

2024

Systèmes d'altitude

Pelouses alpines : diversité fonctionnelle et interactions locales avec les facteurs environnementaux

Souyris.T^{1*} | Porte.Y^{1*}

¹Master Écologie des milieux de montagne, USMB, Le Bourget-du-Lac, Savoie, 73370, France

Correspondance

Souyris Thomas & Porte Yann, USMB, Le Bourget-du-Lac, Savoie, 73370, France
Email: sourist@etu.univ-savoie.fr & portey@etu.univ-savoie.fr

Les pelouses alpines, situées à la limite supérieure de la végétation, jouent un rôle clé dans la régulation des services écosystémiques et abritent une biodiversité importante malgré des conditions environnementales extrêmes. Cette étude explore les interactions entre les traits fonctionnels des plantes et les facteurs environnementaux à une échelle microlocale dans une pelouse alpine en Savoie, près du col du Lautaret. En analysant des données environnementales (pH, humidité, matière organique, GDD, SWI, résistivité) et des traits fonctionnels (SLA, masse des graines, hauteur, étalement, angle, surface, épaisseur, masse d'azote foliaire), nous avons identifié quatre communautés distinctes de traits fonctionnels influencées par des variables telles que le pH, la convexité du terrain et les degrés-jours de croissance. Nos résultats soulignent la diversité fonctionnelle des communautés végétales et mettent en évidence l'impact des micro-environnements sur leur structuration. Ces observations contribuent à une meilleure compréhension des mécanismes écologiques dans ces milieux et des implications potentielles du changement climatique.

MOTS CLÉS

Ecologie , Traits fonctionnels, Interactions plante-environnement, Biodiversité, Alpine

* Les auteurs ayant contribué de manière égale

Introduction

Les pelouses alpines, situées à la limite supérieure de la végétation, jouent un rôle crucial dans la régulation des services écosystémiques comme la conservation de la biodiversité et la régulation des cycles biogéochimiques (Körner, 1999)[1]. Bien qu'elles ne couvrent qu'environ 3 % de la surface terrestre, elles hébergent une biodiversité disproportionnée, avec plus de 4 % des espèces végétales mondiales concentrées dans ces environnements extrêmes (Körner, 1999)[1]. Ces écosystèmes sont particulièrement vulnérables face au changement climatique : l'augmentation des températures entraîne une remontée des limites altitudinales des forêts et un rétrécissement progressif des pelouses alpines, menaçant leur biodiversité unique (Pauli et al., 2012)[2]. Comprendre les mécanismes qui régulent la distribution des communautés végétales dans ces milieux est donc essentiel pour prédire leur résilience face à ces perturbations. Les traits fonctionnels des plantes, qui reflètent des stratégies écologiques spécifiques (par exemple, la capacité d'acquisition des ressources ou la tolérance aux stress abiotiques), offrent une bonne occasion d'analyser les réponses des communautés végétales aux conditions environnementales (Diaz et al., 2007)[3]. Cependant, la majorité des études se concentrent sur des gradients environnementaux à grande échelle, négligeant les variations fines qui se manifestent à des échelles locales (Siefert et al., 2012)[4]. Ces variations micro-environnementales, souvent déterminées par des facteurs tels que la topographie locale, la texture du sol ou la disponibilité de l'eau, peuvent avoir des effets significatifs sur la structure et la composition des communautés végétales. Dans ces environnements contraignants, les interactions entre les espèces végétales, notamment la compétition et la facilitation, jouent un rôle clé dans la structuration des communautés. La compétition pour des ressources limitées, comme l'eau et les nutriments, est un mécanisme déterminant dans ces systèmes où les conditions abiotiques sont extrêmes (Callaway, 1997)[5]. Cependant, la facilitation, où certaines espèces favorisent la survie ou la croissance d'autres plantes par des mécanismes tels que la réduction du

stress thermique ou hydrique, devient particulièrement importante dans ces contextes, permettant aux communautés de persister dans des conditions autrement inhospitalières (Choler et al., 2001)[6]. Dans ce contexte, notre étude vise à explorer les interactions entre les traits fonctionnels des plantes et les variables environnementales à une échelle micro-locale dans une pelouse alpine de Savoie, près du col du Lautaret. Les variables environnementales utilisées incluent l'humidité, le pH, la matière organique, la convexité du terrain, la résistance électrique du sol, et les degrés-jours de croissance (GDD). Ces variables influencent des processus comme la disponibilité des nutriments et l'accessibilité de l'eau. Sur les traits fonctionnels, nous avons utilisé des caractéristiques telles que la hauteur des plantes, la surface foliaire spécifique (SLA), la masse spécifique des feuilles (Nmass), la masse des graines, et d'autres traits morphologiques (Choler, 2005)[7]. Nous testons l'hypothèse que les variations locales des conditions abiotiques entraînent des ajustements des traits fonctionnels des communautés végétales, se traduisant par une structuration différenciée selon les micro-environnements. Cette étude a pour objectif de relier les réponses fonctionnelles des communautés végétales aux contraintes environnementales locales afin de mieux comprendre les mécanismes écologiques des pelouses alpines.

