE
#> $ rsquare_ses         : num -1.21 -1.13
#> $ rsquare_signi       : logi FALSE FALSE
#> $ tad_stab_ses        : num 2.3 -2.13
#> $ tad_stab_signi      : logi TRUE TRUE
#> $ distance_to_family_ses : num 4.17 -2.18
#> $ distance_to_family_signi : logi TRUE TRUE
#> $ cv_distance_to_family_ses : num -1.05 -1.6
#> $ cv_distance_to_family_signi: logi FALSE TRUE
#> $ Treatment           : chr "Mown_NPK" "Mown_Unfertilized"
skr_param_graph <- TAD::skr_param_graph(
  skr_param = results$ses_skr,
  statistics_factor_name = statistics_factor_name,
  statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
  statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
  slope_distance = 1,
  intercept_distance = intercept_distance
)
skr_param_graph
#> Warning: Removed 1 rows containing missing values (`geom_point()`).
#> Removed 1 rows containing missing values (`geom_point()`).

```



Output PNG, JPEG or SVG graphs

Here is a simple code to generate all graphs based on their name:

```
TAD::moments_graph(
```

```

moments_df = results$weighted_moments,
statistics_per_observation = results$statistics_per_observation,
statistics_factor_name = statistics_factor_name,
statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
output_path = "./moments_graph.png",
do_return = FALSE
)
TAD::skr_graph(
moments_df = results$weighted_moments,
statistics_factor_name = statistics_factor_name,
statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
output_path = "./skr_graph.png",
slope_distance = 1,
intercept_distance = 1.86,
do_return = FALSE
)
TAD::skr_param_graph(
skr_param = results$ses_skr,
statistics_factor_name = statistics_factor_name,
statistics_factor_name_breaks = c("Mown_Unfertilized", "Mown_NPK"),
statistics_factor_name_col = c("#1A85FF", "#D41159"),
slope_distance = 1,
intercept_distance = 1.86,
save_skr_param_graph = "./skr_param_graph.png",
do_return = FALSE
)

```

Multiprocessing and single-core processing

Use Multiprocessing ?

The TAD package uses the `future` API to enhance reproducibility, and uniformize the way multiprocessing is done across platforms. The `future` package is not mandatory, but it is recommended (we used the `HenrikBengtsson/future@1.33.2` to test this package). You can install it with:

```
## if you want to install the version 1.33.2
remotes::install_github("HenrikBengtsson/future@1.33.2")

## if you want to install any version
remotes::install_github("HenrikBengtsson/future")

## if you want to install the latest version
remotes::install_github("HenrikBengtsson/future@*release")
```

For small datasets (< 16 variables/columns), we recommend using the `future::sequential` [strategy/plan](#).

Otherwise, you can use the `future::multisession` [strategy/plan](#) to fasten some of the processing in this package.

Run with Single Core processing

Load the `future` library and define the `future::plan` to `future::multisession`.

```
library(future)
plan(multisession)
weights <- data.frame(
  sp1 = c(1, 0),
  sp2 = c(2, 8),
  sp3 = c(0, 2)
)
aggregation_factor <- data.frame(
  plots = c("plot1", "plot2")
)

time_before <- proc.time()[[1]]
## This will run in singleprocess mode
str(TAD::generate_random_matrix(
  weights = weights,
  aggregation_factor = aggregation_factor,
  randomization_number = 500
```

```

))
#> 'data.frame': 1002 obs. of 4 variables:
#> $ number: int 0 0 1 1 2 2 3 3 4 4 ...
#> $ index1: num 1 0 1 0 1 0 1 0 2 0 ...
#> $ index2: num 2 8 2 8 2 2 2 8 1 8 ...
#> $ index3: num 0 2 0 2 0 8 0 2 0 2 ...

```

Run with Multiprocessing

Load the future library and define the future::plan to future::multisession.

```

library(future)
plan(multisession)
weights <- data.frame(
  sp1 = c(1, 0),
  sp2 = c(2, 8),
  sp3 = c(0, 2)
)
aggregation_factor <- data.frame(
  plots = c("plot1", "plot2")
)

time_before <- proc.time()[[1]]
## This will run in multiprocessing mode
str(TAD::generate_random_matrix(
  weights = weights,
  aggregation_factor = aggregation_factor,
  randomization_number = 500
))
#> 'data.frame': 1002 obs. of 4 variables:
#> $ number: int 0 0 1 1 2 2 3 3 4 4 ...
#> $ index1: num 1 0 2 0 1 0 1 0 2 0 ...
#> $ index2: num 2 8 1 2 2 2 2 8 1 2 ...
#> $ index3: num 0 2 0 8 0 8 0 2 0 8 ...

```

When you have finished

Don't forget to reset the plan to future::sequential when you have finished your processing. It is necessary to cleanup the resources allocated with the underlying calls of the parallel package.

