

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE DE RENNES

ECOLE DOCTORALE N° 600
Ecologie, Géosciences, Agronomie, Alimentation
Spécialité : *Ecologie Evolution*

Par

Mathilde DANO

40 ans de changement des communautés végétales à l'échelle régionale : cas des landes et des prairies du Massif Armoricaïn

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le mardi 2 décembre 2025
Unité de recherche : UMR CNRS 6553 ECOBIO

Rapporteurs avant soutenance :

Estelle Langlois
Blaise Touzard

Professeure, Université de Rouen Normandie
Professeur, Université de Bordeaux

Composition du Jury :

Président : Cendrine Mony
Examineurs : Marie-Lise Benot
Grégory Loucougaray
Estelle Langlois
Blaise Touzard

Professeure, Université de Rennes
Maître de conférences HDR, Université de Bordeaux
Chargé de recherche, INRAE Lyon-Grenoble
Professeure, Université de Rouen Normandie
Professeur, Université de Bordeaux

Directrice de thèse : Gabrielle Thiébaud
Co-encadrants de thèse : Vincent Jung
Simon Chollet

Professeure, Université de Rennes
Maître de conférences, Université de Rennes
Maître de conférences, Université de Rennes

40 ANS DE CHANGEMENT DES COMMUNAUTÉS
VÉGÉTALES À L'ÉCHELLE RÉGIONALE

CAS DES LANDES ET DES PRAIRIES DU MASSIF
ARMORICAIN

Thèse de Doctorat
Spécialité Ecologie, Evolution

Par Mathilde Dano
Laboratoire Ecobio, Université de Rennes





« Les demoiselles de Langon », site mégalithique sur lande à Langon (Ille-et-Vilaine).
En haut, carte postale datant d'environ 1910 (© éditeur A. Lamiré, collection Musée de la carte postale de Baud) ; en bas, vue de 2025.

« Mon cœur est en morceaux, le paysage en miettes »

Aragon, poème Secousse

Remerciements

C'est avec une joie immense, une légère appréhension d'oublier involontairement quelqu'un et une larme à l'œil quand même que je rédige ces remerciements, qui sont bien peu de choses face à celles et ceux que j'aimerais remercier pour cette thèse.

En premier lieu, je remercie les membres du jury, Estelle Langlois, Blaise Touzard, Cendrine Mony, Marie-Lise Benot et Grégory Loucougaray d'avoir accepté de faire partie de mon jury. Je tiens à exprimer ma gratitude pour l'attention portée à mon manuscrit et pour les retours constructifs qui ont pu enrichir nos échanges.

Merci à mon encadrement de thèse, merci pour vos enseignements, votre accompagnement et pour m'avoir permis de mener à bien ce travail ! Bien joué à Simon et Vincent, d'avoir fouillé les cartons à jeter et les bibliothèques empoussiérées pour dégoter tout ce matériel scientifique et ainsi donner naissance à ce projet de thèse. Je suis contente d'avoir pu en faire partie. Merci à Gabrielle d'avoir suivi mon travail avec bienveillance et de m'avoir encouragée quand je n'y voyais plus très clair.

Je remercie Tanguy Doare et Léo Drapier, qui ont été mes premiers et seuls stagiaires pour ce travail ! Nous n'étions pas de trop pour faire tout ce terrain et toute cette saisie de données ! Un grand merci pour votre travail, vos recherches et pour ces aventures sur ce monticule hercynien, au milieu des ajoncs, des tiques, des ronces, pour ces missions de terrain ponctuées par quelques chutes et même de l'auto-stop, mais beaucoup de volonté et de succès ! Petite dédicace à Tanguy avec qui j'ai pu partager la saisie des données de Michel sur format raisin en feuilles pliantes perforées des années 80 qui a nécessité un petit système D et une concentration d'une volonté granitique.

Je remercie également les membres de mon comité de suivi, Aude Ernoult, Déborah Closset-Kopp, Sébastien Bonthoux et Didier Néreaudeau, pour leur écoute, leurs conseils avisés et leurs encouragements.

Merci au laboratoire Ecobio pour l'aide administrative et technique, nécessaire pour effectuer ce travail de recherche. Je remercie par la même occasion l'école doctorale, et particulièrement Anne-Joëlle Chauvin pour sa disponibilité, son aide et pour les ressources mises à disposition des doctorant.e.s.

Un grand merci à Francesco De Bello et à son équipe ! Je vous remercie de m'avoir accueillie si chaleureusement dans votre laboratoire de Moncada ! Merci pour ses moments de science, pour m'avoir appris tant de choses sur votre discipline, votre région, et pour m'avoir permise de parler de mon travail et de vous accompagner sur le terrain, dans les landes espagnoles. Merci aussi pour les réunions et réflexions autour des spécialités valenciennes, ce fut productif et très agréable, j'en garderai un souvenir indéfectible.

J'adresse également mes remerciements les plus sincères à toutes les personnes avec qui j'ai pu partager de beaux moments pendant les trois dernières années, dont beaucoup sont devenus des amis. Tout d'abord, mes compagnons du bureau 136 et associés, Laëtitia, Kevin, Mathieu, Romain, Elsa, Aël, Vincent, Hugo, Léa, Sarah avec qui j'ai pu partager un bureau en toute quiétude (même pendant les travaux, c'est dire) et avec qui j'ai pu partager des discussions scientifiques de tout horizon souvent autour de café vanille, des bactéries ferroxydantes, aux vers de terres en passant par la vermiculite et j'en passe !

Les copains de galères, les doctorant.e.s, post-doctorant.e.s, Floriane, Léna, Nolenn, Axel, Vincent, Constance, Chloé, Hugo, Thibault, Alisa, Charly, Diane, Bréa, Corentin, ... (les trois petits points englobent encore toutes celles et ceux avec qui j'ai partagé l'expérience du doctorat, qui ont été important.e de façon ponctuelle, certes, mais sincère et je vous remercie !). Je suis ravie d'avoir pu intégrer ce maillage de soutien, de partage, de causeries et de marrade ! Nous avons formé une belle équipe et cela durera au gré des vents futurs, je suis toujours partante pour une sortie !

Merci à tous mes copains ! Merci à celles et ceux qui ont fait le déplacement pour ma soutenance et pour tous vos messages et moments incroyables passés ensemble durant toutes ces années ! Merci d'être là ! Merci à celles et ceux qui ont pu me relire avant l'envoi (Diane, Floriane, Vincent, Antoine, Benoît), j'apprécie le coup de main, vous m'avez bien aidée à adopter un œil extérieur sur ce travail ! Petite mention spéciale quand même pour ma chère amie et collègue Clémence. Depuis le stage de M2 quand même, puis en thèse avec tout autant de rigolade, de soutien, merci d'avoir été là. C'est bientôt le top départ des projets à venir, hâte que cela prenne forme (Le pinceau de l'inspiration me chatouille la fibre picturale comme dit Achille Talon) ! Merci à Laetitia, collègue de bureau de la première heure ! Depuis les discussions de parentalité nouvelle jusqu'à l'Insolent festival, en passant par le sempiternel café vanille et cookie délicieux, heureuse de t'avoir rencontrée ! De la même façon, merci à Vincent, collègue de bureau arrivé à mi-parcours. Je suis ravie de notre entraide, de nos blagues peu importe la couleur de nos rires ! Bon courage pour la fin de vos projets, je serai en coulisses pour vous sortir la tête de l'eau et vous aider du mieux que je puisse.

Je voulais également dédier une partie de ces remerciements aux personnes avec qui j'ai partagé de nombreuses activités « extra-scolaires » diverses et variées ! Merci à Olivier Norvez, Nicolas Dubos, Loïc Turmel et l'équipe de Radio Rennes pour notre émission radio (en espérant que l'aventure reprenne avec un collectif plus que jamais inspiré !). Merci à Pauline Bisiaux du musée de la carte postale de Baud, ainsi que les intermédiaires des différents musées en Bretagne. Je vous remercie du temps que vous avez accordé à mes petites idées ! Merci aux enseignantes Sophie Dalibot et Christelle Huiban de m'avoir confiée leurs classes de collégiens pour exposer mon travail et parler de parler de botanique, de sciences et de paysages. Merci à Julien Le Bonheur et Sarah Kitar pour m'avoir accompagnée lors de la création de mon visuel et de mon texte pour MT180, de leurs conseils et de leurs encouragements qui nous ont amenés à aimer et recommander cette expérience ! Je tiens à remercier l'ensemble des organisateurs et les personnels techniques œuvrant pour l'évènement.

Je tiens à faire une mention spéciale à toutes les personnes travaillant dans les structures de préservation du patrimoine naturel, aux associations, bénévoles et passionnés de notre environnement. Si tout avait été d'ores et déjà détruit, cette thèse n'aurait guère lieu. Pareillement, merci à toutes les personnes des collections des musées, des collections des universités, aux collectionneurs, à toutes les petites fourmis accumulant des morceaux de notre histoire et de notre patrimoine. Ce sont autant de fragments que d'informations pour comprendre, illustrer et étudier notre rapport au monde !

Plus spécifiquement pour la réalisation de cette thèse, je remercie chaleureusement tous les botanistes dont j'ai pu utiliser les données. Grâce à vos notes, votre rigueur et la qualité de l'archivage des documents récupérés, nous sommes en mesure d'avoir de nouvelles pierres à l'édifice de nos connaissances sur l'évolution des landes et prairies du Massif Armoricaïn. Merci donc à Marie-Thérèse Glémée, Françoise Forgeard, Françoise Rozé, Bruno De Foucault, Bernard Clément, Jean Touffet, Michel Colombet, Constant Van der Berghen, Michel Le Normand, Louis Donal, Luc Brunerye, Bellanger, Bonzongo, Boulmer-Debonne, Boubouac'h, Louis Caradec, Cerez, Dazord, Drogo, Giraud, Jean-Claude Gloaguen, Guéguen, Guilloux, Guisse, Le Goffic, Le Menn, Le Thiec, Olivry, et toutes les personnes (sensiblement du laboratoire ECOBIO) dont je n'ai que les initiales ; JC, JCF, CB, SR, MG, DC, LD, BB, CF et merci à tous leurs collaborateurs et collaboratrices !

Et enfin, je n'aurais jamais réussi sans le soutien sans faille de mes proches. Merci de m'avoir élevée dans la découverte et le respect de la nature. Merci de m'avoir soutenue dans ces études sans fin (la voilà), dans mes projets et dans la vie. Merci et gros bisous à mes parents Gilles et Valérie, mon petit frère Guillaume, mes grands-parents et à ma famille. Merci de m'avoir tant appris et d'être toujours à mes côtés, je vous aime.

Merci à mon Benoît – et à sa famille par la même occasion –, tu es le meilleur coéquipier que je puisse rêver. Merci pour ton soutien inconditionnel, merci de prendre soin de moi, de m'avoir épaulée à chaque étape, de m'avoir donné confiance (et bravo quand même tu as résisté aux rythmes et émotions d'une doctorante ça vaut un petit diplôme Bizzbuster). Merci du fond du cœur.

Je pourrais remercier encore une foule de personnes ayant pu participer à qui je suis aujourd'hui et qui m'ont aidé à voir les choses à ma façon. Merci à mes boules de poil qui ont assisté à mes études sans jamais rien n'y comprendre, particulièrement Frilous qui, au vu de l'activité de ces journées, dormait sûrement pour deux. Je vais clore cette tirade en disant que je suis sincèrement reconnaissante (avant de me retrouver à remercier mon café du matin, les fins d'après-midi ensoleillées d'automne ou un ordinateur endurent, bref).

Merci merci merci.

(Merci aux lectrices et lecteurs qui ouvriront par devoir, par choix ou par hasard ce document)

Bonne lecture !

A handwritten signature in black ink, appearing to be a stylized name or set of initials, located in the bottom right corner of the page.

Table des matières

REMERCIEMENTS	1
LISTE DES ENCADRES	3
LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX.....	3
LISTE DES ILLUSTRATIONS	5
LISTE DES CONTRIBUTIONS	6
I. Publications scientifiques	6
II. Communications orales	6
III. Encadrements de stages.....	7
IV. Application	7
FINANCEMENTS.....	8
DROITS D'AUTEURS	9
CHAPITRE 1. INTRODUCTION GENERALE	11
AVANT-PROPOS.....	12
INTRODUCTION	15
I. Fondements conceptuels de l'assemblage des communautés végétales	15
II. Évolution temporelle et impacts des pressions environnementales sur les communautés végétales	21
III. Les milieux agropastoraux : héritage culturel et enjeux de conservation à l'échelle européenne.....	27
IV. Architecture de la thèse	40
CHAPITRE 2. MATERIEL & METHODES	43
I. Le Massif Armoricaïn	44
II. Les landes et les prairies du Massif Armoricaïn	54
III. Réenquôte à long-terme de la végétation des landes et des prairies du Massif Armoricaïn	61
IV. Analyses.....	67
CHAPITRE 3. EVOLUTION DES LANDES.....	77
I. Introduction du chapitre	78
II. Cinquante ans de changement de végétation à l'échelle régionale dans les landes atlantiques.....	79
III. Etude des types de landes par une approche de diversité beta temporelle et analyse des tendances des espèces.....	95
CHAPITRE 4. EVOLUTION DES PRAIRIES	101
I. Introduction du chapitre	102
PARTIE A	105
II. Changement à long terme de la végétation dans les prairies semi-naturelles à l'échelle régionale.....	105
PARTIE B	135
III. L'approche par les couleurs pour visualiser les ressources florales et sensibiliser sur le déclin des communautés végétales	135

PARTIE C	138
IV. Evolution de la diversité fonctionnelle des prairies.....	138
CHAPITRE 5. EVALUER LES HABITATS NATURELS AVEC LA DIVERSITE SOMBRE	151
I. Introduction du chapitre	152
II. Diversité sombre et pool d’habitat : une approche combinée.....	153
III. Compléments : Planifier les mesures de conservation à l’échelle régionale.....	167
CHAPITRE 6. DISCUSSION ET PERSPECTIVES	177
I. Evolution du devenir des landes et des prairies.....	178
II. Evolution des paramètres des communautés végétales	185
III. Modifications de la composition des communautés.....	189
IV. Applications à la conservation des landes et des prairies	192
PERSPECTIVES	195
I. Vers une approche multidisciplinaire.....	195
II. Améliorer les connaissances sur le fonctionnement et l’évolution des communautés végétales	197
III. Prise en compte du système socioculturel	202
CONCLUSION GENERALE	212
BIBLIOGRAPHIE GENERALE	- 215-
ANNEXES	I
S.1. Matériel supplémentaire Chapitre 3 : Evolution des landes.....	II
S.2. Matériel supplémentaire Chapitre 4 : Evolution des prairies	XXI
S.3. Matériel supplémentaire Chapitre 5 : Dark Diversity	XXXV
ANNEXES ‘VIE DOCTORALE’	LI

Liste des encadrés

Encadré 1 : Cinq causes de la crise mondiale de la biodiversité	14
Encadré 2 : Trois niveaux classique de diversité : alpha, beta, gamma	25
Encadré 3 : Origine des végétations de landes et des prairies	33
Encadré 4 : Directive « Habitats » et réseau Natura 2000	38
Encadré 5 : Apports de l'étude de la végétation dans les suivis à long terme	62
Encadré 6 : Echantillonnage des communautés végétales.....	63
Encadré 7 : Naturalité et notion d'intégrité biophysique.....	181
Encadré 8 : Les Zones Ateliers (ZA).....	199
Encadré 9 : Cas du massif des landes de Lanvaux	204
Encadré 10 : Projet Enquête régionale "bien-être et paysages bretons" : participez !	206

Liste des figures et des tableaux

Figure 1.1 : Principaux processus ou filtres qui structurent une communauté végétale suivant la communauté. Issu de Lortie <i>et al.</i> , 2004.	19
Figure 1.2 : Relations hiérarchiques entre les ensembles globaux et la communauté focale. D'après Götzenberg <i>et al.</i> , 2012 ; Cornell & Harrison, 2014 et Zobel, 1997.	20
Figure 1.3 : Schéma de succession naturelle. Modifié d'après Pooter <i>et al.</i> , 2023.	22
Figure 1.4 : Schéma des différents aspects de la diversité bêta dans un paysage hypothétique. Modifié d'après Heino <i>et al.</i> , 2024.	25
Figure 1.5 : Changements globaux à long terme dans les anthromes et les populations de 10 000 avant notre ère (AEC : avant l'ère commune) à 2020 en Europe. Modifié d'après Ellis <i>et al.</i> , 2021.	28
Figure 1.6 : Evolution des modes d'occupation des sols en Bretagne	31
Figure 1.7 : Photographies anciennes de scènes agricoles (© collections du musée de Bretagne).....	32
Figure 1.8 : Distribution des formations prairiales naturelles et semi-naturelles et des landes et fourrés tempérés. Modifié d'après Kudrnovsky <i>et al.</i> , 2020.....	37
Figure 2.1 : Localisation et relief du Massif Armoricaïn dans le nord-ouest de la France	44
Figure 2.2 : Carte géologique simplifiée du Massif Armoricaïn.....	45
Figure 2.3 : Climat de la zone d'étude.	47
Figure 2.4 : Températures annuelles (en degré Celsius °C) sur la période 1951-2022- et précipitations moyennes mensuelles et annuelles sur la période 1945-2022 issues des 147 stations météorologiques présentes sur le Massif Armoricaïn.	48
Figure 2.5 : Evolution de la population et du nombre d'habitants en Bretagne depuis 1800.....	52
Figure 2.6 : Carte des aires protégées présentes sur le Massif Armoricaïn.	53
Figure 2.7 : Quelques espèces caractéristiques des landes.	55
Figure 2.8 : Photographies des différents types de landes présents sur le Massif Armoricaïn.....	56
Figure 2.9 : Quelques espèces caractéristiques des prairies.....	58
Figure 2.10 : Photographies des quelques types de prairies présents sur le Massif Armoricaïn.	59