Matériel et Méthodes

| Site d'études

L'étude a été réalisée dans le lieu-dit d'Aravo en Savoie, France, en septembre 2024. Le site est une pelouse alpine orientée plutôt au sud, et il est situé à une altitude comprise entre 2700 m et 2750 m. Concernant les caractéristiques géologiques et pédologiques, nous notons que le substrat rocheux est composé principalement de schistes calcaires, avec des sols pouvant atteindre une profondeur d'environ 1 m dans les parties concaves (Choler, 2005)[7]. Le site est visité chaque année depuis 1998, notamment par des étudiants. Enfin, du pastoralisme est présent, un troupeau de moutons passe fréquemment sur le site.(Figure 1)

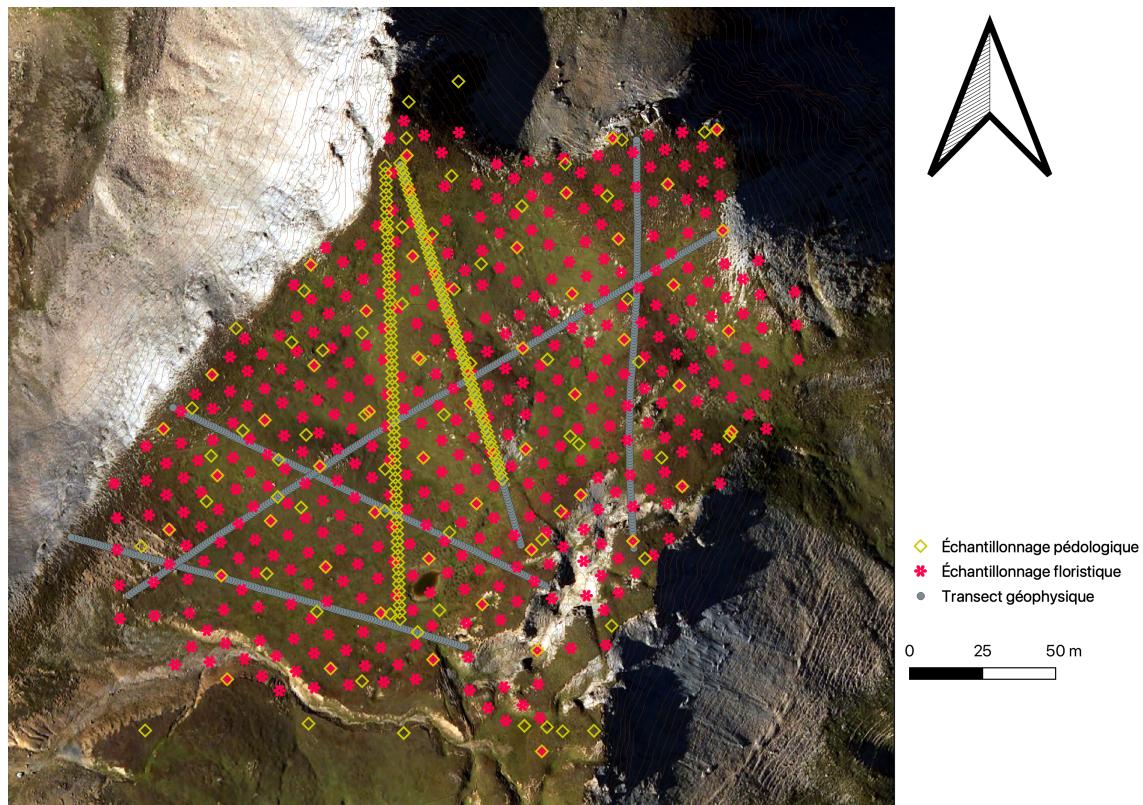


FIGURE 1 Carte du site d'étude d'Aravo (Savoie-France) présentant tous les échantillonnages effectués pour cette étude. En jaune, les échantillonnages pédologiques ; en rouge, les photos sur les communautés végétales ; et en gris, les transects de géophysique.