```
plan(sequential)
```

Running the TAD Analysis

```
with_parallelism <- function(x) {
```

```

future::plan(future::multisession)
on.exit(future::plan(future::sequential))
force(x)
}

# weights <- TAD::AB[, c(5:102)]
weights <- TAD::AB[, c(5:30)]
with_parallelism(
  result <- TAD::launch_analysis_tad(
    weights = weights,
    weights_factor = TAD::AB[, c("Year", "Plot", "Treatment", "Bloc")],
    trait_data = log(TAD::trait[["SLA"]][seq_len(ncol(weights))]),
    aggregation_factor_name = c("Year", "Bloc"),
    statistics_factor_name = c("Treatment"),
    regenerate_abundance_df = TRUE,
    regenerate_weighted_moments_df = TRUE,
    regenerate_stat_per_obs_df = TRUE,
    regenerate_stat_per_rand_df = TRUE,
    randomization_number = 100,
    seed = 1312,
    significativity_threshold = c(0.05, 0.95)
  )
)

str(result)
#> List of 9
#> $ raw_abundance_df      :'data.frame':  9696 obs. of  27 variables:
#> ..$ number : int [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index1 : num [1:9696] 0 0.84 0 9.15 0 ...
#> ..$ index2 : num [1:9696] 0 0.84 0 0 0 ...
#> ..$ index3 : num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index4 : num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index5 : num [1:9696] 1 1.681 21.26 22.876 0.794 ...
#> ..$ index6 : num [1:9696] 1 0 1.575 0 0.794 ...
#> ..$ index7 : num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index8 : num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index9 : num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index10: num [1:9696] 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index11: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index12: num [1:9696] 0 0.84 0 0 0 ...
#> ..$ index13: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index14: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index15: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index16: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index17: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index18: num [1:9696] 0 0 0.787 0.654 0 ...
#> ..$ index19: num [1:9696] 2 0 0 1.31 2.38 ...
#> ..$ index20: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index21: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index22: num [1:9696] 0 0 2.36 0 0 ...
#> ..$ index23: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index24: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...

```

```

#> ..$ index25: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index26: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> $ filtered_weights      :'data.frame': 96 obs. of 25 variables:
#> ..$ SP1 : num [1:96] 0 0.84 0 9.15 0 ...
#> ..$ SP3 : num [1:96] 0 0.84 0 0 0 ...
#> ..$ SP4 : int [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP5 : num [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP6 : num [1:96] 1 1.681 21.26 22.876 0.794 ...
#> ..$ SP7 : num [1:96] 1 0 1.575 0 0.794 ...
#> ..$ SP8 : int [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP9 : num [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP11: num [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP12: num [1:96] 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP13: num [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP14: num [1:96] 0 0.84 0 0 0 ...
#> ..$ SP15: num [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP16: num [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP18: int [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP19: int [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP20: num [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP21: num [1:96] 0 0 0.787 0.654 0 ...
#> ..$ SP22: num [1:96] 2 0 0 1.31 2.38 ...
#> ..$ SP24: int [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP25: num [1:96] 0 0 2.36 0 0 ...
#> ..$ SP26: int [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP28: int [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP30: int [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ SP31: num [1:96] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> $ filtered_weights_factor :'data.frame': 96 obs. of 4 variables:
#> ..$ Year      : Factor w/ 12 levels "2010","2011",...: 1 1 1 1 2 2 2 2 3 3 ...
#> ..$ Plot      : Factor w/ 8 levels "4","6","11","13",...: 2 4 6 8 2 4 6 8 2 4 ...
#> ..$ Treatment: Factor w/ 2 levels "Mown_NPK","Mown_Unfertilized": 1 1 1 1 1 1 1 1
  1 1 ...
#> ..$ Bloc      : Factor w/ 2 levels "1","2": 1 1 2 2 1 1 2 2 1 1 ...
#> $ filtered_trait_data    : num [1:25] 2.73 3.47 3.48 3.63 3.2 ...
#> $ abundance_df          :'data.frame': 9696 obs. of 26 variables:
#> ..$ number : int [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index1 : num [1:9696] 0 0.84 0 9.15 0 ...
#> ..$ index2 : num [1:9696] 0 0.84 0 0 0 ...
#> ..$ index3 : num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index4 : num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index5 : num [1:9696] 1 1.681 21.26 22.876 0.794 ...
#> ..$ index6 : num [1:9696] 1 0 1.575 0 0.794 ...
#> ..$ index7 : num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index8 : num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index9 : num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index10: num [1:9696] 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index11: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index12: num [1:9696] 0 0.84 0 0 0 ...
#> ..$ index13: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index14: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index15: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index16: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...

```