Figure 2.11 : Types de relevés disponibles pour le rééchantillonnage. D'après Kapfer <i>et al.</i> , 2017 et Chytry <i>et al.</i> , 2014.	61
Figure 2.12 : Echelle de Braun-Blanquet.	63
Figure 2.13 : Distribution des intervalles de temps entre l'échantillonnage historique et la réenquête pour les landes et les prairies.	64
Figure 2.14 : Distribution géographique des placettes de végétation de surveillance à long terme du réseau européen <i>Resurvey Europe</i> et de ma thèse conduite au sein du Massif Armoricaïn.	66
Figure 2.15 : Schéma des différents pools d'espèces considérés et leurs tendances entre les périodes d'échantillonnage. Modifié d'après Kasari-Toussaint <i>et al.</i> , 2016.	73
Figure 2.16 : Schéma de co-occurrence. (Issu de Lewis & Pärtel, 2016)	74
Figure 3.1 : Clé de détermination des types d'habitat de landes.	80
Figure 3.2 : Changements de composition des landes avec les pertes et gains d'espèces entre chaque communauté de landes humides, mésophiles, sèches et pelouses.	96
Figure 3.3 : Espèces perdants et gagnants sur 40 ans dans les landes armoricaines.	97
Figure 3.4 : Photographies de certaines espèce perdantes et gagnantes des landes.	99
Figure 4.1 : Evolution des modes d'occupation des sols agricoles en France et des régions présentes sur le Massif Armoricaïn. Modifié d'après Preux, 2019.	103
Figure 4.2: Clé de détermination des types d'habitat de prairies.	106
Figure 4.3 : (a) Location of the Armorican massif (grey) in the northwest of France. (b) Geographic distribution of all vegetation sampling sites included in the study (n=285).	113
Figure 4.4: Sankey diagram of changes between the historical and the current habitat type based on a categorization of the surveys using species composition.	118
Figure 4.5: Boxplots showing (a) species richness, (b) richness of obligately insect-pollinated plants species and (c) abundance of obligately insect-pollinated plants species, (d) vegetation conservation status index (VCS index), and (e) range-rarity richness (RRR index) between the two survey periods for each historically type of remnant grassland datasets.	119
Figure 4.6: Boxplots showing community-weighted means of the Ellenberg indicators values (CWM EIV) of (a) soil moisture, (b) light availability, (c) soil nutrient availability and (d) temperature between the two survey periods for the mesic grasslands (N=50) and the wet grasslands (N=142).	120
Figure 4.7: B-C plots showing relative importance of species losses and species gains between each community of (a) mesic grasslands and (b) wet grasslands. (c) Bray-Curtis distance-based redundancy analysis (db-RDA) ordination plot showing changes in community composition constrained by a factor representing the two-sampling period and the historical grasslands types.	121
Figure 4.8: Losers and winners over 40 years in armorican grasslands.	122
Figure 4.9 : Evolution des couleurs dans les prairies résiduelles.	136
Figure 4.10 : Boxplots showing the temporal changes between the two-sampling period in (A) the observed community—measured as species richness, functional diversity (mean pairwise dissimilarity, MPD), and Rao's quadratic entropy—and (B) the log-ratio of observed community to dark diversity for species richness – which corresponded to the completeness index), MPD, and the standardized effect size (SES) of Rao's quadratic entropy relative to a null expectation.	146
Figure 4.11 : Boxplots showing temporal changes between the two-sampling period in (A) the observed community—quantified for specific functional traits and (B) the log-ratio of observed to dark-diversity values for the same traits.	146
Figure 5.1 : Cadre conceptuel permettant d'évaluer conjointement l'état de conservation et le potentiel de restauration des communautés végétales à partir de leur composition observée et de la diversité sombre (modifié d'après Chollet <i>et al.</i> , 2025).	154

Figure 5.2 : Classement des sites selon le niveau de dégradation et la potentialité de leur végétation	156
Figure 5.3: A) Carte des secteurs paysagers du Massif Armoricain et B) Localisation des relevés de végétation en landes et en prairies.....	169
Figure 5.4 : Boxplots montrant l'état de conservation de la végétation (indice VCS ; A-B) et de la complétude des communautés (C-D) des communautés de landes (à gauche ; A-C) et des prairies (à droite ; B-D) pour différents ensembles paysagers.	171
Figure 5.5 Classement des sites selon le niveau de dégradation et la complétude de leur végétation..	172
Figure 5.6 : Photographies aériennes de sites au sein des Monts d'Arrée.	174
Figure 5.7 : Date des différents aménagements fonciers (remembrement) dans l'Ouest. Issue de Pauchard <i>et al.</i> , 2016.	175
Figure 6.1 : Synthèse des diagrammes de Sankey des landes et prairies montrant les changements entre le type d'habitat historique et le type d'habitat actuel sur la base d'une catégorisation des relevés utilisant la composition des espèces.	178
Figure 6.2: Gradients et processus des trois facettes de naturalité (<i>i.e.</i> intégrité biophysique, spontanéité, continuités spatio-temporelles). Tiré de Guetté <i>et al.</i> , 2018.	181
Figure 6.3 : Photographie aérienne de 1965-1980 et de 2025 du golf de Ploemeur (Morbihan).	182
Figure 6.4 : Secteur dans le canton de Questembert, au pont Dréno (commune de Le Cours, Morbihan).	183
Figure 6.5 : Evolution de prairies en Ille-et-Vilaine depuis les années 1970.	184
Figure 6.6 : Synthèse des réponses des paramètres des communautés de landes et de prairies dont les résultats sont présentés dans les chapitres 3 et 4 pour chaque métrique entre les époques pour les différents ensembles de données testés.	186
Figure 6.7 : Synthèse du nombre d'espèces perdantes (en rouge), stables (en gris) ou gagnantes (en vert) au sein des prairies résiduelles (N = 180 espèces) et des landes (N = 78 espèces).	189
Figure 6.8: Modèle conceptuel d'un anthroposystème combinant des systèmes écologiques et socioculturels par le biais d'interactions héréditaires et dépendantes. Modifié d'après Ellis, 2015.	196
Figure 6.9 : Cartographie de deux secteurs étudiés par des sources historiques.	198
Figure 6.10: Photographie des landes de Lanvaux en 1900 et en 2023.	204
Figure 6.11 : Photographies du littoral nord près de Plouha, du viaduc des gorges du Daoulas et de l'espace naturel des landes de Liscuis vers les années 1960 et en 2024.	208

Liste des illustrations

Illustration 2-1 : « <i>Landes de Pors Leonnec</i> », Henri Rivière (1864-1951)	54
Illustration 3-1 : « Les pins de Plédéliac » par Alexandre Ségé (1819-1885),	81
Illustration 3-2 : « Baie de Launay » par Henri Rivière (1864-1951).....	84
Illustration 4-1 : « Paysage d'été devant une ferme », Alexandre Ségé (1819-1885).	108
Illustration 6-1 : Quelques exemples de représentations picturales.	211
Illustration 6-2 : Visuel utilisé pour la finale régionale de "Ma thèse en 180 secondes"	LV

Liste des contributions

I. Publications scientifiques

Chollet, S.*, **Dano, M.***, Thiébaud, G., Jung, V., 2025. Dark diversity and habitat conservation status: Two sides of the same coin for conservation and restoration? *Ecological Indicators* 170, 112990. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.112990>

* Both authors equally contributed to the paper and share first authorship

Dano, M., Jung, V., Thiébaud, G., Chollet, S., 2025. Fifty years of regional-scale vegetation change on Atlantic heathlands. *Biological Conservation* 308, 111210. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111210>

Dano, M., Chollet, S., Thiébaud, G., Jung, V., 2025. Long-term vegetation change in semi-natural grasslands at a regional scale. *In preparation*.

Dano, M., De Bello, F., Jung, V., Chollet, S., Thiébaud, G., 2025. Unveiling grassland simplification trends: insights from functional and dark diversity. *In preparation*.

II. Communications orales

Dano, M., **Jung, V.**, Thiébaud, G., Chollet S., 2024. Ecological consequences of 50 years of changes in plant biodiversity on a regional scale: The case of agropastoral habitats in the Armorican massif. *CIDE Seminar*, February 16.

Dano, M., 2024. Conséquences écologiques et sociétales de 50 ans de changements de la biodiversité à l'échelle régionale. *Finale régionale "Ma thèse en 180 secondes"*, Collège Doctoral de Bretagne, 19 mars.

Dano, M., Jung, V., Thiébaud, G., Chollet, S., 2024. Evolution de l'état de conservation des landes du Massif Armoricain depuis 50 ans. *Colloque ECOVEG17 "Anthropisation des communautés végétales en environnement changeant"*, 20-22 mars.

Dano, M., Jung, V., Thiébaud, G., Chollet, S., De Bello, F., 2024. Unveiling grassland simplification trends: Insights from resurveys and species pool perspectives. *International congress in ecology and evolution*, Société Française d'écologie et d'évolution (SFE²), October 21-25.

Dano, M., Jung, V., Thiébaud, G., Chollet, S., 2025. Forty years of vegetation change in Armorican grasslands. *Journées scientifiques, Ecole doctorale Ecologie, Géosciences, Agronomie, Alimentation*, 1-3 avril.

III. Encadrements de stages

Doaré Tanguy, 2023. Evolution de la conservation des landes du Massif Armoricain. **Master 1** Gestion des habitats et des bassins versants, Université de Rennes. Co-encadré par V. Jung et S. Chollet.

Drapier Léo, 2023. Evolution temporelle des habitats prairiaux bretons : dynamiques écologiques, facteurs d'évolution et état de conservation. **Master 1** Gestion des habitats et des bassins versants, Université de Rennes. Co-encadré par V. Jung et S. Chollet.

IV. Application

Dano, M., Chollet, S. & Jung, V. (2022). *Calculateur VCS : un outil à destination des gestionnaires d'espaces naturels*. Ecobio Rennes. <https://outils.ecobio.univ-rennes.fr/paysabio/vcs/>

Financements

Cette thèse a été financée par le ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche. Ce travail a été soutenu par trois bourses :

- La **bourse "Défis scientifiques"** de l'Université de Rennes (obtenue par Simon Chollet en 2022) a permis de financer la campagne terrain de 2023 et la gratification des deux stagiaires recrutés pour le projet.
- La **bourse de campagne de terrain** de la Société Française d'Ecologie et d'Evolution (SFE²), obtenue en 2023, a permis de financer la campagne terrain de 2023.
- La **bourse mobilité** de l'école doctorale EGAAL, obtenue en 2023, a financé ma mobilité vers le CIDE (Centro de investigaciones sobre la desertificación, Valencia, Espagne) afin de collaborer avec le chercheur Francesco de Bello.



Droits d'auteurs

Pour chaque œuvre, les ayants droits connus ou identifiés ont été sollicités. Dans certains cas, notamment pour les photographies aériennes des éditions LAPIE, des démarches ont été entreprises auprès de la société propriétaire, sans qu'aucune réponse n'ait été obtenue à ce jour. Ces images sont donc reproduites à titre documentaire et dans le respect du droit de citation et de diffusion à des fins non commerciales, conformément aux usages raisonnables en matière patrimoniale. Les illustrations et photographies sont créditées dans leurs légendes respectives.

Les limites du Massif Armoricaïn ont été réalisée par M.-L. Le Jeanne, avec la collaboration de Jean Plaine du groupe de recherches et d'études des invertébrés armoricaïn (© GRETIA, 2007).

Légendes des illustrations des pages de garde des chapitres

- [Introduction] « *La Troménie à Locronan* », Yvonne Jean-Haffen (1893-1995), gouache sur papier, vers 1935, détail. ©non connu. Représentation d'une procession dans la campagne de Locronan près de Quimper.
- [Chapitre 1] Montage photographique des gorges du Daoulas près de Gouarec (Côtes d'Armor) avec à gauche avec la vue de 2024 (© M. Dano) et à droite la vue de 1900 ca. (détail d'une carte postale ancienne, ©Combien Imp Macon (S. et L.).
- [Chapitre 2] Photographie des landes littorales de la presqu'île de Crozon (Finistère), 2023 (© M. Dano)
- [Chapitre 3] Photographie des prairies alluviales de la Vilaine près de Saint-Dolay (Morbihan), 2024 (© M. Dano).
- [Chapitre 4] Photographie d'un paysage agricole à Ercé-en-Lamée (Ille-et-Vilaine), 2025 (© M. Dano)
- [Bibliographie] Photographie du « champs des mille pierre » à Monthault (Ille-et-Vilaine), 2024 (© M. Dano)
- [Discussion] Photographie d'un pêcheur à pied muni de ses accessoires avançant sur un petit sentier traversant la lande, près de caballou à Concarneau (Finistère), 1912, par Robert Demachy (1859-1936) (© collection musée de Bretagne, Rennes).
- [Annexes 1] Photographie d'un tarier pâtre (*Saxicola rubicola*) sur un ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) un crépuscule de lune rousse à Saint-Just (Ille-et-Vilaine), 2021 (© M. Dano).
- [Annexe 2] Prise de vue aérienne de mon travail de terrain lors du rééchantillonnage d'une lande historique sur la calotte Saint-Joseph à Langonnet (Morbihan), 2023 (© B. Duhamel).

CHAPITRE I

INTRODUCTION GENERALE



AVANT-PROPOS

Contexte et enjeux des relations entre Homme et écosystèmes

« « *It would be difficult, not to say impossible, to draw a natural line between the activities of the human tribes which presumably fitted into and formed parts of “biotic communities” and the destructive human activities of the modern world.* »

Tansley, 1935

Les écosystèmes terrestres se sont formés au cours de millions d'années sous l'influence combinée du climat, de la géologie et des organismes vivants. Ils ont évolué et se sont diversifiés au rythme des fluctuations climatiques et des dynamiques géologiques. Ces processus ont façonné une mosaïque de milieux naturels, en constante transformation. Cependant, une autre partie de l'histoire des écosystèmes a commencé à s'écrire avec l'établissement des premières populations humaines, il y a quelques milliers d'années en Europe de l'Ouest. Depuis lors, pour subvenir à leurs besoins, les sociétés humaines interagissent avec leur environnement, transformant peu à peu les écosystèmes (Ellis *et al.*, 2021 ; Steffen *et al.*, 2011 ; Ellis *et al.*, 2008). Les effets de l'Homme sur la Nature se sont intensifiés avec l'intensification de l'agriculture, le développement de l'industrie, des technologies, et les changements d'usage des terres. Ces évolutions sociétales ont un revers : l'ensemble de la biosphère en a été fortement affectée, en particulier au cours des dernières décennies (Steffen *et al.*, 2011).

A ce jour, il est largement admis que notre environnement est fortement impacté par l'empreinte humaine (Ellis *et al.*, 2021 ; IPBES, 2018 ; Maxwell *et al.*, 2016). Les activités humaines sont considérées comme la principale cause de changement à l'origine des altérations de nos écosystèmes (Diaz *et al.*, 2019 ; Szabó & Hédl, 2011). Les impacts sont tels, qu'aujourd'hui, une part grandissante de la communauté scientifique tend à qualifier notre ère d'Anthropocène¹ (Lewis & Maslin, 2015 ; Crutzen *et al.*, 2000).

Cette perspective met en exergue la responsabilité humaine sans précédent dans la crise actuelle d'érosion de la biodiversité et de la dégradation des milieux naturels (Ceballos *et al.*,

¹ Note : Ce concept est toujours soumis à de vives critiques et la date des origines de cette nouvelle époque est encore âprement débattue au sein de la communauté scientifique. D'aucuns remontent au Néolithique, d'autres à la révolution industrielle du XVIII^{ème} siècle, d'autres au milieu du XX^{ème} siècle en raison des explosions des bombes nucléaires (1945 ou 1964), des changements globaux, des taux d'extinctions d'espèces, des pollutions et de la démographie mondiale (Lewis & Maslin, 2015).

2015 ; Pereira *et al.*, 2012). Cinq causes principales à l'origine de cette crise mondiale de la biodiversité ont été identifiées : changements d'usages des terres, surexploitation des ressources, pollutions, l'introduction d'espèces exotiques envahissantes et changements climatiques (Jauguiberry *et al.*, 2022 ; Pereira *et al.*, 2012 ; Encadré 1). Ces pressions affectent la diversité et la stabilité des écosystèmes en diminuant leur résistance et leur résilience aux variations environnementales (Hautier *et al.*, 2015 ; Ceballos *et al.*, 2015). Cela a également des effets délétères sur les services écosystémiques² (*e.g.* diminution de la fertilité des sols, de la qualité de l'eau et une régulation moindre du climat et des maladies), accroissant ainsi la vulnérabilité des sociétés humaines (*e.g.* catastrophes naturelles, impacts économiques, santé, bien-être, etc.).

Depuis les années 1960, l'urgence écologique a conduit à l'adoption de textes législatifs et d'accords internationaux pour protéger les milieux naturels. À l'échelle mondiale, la conférence de Stockholm en 1972, organisée par l'ONU, a été le premier évènement mondial en faveur de l'environnement, suivi des Objectifs de développement durable, dont l'un vise à préserver la vie sur terre et les écosystèmes (« *SDG15 Life on Land* »). En Europe, la convention de Berne (1979) a été adoptée puis a mis en place la directive « Habitat-Faune-Flore » (1992). Pourtant, malgré ces dispositifs, le récent rapport de la Commission européenne souligne la fragilité alarmante des écosystèmes (EEA, 2020).

Face à cette crise, la connaissance scientifique apparaît indispensable pour comprendre les écosystèmes et guider leur protection, illustrant ainsi le lieu commun « Connaître pour mieux protéger ». Depuis ses débuts, l'écologie s'est développée autour de l'étude des groupements végétaux, de leur distribution et de leurs interactions avec l'environnement (Matagne, 2003 ; Acot & Drouin, 1997). La flore constitue un modèle privilégié pour appréhender les dynamiques écologiques, en raison de l'abondance et de la diversité des plantes, ainsi que de leur rôle dans la structuration des écosystèmes. Étudier la végétation permet non seulement de suivre l'évolution des écosystèmes et d'identifier les facteurs responsables de leur dégradation, mais aussi de proposer des stratégies de conservation efficaces et durables.

² **Services écosystémiques** : fonctions des écosystèmes qui bénéficient aux sociétés humaines, incluant les services d'approvisionnement (eau douce, alimentation), de régulation (climat, maladies), de soutien (sols, biodiversité) et culturels (valeur esthétiques, bien-être, ...).