Données floristiques

Les données floristiques sont sous forme d'une matrice de présence/absence en fonction des différents échantillonnages sur le site d'Aravo, avec l'espèce ou les espèces majoritaires des échantillons. Les espèces sont déterminées par des étudiants à partir de 408 photos de différentes communautés du site d'Aravo prises en septembre 2022.(Table 1)

Données environnementales

Les variables environnementales ont été mesurées afin de comprendre les facteurs influençant les traits fonctionnels des plantes. Ces variables incluaient l'humidité

du sol, la masse sèche des déjections de moutons, la matière organique, le pH, l'indice d'humidité des sols (SWI), la résistivité du sol, la convexité du terrain et enfin le degré-jour de croissance (GDD). Les données sur le degré-jour de croissance (GDD) sont produites sur 8 parcelles du site, puis les données sont krigées pour obtenir des informations globales du site. Les mesures sur la matière organique, l'humidité du sol et le pH se font sur le sol. Des échantillons sont extraits sur le terrain par les étudiants et Jérôme Poulenard, basées sur 47 points d'échantillonage. Les données sur la matière organique et l'humidité du sol sont krigées par nous, contrairement au pH qui est déjà proposé sous forme de carte. La conductivité est extraite grâce à un conductivimètre électromagnétique (CMD), conduit par les étu-

TABLE 1 Liste des espèces présentes dans l'étude

Abréviation	Espèce
Andr.vita	Androsace vitaliana
Alch.pent	Alchemilla pentaphylla
Alop.alpi	Alopecurus alpinus
Care.foet	Carex foetida
Kobr.myos	Kobresia myosuroides
Care.rosa	Carex curvula subsp. rosae
Care.semp	Carex sempervirens
Fest.viol	Festuca violacea
Geum.mont	Geum montanum
Omal.supi	Omalotheca supina
Minu.sedo	Minuartia sedoides
Hier.pili	Hieracium pilosella
Plan.alpi	Plantago alpina
Poa.alpi	Poa alpina
Pote.aure	Potentilla aurea
Pote.cran	Potentilla crantzii
Sali.herb	Salix herbacea
Sali.serp	Salix serpillifolia
Sene.inca	Senecio incanus
Sibb.proc	Sibbaldia procumbens
Trif.alpi	Trifolium alpinum

dants sur plusieurs transects sur Aravo. Le SWI et la convexité sont déjà proposés dans la base de données du site sous forme de carte.(Table 2)

Traits fonctionnels

Les données sur les traits fonctionnels proviennent de l'étude menée par (Choler 2005)[7], que nous avons réutilisée via le package "ade4"[8] . Les données contiennent la hauteur végétative en centimètres, l'étalement latéral maximal des plantes en centimètres, l'angle d'élévation des feuilles estimé au milieu du limbe, la surface d'une seule feuille, l'épaisseur maximale d'une

TABLE 2 Variables environnementales utilisées dans l'étude

Abréviation	Description
SWI	Indice d'humidité du sol
pH	Niveau d'acidité/alkalinité du sol
Convexité	Mesure de la courbure de la surface du terrain
Résistivité	Résistivité électrique du sol
Matière organique	Quantité de matière organique présente dans le sol
Humidité	Humidité du sol.
GDD	Degré-jours de croissance
Dry	Masse sèche des déjections de mouton (g/m^2) : Indique l'abondance des déjections, utilisée comme proxy pour mesurer l'intensité du pâturage.

coupe transversale de feuille, la surface spécifique des feuilles, la teneur en azote des feuilles basée sur la masse, et la masse des graines (Table 3).

Analyse de données

Le choix des analyses de données, particulièrement statistiques, en amont de leur obtention permet d'éviter au maximum les tendances au "p-hacking".

Pour analyser les données, nous commençons par une première approche non statistique en utilisant des analyses en composantes principales pour visualiser les relations entre les traits fonctionnels et leurs variations majeures entre les espèces qui composent les communautés végétales. Dans un second temps, une analyse RLQ est utilisée en couplant les données environnementales (R), la matrice de présence/absence des espèces (L) et les valeurs des traits fonctionnels associées aux espèces (Q). Une analyse "Fourth-corner" est ensuite réal-

TABLE 3 Traits des plantes utilisés dans l'étude , d'après (Choler ,2005)[7]

Abréviation	Description
Hauteur	Hauteur végétative en centimètres.
Étalement	Étalement latéral maximal des plantes clonales en centimètres.
Angle	Angle d'élévation des feuilles estimé au milieu du limbe.
Surface	Surface d'une seule feuille.
Épaisseur	Épaisseur maximale d'une coupe transversale de feuille (évite la nervure médiane).
SLA	Surface spécifique des feuilles.
N_{masse}	Teneur en azote des feuilles basée sur la masse.
Graine	Masse des graines.

isée pour décrire le lien entre les traits fonctionnels et les variables environnementales en utilisant un modèle de type "5", qui permute les valeurs des espèces et celles des sites sans correction associée. Les communautés de traits fonctionnels de la pelouse d'Aravo sont définies via l'utilisation d'indices de similarité, puis à l'aide de la somme des carrés. Les communautés sont ensuite comparées par rapport aux valeurs des traits fonctionnels, et la comparaison des moyennes est effectuée via une ANOVA. Enfin, nous produisons des modèles de krigage pour les valeurs des traits fonctionnels, en ajustant les variogrammes de la meilleure façon possible.