```

#> ..$ index17: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index18: num [1:9696] 0 0 0.787 0.654 0 ...
#> ..$ index19: num [1:9696] 2 0 0 1.31 2.38 ...
#> ..$ index21: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index22: num [1:9696] 0 0 2.36 0 0 ...
#> ..$ index23: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index24: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index25: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ index26: num [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> $ weighted_moments      : 'data.frame': 9696 obs. of 10 variables:
#> ..$ Year      : Factor w/ 12 levels "2010","2011",...: 1 1 1 1 2 2 2 2 3 3 ...
#> ..$ Plot      : Factor w/ 8 levels "4","6","11","13",...: 2 4 6 8 2 4 6 8 2 4 ...
#> ..$ Treatment : Factor w/ 2 levels "Mown_NPK","Mown_Unfertilized": 1 1 1 1 1 1 1 1
  1 1 1 ...
#> ..$ Bloc      : Factor w/ 2 levels "1","2": 1 1 2 2 1 1 2 2 1 1 ...
#> ..$ number    : int [1:9696] 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ...
#> ..$ mean      : num [1:9696] 3.19 3.18 3.19 3.07 3.17 ...
#> ..$ variance  : num [1:9696] 0.0212 0.0607 0.0108 0.0427 0.0193 ...
#> ..$ skewness  : num [1:9696] 0.768 -0.891 -0.929 -0.979 1.103 ...
#> ..$ kurtosis  : num [1:9696] 1.95 2.62 6.19 2.04 2.58 ...
#> ..$ distance_law: num [1:9696] -0.503 -0.037 3.467 -0.78 -0.497 ...
#> $ statistics_per_observation: 'data.frame': 96 obs. of 20 variables:
#> ..$ Year      : Factor w/ 12 levels "2010","2011",...: 1 1 1 1
  1 2 2 2 2 3 3 ...
#> ..$ Plot      : Factor w/ 8 levels "4","6","11","13",...: 2
  4 6 8 2 4 6 8 2 4 ...
#> ..$ Treatment : Factor w/ 2 levels
  "Mown_NPK","Mown_Unfertilized": 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 ...
#> ..$ Bloc      : Factor w/ 2 levels "1","2": 1 1 2 2 1 1 2 2
  1 1 ...
#> ..$ standardized_observedmean : num [1:96] -0.296 -0.611 0.201 -0.689 -0.26
  ...
#> ..$ standardized_min_quantilemean : num [1:96] -1.75 -1.83 -1.68 -1.78 -1.74
  ...
#> ..$ standardized_max_quantilemean : num [1:96] 1.28 1.51 1.37 1.43 1.31 ...
#> ..$ significancemean : logi [1:96] FALSE FALSE FALSE FALSE FALSE
  FALSE ...
#> ..$ standardized_observedvariance : num [1:96] -0.441 0.536 -0.594 0.532 -0.613
  ...
#> ..$ standardized_min_quantilevariance: num [1:96] -1.006 -1.231 -1.03 -0.974 -1.19
  ...
#> ..$ standardized_max_quantilevariance: num [1:96] 1.89 1.55 2.23 2.16 1.74 ...
#> ..$ significancevariance : logi [1:96] FALSE FALSE FALSE FALSE FALSE
  FALSE ...
#> ..$ standardized_observedskewness : num [1:96] 1.647 -0.567 -0.309 -0.247 1.286
  ...
#> ..$ standardized_min_quantileskewness: num [1:96] -1.37 -1.42 -1.39 -1.8 -1.29 ...
#> ..$ standardized_max_quantileskewness: num [1:96] 1.52 1.73 1.42 1.56 1.35 ...
#> ..$ significanceskewness : logi [1:96] TRUE FALSE FALSE FALSE FALSE
  FALSE ...
#> ..$ standardized_observedkurtosis : num [1:96] 0.292 0.755 -0.612 -0.702 0.344
  ...
#> ..$ standardized_min_quantilekurtosis: num [1:96] -1.814 -1.724 -0.973 -0.757
  -1.619 ...
#> ..$ standardized_max_quantilekurtosis: num [1:96] 1.16 1.54 1.74 1.94 1.24 ...
#> ..$ significancekurtosis : logi [1:96] FALSE FALSE FALSE FALSE FALSE
  FALSE ...
#> $ stat_per_rand      : 'data.frame': 202 obs. of 8 variables:
#> ..$ number          : int [1:202] 0 0 1 1 2 2 3 3 4 4 ...

```

```

#> ..$ Treatment      : Factor w/ 2 levels "Mown_NPK", "Mown_Unfertilized": 1 2
      1 2 1 2 1 2 1 2 ...
#> ..$ slope          : num [1:202] 1.15 1.76 1.04 1.23 1.03 ...
#> ..$ intercept      : num [1:202] 2.15 1.23 1.89 1.93 1.54 ...
#> ..$ rsquare        : num [1:202] 0.811 0.865 0.94 0.864 0.988 ...
#> ..$ tad_stab       : num [1:202] 1.512 0.674 1.149 0.91 0.568 ...
#> ..$ distance_to_family : num [1:202] 1.65 0.994 1.173 1.07 0.628 ...
#> ..$ cv_distance_to_family: num [1:202] 206.5 258.4 198.9 332.9 94.6 ...
#> $ ses_skr          : 'data.frame': 2 obs. of 13 variables:
#> ..$ slope_ses      : num [1:2] -0.18 3.54
#> ..$ slope_signi    : logi [1:2] FALSE TRUE
#> ..$ intercept_ses  : num [1:2] 1.48 -2.32
#> ..$ intercept_signi : logi [1:2] FALSE TRUE
#> ..$ rsquare_ses    : num [1:2] -0.843 -0.147
#> ..$ rsquare_signi  : logi [1:2] FALSE FALSE
#> ..$ tad_stab_ses   : num [1:2] 0.858 -0.852
#> ..$ tad_stab_signi : logi [1:2] FALSE FALSE
#> ..$ tad_eve_ses    : num [1:2] 0.917 -0.475
#> ..$ tad_eve_signi  : logi [1:2] FALSE FALSE
#> ..$ cv_tad_eve_ses : num [1:2] -1.05 -0.455
#> ..$ cv_tad_eve_signi: logi [1:2] FALSE FALSE
#> ..$ Treatment      : chr [1:2] "Mown_NPK" "Mown_Unfertilized"

```

Annexe III.f : « Read me ».

Trait Abundance Distribution

=====

<!-- badges: start -->