Encadré 1 : Cinq causes de la crise mondiale de la biodiversité

La responsabilité des activités humaines dans le déclin de la biodiversité fait maintenant consensus dans la communauté scientifique (Diaz *et al.*, 2019). Cinq causes majeures ont été identifiées (Jauguiberry *et al.*, 2022 ; Pereira *et al.*, 2012).

i. Changements d'usages et d'affectation des terres (« land-use changes »)

Considérés comme principaux moteurs de l'évolution du paysage en Europe au cours du 20^{ème} siècle (Plieninger *et al.*, 2016), ces changements concernent la destruction des milieux naturels en zones urbaines ou agricoles ainsi que la transformation des usages (*e.g.* déprise, intensification des pratiques agricoles ; Hoekstra *et al.*, 2005).

ii. Surexploitation (« overexploitation »)

Ce prélèvement abusif de populations animales et végétales (pêche, chasse, etc.) touche majoritairement les écosystèmes aquatiques (océans) et concerne principalement les savanes et forêts dans le cas des écosystèmes terrestres (Pereira *et al.*, 2012). La surexploitation, combinée à la perte d'habitat et à la fragilisation des populations (maladies, perte de diversité génétique), peut conduire à des extinctions locales et globales d'espèces (Pereira *et al.*, 2012).

iii. Changements climatiques

Les changements climatiques consistent en l'augmentation des phénomènes météorologiques extrêmes (tsunamis, cyclones, ...), des changements de régimes de perturbations et une augmentation globale des températures (exemple : hausse de la température moyenne de surface avec +0.87°C entre la fin du 19^{ème} et le début du 21^{ème} siècle ([1850-1900 ; 2006-2015], IPCC, 2018). Ces phénomènes impactent la distribution des espèces, la dynamique des populations, la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (Maxwell *et al.*, 2016).

vi. Pollutions

Une diversité de pollutions a été recensées ainsi que leurs effets délétères sur les conditions environnementales des écosystèmes et la santé des organismes (*e.g.* pesticides, plastique, etc.). Par exemple, les dépôts atmosphériques d'azote sont un phénomène d'ampleur mondiale d'origine anthropique, prenant la forme de pluies acides et enrichissant en excès les écosystèmes (Bobbink *et al.*, 2010).

vi. Espèces exotiques envahissantes (EEE)

Les espèces exotiques envahissantes sont les espèces introduites pouvant se développer, se disperser et envahir en dehors de leur aire de répartition naturelle. Elles peuvent menacer la biodiversité locale en supplantant les espèces natives et contribuent à l'homogénéisation biotique mondiale.

Bien que ces dynamiques soient observées à l'échelle mondiale, leur intensité varie selon les régions et les types d'écosystèmes (terrestres, marins, eaux douces). L'Europe présente une forte intensité des pressions combinées sur les communautés végétales, ce qui en fait un territoire de choix pour étudier les impacts des changements globaux sur la diversité et la composition floristique (Bowler *et al.*, 2020).

INTRODUCTION

I. Fondements conceptuels de l'assemblage des communautés végétales

L'étude de la répartition des espèces au sein des écosystèmes constitue un domaine central de la recherche écologique (Matagne, 2003). Dès le XIX^{ème} siècle, Alexander von Humboldt, à partir de ses observations lors de ses expéditions, fut le premier à formuler les principes fondamentaux expliquant la distribution géographique des plantes (*i.e.* phytogéographie ; Humboldt, 1807). Par la suite, de nombreuses recherches se sont intéressées aux processus qui déterminent l'assemblage des espèces au sein des communautés. Comprendre ces mécanismes est essentiel pour expliquer la coexistence des espèces, la diversité biologique et les réponses des communautés végétales aux perturbations.

1.1. Théorie des niches : rôle des facteurs locaux

Plusieurs cadres théoriques ont été proposés pour expliquer l'assemblage des communautés écologiques. Jusqu'à la seconde moitié du XX^e siècle, l'écologie des communautés considérait, à travers le concept de niche écologique, que seuls les processus locaux déterminaient la distribution des espèces au sein des écosystèmes. Ainsi, si Grinnell (1917) définit la niche comme l'ensemble des facteurs abiotiques et biotiques, nécessaires à l'existence d'une espèce, Elton (1927) considère la niche comme le rôle fonctionnel d'une espèce dans la chaîne alimentaire et son impact sur l'environnement. Plus tard, Hutchinson (1957) définit la niche comme un hyper volume où chaque dimension est une condition abiotique nécessaire à la reproduction et à la survie d'une espèce. Hutchinson (1957) distingue la niche fondamentale et la niche réalisée d'une espèce. Les exigences optimales de l'espèce délimitent la niche fondamentale (ou niche physiologique) tandis que les ressources réellement utilisées par l'espèce au sein d'une communauté végétale, en raison d'interactions biotiques, correspondent à la niche réalisée (ou niche écologique ; Hutchinson, 1957). Selon Hutchinson (1957), la niche réalisée d'une espèce est plus petite que sa niche fondamentale, en raison d'interactions interspécifiques négatives (*e.g.* compétition, herbivorie). Toutefois, d'autres auteurs suggèrent que la niche réalisée d'une espèce peut être plus grande que sa niche fondamentale, en raison d'interactions interspécifiques positives (*e.g.* facilitation ; Bruno *et al.* 2003).

La notion de niche est ensuite complétée avec la précision des différentes propriétés de la niche afin d'expliquer la coexistence locale des espèces (Chase & Leibold, 2003 ; MacArthur & Levins, 1967) Plus tard, MacArthur & Levins (1967) introduisent le concept de similarité limitante (*limiting similarity*), précisant le seuil maximum de chevauchement de niche entre deux espèces concurrentes qui leur permet de coexister. Selon le principe d'exclusion compétitive, deux espèces ayant des niches écologiques trop similaires ne pourront pas coexister, en raison de la forte compétition pour les mêmes ressources. À l'inverse, deux espèces n'exploitant pas la même niche écologique pourront avoir une coexistence stable dans l'espace et dans le temps. Suivant cette théorie

Par la suite, la définition de la niche écologique a évolué afin d'unifier les propositions précédentes. La niche se définit alors comme « la description conjointe des conditions environnementales qui permettent à une espèce de satisfaire ses exigences minimales de sorte que le taux de natalité d'une population locale soit égal ou supérieur à son taux de mortalité, ainsi que l'ensemble des effets per capita de cette espèce sur ces conditions environnementales » (Chase & Leibold, 2003). La théorie de la niche énonce donc que la distribution des espèces est conditionnée par des processus locaux déterministes.

A l'inverse, la théorie neutre de Hubbell (2001, 2005) propose une vision radicalement différente. Elle repose sur l'hypothèse que tous les individus d'une communauté sont équivalents en termes de probabilité de survie, de reproduction et de dispersion. Ainsi, la coexistence des espèces ne découle pas d'un déterminisme écologique, mais de processus stochastiques tels que la dérive écologique ou la dispersion.

1.2. De la théorie de la biogéographie insulaire à la théorie des métacommunautés

1.2.1. Théorie de la biogéographie insulaire

La théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson, 1967) constitue l'un des fondements de l'écologie des communautés. Selon cette théorie, la richesse spécifique d'une île résulte d'un équilibre dynamique entre la colonisation et l'extinction des espèces. Selon cette théorie, la diversité spécifique dépend de deux principaux paramètres : la taille de l'île, qui influence le taux d'extinction (les petites îles abritant des populations plus vulnérables aux extinctions) ; et la distance au continent (ou à la source régionale d'espèces), qui conditionne

le taux de colonisation (les îles plus éloignées étant moins facilement colonisées). Ainsi, la diversité d'une île tend vers un état d'équilibre où les taux de colonisation et d'extinction se compensent. Ce modèle a profondément influencé la compréhension des mécanismes qui régissent l'écologie des communautés et a servi de base à de nombreuses théories ultérieures.

1.2.2. Théorie des métacommunautés

Cette théorie a d'abord été développée au niveau des métapopulations, concept introduit par Levins (1969), selon lequel une espèce est répartie en plusieurs populations locales interconnectées par la dispersion. Les métapopulations permettent de comprendre comment la persistance régionale d'une espèce peut être assurée malgré l'extinction locale de certaines sous-populations, grâce à la recolonisation depuis d'autres sites. Cette approche a été élargie aux communautés via la théorie des métacommunautés, où la métacommunauté est définie comme un ensemble de communautés locales reliées entre elles par la dispersion des espèces (Leibold *et al.*, 2004).

La théorie des métacommunautés, qui prend en compte plusieurs espèces, constitue une extension de ces modèles en intégrant simultanément les processus locaux (sélection environnementale, interactions biotiques) et les processus régionaux (dispersion, connectivité entre sites).

Cette approche considère que les dynamiques locales et régionales interagissent pour façonner la composition des communautés et la distribution de la biodiversité. Autrement dit, les processus de filtres environnementaux (déterministes) et de dispersion (stochastiques ou neutralistes) agissent conjointement sur l'assemblage des espèces, souvent à des échelles spatiales et temporelles similaires (Cornell & Harrison, 2014 ; Leibold *et al.*, 2004). La théorie des métacommunautés permet alors de mieux comprendre les mécanismes écologiques qui sous-tendent l'écologie des communautés.

1.3. Filtres environnementaux et pools d'espèces

1.3.1. Règles d'assemblages et pool régional

L'assemblage des communautés écologiques correspond à l'ensemble des processus qui déterminent la composition et la structure des communautés d'espèces dans un

environnement donné. Ces « règles d'assemblage », introduites par Diamond (1975), peuvent être conceptualisées comme une succession de filtres environnementaux qui sélectionnent, à partir d'un pool d'espèces régional³, les espèces capables de se maintenir, de se reproduire et de se disperser au sein d'une communauté locale (Zobel, 1997 ; Keddy, 1992). Il existe trois grands mécanismes qui vont déterminer la composition d'une communauté : la dispersion (i.e. espèces capables d'arriver au sein d'une communauté locale), les conditions environnementales locales, qui sélectionnent les espèces tolérantes, et les interactions biotiques, qui déterminent les espèces qui survivront et constitueront la végétation locale (Keddy, 1992). Ces processus sélectifs d'espèces ont été associés à des « filtres environnementaux » imposant des contraintes sur l'assemblage des communautés (Götzenberg *et al.*, 2012).

Le premier filtre, lié à la dispersion, détermine quelles espèces du pool régional peuvent atteindre et coloniser une zone donnée, en fonction de leur capacité de dispersion et des barrières biogéographiques (Lortie *et al.*, 2004 ; Zobel, 1997). Le second filtre, dit environnemental ou abiotique, restreint ce pool aux espèces tolérantes aux conditions abiotiques locales (*e.g.*, niche fondamentale ; Myers et Harms, 2009). La capacité des espèces à se maintenir face aux conditions physico-chimiques de l'environnement (*i.e.* facteurs abiotiques) va être déterminée par leur tolérance physiologique (*e.g.* tolérance à la température, besoins en eau, nutriments, lumière, etc.). Enfin, le dernier filtre correspond aux interactions biotiques, ainsi seules les espèces capables de coexister vont persister dans la communauté locale (*e.g.* niche réalisée). Ces filtres combinés permettent de comprendre comment les contraintes liées à la dispersion, aux conditions abiotiques et aux interactions biotiques structurent la composition et la dynamique des communautés locales.

Lortie et ses collaborateurs (2004) ont reconceptualisé ces notions en définissant la communauté dite « intégrée » (« *Integrated community concept* »). En ce sens, « la structure des communautés est déterminée par (i) des processus stochastiques, (ii) par les tolérances spécifiques des espèces à l'ensemble des conditions abiotiques locales, (iii) les interactions directes et indirectes positives et négatives entre les plantes, et (iv) les interactions directes avec d'autres organismes » (in Lortie *et al.*, 2004 ; Figure 1.1).

³ Le **pool régional d'espèces** désigne l'ensemble des espèces présente dans une région particulière qui peuvent potentiellement coloniser une communauté au cours des temps écologiques (Mittelbach & Schemske 2015).

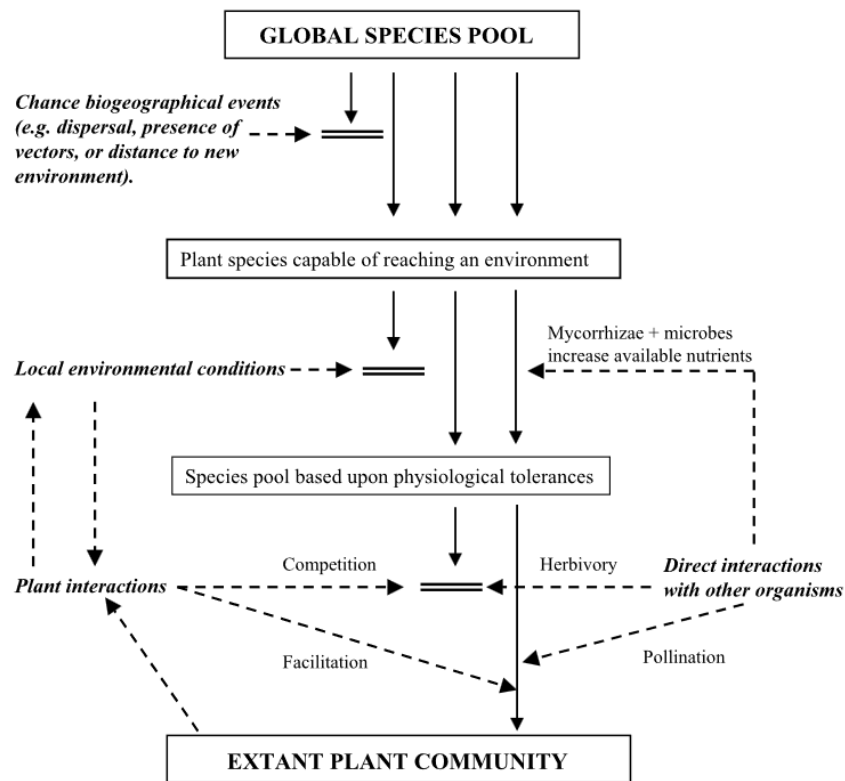


Figure 1.1 : Principaux processus ou filtres qui structurent une communauté végétale suivant la communauté. Issu de Lortie *et al.*, 2004.

1.3.2. Le concept de pool d'espèces spécifiques à l'habitat

La communauté locale dépend principalement de la disponibilité des espèces au sein du pool régional, déterminé par la diversification et la dispersion historique à plus grande échelle (Figure 1.2; Zobel, 2016 ; Cornell & Harrison, 2014 ; Götzenberg *et al.*, 2012). Les pools régionaux vont être informatifs sur les effets historiques tandis que les pools locaux informent sur une dynamique actuelle et rapide des assemblages des espèces (Zobel, 2016, 1997). Les espèces capables de se disperser rapidement et de coexister dans une zone donnée, forment le pool local d'espèces (ou « pool d'espèces » ; Figure 1.2 ; Zobel, 1997). Ce pool ainsi filtré, par les filtres de dispersion et de conditions environnementales, n'intègre alors que les espèces qui peuvent potentiellement se maintenir localement en raison de conditions écologiques appropriées (Figure 1.2 ; Zobel, 2016 ; Cornell & Harrison, 2014). Cette définition précise et intégrative a été retenue et est désormais appelée pool d'espèces spécifiques à l'habitat (« *habitat-specific species pool* », Zobel, 2016).

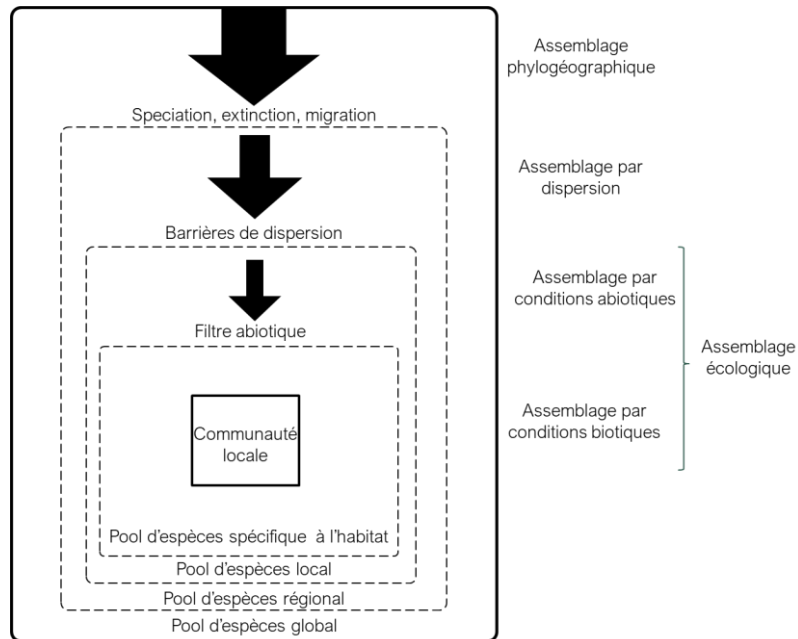


Figure 1.2 : Relations hiérarchiques entre les ensembles globaux et la communauté focale. À tout moment, il existe un pool d'espèces mondial qui définit un pool d'espèces régional par le biais de la spéciation, de l'extinction et de la migration des espèces (assemblage phylogéographique). Le pool d'espèces peut être défini soit après que la diversité ait franchi le filtre de la barrière de dispersion (pool non filtré = pool local), soit après qu'elle ait franchi à la fois le filtre de la barrière de dispersion et celui de l'environnement (pool filtré = pool d'espèces spécifiques à l'habitat). La structure des communautés est déterminée à la fois par des processus agissant localement et par ceux qui affectent la diversité à plus grande échelle. D'après Götzenberg *et al.*, 2012 ; Cornell & Harrison, 2014 et Zobel, 1997.