Résultats

Il apparaît en premier lieu qu'il y a plusieurs communautés formées par des espèces, contrôlées avec des valeurs de traits fonctionnels propres. On distingue une corrélation importante entre certaines espèces et certains traits fonctionnels. La surface spéci-

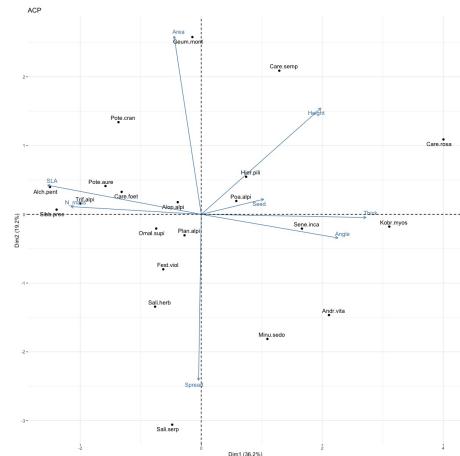


FIGURE 2 Analyse en composantes principales entre les espèces et les traits fonctionnels

fique (SLA) semble corrélée positivement avec la teneur en azote des feuilles (N_{masse}). À l'opposé, du point de vue des axes de l'analyse en composantes principales, on observe une corrélation positive importante entre l'épaisseur des feuilles (Thick) et l'angle d'élévation (Angle) des feuilles. La surface des feuilles (Area) semble corrélée négativement avec l'étalement latéral des plantes (Spread). Enfin, la surface spécifique des feuilles (SLA) semble corrélée négativement avec l'angle d'élévation des feuilles (Angle). (Figure 2) Les résultats de la RLQ nous indiquent une inertie de 57 % pour l'axe 1 et de 23 % pour l'axe 2, avec une inertie cumulée de 90 % pour les axes 1 et 2, ce qui indique que nos données sont assez bien représentées. Il semble exister un lien positif entre l'épaisseur des feuilles et le SWI. Cependant, une convexité importante couplée à une augmentation du pH semble avoir tendance à diminuer cette épaisseur, et les espèces choisiraient d'adopter des feuilles plus épaisses dans les cas où la ressource en eau est pauvre pour limiter leurs pertes. La quantité de matière organique disponible semble corrélée positivement avec une hauteur végétative importante, ce qui semble plutôt logique : la ressource étant abondante, les individus peuvent croître plus haut. Il est intéressant de noter aussi que les espèces présentant une SLA importante sont négativement corrélées à un environnement

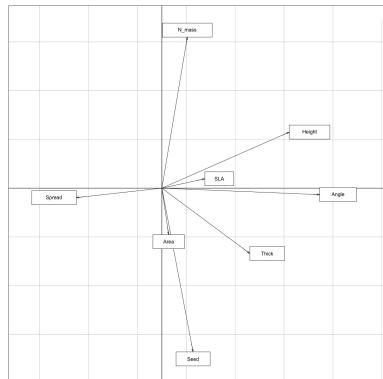


FIGURE 3 Résultats de la RLQ en X, l'axe 1 , en Y, l'axe 2, présentant la répartition des traits fonctionnels.

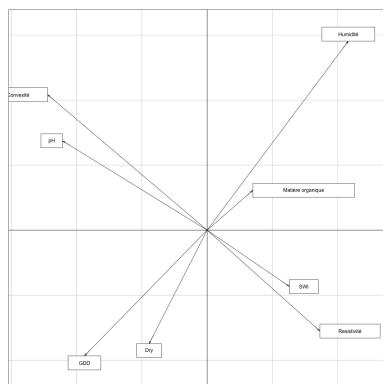


FIGURE 4 Résultats de la RLQ en X, l'axe 1 , en Y, l'axe 2,présentant la répartition des variables environnementales.

avec un degré-jours de croissance élevé. Il semblerait que ces espèces investissent dans une croissance rapide plutôt que dans un style de vie plus conservatif et à long terme.(Figures 3 et 4)

L'analyse "fourth corner" nous donne une information statistique sur les liens entre les traits fonctionnels et les variables environnementales. Dans un premier temps, il ressort que la plupart des variables environnementales semblent contrôler les traits fonctionnels, à l'exception de la matière organique, qui influence seulement positivement la hauteur des plantes ($r=0.12$), ou la présence de déjections de mouton, qui influence négati-