```
[[[Pipeline main
branch]](https://forgemia.inra.fr/urep/data_processing/tad/badges/main/pipeline.svg?key_text=Pipeline+m
ain+branch&key_width=130)](https://forgemia.inra.fr/urep/data_processing/tad/pipelines/main/latest)
[[[Latest
Release]](https://forgemia.inra.fr/urep/data_processing/tad/-/badges/release.svg)](https://forgemia.inra.fr/u
rep/data_processing/tad/-/releases)
[[[Coverage]](https://forgemia.inra.fr/urep/data_processing/tad/badges/main/coverage.svg?key_text=Cover
age)](https://urep.pages.mia.inra.fr/data_processing/tad/coverage/report.html)
[[[User
manual]](https://urep.pages.mia.inra.fr/data_processing/tad/manual.svg)](https://urep.pages.mia.inra.fr/de
v_utils/r_utils/r4urep/index.html)
<!-- badges: end -->
```

Step 1 - Randomize the abundances

A “randomization” consists in swapping the lines between them (i.e. for community ecology, thus keeping the abundance structure and the number of species constant). This randomization must be carried out n times.

The randomization can be done by respecting a series of categorical factors (i.e. by year, fertility level, ...)

Step 2 - Calculation of functional diversity indices

- Calculate the different moments (mean, variance, skewness, kurtosis) for all abundance matrices (observed and n randomized)
- Calculate deviations from the n randomizations (null model) via a Confidence Interval (default: 0.95%)
- It is allowed to change the significance thresholds

Step 3 - Calculate SKR and extract parameters

- Calculate the SKR for the observations and the null model
- Extract the parameters
 - R^2
 - TADstab (RMSE)
 - intercept (alpha)
 - slope (beta)
 - distance to a reference distribution family (default TADeve, skew-uniform family)
 - conditional probabilities
 - Null envelope
- Get the confidence interval for each parameter and compare it to the null envelope

Annexe IV : Retour d'expérience sur la mobilité au James Hutton Institute à Aberdeen.

Synthèse de la mobilité au James Hutton Institute à Aberdeen du 18/09/2023 au 08/12/2023



Doctorant ayant réalisé la mobilité :

RONDEAU Nathan

nathan.rondeau@inrae.fr

Laboratoire d'accueil :

Robin PAKEMAN, Unité d'écologie.

Date de la mobilité :

Du 18/09/2023 au 08/12/2023



Objectifs scientifiques et place de la mobilité dans le cadre du projet de thèse :

Ce projet de mobilité au sein du laboratoire d'écologie du James Hutton Institute sous l'encadrement du Dr. Robin PAKEMAN est parfaitement intégré aux thématiques de recherche développées dans le cadre de ma thèse qui porte sur la « Réponse fonctionnelle des prairies au changement climatique en identifiant le rôle de la biodiversité végétale à court et moyen terme ».

La finalité du séjour était de réaliser un approfondissement des études de la dynamique long terme des assemblages des communautés prairiales du Massif-central, menées au cours des 20 premiers mois de mon Doctorat, en généralisant l'application de la méthode d'analyse à des données élargies sur les prairies pauvres des High-Land.

Ainsi, ce séjour immersif a développé des compétences disciplinaires en analyse de séries de données écologiques à long terme relatives aux objectifs de travail suivants :

- La compréhension de l'origine des motifs d'organisation (patterns) spatio-temporels relatifs à l'assemblage des communautés végétales prairiales.
- L'identification des processus de stabilité et d'équité fonctionnelle de ces communautés.
- Le développement d'une méthode d'analyse statistique généralisable permettant d'étudier dans le temps et l'espace la dynamique de la diversité fonctionnelle (trait par trait) à l'échelle des communautés végétales.

Problématique et cadre de travail :