1.4. Traits des espèces coexistantes, entre convergence et divergence

Les filtres successifs d'assemblage déterminent si une espèce possède les traits fonctionnels⁴ lui permettant de coloniser, de s'établir et de survivre au sein d'une communauté donnée. Si les filtres abiotiques tendent à générer une convergence fonctionnelle en sélectionnant des traits reflétant des tolérances écologiques communes, les interactions biotiques peuvent produire à l'échelle locale des effets plus variés (De Bello *et al.*, 2012 ; Grime, 2006). Suivant le principe de similarité limitante (*limiting similarity*), les espèces qui ont des valeurs de traits similaires, font l'objet d'une compétition intense (Gause, 1934). Ainsi, seules les espèces fonctionnellement différentes peuvent coexister (MacArthur & Levins, 1967). Cette différenciation de niche entraîne alors une divergence au sein des communautés locales. Cependant, les interactions biotiques peuvent également générer une convergence fonctionnelle (*i.e.* coexistence

⁴ Caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurables à l'échelle de l'individu qui influencent sa valeur sélective (Violle *et al.*, 2007).

d'espèces fonctionnellement similaires, par exclusion compétitives des espèces moins compétitives (De Bello *et al.*, 2012 ; Mayfield & Levine, 2010 ; Grime, 2006).

Ainsi, la composition fonctionnelle d'une communauté reflète l'interaction simultanée entre les contraintes environnementales et les interactions biotiques. Les traits des espèces déterminent non seulement leur capacité à franchir les filtres successifs, mais aussi la manière dont elles coexistent et structurent la communauté locale. En se concentrant sur le pool d'espèces spécifiques à l'habitat (*i.e.* filtré abiotiquement), on peut alors comprendre comment l'assemblage fonctionnel des communautés résulte de l'interaction entre le pool régional, les filtres locaux et les traits des espèces (De Bello *et al.*, 2012 ; MacArthur & Levins, 1967 ; Grime, 2006).

Comprendre ces interactions et rétroactions entre pools régionaux, métacommunautés et communautés locales est donc essentiel pour saisir l'évolution et la dynamique des communautés végétales à différentes échelles spatio-temporelles.

II. Évolution temporelle et impacts des pressions environnementales sur les communautés végétales

2.1. Temps de latence et inertie des communautés

Les pertes ou gains d'espèces ne se produisent généralement pas instantanément. Suite à une perturbation, les espèces peuvent persister au sein des communautés végétales. Ce temps de latence, ou temps de relaxation, correspond au temps nécessaire pour que les communautés atteignent un nouvel équilibre après une perturbation (Diamond, 1972 ; Vellend *et al.*, 2006). Ce délai correspond au temps nécessaire pour que les espèces non viables disparaissent complètement du site, on parle alors de dette d'extinction (Jackson & Sax, 2010 ; Kuussari *et al.*, 2009). Initialement définie dans les paysages fragmentés (Tilman *et al.*, 1994), cette notion peut s'étendre à toute espèce vouée à l'extinction suite à une contrainte environnementale (Jackson & Sax, 2010). En parallèle, certaines espèces peuvent présenter un crédit de colonisation (Jackson & Sax, 2010). A l'échelle de l'habitat, ce crédit de colonisation correspond à l'arrivée différée de nouvelles espèces susceptibles de recoloniser le site. Tenir compte de ces délais est crucial pour préserver la biodiversité et favoriser la conservation des milieux naturels.

2.2. Succession écologique, dynamique temporelle des communautés végétales

L'évolution temporelle des communautés, appelée « succession écologique », correspond à un changement séquentiel de la composition, de la structure et des abondances relatives des espèces au cours du temps (Figure 1.3 ; Huston & Smith, 1987). Ainsi, la succession écologique est un concept bien ancré dans les théories des assemblages des communautés (Chang & Turner, 2019 ; Pulsford *et al.*, 2016). Plusieurs théories et modèles ont été avancés afin de comprendre la dynamique de succession et peuvent être distingués en différents groupes suivant leur niveau d'intégration (*i.e.* de la plante au socioécosystème ; Poorter *et al.*, 2023).

La succession est régie par des processus et une suite déterministe (*i.e.* dispersion, établissement, compétition ; Clements, 1916). Ainsi la succession peut être décrite avec la dominance des différentes formes de vie et de la physionomie de la végétation (Figure 1.3A ; Clements, 1916). Cette vision prévisible de la succession a ensuite été remise en question avec le modèle individualiste, qui souligne des caractéristiques des espèces et de leurs réponses (Gleason, 1926). Dans ce modèle, la trajectoire des communautés est alors variable et dépendante du pool régional d'espèces (*i.e.* dispersion, diversification, établissement ; Poorter *et al.*, 2023 ; Gleason, 1927).

Parmi les différents modèles de succession, le plus répandu au sein des différents types de succession est celui du remplacement des formes de vie (*e.g.* primaire, secondaire, cyclique ; Figure 1.3B ; Poorter *et al.*, 2023).

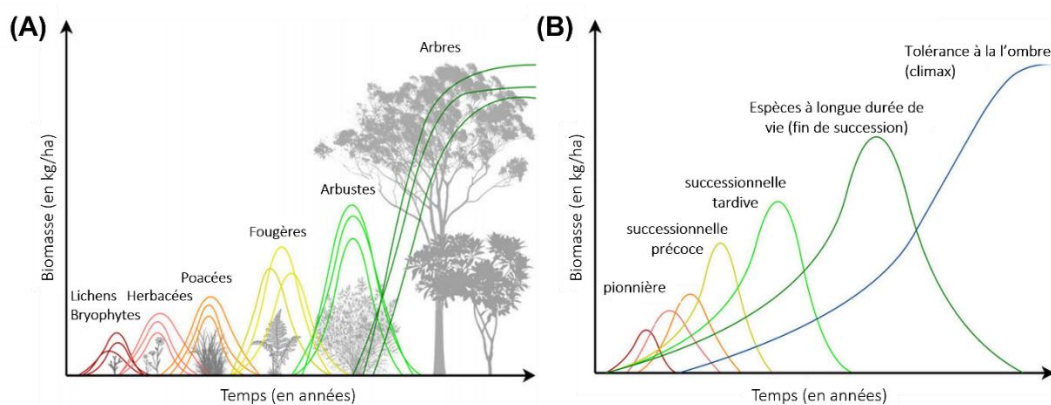


Figure 1.3 : Schéma de succession naturelle avec A) évolution des formes de vie et B) des groupes fonctionnels. Le premier modèle illustre le remplacement des espèces et fournit une description physionomique de la succession. Le second modèle illustre la variation de la stratégie végétale dans le processus de succession, où les espèces pionnières de début de succession sont caractérisées par une croissance rapide, une durée de vie courte, une exigence accrue aux conditions environnementales sévères (*i.e.* faible disponibilité en nutriments, en eau, forte exposition à la lumière, etc.) tandis que les espèces climaciques (*i.e.* de fin de succession) sont caractérisées par une longue durée de vie. Modifié d'après Poorter *et al.*, 2023.

La trajectoire et le taux de succession dépendent de l'intensité de la perturbation, de l'histoire du site et de l'environnement local (Poorter *et al.*, 2023). Il est en effet possible de distinguer deux types de successions suivant leur caractère naturel ou provoqué. La succession primaire débute sur un sol nu dépourvu de toute végétation. La succession secondaire correspond à la reprise de la dynamique de la végétation après la destruction partielle ou totale d'une communauté végétale préexistante (Lepart & Escarré, 1983). En cas d'un milieu perturbé, la succession naturelle est dite secondaire.

2.3. Facteurs de changements

Les communautés écologiques évoluent aujourd'hui dans un contexte de changement global marqué par le réchauffement climatique, la fragmentation des habitats, la pollution et les invasions biologiques (Jauguiberry *et al.*, 2022 ; Encadré 1). Ces pressions modifient les gradients environnementaux et déplacent les limites des niches écologiques. Ainsi, certaines espèces voient leur aire de répartition se déplacer ou se contracter, tandis que d'autres, plus tolérantes, colonisent de nouveaux espaces (Kiebach *et al.* 2023). Les processus d'assemblage s'en trouvent profondément altérés.

La modification de l'usage des sols et la fragmentation des habitats va modifier les dynamiques des milieux naturels (Jaureguiberry *et al.*, 2022 ; Hautekèete *et al.*, 2015 ; Pereira *et al.*, 2012). En effet, l'isolement et la réduction des milieux naturels, tendent à limiter la colonisation et augmenter les taux d'extinction dans les tâches d'habitats résiduels (MacArthur & Wilson, 1967). Cette fragmentation croissante des habitats agit sur le filtre de dispersion, ne permettant de sélectionner que les espèces avec d'importantes capacités de dispersion. De par leur isolement et la raréfaction des milieux naturels, les espèces présentes dans ces milieux (*i.e.* population relictuelles ; Eriksson, 1996) vont présenter une dette d'extinction (Kuussarri *et al.*, 2009 ; MacArthur *et al.*, 1967).

L'augmentation des températures devrait favoriser les espèces thermophiles, conduisant au remplacement progressif des espèces moins adaptées à la hausse des températures et des événements de sécheresse (*e.g.* Doležal *et al.*, 2022). De même, l'augmentation de la disponibilité en nutriments, notamment en azote, devrait favoriser les espèces nitrophiles au détriment des espèces plus sensibles à l'eutrophisation (Field *et al.*, 2014 ; Bobbink *et al.*, 2010). Les modifications des conditions environnementales vont donc agir sur le filtre abiotique.

Seules les espèces tolérantes à ces nouvelles conditions devraient pouvoir persister dans les communautés locales (Hautekète et al., 2015).

A l'échelle des communautés, la perte et le gain de certaines espèces peut se traduire par un phénomène d'homogénéisation biotique. Les espèces perdantes sont souvent des espèces rares et spécialistes d'un écosystème qui risquent de disparaître à la suite d'une perturbation ou d'une compétition avec des espèces plus compétitives (McKinney & Lockwood, 1999). Les espèces gagnantes sont quant à elle souvent des espèces généralistes, plus compétitives et tolérantes aux perturbations (McKinney & Lockwood, 1999). A l'échelle régionale, la dynamique des communautés peut conduire à une homogénéisation biotique, ou « banalisation de la flore », les espèces spécialistes étant remplacés par des espèces compétitives largement répandues (Staude *et al.*, 2020 ; Dornelas *et al.*, 2019 ; Newbold *et al.*, 2018 ; McKinney & Lockwood, 1999). Ce phénomène n'a cependant lieu que si les conditions environnementales tendent également à s'homogénéiser (source).

Ainsi, les changements à l'échelle des espèces et à l'échelle des communautés végétales peuvent avoir un temps de latence. Les facteurs environnementaux responsables de ces changements peuvent également agir sur des échelles de temps tout aussi longues (Kapfer *et al.*, 2017 ; Hédli *et al.*, 2017). Il est donc crucial de considérer des temporalités assez longues pour saisir toute l'ampleur des changements de la végétation induites par les modifications de l'environnement. Dans ce contexte, les réenquêtes de végétation à long terme ('*long-term resurvey*') sont des approches particulièrement utiles pour identifier les différentes tendances et les réponses des communautés végétales aux changements environnementaux (Kapfer *et al.*, 2017 ; Magurran *et al.*, 2010).

2.4. Diversité et mesures de l'évolution des communautés végétales

2.4.1. Niveaux classiques de diversité et diversité sombre

L'étude de l'évolution des communautés végétales repose sur la compréhension de la diversité biologiques qui distingue classiquement trois niveaux d'organisation : alpha, beta et gamma (Encadré 2).

Encadré 2 : Trois niveaux classique de diversité : alpha, beta, gamma

Conceptuellement, ces trois niveaux de diversité sont intimement liés et peuvent être définis de façon hiérarchique (Tuomisto, 2010 ; Whittaker, 1977).

La **diversité α** correspond à la diversité au sein d'un habitat ou d'une communauté locale, dont une des mesures courantes est la richesse spécifique.

La **diversité β** correspond à la variation de composition entre sites ou le long de gradients environnementaux (Whittaker, 1972). Elle peut être partitionnée entre renouvellement (*turn-over*) et imbrication (*nestedness*).

La **diversité γ** correspond à la diversité totale d'un ensemble de communauté ou d'un paysage. Elle est la résultante à la fois de la diversité alpha et de la diversité beta (Whittaker, 1972).

La diversité bêta a été utilisée dans sa variante temporelle. En effet, les dissemblances ou dissimilarités entre les communautés peuvent être décrites spatialement (*i.e.* entre les sites d'une région d'intérêt) et/ou temporellement (Heino *et al.*, 2024 ; Magurran *et al.*, 2019). La beta-diversité temporelle implique une analyse permettant d'étudier les changements de composition des communautés survenus au cours du temps à partir d'enquêtes répétées sur plusieurs sites (Figure 1.4 ; Legendre, 2019).

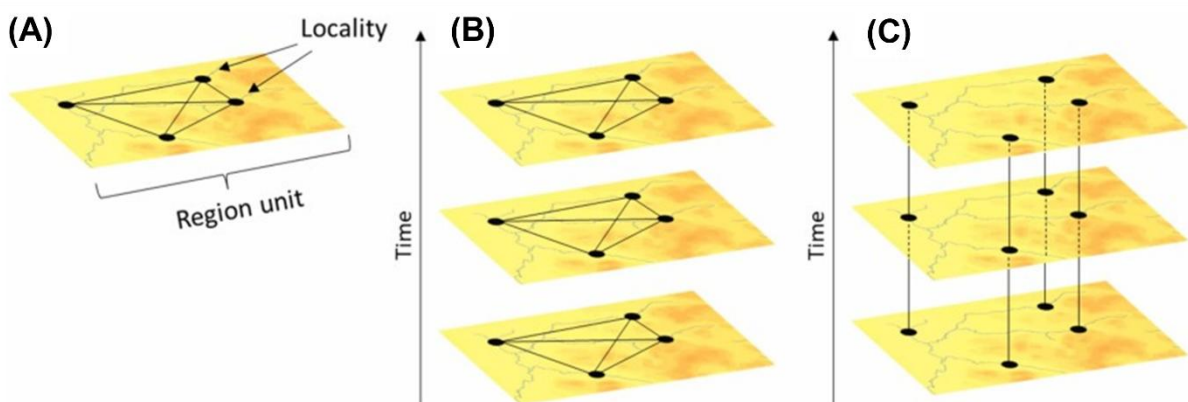


Figure 1.4 : Schéma des différents aspects de la diversité bêta dans un paysage hypothétique. A) Diversité bêta spatiale, c'est-à-dire différences dans la composition des communautés entre les localités. B) Variation temporelle de la diversité bêta spatiale et C. Diversité bêta temporelle, c'est-à-dire différences dans la composition des communautés entre les points temporels à la même localité. Modifié d'après Heino *et al.*, 2024.

Au-delà de ces trois niveaux classiques, la notion de diversité sombre ou *dark diversity* a été introduite pour inclure les espèces absentes mais potentiellement présentes dans un habitat donné (Pärtel *et al.*, 2011). Bien que les espèces puissent être absente d'une communauté en raison d'un biais d'échantillonnage (*i.e.* diversité cachée ; Valdez *et al.*, 2023), l'étude d'un

nombre conséquent de communautés permet d'aborder la diversité sombre et donc les espèces qui aurait pu coloniser le site (limitations de dispersion, dérive écologique, compétition, etc.). Ce concept permet de considérer la dette d'extinction (espèces vouées à disparaître localement) et le crédit de colonisation (espèces susceptibles de recoloniser le site), offrant ainsi une vision plus complète des dynamiques de biodiversité (Trindade *et al.*, 2020). La prise en compte conjointe de la diversité observée et de la diversité sombre permet de quantifier les modifications actuelles et futures de la biodiversité et d'anticiper les extinctions locales réversibles ou les colonisations futures (Trindade *et al.*, 2020). Ce cadre offre ainsi une vision intégrée, reliant composition, fonctionnement et dynamique temporelle des communautés végétales. Il constitue un outil précieux pour orienter les actions de conservation dans un contexte de changement global (Trindade *et al.*, 2020 ; Lewis *et al.*, 2017).

2.4.2. De l'approche taxonomique à l'approche fonctionnelle

L'approche taxonomique repose sur l'analyse de la richesse et de l'abondance des espèces. Les indices de diversité, tels que ceux de Shannon ou Simpson, intègrent la richesse et la répartition des abondances et constituent une base classique pour décrire les communautés végétales (DeVictor *et al.*, 2010).

L'approche fonctionnelle s'intéresse quant à elle aux traits fonctionnels des espèces. Ces caractéristiques des espèces conditionnent leurs réponses aux perturbations et changements environnementaux (De Bello *et al.*, 2010 ; Violle *et al.*, 2007). L'étude de la diversité fonctionnelle ou phylogénétique, projetée dans un espace multidimensionnel des niches écologiques, permet d'analyser comment la composition des communautés influence le fonctionnement des écosystèmes et leur résilience face aux perturbations (Mahaut *et al.*, 2023 ; Tilman *et al.*, 1997). Cette progression, de la diversité taxonomique à la diversité fonctionnelle permet de relier la composition des communautés à leur fonctionnement écologique.

2.4.3. Intégrer le pool d'espèces spécifiques à l'habitat dans l'évaluation de l'évolution des communautés

Les métriques classiques de diversité (richesse, indices de diversité) ne tiennent pas compte de l'identité ni de la valeur indicatrice des espèces, ce qui limite leur utilité pour la conservation (Fletcher Jr *et al.*, 2025). L'intégration du pool d'espèces spécifiques à l'habitat permet de distinguer les espèces typiques de l'habitat – spécialistes, généralistes co-occurrentes, espèces

rare ou patrimoniales – des espèces non typiques, indicatrices de dégradation ou de perturbation (Jung *et al.*, 2021 ; Hillebrand *et al.*, 2018).

Comparer la flore observée avec ce pool potentiel offre un outil pour évaluer l'état de conservation d'un site et suivre l'évolution des communautés. Cette approche permet de dépasser les simples mesures de richesse en identifiant les pertes ou gains d'espèces significatives pour la conservation et d'évaluer la dynamique d'extinction et de colonisation locale (Fletcher Jr. *et al.*, 2025 ; Zobel, 2016).