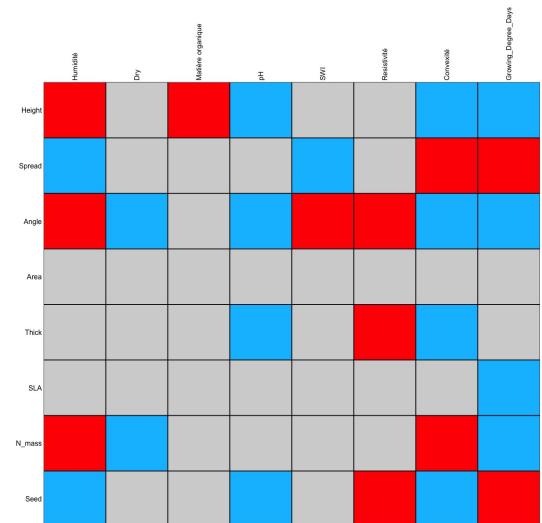


FIGURE 5 Graphique de l'analyse "fourth corner" : les zones bleues représentent les interactions négatives et les zones rouges les interactions positives.

tivement la teneur en azote des feuilles ($r=-0.19$). Les variables qui semblent le plus influencer l'angle de disposition des feuilles sont la convexité ($r=-0.20$) et le pH ($r=-0.25$), ce qui pourrait expliquer que nous trouvons majoritairement des Poaceae dans des milieux plutôt acides et avec des pentes importantes. Concernant l'étalement des plantes, le degré-jours de croissance semble jouer un rôle positif important ($r=0.16$), tout comme la convexité ($r=0.17$). À l'inverse, une humidité du sol importante pousserait les plantes à moins s'étaler ($r=-0.12$). Une zone plus plate avec une humidité importante accueillerait des espèces avec un étalement marqué, comme les Salix ou Androsace. Sur l'épaisseur des tiges, nous notons que le pH et la convexité jouent un rôle important. Ces variables sont corrélées négativement ($r=-0.20$ et $r=-0.17$) avec l'épaisseur des tiges. Les zones plates et acides accueilleraient des espèces avec des tiges plus robustes, utilisant des stratégies plus conservatrices, comme *Carex myosuroides* et *Androsace vitaliana*. La Surface Foliaire Spécifique (SLA) semble faiblement déterminée par le degré-jours de croissance de manière négative ($r=-0.11$), ce qui pourrait s'expliquer par le fait que les plantes exposées à l'air li-

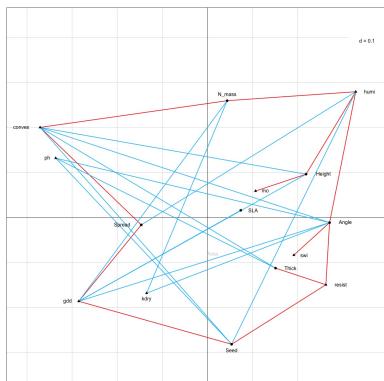


FIGURE 6 Graphique de l'analyse “fourth corner” : les flèches bleues représentent les interactions négatives et les flèches rouges les interactions positive.

bre plus tôt dans la saison investissent dans des feuilles plus grandes pour maximiser le captage de la lumière. La quantité d'azote dans les feuilles est curieusement corrélée négativement avec la quantité de déjections de mouton ($r=-0.19$). Les plantes avec une quantité d'azote faible sont plutôt des espèces à croissance lente et conservatrice. Les déjections de moutons se trouvent plutôt dans les parties plates, il est cohérent de trouver des espèces avec une faible quantité d'azote dans les feuilles, ce qui correspond également au lien avec le degré-jours de croissance ($r=-0.11$). De plus, la convexité est liée positivement avec la quantité d'azote dans les feuilles ($r=0.12$), ce qui valide le fait que les zones plates présentent une teneur en azote dans les feuilles plus faible. L'humidité joue un rôle important ($r=0.21$), ce qui pourrait s'expliquer par un accès plus important à l'azote dans les sols humides. Enfin, la masse des graines semble diminuer lorsque le pH est plutôt neutre ($r=-0.18$), lorsque le terrain est plutôt plat ($r=-0.14$), et en cas d'humidité importante ($r=-0.14$). La masse des graines est liée à la stratégie K. Ainsi, les endroits en pente accueilleraient des espèces utilisant une stratégie anémochorique. À l'inverse, les endroits plats accueilleraient plutôt des espèces à graines lourdes, comme *Geum montanum* ou *Trifolium alpinum*. (Figure 5 et 6)

Nous différencions les communautés végétales par leurs valeurs de traits fonctionnels en utilisant le pack-