Les études à long-terme portant sur la dynamique de la biodiversité restent à ce jour marginales. En effet, la plupart de ces études écologiques se concentrent sur la réponse des écosystèmes le long de gradients écologiques dans l'espace (perturbations, climatiques, intensifications, ...). Même si ces approches permettent de mieux cerner certains effets de facteurs déterministes et/ou stochastiques sur la biodiversité ; elles ne peuvent être généralisées puisqu'elles occultent la complexité potentielle de la dynamique temporelle des écosystèmes (effet de décalage (lag effect), transitions dynamiques, limite de l'hypothèse de substitution de l'échelle temporelle par l'échelle spatiale, ...). Les études long-terme évaluant la dynamique temporelle de la biodiversité dans un contexte de changement global sont nécessaires afin de mieux comprendre les effets des perturbations humaines et environnementales sur la diversité des traits. En effet, ces derniers permettent de prédire i) la réponse des espèces aux changements environnementaux, ii) les évolutions d'assemblage des espèces au sein des communautés et leur coexistence dans le temps, et enfin iii) leur impact sur le fonctionnement et la stabilité de l'écosystème. Les approches fonctionnelles se sont développées en écologie depuis plusieurs décennies, car elles permettent à partir de mesure de traits fonctionnels à l'échelle d'un individu d'avoir un regard sur la structure et le fonctionnement de la communauté, et par extrapolation de l'écosystème dans son ensemble.

Ce projet de thèse s'inscrit pleinement dans ces problématiques contemporaines de la description et de la prédiction des dynamiques écologiques. La première année et demie de thèse a permis de développer une méthode d'analyse se basant sur les travaux les plus avancés en matière d'écologie fonctionnelle. L'idée centrale de cette méthode est de s'intéresser aux formes des distributions d'abondance des valeurs de trait à l'échelle d'une communauté. La forme de ces distributions (par l'étude des 4 moments statistiques) (Figure 1) nous renseigne sur la diversité fonctionnelle d'une communauté et les processus d'assemblages associés (ex. compétition, coexistence, effet filtre, différenciation de niche, ...).

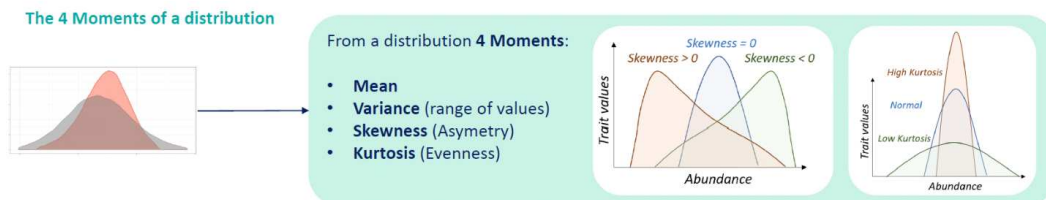


Figure 1 : Présentation des 4 moments statistiques des distributions.

Cette méthode a permis de faire des constats majeurs concernant l'assemblage des communautés végétales pour les prairies permanentes du dispositif expérimental long-terme ACBB (<https://www.soere-acbb.com/caracteristiques-2>) soumises à des pratiques de gestion constantes :

- L'effet du déterminisme des pratiques de gestion sur les règles d'assemblage des communautés.
- Les communautés soumises à des pratiques limitant la compétition pour la ressource (la fauche limitant la compétition pour la lumière, et l'absence d'apport de nutriments)

présentent une équité fonctionnelle plus importante que ce qui est attendu par chance (modèle nul) et une remarquable stabilité spatio-temporelle. Il a également été constaté que pour ces communautés fonctionnellement équitables et stables, la diversité taxonomique était plus importante, avec notamment un plus grand nombre d'espèces exprimant des faibles niveaux d'abondance (Figure 2).

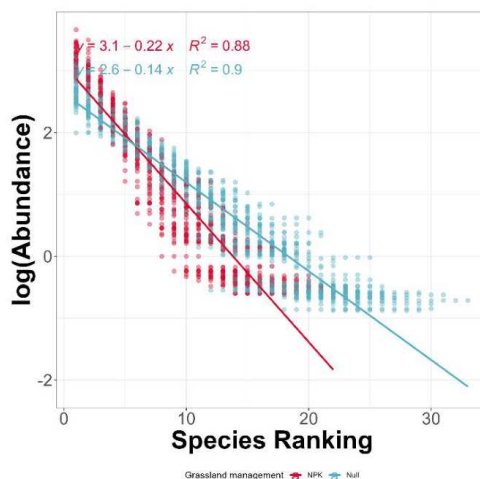


Figure 2 : Distribution de l'abondance des espèces. En abscisse, le rang de l'espèce a été attribué après un classement des espèces par abondance décroissante à l'échelle de la communauté. En ordonnée, le logarithme décimal de l'abondance relative des espèces est représenté. Le traitement rouge « NPK » correspond à des communautés soumises à des apports d'intrants minéraux (NPK) et des fauches constantes depuis 2004. Le traitement bleu « Nul » correspond à des communautés soumises à des fauches constantes depuis 2004. Les communautés du « monde bleu » présentent une diversité taxonomique plus importante que celle du « monde rouge », qui se reflète surtout par une plus grande présence d'espèces qui expriment un faible niveau d'abondance relative.

Ainsi, pour faire suite à ces analyses sur les distributions d'abondance de traits fonctionnels, **le projet de mobilité s'est construit sur l'étude de la contribution des espèces, en fonction de leur niveau d'abondance relative**, aux partons de stabilité et d'équitabilité fonctionnelle.

Problématique :