L'étude de la distribution des traits et de leur diversité au sein d'un environnement permet de comprendre les processus d'assemblages des communautés et les effets de la diversité végétale sur le fonctionnement des écosystèmes (Lepš & de Bello, 2023 ; Grime, 2006). Les traits d'histoire de vie ajoutent des informations sur les processus écologiques liés aux changements de composition des communautés végétales (Giarrizo *et al.*, 2017).

III. Les milieux agropastoraux : héritage culturel et enjeux de conservation à l'échelle européenne

*Les milieux agropastoraux comptent parmi les plus anciens socio-écosystèmes d'Europe de l'Ouest (Martin *et al.*, 2024 ; Ellis *et al.*, 2021). Parmi eux, les prairies et les landes dominent une grande part des paysages ruraux européens⁵ et constituent un héritage culturel et soulèvent des enjeux de conservation majeur.*

3.1. Histoire des systèmes agropastoraux en Europe : du Néolithique à nos jours

L'origine des milieux agropastoraux remonte au Néolithique avec le début de la sédentarité. Cette période a marqué le début d'un processus de déforestation généralisé en Europe (Fagúndez, 2013 ; Roux & Leroi-Gourhan, 1964). A partir de l'Âge du Bronze jusqu'au Moyen-Âge, des défrichements massifs ont eu lieu pour soutenir le développement des activités humaines (*e.g.* besoin de bois pour la métallurgie, constructions, surfaces cultivables, etc. ; Chabal, 1997 ; Figure 1.5). Les vastes espaces ouverts à semi-ouverts ainsi créés, ont été utilisés

⁵ En 2022 sur la surface des 27 pays membres de l'Union Européenne, les prairies représentaient 17 % du territoire et les landes (*sous la dénomination fourrés ou « shrublands »*) représentaient 6% du territoire (selon Eurostats, 2022).

pour les activités agropastorales (Ellis, 2015 ; Chabal, 1997). Ces espaces semi-naturels, qualifiés de milieux agropastoraux, ont été maintenus par un système extensif associant de manière complémentaire l'agriculture et l'élevage (« agropastoralisme », Poschold *et al.*, 2005). A cette période, les terres incultes sont des mosaïques de surfaces plus ou moins boisées dont la structure est déterminée par le pastoralisme et les prélèvements de bois (Poschold *et al.*, 2005 ; Chabal, 1997).

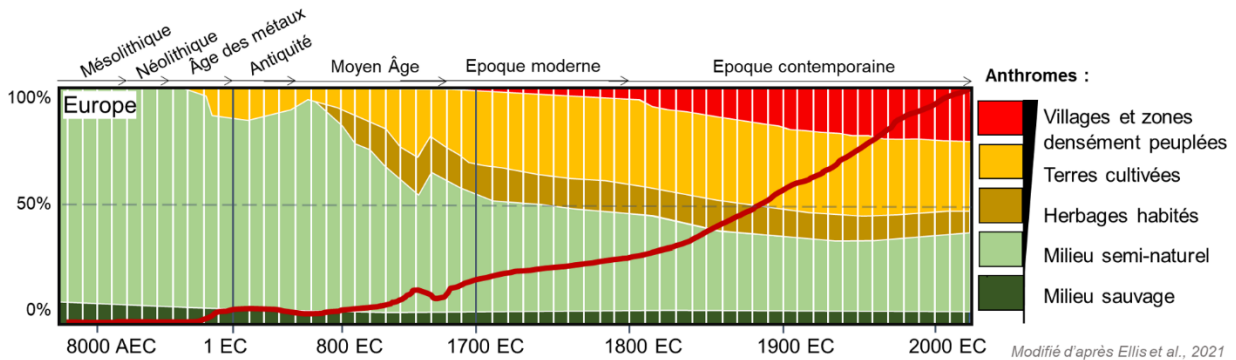


Figure 1.5 : Changements globaux à long terme dans les anthromes⁶ et les populations de 10 000 avant notre ère (AEC : avant l'ère commune) à 2020 en Europe. La ligne rouge correspond aux changements de population. Les anthromes sont classés en fonction des densités de population et de l'activité dominante des terres. Les zones sauvages sont définies par une population nulle et aucune utilisation intensive des terres (urbaines + cultures + pâturages), les anthromes semi-naturels ont une faible population et une utilisation intensive <20%, et les anthromes intensifs (*i.e.* herbages habités, cultures, urbaines) ont $\geq 20\%$ d'utilisation intensive. Les grandes périodes historiques correspondent à la situation européenne (source : Inrap) ; l'âge des métaux intègre l'âge du cuivre (3000 – 2300 AEC), du bronze (2300 – 800 AEC) et du fer (800 – 50 AEC). Modifié d'après Ellis *et al.*, 2021.

A partir du 18^{ème} siècle, les progrès techniques ont encouragé la conversion de terres incultes en zones de cultures plus productives (*e.g.* drainage, amendements, nouvelles cultures, etc. ; Webb, 1998 ; Sée, 1925). Ces améliorations ont été plus tardives en France où les pratiques anciennes ont perduré plus longtemps. En effets, elles visaient à maintenir certaines terres incultes et moins productives et étaient considérées comme absolument nécessaires aux populations paysannes (Antoine, 2001 ; Sée, 1925). Ainsi, jusqu'à la moitié du 19^{ème} siècle, la surface des milieux ouverts est alors à son apogée (Fagúndez, 2013 ; Mather *et al.*, 1999). Parallèlement, les surfaces boisées ont continué de diminuer drastiquement et la crainte de manquer de bois inquiète la population (Ellis, 2021 ; Mather *et al.*, 1999). En conséquence, une

⁶ La notion d'**Anthrome** ou de « biome anthropogénique » caractérise les schémas écologiques d'importance mondiale créés par les interactions humaines directes et durables avec les écosystèmes, y compris l'agriculture, l'urbanisation et d'autres utilisations des sols (Ellis and Ramankutty, 2008).

transition forestière⁷ est amorcée en Europe et marque le début de la régression des milieux ouverts (Mather *et al.*, 1999).

Le 20^{ème} siècle a été une période charnière marquée par les avancées techniques en termes d'industrie et d'agriculture, permettant de moderniser les systèmes de production (*e.g.* mécanisation, intensification). Au sortir des guerres mondiales, la priorité a été donnée à la productivité pour relancer l'économie des pays ce qui a entraîné un déclin drastique des usages traditionnels (Fagúndez, 2013 ; Prévosto *et al.*, 2011 ; Stoate *et al.*, 2009). Les milieux agropastoraux ont été plus intensément exploités, convertis en terres arables ou délaissés en raison de leur faible productivité (Fagúndez *et al.*, 2013 ; Prévosto *et al.*, 2011 ; Stoate *et al.*, 2009).

Le mode et l'intensité des usages agropastoraux ont toujours été étroitement liés aux variations de l'économie agricole (Diémont & Jansen, 1989). Ainsi, selon les époques et les régions d'Europe, les usages traditionnels peuvent varier, ce qui se traduit par une diversité de milieux, liées à l'hétérogénéité des pratiques agropastorales (Webb, 1998). Au nord-Ouest de la France, de nombreux changements des terres se sont succédés (Figure 1.6). Les différents recensements agricoles permettent notamment de suivre l'évolution de ces surfaces dans le temps (Figure 1.6).

Jusqu'en 1940, les campagnes reposaient sur un modèle agrarien intensif caractérisé par la disparition progressive des jachères, le développement des prairies temporaires et des cultures sarclées et une extension continue de la surface agricole utile grâce à de vastes défrichements (en particulier des landes et terres incultes ; Canévet, 1992 ; Daucé & Léon, 1982 ; Figure 1.6). Les paysages étaient alors composés de petites parcelles entourées de haies et de talus, formant un bocage dense et riche en habitats semi-naturels (Burel & Baudry, 1999 ; Dalton & Canévet, 1999 ; Flatrès, 1979 ; Figure 1.6).

Après la seconde guerre mondiale, le modèle agricole connaît plusieurs phases d'intensification. Soutenue par les politiques nationales de modernisation et par l'aide

⁷ **Transition forestière***: passages durables d'une déforestation nette à une reforestation nette dans une région spécifique (volontaire ou involontaire).

économique du Plan Marshall⁸, la reconstruction favorise la mécanisation, l'usage accru d'engrais minéraux et la restructuration des exploitations. En conséquence, les milieux moins productifs sont abandonnés et les cultures intensifiées (e.g. engrais chimiques, mécanisation). La révolution fourragère permet alors la généralisation des prairies temporaires, puis celle du maïs fourrager dès les années 1970. Le remembrement, initialement limité à de petites surfaces, prend de l'ampleur entre 1950 et 1975, particulièrement durant la décennie 1970, agrandissant les parcelles et entraînant l'arasement de nombreuses haies. Ces opérations, particulièrement celles de type « table rase », modifient profondément le bocage (Chaboussou, 2016 ; Burel & Baudry, 1999 ; Flatrès, 1979, Figure 1.6).

Après 1985, la production céréalière repart à la hausse et les cultures d'oléagineux et de protéagineux se développent. Au même moment, l'urbanisation et l'augmentation des surfaces boisées entraînent une contraction de la surface agricole utile (Canévet, 1992).

Depuis 1992, les premières mesures agro-environnementales et les jachères obligatoires amorcent un tournant vers la conservation des surfaces en herbe. Cette mise en valeur des prairies est renforcée depuis 2014 par le « verdissement » de la Politique agricole commune⁹ qui implique maintien des prairies permanentes, protection des prairies sensibles et encouragement des pratiques extensives. Aujourd'hui, le paysage reste largement agricole, dominé par les grandes cultures céréalières, l'élevage industriel et les des prairies pâturées.

⁸ **Plan Marshall*** : ou « *European Recovery Program* », programme d'aide économique lancé en 1948 par les États-Unis pour soutenir la reconstruction de l'Europe après la Seconde Guerre mondiale (relancer la production industrielle et agricole, favoriser les échanges commerciaux, limiter l'instabilité politique).

⁹ **Verdissement ou paiement vert de la politique agricole commune** : Mis en place en France avec l'arrêté de 12 novembre 2015 fixant certaines dispositions relatives au paiement pour les pratiques fixant certaines dispositions relatives au paiement pour les pratiques agricoles bénéfiques pour le climat et l'environnement dit « paiement vert » prévu par la politique agricole commune avec la réforme de 2014.

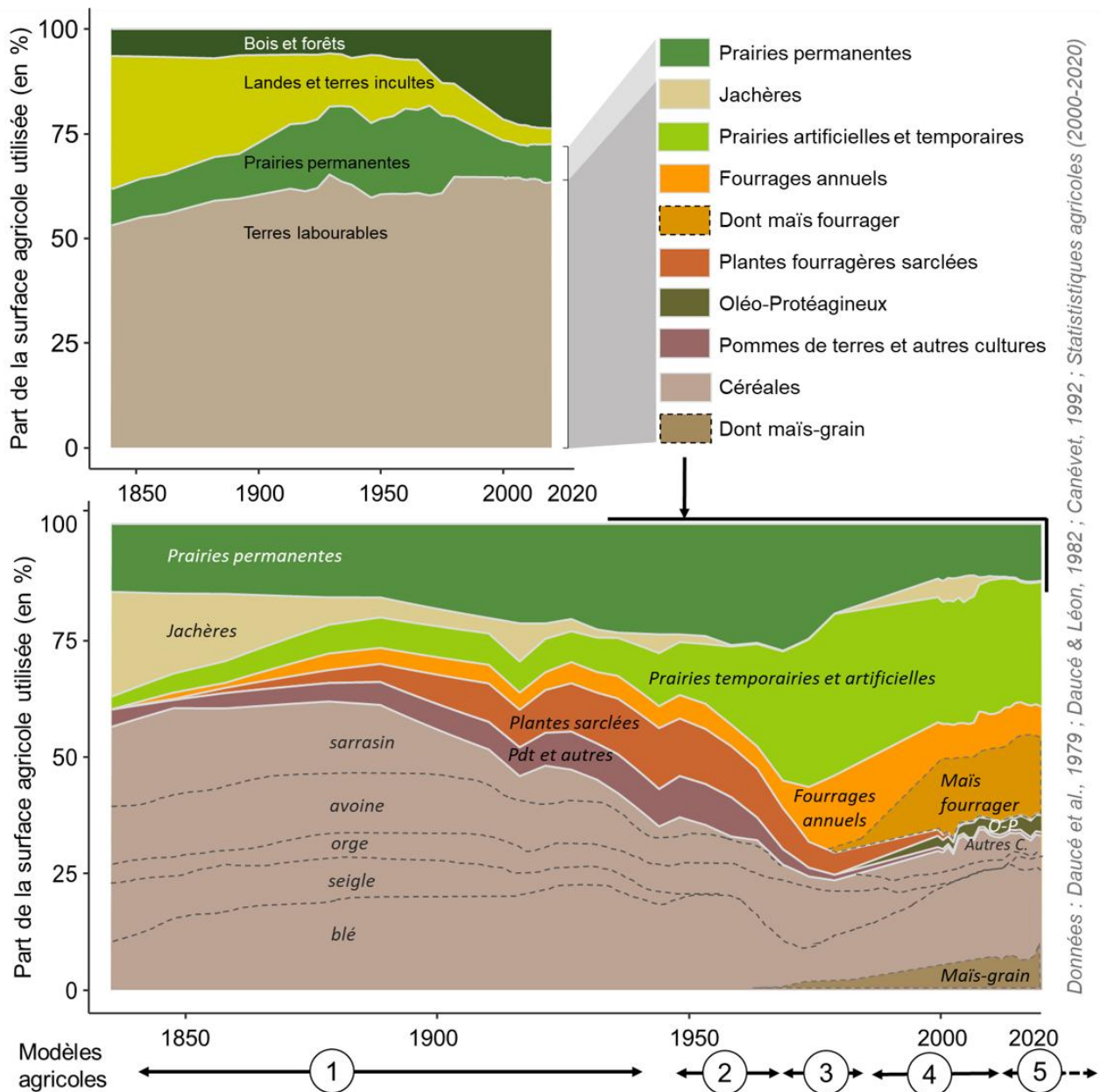


Figure 1.6 : Evolution des modes d'occupation des sols en Bretagne de (A) la superficie agricole totale comprenant les bois et forêts, les landes et terres incultes, les prairies permanentes et les terres labourables et (B) les types d'occupations du sol des terres labourables sur la période 1840-2020. Modifié d'après Daucé & Léon, 1982 et Canévet, 1992. Données issues des statistiques agricoles annuelles (SAA) disponibles sur AGRESTE ; URL : www.agreste.agriculture.gouv.fr). Les modèles agricoles sont décrits d'après Canévet, 1992 & Preux *et al.*, 2019.

3.2. Prairies et landes : végétations, usages et complémentarité dans les écosystèmes ruraux

Dans le système agropastoral, les prairies et les landes ont été utilisées de manière complémentaire pour assurer la subsistance des sociétés humaines et de leur élevage tout au long de l'année (Figure 1.7; Diémont & Jansen, 1998).



Figure 1.7 : Photographies anciennes de scènes agricoles avec : (A) une carte postale illustrant les prairies bretonnes, près de Plémet, Côtes d'Armor (Photographe : Amaury, éditions d'Art E. Hamonic, Saint-Brieuc, 1930 ca. ; © collections du Musée de la carte postale de Baud) et (B) une photographie argentique illustrant la fauche de l'ajonc dans une lande dans le Morbihan (photographe : Charles Géniaux (1870-1931) ; © collections du musée de Bretagne).

Historiquement, les cultures fourragères, en particulier les prairies, constituaient le principal usage des terres (Alignier & Baudry, 2015). Ces milieux peuvent être exploitées selon différents régimes de gestion : fauche, pâturage ou une combinaison des deux (régime mixte ; Mauchamps *et al.*, 2012). Ces écosystèmes constituent l'essentiel des ressources fourragères dans les systèmes agricoles extensifs (Bengtsson *et al.*, 2019 ; Cruz *et al.*, 2002).

Les landes sont des terres incultes et étaient utilisées comme système d'appoint dans la gestion agropastorale. Les landes étaient de vastes espaces où les bêtes étaient mises en pacage au début du printemps et en hiver (Diémont & Jansen, 1998). La végétation de landes permettait la production de litière et de fourrage lorsqu'elle était fauchée, de bois de chauffage quand les arbustes développés étaient coupés et d'engrais lorsqu'ils étaient brûlés (Webb, 1998). En effet, certaines régions (*e.g.* ouest de la France ; Danemark, France, îles britanniques, etc.) pratiquaient l'étrépage¹⁰ et l'écobuage. Cette dernière pratique consistait à arracher puis brûler les végétaux avec leurs mottes de terres, afin de récupérer les cendres, riches en potasse, pour fertiliser les terres arables (Antoine, 2001 ; Bignal & McCracken, 2000 ; Webb, 1998). Les landes ainsi mises à nu, étaient ensuite cultivées sur de courtes périodes, délaissées ou semées pour régénérer la végétation de lande utilisée pour le fourrage (*e.g.* ajonc, genêt ; Antoine, 2001 ; Webb, 1998)¹¹.

¹⁰ **Etrépage*** : pratique visant à extraire la couche superficielle du sol par plaques.

¹¹ *Note* : les mottes de landes pouvaient également servir de matériau pour les tumuli funéraires et pour les habitations des plus pauvres au Néolithique et au Moyen-Âge (Løvschal & Damgaard, 2022).

L'emprise humaine est assez marquée sur les landes et d'autant plus sur les prairies. C'est pourquoi ces milieux sont qualifiés de semi-naturels, bien que quelques exceptions d'origine naturelle aient cependant été rapportées (Encadré 4 ; Pärtel *et al.*, 2005 ; Bignal & McCracken, 2000 ; Webb, 1998).

Encadré 3 : Origine des végétations de landes et des prairies

i. Définitions : naturel vs semi-naturel ^a

Les **végétations naturelles** sont définies comme étant des « communautés dont le couvert végétal est en équilibre dynamique avec les forces abiotiques et biotiques (à l'exclusion des espèces humaines) » (Peeters *et al.*, 2014). Ces végétations peuvent être qualifiées de **végétations climaciques**.