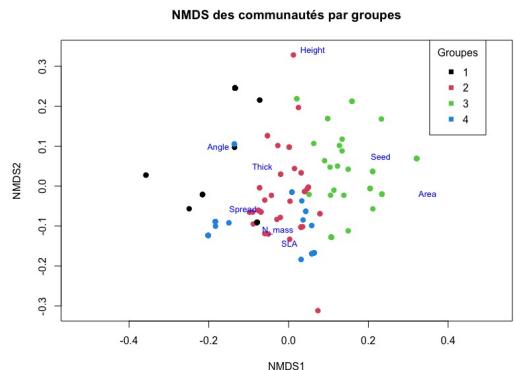


FIGURE 7 Graphique de la NMDS des communautés de traits fonctionnels.

age “vegan” [9]. Dans un premier temps, nous calculons un indice de dissimilarité avec la méthode de Bray-Curtis, puis nous déterminons un nombre de clusters $k = 4$ grâce à la méthode de la somme des carrés intra-cluster. Nous identifions ainsi quatre communautés de traits fonctionnels. Les différentes communautés semblent bien définies, avec un nombre d'observations relativement symétrique : pour la communauté 1, 67 observations ; pour la communauté 2, 58 observations ; pour la communauté 3, 73 observations ; et pour la communauté 4, 56 observations. La communauté 1 semble être contrôlée par l'angle des feuilles sur la tige. La communauté 2 est influencée par la masse d'azote foliaire, l'étalement latéral et l'épaisseur de la tige. La communauté 3 est associée à la masse des graines et à la surface des feuilles. Enfin, la communauté 4 semble être davantage contrôlée par la SLA (Surface Foliaire Spécifique), la masse d'azote foliaire et l'étalement latéral (Figure 7). Nous testons l'impact des variables environnementales sur les communautés de traits et constatons qu'il existe des différences significatives entre les communautés pour le pH (p-value = 0.07), le degré-jours de croissance (p-value < 0.001), la convexité (p-value < 0.01), le SWI (p-value < 0.001), les fèces de mouton (p-value < 0.001) et l'humidité (p-value < 0.001).(Figure 8) Ces résultats sont complétés par l'utilisation d'une NMDS pour visualiser la distribution des communautés de traits fonctionnels (Figure 7).

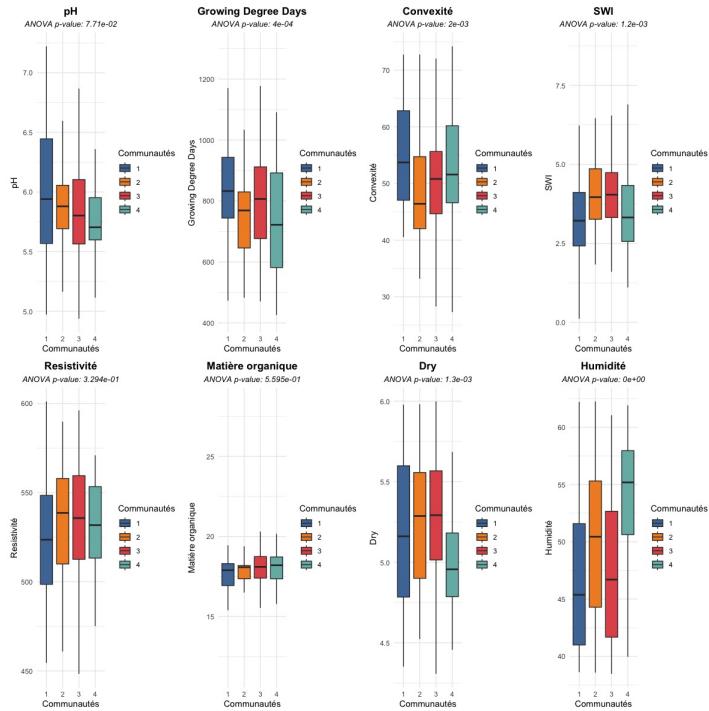


FIGURE 8 Graphiques en boîte à moustaches comparant les différentes communautés de traits fonctionnels en fonction des variables environnementales.