Quelle est la contribution des espèces à la stabilité temporelle et au modèle d'équitabilité de la diversité fonctionnelle ? Quels sont les facteurs de stabilité et d'équitabilité fonctionnelle à l'échelle des communautés ?

Matériel et Méthode :

Présentation de la méthode d'analyse :

A l'échelle d'une communauté végétale, il est possible de construire les distributions d'abondance de traits en croisant le niveau d'abondance relative de l'espèce au sein de la communauté avec sa valeur pour un trait considéré.

Dans l'idée d'étudier la contribution des espèces en fonction de leur niveau d'abondance relative ; il a été créé des communautés fictives par suppression successive d'espèces suivant leur rang (niveau d'abondance). Avec d'une part la suppression successive des espèces en partant des plus abondantes et d'autre part la suppression successive des espèces en partant des moins abondantes.

Pour chacune de ces distributions de trait (correspondant à une communauté un moment n , ayant subi i suppression d'espèces), il a été calculé des moments statistiques : la moyenne, la variance, la skewness et la kurtosis (Figure 3). La moyenne et la variance d'une distribution caractérisent respectivement la position et l'étendue des valeurs des traits. La skewness quantifie le degré d'asymétrie d'une distribution (c'est-à-dire que lorsque skewness = 0, la distribution est symétrique, lorsque skewness > 0, la distribution présente une queue vers les valeurs extrêmes élevées, tandis que lorsque skewness < 0, la distribution présente une queue vers les valeurs extrêmes faibles). La kurtosis quantifie le degré d'aplatissement d'une distribution (les valeurs de kurtosis faibles caractérisent une distribution uniforme, tandis que les valeurs de kurtosis élevées sont associées à des distributions de crête).

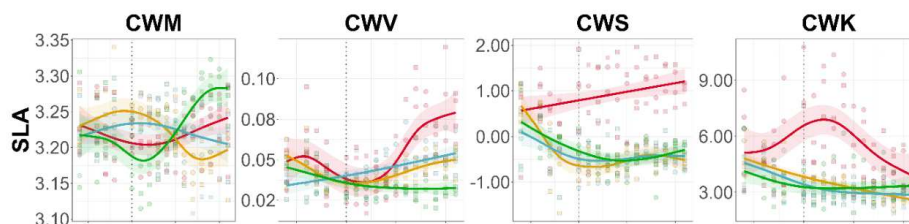


Figure 3 : Présentation de la dynamique temporelle complexe des moments statistiques des distributions (CWM : moyenne, CWV : variance, CWS : skewness, CWK : kurtosis) pour le trait SLA dans le cadre du suivi long terme du site expérimental de l'ACBB. Le traitement rouge « NPK » correspond à des parcelles fauchées, soumises à des apports minéraux de type NPK. Le traitement jaune « PK » correspond à des parcelles fauchées, soumises à des apports minéraux de type PK. Le traitement vert « Ab » correspond à des parcelles à l'abandon. Le traitement bleu « Null » correspond à des parcelles fauchées sans aucun apport.

La relation entre la skewness et la kurtosis (SKR) permet l'analyse de systèmes complexes. Il permet de découvrir des principes généraux régissant l'organisation fonctionnelle des systèmes écologiques à partir des informations contenues dans les distributions de traits. De plus, il existe une inégalité mathématique reliant la skewness et la kurtosis :

$$\text{kurtosis} \geq \beta * \text{skewness}^2 + \alpha$$

Avec β correspondant à la pente et α à l'ordonnée à l'origine.

La SKR de chaque pratique de gestion et chaque niveau de suppression d'espèce est analysée par le calcul de la pente et de l'ordonnée à l'origine de la relation entre la skewness² et la kurtosis (qui nous informe sur le plus haut niveau potentiel de diversité ainsi que l'évolution de cette diversité le long de la relation SKR). Le calcul du coefficient de détermination (R²) et de l'écart quadratique moyen (RMSE) informe d'une convergence potentielle vers une distribution spécifique (R² et RMSE faible) ou vers des familles de distribution (R² élevé et RMSE faible). Pour finir, le calcul de la distance par rapport à une loi théorique maximisant l'équitabilité (skew-uniform) permet d'avoir de l'information sur le degré de diversité par rapport à cette loi homogène (avec $\beta = 1$, $\alpha = 1.86$; kurtosis = skewness² + 1.86) (Figure 4).

The SKR parameters

Several parameters give informations about distribution form or family, stability and dynamic, even or uneven distribution.

- Slope
- Intercept
- R² of the linear relation
- RMSE of the linear relation
- Distance to Skew-Uni (max equity) : $K=S^2+1.86$

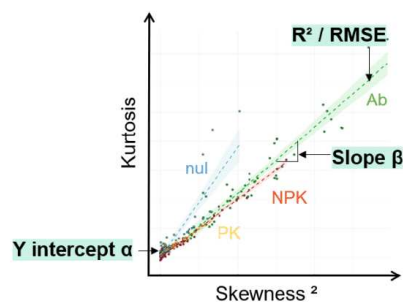


Figure 4 : Présentation des paramètres de la SKR provenant de l'analyse de la relation entre la skewness² et la kurtosis.