Les **végétations semi-naturelles** ont été influencées par l'homme (pâturage, fauche, écobuage) mais n'ont pas été plantées ni semées à la différence des **végétations artificielles** (Peeters *et al.*, 2014). On parle alors de « **paraclimax** » (ou plagioclimax, ou disclimax) pour les milieux semi-naturels car les activités anthropiques, directes ou indirectes, permettent de maintenir le milieu et compromettent son évolution vers un stade climacique (souvent forestier). La végétation se régénérant sur ces espaces en déprise est elle-aussi qualifiée de semi-naturelle et il s'agit alors d'une succession secondaire spontanée (Török *et al.*, 2011).

ii. Les prairies et les landes naturelles en Europe

Les prairies naturelles couvrent une surface limitée et très localisée en Europe (Dixon *et al.*, 2014 ; Peeters *et al.*, 2014). Les prairies qualifiées de naturelles sont principalement localisées aux étages alpin et boréal, dans les zones arides de méditerranée ou dans les zones steppiques de l'Europe de l'Est (Dixon *et al.*, 2014 ; Peeters *et al.*, 2014). Il a cependant été notifié quelques prairies naturelles sur sols salins, y compris au nord-ouest de la France (Peeters *et al.*, 2014). L'influence des marées et la salinité édaphique permettent de maintenir ces milieux prairiaux dits subhalophiles (Glemarec & Laurent, 2016 ; De Foucault, 1998). D'un point de vue agronomique, l'Agreste^b (2024), les prairies dites naturelles concernent les prairies anciennes ou dont l'ensemencement remonte à plus de 10 ans.

Les landes peuvent être stables ou méta-stables lorsque des conditions environnementales naturelles sont particulièrement stressantes pour la végétation (Glemarec & Bioret, 2023 ; Bensettiti & Puissauve, 2015). Pouvant être qualifiées de primaires, ces landes peuvent être trouvées en montagne (contrainte liée à la température et à l'altitude), dans les zones littorales qui sont soumises à l'action violente et desséchante des embruns, ou sur certains affleurements rocheux où toute colonisation pérenne des arbres est empêchée en raison du sol pauvre ou inexistant (Damgaard *et al.*, 2024 ; Løvschal & Damgaard, 2022 ; Glemarec & Bioret, 2023).

a. *Nota bene* : Pour la suite de la thèse, nous considérerons les végétations naturelles et semi-naturelles sous le terme de « naturel ».

b. Agreste : organisme du ministère de l'agriculture et de l'environnement fournissant les statistiques agricoles

3.3. Valeur de conservation et services écosystémiques des prairies et des landes européennes

L'exploitation agropastorale séculaire de ces milieux a permis de sélectionner des espèces adaptées aux pratiques agropastorales, lesquelles se sont peu à peu différenciées (Bellini *et al.*, 2022 ; Halada *et al.*, 2011 ; Bensettiti *et al.*, 2005). En Europe de l'Ouest, une forte proportion de la faune et de la flore sont spécialistes des prairies et des landes (Dengler *et al.*, 2014 ; Habel *et al.*, 2013). Ces milieux, particulièrement les prairies mésophiles, abritent une flore diversifiée. A échelle fine (*i.e.* < 50 m²), certaines prairies européennes (Europe centrale orientale et sud de la Baltique) ont une richesse en plantes vasculaires exceptionnellement élevée, pouvant dépasser celle observée à la même échelle dans les forêts tropicales, longtemps considérées comme le biome le plus riche (Wilson *et al.*, 2012¹²). Par exemple, des prairies semi-naturelles, oligo- à mésotrophes, tempérées, gérées ont pu atteindre 43 espèces sur 0,1 m² en Roumanie ou 131 espèces sur 49 m² en République Tchèque (Wilson *et al.*, 2012). Tandis qu'à l'échelle d'un hectare, les forêts tropicales humides détiennent le record mondial de richesse spécifique à cette échelle (*i.e.* 100-10 000 m²) avec 942 espèces recensées en Equateur par exemple (Wilson *et al.*, 2012). Bien que l'habitat de landes soit naturellement pauvre en espèces (De Graaf *et al.*, 2009), les landes françaises (Bretagne), espagnoles et portugaises sont les plus diversifiées floristiquement (Webb, 1998). Ainsi, ces milieux sont reconnus pour leur rôle de support et de refuge de biodiversité et ont un rôle important pour la conservation de la biodiversité. Ce support de biodiversité est également rattaché à la forte hétérogénéité environnementale qui les caractérise. En effet, il existe une diversité des landes et des prairies, structurée notamment le long de gradients hydriques. Cette diversité de conditions environnementales locales favorise la coexistence d'espèces aux amplitudes écologiques contrastées. La préservation de ces gradients apparaît ainsi essentielle au maintien de la biodiversité associée.

De plus, les milieux agropastoraux sont des contributeurs importants de services écosystémiques à différentes échelles (Schils *et al.*, 2022 ; Walmsley *et al.*, 2021 ; Bengtsson *et al.*, 2019). A l'échelle mondiale, les milieux prairiaux participent à réguler la variabilité

¹² Les auteurs ont analysé la richesse spécifique à différentes échelles spatiales, allant de quelques millimètres carrés à 10 000 m². Au grain fin (<50m²) les prairies apparaissent plus diversifiées que les forêts tropicales (contrairement à plus large échelle spatiale où les forêts tropicales restent l'écosystème le plus diversifié).

climatique (Bengtsson *et al.*, 2019). Les sols des prairies peuvent stocker de grandes quantités de carbone et parfois autant que les sols forestiers selon le type de gestion¹³ (~50 g C kg⁻¹ de sol, Cotrufo *et al.*, 2019 ; Bengtsson *et al.*, 2019 ; Amiaud & Carrère, 2012). Il est estimé que les pâturages extensifs (« *rangelands* ») stockent 30% du carbone terrestre, principalement sous la forme de carbone organique dans le sol (Seid *et al.*, 2016). A l'échelle régionale, les landes et prairies participent à la régulation de l'eau (Bengtsson *et al.*, 2019 ; Mauchamp *et al.*, 2012). Les prairies et les landes produisent également des ressources florales utiles aux insectes pollinisateurs qui subissent un déclin alarmant (Pan *et al.*, 2024 ; Moquet *et al.*, 2017). Les landes sont reconnues comme étant des milieux privilégiés pour les pollinisateurs grâce à la qualité nutritionnelle de la végétation et à la longue période de floraison des espèces, garantissant des ressources tout au long de l'année (Moquet *et al.*, 2017).

Les landes et les prairies possèdent également une valeur d'héritage, culturelle et esthétique, en tant qu'éléments majeurs des paysages ruraux et traditionnels européens et français (Pärtel *et al.*, 2005 ; Bensettiti *et al.*, 2005).

3.4. Des milieux menacés

En Europe, la surface des milieux agropastoraux a fortement diminué depuis la seconde guerre mondiale (Schils *et al.*, 2022 ; Stoate *et al.*, 2009). Cette régression résulte de l'artificialisation des sols et de l'intensification de l'agriculture (Schils *et al.*, 2022 ; Bengtsson *et al.*, 2019 ; Stoate *et al.*, 2009). La perte de surface s'accompagne également d'une fragmentation des milieux restants, conduisant à l'altération du fonctionnement écologique de ces écosystèmes et à une perte de biodiversité (Dengler *et al.*, 2020 ; Bobbink *et al.*, 2010 ; Piessens *et al.*, 2004).

En parallèle, le recul progressif des activités agropastorales réduit les surfaces autrefois façonnées par ces pratiques. Les milieux qui en dépendaient tendent ainsi à disparaître (Webb, 1998). Cette déprise favorise la colonisation par les ligneux et entraîne une dynamique de succession naturelle vers des stades plus forestiers. Ce processus conduit à la fermeture progressive des milieux ouverts et, dans le cas des prairies abandonnées, à leur enrichissement. En Europe, le reboisement constitue une menace majeure, responsable de la disparition de

¹³ Note : Cependant ce carbone peut être libéré plus rapidement et cette capacité de stockage est limitée. Ce stockage est aussi temporaire et en gestion intensive les prairies peuvent devenir des sources de carbone.

nombreux paysages ouverts particulièrement riches en biodiversité (Dengler *et al.*, 2020 ; Boch *et al.*, 2020 ; Pärtel *et al.*, 2005).

En plus de ces menaces liées aux changements d'usage des terres, les prairies et les landes sont vulnérables face aux changements climatiques et aux dépôts atmosphériques (Bobbink *et al.*, 2010 ; Fagúndez, 2013). La structure des communautés peut également être altérée avec davantage d'espèces adaptées à ces nouvelles conditions (*e.g.* espèces compétitrices, espèces thermophiles et nitrophiles, ...) au détriment des espèces plus sensibles souvent caractéristiques de ces écosystèmes particuliers. Ces altérations influençant différents compartiments de la diversité (populations, communautés, génétique) peuvent entraîner à terme une dette d'extinction de ces habitats (Liu *et al.*, 2021 ; Kasari-Toussaint *et al.*, 2016 ; Piessens & Hermy, 2006). En effet, une altération des conditions environnementales peut notamment compromettre le développement et la survie de la végétation (Liu *et al.*, 2021 ; De Graaf *et al.*, 2009).

3.5. Les landes et les prairies, des milieux à conserver en Europe

Compte tenu des nombreuses menaces qui pèsent sur ces landes et les prairies, leur préservation est devenue un enjeu reconnu, soutenu par des mesures inscrites dans les textes de lois et les accords européens (Encadré 4).

Les landes et les prairies ont été désignées comme habitats d'intérêt communautaire (Annexe I, directive 92/43/CEE, encadré 4). Cette désignation concerne une diversité de types de landes et de prairies (*e.g.* landes sèches littorales, landes alpines, méditerranéennes, etc. ; prairies sèches, humides, alluviales, etc.) et occupent 4% de la surface de l'Union Européenne (Figure 1.8).

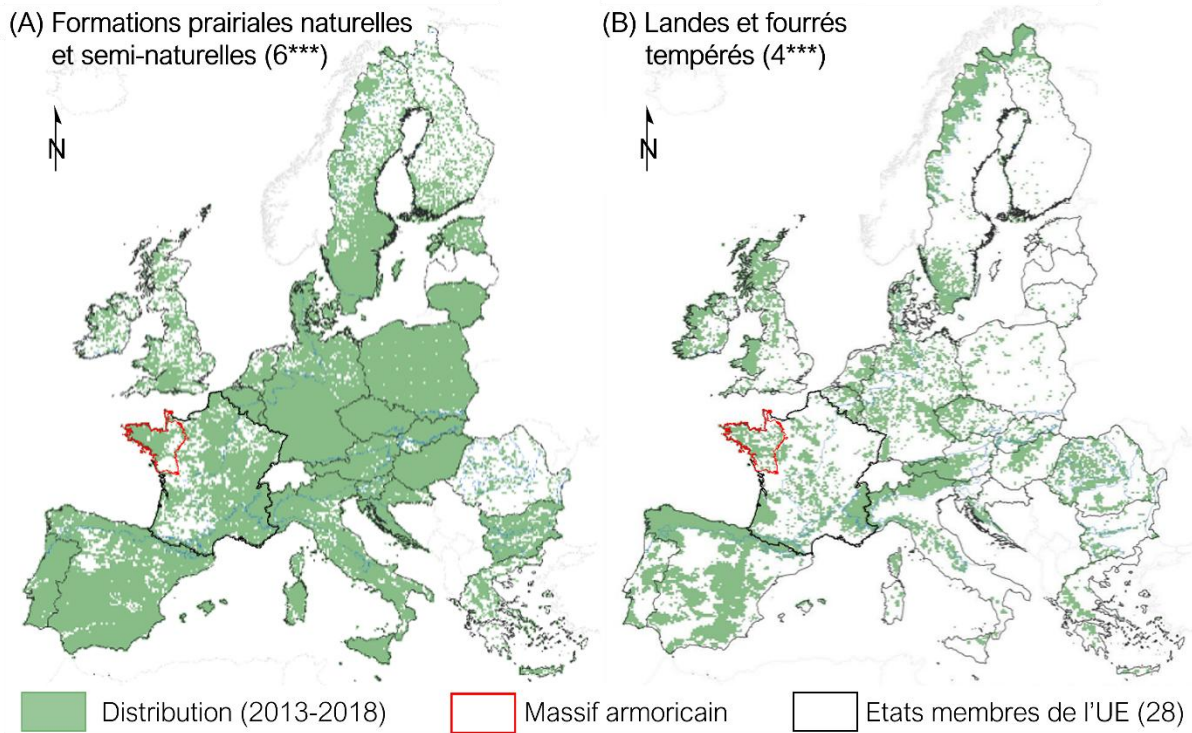


Figure 1.8 : Distribution (A) des formations prairiales naturelles et semi-naturelles et (B) des landes et fourrés tempérés. Ces habitats correspondent aux habitats types d'intérêt européen respectivement codés 6^{***} et 4^{***} listés dans l'annexe I de la directive Habitats de l'Union Européenne (directive 92/43/CEE). Le Massif Armoricain est délimité en rouge. Modifié d'après Kudrnovsky *et al.*, 2020.

Encadré 4 : Directive « Habitats » et réseau Natura 2000

i. Cadre juridique de la conservation des habitats en Europe

La directive « Habitat-Faune-Flore » du 21 mai 1992 (dite « DHFF », directive 92/43/CEE) a pour objectif de contribuer à assurer la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et la flore sauvage au sein de l'Union européenne. Elle vise à maintenir ou à rétablir les milieux naturels vulnérables et les espèces menacées dans un état de conservation favorable (Maes, 2013).

La directive "Habitats" distingue 233 types de milieux, classés en plusieurs grandes catégories : habitats côtiers, dunes, habitats d'eaux douces, landes et fourrés tempérés, fourrés sclérophylles méditerranéens, pelouses et prairies, tourbières et marais, habitats rocheux et grottes (Annexe 1, directive 92/43/CEE ; Maes *et al.*, 2020). Ces habitats, qualifiés d'intérêt communautaire^a ou prioritaire^b, sont des milieux devant bénéficier de mesures de conservation spécifiques en raison de leur rareté, de leur vulnérabilité ou de leurs caractéristiques écologiques remarquables (article 2, directive 92/43/CEE).

Pour atteindre les objectifs de préservation de la biodiversité énoncés par la directive Habitat-Faune-Flore, le réseau écologique européen « Natura 2000 » a également été formé (article 3, directive 92/43/CEE). Ce réseau se traduit par la création de zones spéciales de conservation (ZSC), qui abritent les habitats et espèces mentionnées dans les annexes de la directive. Les états membres s'engagent à contribuer au réseau Natura 2000 en créant des aires protégées afin de conserver les espèces, leurs habitats et les milieux naturels.

ii. Obligation d'évaluation de la conservation des espèces et des milieux naturels des états membres de l'union européenne

Les états membres sont tenus de fournir à la Commission européenne un rapport d'évaluation tous les six ans (article 17, directive 92/43/CEE^c). Ce rapport intègre les mesures de conservation prises pour protéger les habitats vulnérables et les espèces menacées listés dans les différentes annexes, ainsi que l'évaluation de leur état de conservation (Maes *et al.*, 2020 ; Maes, 2013). Ce diagnostic régulier permet d'informer les instances européennes sur la manière dont la directive est mise en œuvre (Maes, 2013).

Dans le cas des milieux naturels, l'évaluation de l'état de conservation des milieux naturels se base sur l'aire de répartition naturelle et son évolution, la structure et les fonctions de l'habitat (en incluant le statut des espèces caractérisant ce milieu) ainsi que les futures perspectives (Maes, 2013).

^a **Habitat d'intérêt communautaire** : Un milieu naturel peut être qualifié d'habitat d'intérêt communautaire dans trois situations : (1) l'habitat est en danger de disparition dans son aire de répartition naturelle ; ou (2) son aire de répartition est réduite (régression ou aire intrinsèquement restreinte) ; ou (3) il constitue un exemple remarquable de caractéristiques propres à l'une ou à plusieurs des neuf régions biogéographiques européenne (*i.e.* alpine, atlantique, de la mer Noire, boréale, continentale, macaronésienne, méditerranéenne, annonique et steppique), conformément à l'article 1 de la directive 92/43/CEE.

^b **Habitat d'intérêt prioritaire** : Habitat en danger de disparition dont l'aire de répartition naturelle est particulièrement restreinte à certains territoires. Cette mention souligne la responsabilité particulière de conservation des territoires dans lesquels l'habitat est présent. Conformément à l'article 1 de la directive 92/43/CEE.

^c **Note** : Ces dispositions imposées par l'article 17 (directive 92/43/CEE) sont également transposées en droit français dans l'article R. 414-8-5 du code de l'Environnement

Ces milieux ont fait l'objet de plusieurs évaluations, publiées sous la forme de rapports de l'évaluation de leur état de conservation (article 17, directive 92/43/CEE ; encadré 4). Le premier rapport évaluant ces habitats entre 2001 et 2006 soulignait déjà une dégradation importante avec moins de 10% des prairies et ≈15% des landes en état de conservation favorable en Europe et en France (Maes *et al.*, 2013 ; Bensettiti & Trouvilliez, 2009). Selon le dernier rapport (période 2013-2018), l'état de conservation des landes et des prairies européennes s'est amélioré dans moins de 25% des cas et la majorité des milieux demeurent dans un état défavorable (Maes *et al.*, 2020). De plus, il apparaît que la zone atlantique de l'union européenne est la région biogéographique ayant le moins d'habitats en bon état de conservation (seulement 4%) et la plus grande proportion de milieux dégradés (Maes *et al.*, 2020).

Le manque de données anciennes sur les communautés végétales empêche une évaluation précise et exhaustive des dynamiques écologiques de ces milieux (bien que cette évaluation et ses critères mobilise de nombreux experts, scientifiques et acteurs de la conservation ; Bensettiti *et al.*, 2012). L'étude de ces milieux sous le prisme de l'écologie des communautés végétales permet d'éclairer plus précisément les réponses des écosystèmes aux changements environnementaux et d'en saisir les processus évolutifs à grande échelle.