Discussion

Les résultats nous indiquent que la communauté d'Aravo est diversifiée d'un point de vue fonctionnel. (Choler, 2005)[7] déterminait 12 communautés végétales. Nous avons déterminé 4 communautés de traits fonctionnels définies par plusieurs variables environnementales. Nous aurions aimé travailler avec d'autres données météorologiques comme le vent, par exemple, pour voir s'il existait un lien. À propos des résultats des comparaisons des communautés, même si statistiquement il semble exister des différences pour les variables énoncées dans les résultats, les intervalles entre le premier et le troisième quartile se chevauchent souvent. Sur l'analyse RLQ, nous avons obtenu des inerties assez intéressantes qui semblaient bien capturer les variations, et nous retrouvons des résultats légèrement similaires à ceux de (Choler, 2005)[7] 20 ans après. Cela peut s'expliquer par le nombre d'espèces utilisées : il utilisait

82 espèces, tandis que nous en utilisons 21, car notre jeu de données contenait en fait 2, voire exceptionnellement 3 espèces majoritaires. Enfin, nous n'avons pas testé de lien entre les variables environnementales. Cependant, il est probable qu'il en existe et qu'il aurait un impact sur les analyses, particulièrement avec la pente et la convexité, qui pourraient en fait influencer fortement les autres variables environnementales. Dans un premier temps, nous souhaitions faire analyser les photos de communautés végétales par l'intelligence artificielle afin de gagner du temps et d'explorer le potentiel de nouveaux outils que nous aurions aimé intégrer à nos domaines d'études. Cependant, par manque de temps et de moyens, nous n'avons pas pu finaliser ce projet. Nous avions tenté, dans un premier temps, de faire analyser l'ensemble des photos par ChatGPT d'OpenAI, mais le modèle produisait trop d'erreurs, ce qui aurait été coûteux en temps pour les corriger. Nous avons également

essayé d'utiliser l'API de Pl@ntNet pour analyser les photos. Bien qu'extrêmement performante sur des photos comportant une seule espèce, l'analyse d'une communauté végétale reste encore limitée. Même en découplant les photos en plus petites parties, nous n'avons pas poursuivi cette idée, faute de temps. Cependant, un projet est en cours de développement sous la forme d'un concours (PlantCLEF 2025, financé par "The European Union's Horizon research and innovation program") qui vise à analyser une communauté végétale à partir d'une photo. Thomas y participe sous sa propre bannière. Enfin, nous avons tenté de construire un modèle de deep learning via les bibliothèques "Keras" et "TensorFlow" en utilisant les photos issues du site d'Aravo. Cependant, par manque de données, de puissance de calcul, de connaissances et de temps, nous avons également dû abandonner ce projet. Nous avons éliminé les données sur *Nardus stricta* de nos analyses, bien que sa recolonisation soit d'actualité sur le site d'Aravo. Cependant, nous avons recherché des valeurs de traits fonctionnels pour l'espèce grâce à la base de données "TRY". Nous avons trouvé des valeurs pour certains traits en lien avec les autres espèces, mais, pour éviter des erreurs de mesure, nous avons préféré ne pas mélanger plusieurs sources de données, ce qui aurait pu réduire la qualité des analyses. Nous avons utilisé des méthodes de krigage pour déterminer les valeurs des données environnementales. Nous avions d'autres facteurs à intégrer, mais certains modèles ne convergeaient pas correctement malgré de nombreux essais infructueux. Nous avons donc dû abandonner ces facteurs. Les valeurs de GDD proviennent d'un krigage réalisé par Camille Masson et Ambre Bichard. Nous leur faisons entièrement confiance quant à la qualité de leur modélisation.

Conclusion

En adoptant une approche fonctionnelle, nous nous affranchissons du caractère spécifique des espèces. À une très petite échelle, dans une pelouse alpine, nous avons déterminé que la pelouse d'Aravo présente une diversité fonctionnelle importante. Selon les parcelles, nous observons des variations dans la composition des

communautés végétales, qui se traduisent par des différences dans leur composition fonctionnelle. Nous avons identifié quatre communautés de traits fonctionnels et déterminé que ces communautés sont différencierées par plusieurs variables environnementales, telles que le pH du sol, le GGD (Growing Degree Days), la convexité du terrain, le SWI (Stream Wetness Index), l'humidité et la masse de fèces. Ces observations traduisent une mosaïque de facteurs qui influencent la composition des différentes communautés végétales. À l'avenir, il serait nécessaire de déterminer la causalité exacte de chacun de ces facteurs sur la structure et le fonctionnement des communautés végétales. L'utilisation de nouvelles contraintes environnementales, ainsi que la prise en compte de mécanismes tels que la facilitation ou la compétition entre espèces, permettrait d'affiner notre compréhension des communautés végétales. Enfin, dans un contexte de changement climatique, l'étude des communautés d'Aravo sur une échelle de temps plus longue et avec un suivi annuel pourrait offrir des perspectives sur l'évolution de ces communautés dans le futur.