Il a été possible durant ces 3 mois de mobilité d'appliquer ces analyses pour des communautés fictives (dans lesquelles les espèces les plus abondantes et les espèces les plus rares ont été retirées successivement) et ainsi de tester la contribution des espèces en fonction de leur abondance relative au modèle d'équitabilité et de stabilité fonctionnelle. Un script R permettant de réaliser ces analyses a été développé en amont et complété lors de la mobilité.

L'ensemble des paramètres de la SKR sont comparés à des paramètres calculés pour 1 000 communautés randomisées. C'est-à-dire des communautés fictives dont l'assemblage ne serait dépendant que de l'aléatoire (facteurs stochastiques). Ainsi, dans le cas de résultats significatifs, cela permet de conclure sur un effet positif ou négatif du déterminisme pratique de gestion sur ces communautés prairiales.

Sites et jeux de données étudiés :

Ce pan d'analyses a été conduit sur 3 jeux de données traitant des prairies permanentes.

- Les données expérimentales long-terme ACBB s'intéressent à la dynamique des communautés prairiales du Massif-central soumises à pratiques de gestion constantes (fertilisation et perturbation).
- Les données diachroniques AEOLE basées sur des observations à l'échelle du Massif-central sur des parcelles de prairies permanentes sans corrélations entre climat (topographie) et pratiques de gestion.

- Les données observationnelles à long-terme des *Exploratories* à l'échelle des prairies permanentes tempérées allemandes.

La mobilisation de ces 3 jeux de données permet, à partir de l'analyse de données expérimentales, de mettre en avant un pattern et de le confronter à des observations dans différents contextes, et donc de conclure sur la généralité de ce pattern écologique.

Résultats majeurs :

- (i) La suppression des espèces abondantes a tendance à inverser les patterns de stabilité et d'équitabilité fonctionnelle mis en avant précédemment (*Figures 5, 6 et 7*).
 - Les communautés soumises à des hauts niveaux de gestion (apports minéraux NPK) sont instables et présentent une faible diversité fonctionnelle. Ces communautés présentent un faible niveau de biodiversité alpha (diversité taxonomique) et sont surtout pilotées par des espèces dominantes compétitrices adaptées aux filtres (fertilisation) et aux perturbations (fauches) et limitant la coexistence (fortes valeurs de RMSE et de distance à la skew-uniforme). La suppression progressive de manière fictive de ces espèces dominantes va permettre une meilleure représentation de la diversité fonctionnelle favorisant l'équité et la stabilité des patterns d'assemblage dans le temps (faibles valeurs de RMSE et de distance à la skew-uniforme).
 - Les communautés soumises à un plus faible niveau de gestion (pas d'apports minéraux, mais des fauches permettant d'uniformiser les hauteurs et donc de limiter la compétition pour la ressource lumière) présentent une remarquable stabilité et équité de la diversité fonctionnelle (faibles valeurs de RMSE et de distance à la skew-uniforme). La suppression d'un certain nombre d'espèces dominantes va entraîner une déstabilisation de la communauté et une surexpression de certaines valeurs de traits ; les distributions de traits sont instables et non-uniformes (fortes valeurs de RMSE et de distance à la skew-uniforme). Les espèces dominantes et subordonnées coexistent donc avec les espèces peu abondantes et complètent l'espace fonctionnel.
- (ii) La suppression des espèces rares permet de mettre en avant le concept de redondance fonctionnelle. Pour les communautés riches en espèces (faible intensité de gestion), la suppression d'espèces peu abondantes impacte peu les patterns de stabilité et d'équitabilité et cela malgré un grand nombre de suppressions. Ces espèces coexistent et permettent une surreprésentation de certaines valeurs de traits favorables à la résilience fonctionnelle des communautés dans un contexte de changement global.