IV. Architecture de la thèse

4.1. Objectifs de la thèse

Cette thèse vise à documenter et comprendre les changements survenus au cours des quatre dernières décennies dans les landes et des prairies, deux habitats agropastoraux principaux du Massif Armoricain. Pour cela, des relevés floristiques ont été réalisés et comparés avec des données historiques réalisées plusieurs décennies auparavant. L'objectif est d'analyser les évolutions de la composition et de la diversité des communautés végétales de ces milieux.

4.2. Structuration de la thèse

La thèse s'articule autour de cinq chapitres. Après l'introduction (chapitre 1), qui a permis de présenter le cadre théorique et les milieux étudiés, le **chapitre 2** présente le Massif Armoricain (secteur d'étude), les landes et prairies armoricaines, les données et les méthodes d'analyses utilisées. Les **chapitres 3 et 4** sont axés sur l'étude des habitats agropastoraux, respectivement les landes et les prairies.

Pour ces deux chapitres, une réenquête à long-terme de la végétation a pu être mise en place. Les communautés végétales des landes et des prairies sont donc étudiées sur deux périodes et plus de 700 relevés de végétations largement répartis sur le territoire armoricain ont été utilisés.

Le **chapitre 3**, dédié aux landes, vise à documenter les changements qualitatifs de l'habitat et l'évolution des communautés végétales de landes entre les deux périodes d'échantillonnage à l'échelle régionale. Ce chapitre s'intéresse à l'évolution de la diversité, de l'état de conservation et des conditions environnementales des sites étudiés. L'étude de la diversité bêta temporelle a été réalisée, en complément, afin de renseigner sur la dissimilarité de la composition des communautés de landes qui se sont maintenues entre les deux périodes. Les tendances des espèces les plus courantes ont également été renseignées afin d'identifier les espèces gagnantes et perdantes.

Le **chapitre 4**, traitant de l'évolution de la végétation des prairies à l'échelle régionale, a été scindé en trois parties. La première partie consiste à réitérer les analyses effectuées sur les landes (**chapitre 3**). La seconde partie est une étude de cas portée sur l'évolution de la couleur

dans les prairies, comme outil de sensibilisation sur le déclin des communautés végétales. La troisième partie est focalisée sur l'évolution de la diversité fonctionnelle et des traits d'histoire de vie des communautés prairiales entre les deux périodes d'échantillonnage.

Le **chapitre 5** développe une méthode d'évaluation de l'état de conservation et de la potentialité de restauration des habitats semi-naturels, basée sur le concept de pool d'espèces spécifique à l'habitat et sur la diversité sombre. Cette étude est complétée par une approche comparative des différents ensembles paysagers de la région d'étude.

Cette thèse vise à répondre aux questions de recherche suivantes :

- (1) Comment ont évolué les habitats agropastoraux au cours des cinq dernières décennies ? Quels sont les facteurs de changements ?
- (2) Comment mobiliser la diversité sombre dans l'évaluation de l'état de conservation et dans la priorisation des stratégies de conservation ?

CHAPITRE II

REECHANTILLONNAGE A LONG-
TERME DES LANDES ET DES PRAIRIES
DU MASSIF ARMORICAIN



I. Le Massif Armoricaïn

1.1. Caractères mésologiques généraux

Le massif armoricaïn est un territoire géographique naturel situé au nord-ouest de la France (Des Abbayes *et al.*, 1971). Cette zone se distingue par sa géologie, son climat et sa végétation.

1.1.1. Cadre géographique

Le Massif Armoricaïn s'étend sur environ 62 000 km² et englobe les quatre départements de la région Bretagne (Côtes d'Armor, Finistère, Ille-et-Vilaine, Morbihan), et une partie des régions limitrophes (Normandie, Pays de la Loire, Nouvelle aquitaine ; Figure 2.1). L'altitude varie de 0 à 417 mètres avec une moyenne de 104 mètres, ce qui fait de ce territoire, la région la moins élevée de France (Figure 2.1 ; Meynier, 1946). Il compte plusieurs points culminants témoignant des anciennes montagnes de la chaîne hercynienne¹⁴ (Chalumeau, 2018). Le relief est différencié en collines et en plateaux (régions basses ; Figure 2.1 ; Meynier, 1946). La ligne du partage des eaux du territoire est décentrée vers le nord (en raison du relief asymétrique de la zone ; Figure 2.1).

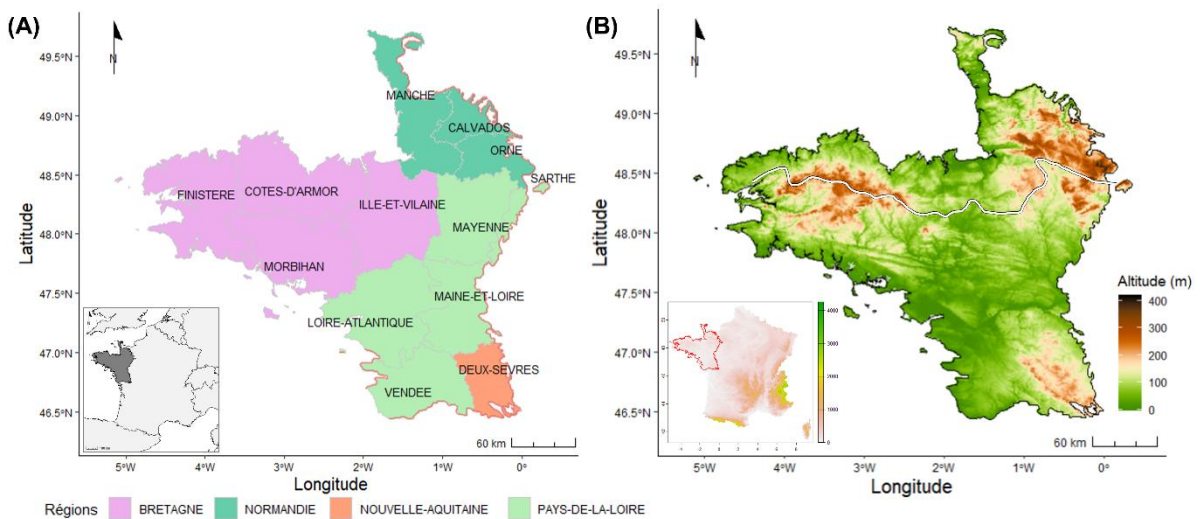


Figure 2.1: (A) Localisation du Massif Armoricaïn (en gris) dans le nord-ouest de la France avec les limites départementales (IGN), les régions françaises (en couleurs) et les limites du Massif Armoricaïn (en rouge ; réalisation : M.-L. Le Jeanne avec la collaboration de Jean Plaine, © GRECIA, 2007). (B) Relief du Massif Armoricaïn (0 à 417 mètres) avec les principaux domaines topographiques et morphologiques (sources modèle numérique de terrain – MNT) et la ligne du partage des eaux au nord.

¹⁴ Chaîne de montagnes formée du dévonien au permien (entre -300 et -400 Ma, ère primaire)

1.1.2. Cadre géologique

La structure et l'histoire géologique du Massif Armoricaïn est bien documentée (Le Corre *et al.*, 1991). Le socle armoricaïn représente l'héritage d'une longue évolution dont les témoins les plus anciens ont un âge voisin de 2 000 Ma (Précambrien) et qui s'achève il y a environ 280 Ma (Permien ; Figure 2.2 ; Le Corre *et al.* 1991).

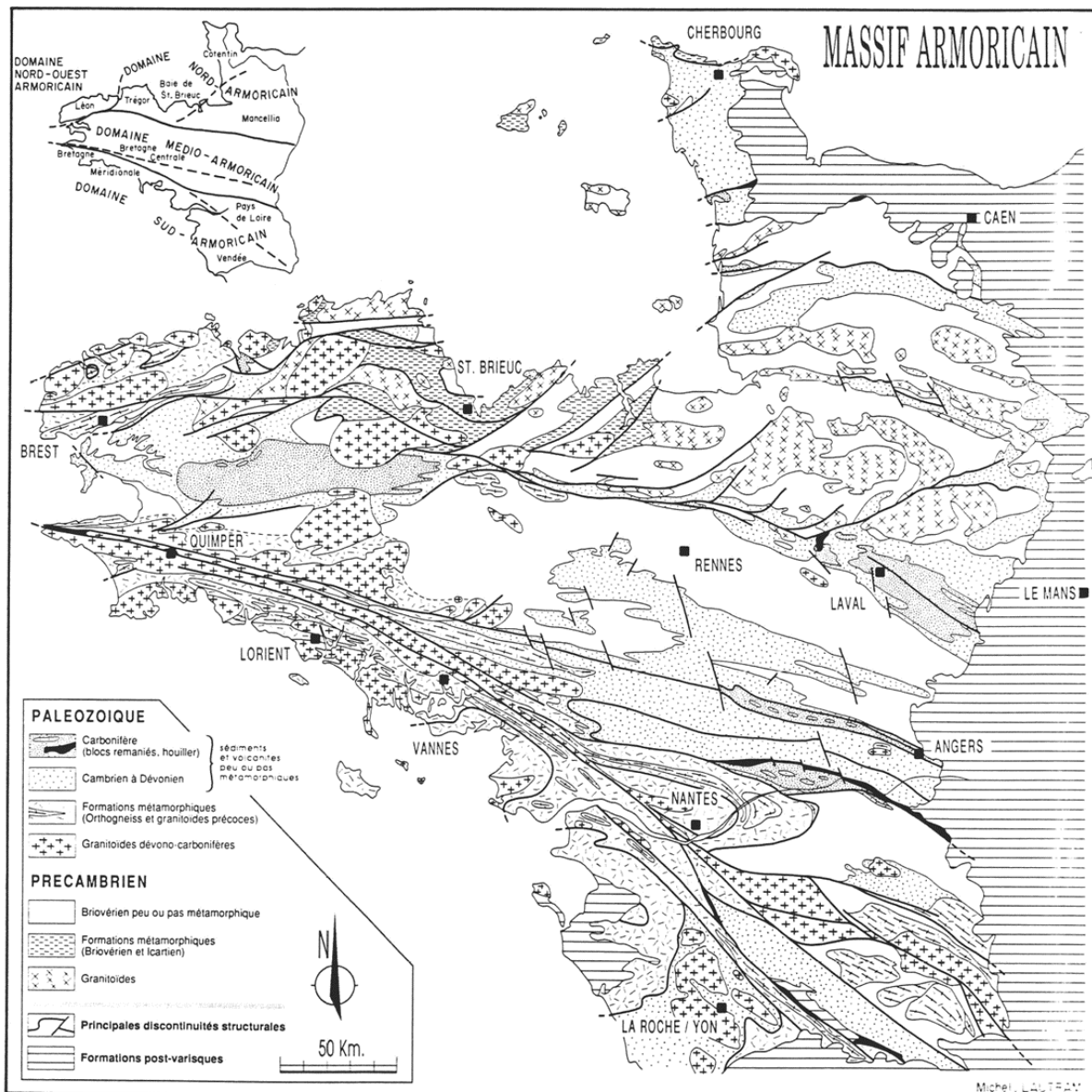


Figure 2.2 : Carte géologique simplifiée du Massif Armoricaïn (Auteur : Michel Lautray in Le Corre *et al.*, 1991).

Le Massif Armoricaïn est une formation géomorphologique dite de socle (ou socle cristallin¹⁵) et correspond donc à un ensemble induré de roches métamorphiques ou magmatiques qui ont subi une ou plusieurs phases de déformations intenses. En effet, la structure géologique du socle armoricaïn résulte de la superposition de deux grandes phases de déformation. D'abord, a eu lieu l'orogénèse cadomienne (620 à 540 Ma) puis l'orogénèse hercynienne au sens large (440 à 290 Ma) au Paléozoïque (principalement au Dévonien et au Carbonifère ; Le Corre *et al.*, 1991). La déformation la plus récente a créé une chaîne de montagnes appelée chaîne hercynienne (ou chaîne varisque ; Ballèvre *et al.*, 2014). On y trouve des roches magmatiques (granites), des roches métamorphiques (schistes, micaschistes, orthogneiss) et des formations sédimentaires (grès, sédiments alluviaux). Cette diversité lithologique constitue la base géologique sur laquelle se développent les sols acides du massif (Figure 2.2).

Il présente ainsi peu de sols calcaires, avec seulement quelques lentilles sur le territoire, notamment dans les petits bassins tertiaires à faluns (*e.g.* Rennes). Le Massif Armoricaïn se distingue nettement des deux bassins adjacents (bassins parisien et aquitain), à dominance calcaire.

1.1.3. Cadre climatique

Le climat du Massif Armoricaïn se caractérise par un climat de type atlantique dominé par des influences océaniques (Figure 2.3). On distingue deux types de climat océanique sur le territoire : le franc et l'altéré (Joly *et al.*, 2010).

Le **climat océanique franc** se caractérise par des températures moyennes et homogènes avec une faible amplitude annuelle (moins de 13°C d'écart entre juillet et janvier), un nombre restreint de jours froids (moins de 4) et de jours chauds (moins de 4) ainsi que peu de variabilité interannuelle.

Le **climat océanique altéré** est une transition vers le climat océanique dégradé et se caractérise par une température moyenne annuelle plus élevée, davantage de jours froids et chauds (entre 4 et 8) et moins de précipitations que précédemment (Joly *et al.*,

¹⁵ **Socle cristallin** : ensemble induré de roches métamorphiques ou magmatiques qui ont subi une ou plusieurs phases de déformations intenses.

Il faut cependant noter la présence de quelques « sous-climats originaux » induits par la topographie et l'exposition aux vents (Figure 3B ; Joly *et al.*, 2010 ; Clément, 1978). Ces variations peuvent tendre vers le climat montagnard (*i.e.* hivers froids, peu de chaleurs, fortes pluies) dans le secteur des monts d'Arrée notamment (relief élevé à l'Ouest du Massif Armoricaire ; Clément, 1978) ou vers un climat méditerranéen dit « altéré » sur le littoral de la Loire-Atlantique (au Sud du Massif Armoricaire ; Joly *et al.*, 2010).

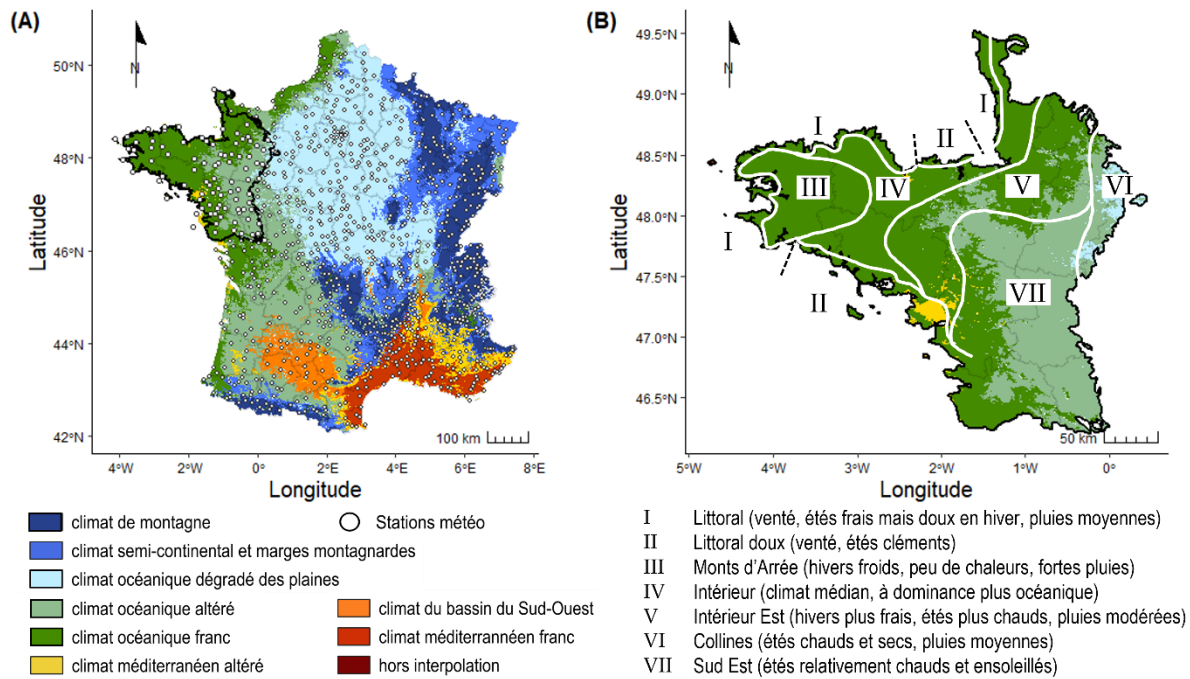


Figure 2.3 : Climat de la zone d'étude avec (A) Typologie climatique du territoire français en huit classes (d'après Joly *et al.*, 2010) avec la localisation des stations météorologiques fournissant des données climatiques à long terme (pluviométrie, températures ; Météo-France) dont 147 sont présentes sur le Massif Armoricaire (détouré en noir). (B) Focus sur le Massif Armoricaire et ses sous-climats renseignés par différents organismes à partir des données météorologiques de Météo-France (Observatoire de l'Environnement en Bretagne, 2025 ; DREAL Normandie, 2022 ; GIEC des Pays-de-la-Loire, 2022).

Au total, le territoire comptabilise 147 stations météorologiques, dont les données peuvent remonter jusqu'en 1945 (Figure 2.3 ; Météo-France). La pluviométrie est enregistrée dans 83 stations depuis 1945-1959 à aujourd'hui. Les précipitations moyennes mensuelles sont réparties tout au long de l'année (800 – 1 200 mm/an ; Météo-France, 2024), bien qu'il y ait des variations interannuelles importantes (Figure 2.4). Les températures sont enregistrées dans 64 stations (1951-1961). Le Massif Armoricaire présente une faible amplitude thermique (8,5 °C – 15 °C).

Ces longues séries temporelles homogénéisées des variables climatiques (« LSH », Météo-France) nous permettent de retracer l'évolution du climat sur le territoire armoricain (Figure 2.4). (Les données sont disponibles ici : <https://www.data.gouv.fr/datasets/donnees-changement-climatique-lsh-longues-series-homogeneisees/>, consulté en avril 2025). Alors que la pluviométrie n'a montré qu'une faible augmentation depuis 1950 et de grandes variabilités, la température moyenne annuelle a augmenté d'1.5°C (Figure 2.4 ; Amiot *et al.*, 2023).