Remerciements

Nous remercions chaleureusement le Jardin du Lautaret pour son accueil et son soutien tout au long de la semaine. Nous sommes également reconnaissants envers les encadrants de l'Université Grenoble Alpes(Philippe choler , Baptiste nicoud , Sylvain Pasquet) (UGA) et de l'Université Savoie Mont Blanc(Jean Christophe Clément , Jérôme Poulenard, Nicolas Bonfanti) (USMB) pour leur accompagnement. Enfin, nous adressons nos remerciements aux étudiants, autant présents cette année 2024 que ceux des années précédentes, pour leurs précieuses contributions à la collecte des données. Nous souhaitons aussi remercier Hugo Gresse et Pierre Bonnet de Pl@ntNet pour leur aide et leurs réponses à nos questions sur l'utilisation de l'API, ainsi qu'Ambre Bichard et Camille Masson pour nous avoir fourni le krigage sur le GDD.

References

- [1] Körner C, Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Book 1999;.
- [2] Pauli H, Gottfried M, Dullinger S, Abdaladze O, Akhalkatsi M, Alonso JLB, et al. Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Summits. *Science* 2012;336(6079):353–355. <https://www.jstor.org/stable/41584709>, publisher: American Association for the Advancement of Science.
- [3] Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM. Incorporating Plant Functional Diversity Effects in Ecosystem Service Assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 2007;104(52):20684–20689. <https://www.jstor.org/stable/25450961>, publisher: National Academy of Sciences.
- [4] Siefert A, Ravenscroft C, Althoff D, Alvarez-Yépez JC, Carter BE, Glennon KL, et al. Scale dependence of vegetation-environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. *Journal of Vegetation Science* 2012;23(5):942–951. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1654-1103.2012.01401.x>, _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1654-1103.2012.01401.x>.
- [5] Callaway RM, Walker LR. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 1997;78(7):1958–1965.
- [6] Choler P, Michalet R, Callaway RM. Facilitation and Competition on Gradients in Alpine Plant Communities;.
- [7] Choler P. Consistent Shifts in Alpine Plant Traits along a Mesotopographical Gradient. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 2005;37(4):444–453. <https://www.jstor.org/stable/4095863>, publisher: [Regents of the University of Colorado, a body corporate, contracting on behalf of the University of Colorado at Boulder for the benefit of INSTAAR, INSTAAR, University of Colorado].
- [8] Dray S, Dufour AB. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* 2007;22(4):1–20.
- [9] Oksanen J, Simpson GL, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, et al. vegan: Community Ecology Package; 2024, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>, r package version 2.6-8.
- [10] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 2002;16(5):545–556. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>, _eprint: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>.
- [11] Cadotte MW, Carscadden K, Mirochnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 2011;48(5):1079–1087. <https://www.jstor.org/stable/41318853>, publisher: British Ecological Society.
- [12] Callaway RM, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 2002 Jun;417(6891):844–848. <https://www.nature.com/articles/nature00812>.
- [13] Dray S, Choler P, Dolédec S, Peres-Neto PR, Thuiller W, Pavoine S, et al. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 2014 Jan;95(1):14–21. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/13-0196.1>.
- [14] Dray S. A tutorial to perform fourth-corner and RLQ analyses in:.
- [15] Geostatistics in Ecology: Interpolating With Known Variance on JSTOR;. <https://www.jstor.org.univ-smb.idm.oclc.org/stable/1938482?seq=3>.
- [16] Ver Hoef JM. Kriging models for linear networks and non-Euclidean distances: Cautions and solutions. *Methods in Ecology and Evolution* 2018;9(6):1600–1613. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/2041-210X.12979>, _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/2041-210X.12979>.
- [17] Lyu Q, Tan J, Zapadka ME, Ponnatapura J, Niu C, Myers KJ, et al. Translating Radiology Reports into Plain Language using ChatGPT and GPT-4 with Prompt Learning: Promising Results, Limitations, and Potential. *Visual Computing for Industry, Biomedicine, and Art* 2023 May;6(1):9. <http://arxiv.org/abs/2303.09038>, arXiv:2303.09038 [physics].
- [18] Grime JP. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal*

- of Vegetation Science 2006;17(2):255–260.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x>, _eprint:
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x>.
- [19] De Bello F, Thuiller W, Lepš J, Choler P, Clément JC, Macek P, et al. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. Journal of Vegetation Science 2009;20(3):475–486.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1654-1103.2009.01042.x>, _eprint:
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1654-1103.2009.01042.x>.
- [20] Violle C, Garnier E, Lecoëur J, Roumet C, Podeur C, Blanchard A, et al. Competition, traits and resource depletion in plant communities. Oecologia 2009 Jul;160(4):747–755. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1333-x>.
- [21] Wang WM, Li ZL, Su HB. Comparison of leaf angle distribution functions: Effects on extinction coefficient and fraction of sunlit foliage. Agricultural and Forest Meteorology 2007;143(1-2):106–122.