- (iii) L'étude de la dynamique spatio-temporelle des communautés prairiales via le cadre conceptuel de la SKR a permis de mettre en avant un pattern global (systématique) de la biodiversité pour des systèmes expérimentaux (ACBB) mais aussi observationnels (AEOLE, *Exploratories*). L'approche SKR semble consistante pour caractériser la dynamique d'assemblage des communautés sous influence de facteurs déterministes et stochastiques.

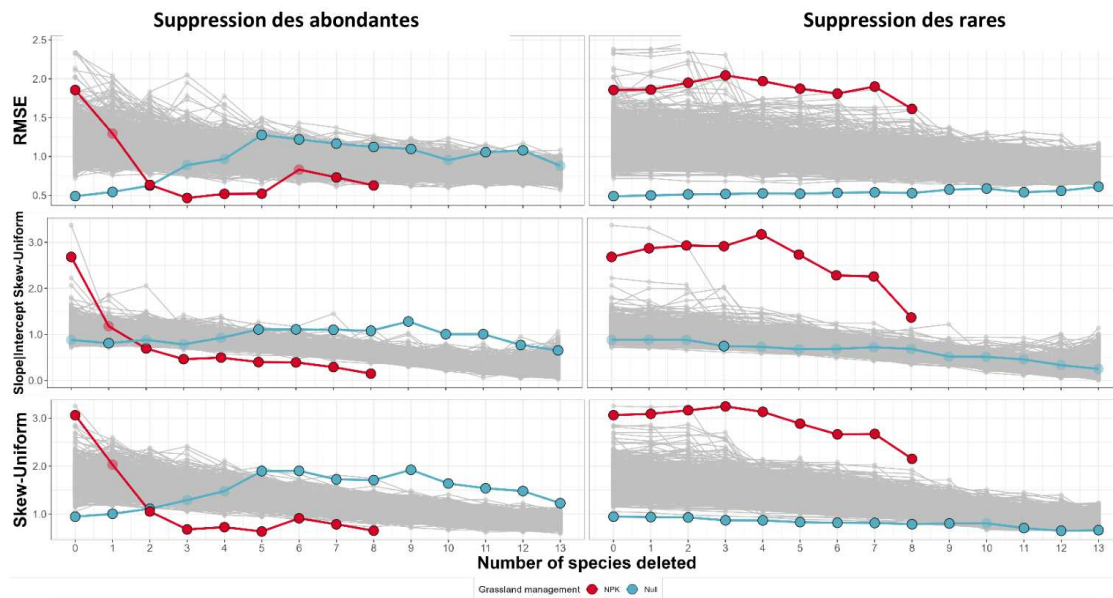


Figure 5 : Paramètres de la SKR calculés pour les données expérimentales dans le cadre du projet ACBB (2004 → 2022). Le trait étudié est la surface foliaire spécifique (SLA) une valeur unique issue de la base partagée TRY a été attribuée à chaque espèce. La pratique de gestion bleue « Null » correspond à des parcelles qui n’ont pas reçu de fertilisation minérale ou organique avec un usage fauche constant depuis 2004, la pratique de gestion rouge « NPK » correspond à des parcelles ayant reçu de la fertilisation minérale type : NPK. Les données grisées correspondent aux données randomisées, c’est-à-dire des communautés simplement soumises à l’aléatoire. Les points pleins sont significativement différents de l’aléatoire (intervalle 95 %).

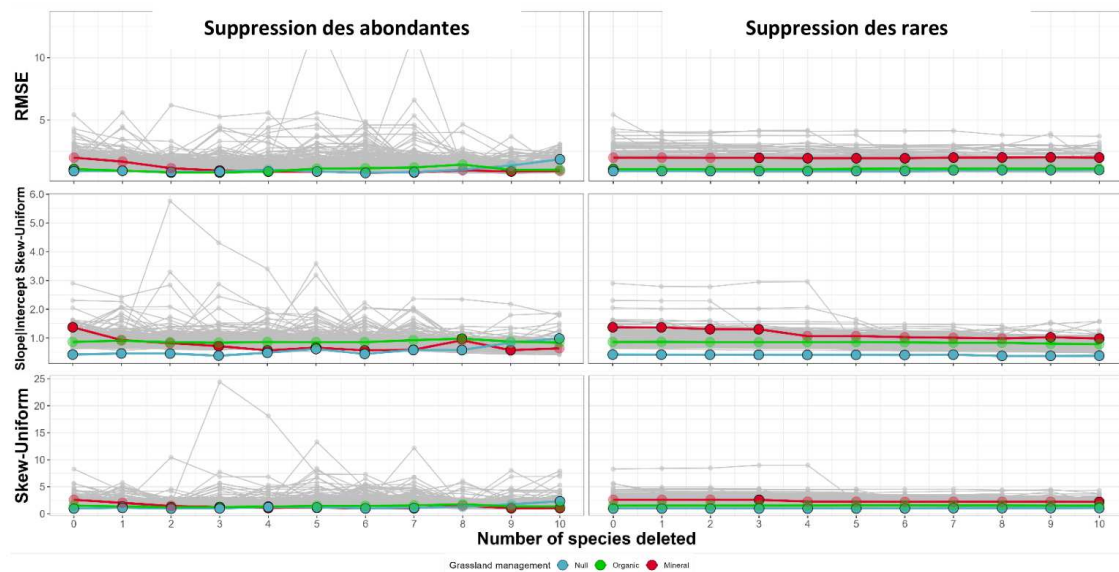


Figure 6 : Paramètres de la SKR calculés pour les données observées dans le cadre du projet AEOLE (2009 – 2016 – 2022). Le trait étudié est la surface foliaire spécifique (SLA) une valeur unique issue de la base partagée TRY a été attribuée à chaque espèce. La pratique de gestion bleue « *Null* » correspond à des parcelles qui n’ont pas reçu de fertilisation minérale ou organique, la pratique de gestion verte « *Organic* » correspond à des parcelles qui ont reçu uniquement de la fertilisation organique, la pratique de gestion rouge « *Mineral* » correspond à des parcelles ayant reçu de la fertilisation minérale et éventuellement organique. Les données grisées correspondent aux données randomisées, c’est-à-dire des communautés simplement soumises à l’aléatoire. Les points pleins sont significativement différents de l’aléatoire (intervalle 95 %).

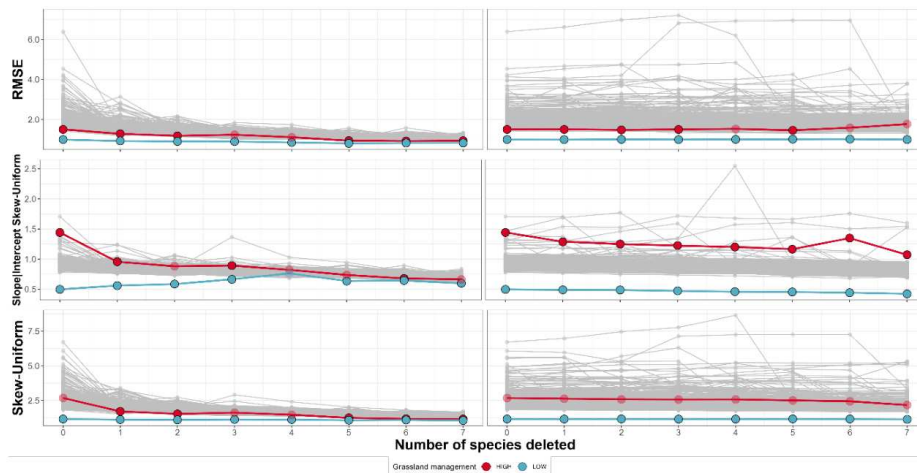


Figure 7 : Paramètres de la SKR calculés pour les données observées dans le cadre du projet *Exploratives*. Le trait étudié est la surface foliaire spécifique (SLA) une valeur unique issue de la base partagée *TRY* a été attribuée à chaque espèce. La pratique de gestion bleue « *LOW* » correspond à des parcelles gérées de manière extensive (pas de fertilisation), la pratique de gestion rouge « *HIGH* » correspond à des parcelles gérées intensivement (apports minéraux). Les données grisées correspondent aux données randomisées, c'est-à-dire des communautés simplement soumises à l'aléatoire. Les points pleins sont significativement différents de l'aléatoire (intervalle 95 %).

Conclusion :

Cette mobilité m'a permis d'approfondir la méthode d'analyse construite au début de la thèse (méthode SKR) et de l'appliquer à plusieurs jeux de données expérimentaux et observationnels dans le but de mieux caractériser les patterns de diversité fonctionnelle inhérents aux communautés prairiales. Pendant cette période, de nombreux résultats majeurs ont été générés ; une étape de rédaction a donc été amorcée pour valoriser la méthode et les résultats. De plus, sur le plus long terme, il nous semble intéressant d'appliquer cette méthode d'analyse à un plus grand nombre de jeux de données dans le but de viser une publication d'envergure.

Les travaux réalisés au cours de cette mobilité ne se sont cependant pas appuyés sur une forte collaboration avec le laboratoire d'accueil. Bien que se tenant souvent disponibles pour discuter du sujet, leur investissement n'a été que partiel et l'idée initiale de mobiliser des données issues de leurs travaux n'a pu avoir lieu. A l'avenir, afin de favoriser les collaborations scientifiques à l'échelle de projets de thèse et plus généralement de recherche ; il me semble important de s'assurer d'une bonne implication du laboratoire d'accueil, que ce soit financièrement ou à minima par une meilleure définition (contractualisation) de leur rôle dans le projet.