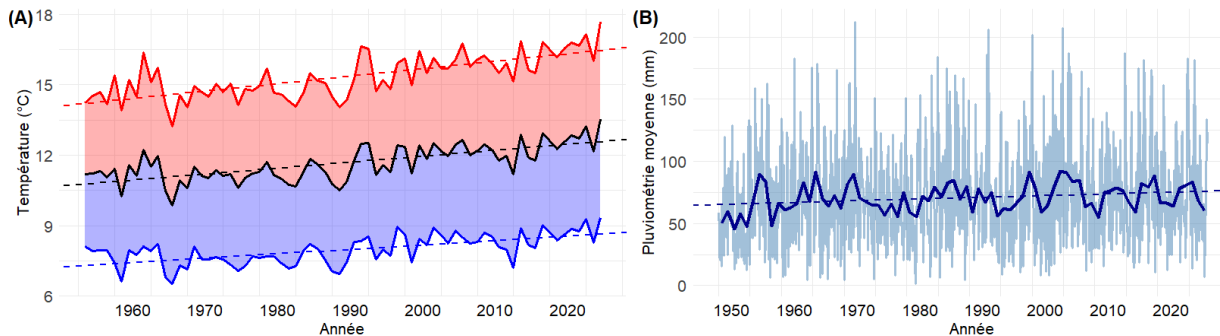


Figure 2.4 : (A) Température annuelle moyenne (en degré Celsius °C) sur la période 1951-2022- pour les températures maximales (en rouge), moyennes (en noir) et minimales (en bleu) et (B) Précipitations moyennes mensuelles (bleu clair) et annuelles (bleu foncé) sur la période 1945-2022. Ces variables climatiques sont issues des 147 stations météorologiques présentes sur le Massif Armoricaïn (longues séries homogénéisées de Météo-France, disponible sur <https://meteo.data.gouv.fr/>). Les régressions linéaires (traits discontinus) indiquent des augmentations significatives des quatre variables climatiques sur les périodes considérées.

1.1.4. Cadre hydrographique

On distingue différents éléments hydrographiques : cours d'eau, étangs, marais salants et arrière-littoraux, marais d'eau douce et tourbeux, ainsi que les prairies humides et les plaines inondables (Corillon, 1971). Le réseau hydrographique du Massif Armoricaïn est particulièrement dense (92 751 km de linéaire de cours d'eau), en raison de la faible perméabilité des sols (socle cristallin constitué de roches dures) qui favorise le ruissellement en surface (Le Guillou & Niculescu, 2025). D'un point de vue géomorphologique, toutes les rivières du Massif Armoricaïn sont actuellement incisées, ce qui signifie qu'elles creusent leur lit en profondeur dans les roches dures (Guillocheau *et al.*, 2003). Ce phénomène d'érosion verticale, dont l'origine remonte au Pléistocène moyen (0,7 Ma), forme des incisions de 60 à 100 mètres de profondeur dans le paysage (avec un maximum de 150 mètres ; Guillocheau *et al.*, 2003).

Ce territoire est caractérisé par des écoulements souterrains discontinus en raison de la nature des roches de ce domaine de socle cristallin. En effet, les roches (granite notamment)

sont peu poreuses et peu perméables (Moeck, 2014). Ainsi la circulation de l'eau ne peut se faire que dans la couche superficielle altérée (*i.e.* altérites, 0-30 mètres de profondeur) et dans les fissures et fractures plus ou moins interconnectées (Aquilina *et al.*, 2015). Ces aquifères¹⁶ de socle confèrent au territoire un niveau de perméabilité assez faible et une forte vulnérabilité aux pollutions agricoles diffuses (BRGM, 2015 ; Aquilina *et al.*, 2012 ; Lachassagne *et al.*, 2006).

Les aquifères alluviaux sont plus localisés (*e.g.* vallée de la Vilaine ou de l'Oust) mais sont plus productifs en raison de leur perméabilité et porosité plus importante (Moeck, 2014 ; Mougin *et al.*, 2008). Les aquifères de roches sédimentaires (dit de bassins tertiaires d'effondrements) ont également une perméabilité nettement supérieure aux aquifères du socle. Ces aquifères productifs (alluviaux et sédimentaires) ont une superficie réduite sur le territoire armoricain, largement caractérisé par des aquifères de socle (Mougin *et al.*, 2008). Ainsi le territoire a une faible capacité de stockage d'eau souterraine par rapport aux bassins adjacents, composées de roches sédimentaires plus perméables (BRGM, 2015).

1.1.5. Cadre pédologique

Selon la classification des sols, cinq types de sols dominants sur le Massif Armoricaïn : sols brunifiés (sols peu évolués, *e.g.* brunisols¹⁷), sols présentant un lessivage d'argile (sols évolués ; *e.g.* luvisols, néoluvisols), sols podzolisés (ou podzosols), sols hydromorphes (dit hydromorphes ; *e.g.* histosols, réductisols, redoxisols, etc.), et les sols de talwegs et de fond de vallée (issus de colluvions et alluvions, dits colluviosols et fluviosols ; Messant *et al.*, 2019). La carte est visualisable ici : <https://www.geoportail.gouv.fr/donnees/carte-des-sols>, groupement d'intérêt scientifique Sol, GisSol).

Le Massif Armoricaïn présente un contexte géologique, climatique et anthropique qui favorise les sols acides sur l'ensemble du territoire. La nature du matériau parental (roche-mère), majoritairement composé de roches siliceuses pauvres en bases (granites, schistes, grès), offre peu d'éléments alcalins lors de son altération. Le climat océanique et humide, quant à lui,

¹⁶ **Aquifères** : formations géologiques dans lesquelles sont contenues les nappes phréatiques, avec des eaux souterraines exploitables.

¹⁷ **Brunisols** : sols non calcaires, issus de l'altération in situ du matériau parental pouvant être de nature très diverse (Messant *et al.*, 2019).

entraîne la lixiviation¹⁸ et le lessivage¹⁹ des particules des horizons supérieurs (dits éluviés) vers les horizons inférieurs (dits illuviés). Ces processus créent ainsi un appauvrissement en nutriments et une baisse du pH dans les horizons supérieurs (*i.e.* acidification).

Sur les plateaux et versants bien drainés, l'altération *in situ* de la roche-mère forme des sols brunifiés acides, tandis qu'en conditions plus humides, la podzolisation²⁰ accentue l'acidification et conduit à la formation de sols très appauvris en nutriments. Enfin, cette acidification est renforcée par les activités humaines qui appauvrissent les sols en exportant la matière organique et en favorisant l'altération des roches (*e.g.* défrichements ; Webb *et al.*, 1998).

1.1.6. Cadre phytogéographique

La flore régionale compte plus de 2 500 espèces de plantes. La flore est peu diversifiée mais se distingue par des caractéristiques particulières. Ce cortège floristique résulte du climat océanique et du contexte géologique particulier du Massif Armoricaïn (Chalumeau, 2018 ; Chevalier, 1923). En effet, les sols pauvres et acides combinés aux influences océaniques ont favorisé une végétation acidiphile, pouvant être halophile dans les zones directement exposées aux embruns. Les espèces présentes sur le territoire ont largement été décrites grâce à des Flores spécifiques consacrées au Massif Armoricaïn. Un premier ouvrage a été publié en 1971 par Henry Des Abbayes et ses collaborateurs. Un second ouvrage a été réalisé en 2023 par Vincent Guillemot. Près de 27 grands types de végétation ont été décrits par le Conservatoire Botanique National, comprenant 16 végétations naturelles et semi-naturelles, 6 végétations artificielles, 5 milieux non végétalisés (CBN, 2021²¹). Plusieurs unités biogéographiques ont pu être déterminée sur la base de la végétation (Dupias & Rey, 1985).

¹⁸ **Lixiviation** : processus d'entraînement sous forme dissoute des nutriments et éléments solubles, par l'eau vers la profondeur (aussi appelé lessivage chimique).

¹⁹ **Lessivage du sol** : processus d'entraînement par l'eau vers la profondeur de particules, essentiellement des argiles et de substances associées non solubles (*e.g.* argiles, matière organique, bases ; processus mécanique). Les horizons supérieurs sont appauvris de ces substances (éluviation) qui sont alors accumulées dans les horizons inférieurs (illuviation).

²⁰ **Podzolisation** : migration chimique vers la profondeur des complexes organiques liés au fer et à l'aluminium et accumulation des particules dans les horizons inférieurs (forme de lixiviation).

²¹ Visualisation des cartes des grands types de végétations accessible en ligne ([lien](#)) et notices régionales détaillées sur le portail du Conservatoire Botanique National de Brest.

1.2. Caractères anthropiques généraux

1.2.1. Origine du nom

Le Massif Armoricaïn a été nommé par rapport à la région Armorique qui le couvrait historiquement. Cette toponymie remonte à l'époque gallo-romaine et est issue de « *ar* » (=sur, devant) et « *mor* » (=mer). Ce nom a été choisi pour désigner la région regroupant « l'ensemble des peuples qui bordent l'Océan et qui se donne le nom d'Armoricaïns » (César dans « commentaires sur la guerre des gaules » ; glossaire d'Endlicher, 1836) ce qui a latinisé le terme gaulois *Aremorici* en *Armoricae*. L'origine du nom remonte donc à l'Antiquité.

« Aremorici: antemarini quia are ante, more mare, morici marini. »

« Armorique : ceux qui sont devant la mer car are signifie 'devant', more signifie 'mer', morici signifie 'marins' »

Glossaire d'Endlicher, 1836

1.2.2. Evolution de la démographie armoricaïne

L'occupation humaine est attestée depuis le Néolithique avec une densité relativement forte dès l'âge du Bronze (Scarre, 2000). La population se répartissait en habitats dispersés, formant un réseau de petites agglomérations qui s'est densifié au cours du temps (Nières, 2004 ; Flatrès, 1979). Au moyen-âge et au 18^{ème} siècle, les guerres et/ou épidémies entraînent des crises démographiques ²² (Nières, 2004 ; Sée, 1925). A ces époques, la population reste principalement rurale, tandis que certaines villes commencent à se développer (Nières, 2004). Cette occupation ancienne, associée à une activité humaine rurale, a façonné des campagnes « très humanisées » (Flatrès, 1979 ; Sée, 1925).

Les données recueillies à partir du 19^{ème} siècle rapportent une évolution démographique très hétérogène au sein du territoire. En raison du déclin de certaines activités en territoire rural (*e.g.* textiles, forges, mines, métiers anciens) et de la pauvreté, une émigration de masse a lieu après 1850 (Nières, 2004 ; Scarre, 2000). Ce dépeuplement a particulièrement eu lieu en centre-Bretagne et perdure aujourd'hui (Figure 2.5 ; Le Bihan & Ollivro, 1999).

²² Par exemple : plus de 80 000 morts recensés en 1741 en Bretagne en raison des épidémies (rougeole, variole, typhus, fièvre typhoïde ; Sée, 1925).

Depuis les premières observations démographiques, la population se concentre sur le littoral (plutôt sud) et autour de villes plus importantes (*e.g.* Rennes, Brest, etc. ; Nières, 2004). Aujourd'hui, la même configuration est observée avec une population qui a presque doublé depuis le début du 19^{ème} siècle (Figure 2.5 ; Le Bihan & Ollivro, 1999).

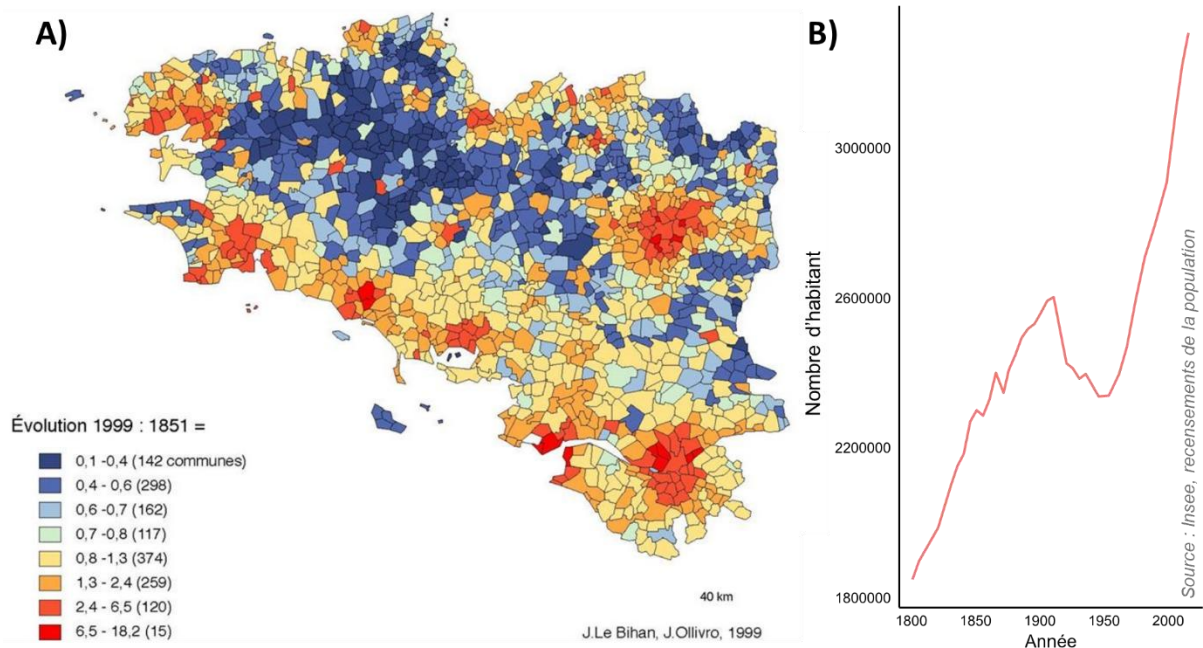


Figure 2.5 : A) Evolution relative de la population en Bretagne à cinq départements entre 1851 et 1999 (rapport entre le nombre d'habitats en 1999 et en 1851 ; carte tirée de © J. Le Bihan & J. Ollivro, 1999). B) Evolution du nombre d'habitants entre 1800 et 2000 de la Bretagne (sans la Loire-Atlantique), source des données : Insee, recensements de la population.

1.2.3. Evolution agricole

Jusqu'en 1940, les campagnes étaient dominées par un modèle agrarien intensif avec bocage dense, prairies temporaires et cultures sarclées. Après la Seconde Guerre mondiale, l'agriculture s'intensifie et le remembrement réduit fortement les haies. À partir de 1985, la surface agricole utile diminue sous l'effet de l'urbanisation et du développement des grandes cultures. Depuis 1992, les mesures agro-environnementales et le « verdissement » de la PAC encouragent la conservation des prairies, mais le paysage reste largement agricole (Figure 1.6.).

1.2.4. Protection du territoire

On distingue plusieurs types de protection sur le territoire. Sont reconnues comme protection forte, dite de droit ou sur proposition du préfet, les espaces naturels où les activités humaines

qui pourraient menacer la conservation de la biodiversité sont absentes ou strictement limitées, de façon durable (décret n°2022-527²³). Cette protection repose sur un cadre légal ou foncier adapté, accompagné d'un contrôle effectif (décret n°2022-527). À l'échelle régionale, ces zones protégées ne représentent que 1 % (755 km²) de la superficie totale. *A contrario*, le reste des zones protégées ont une force de protection faible (Figure 2.6).

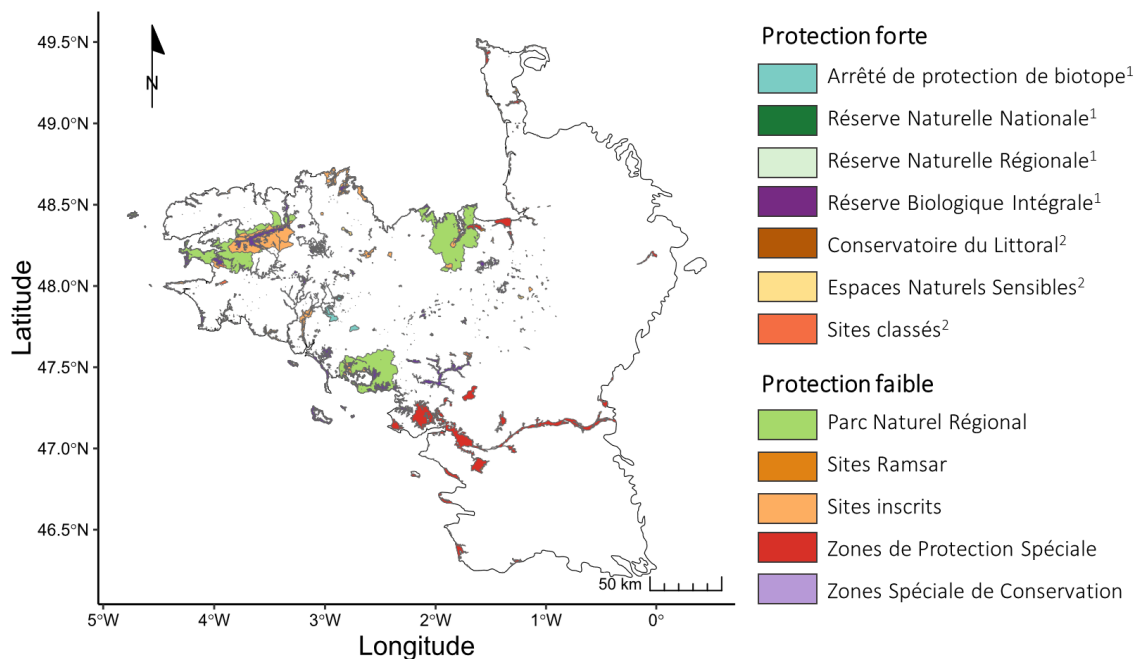


Figure 2.6 : Carte des aires protégées présentes sur le Massif Armoricaïn, distinguée en protection forte (1 : protection forte de droit, 2 : protection forte sur proposition du préfet) et protection faible. NB : Les zones naturelles d'intérêt faunistique et floristique (ZNIEFF type I et II), s'agissant d'un inventaire patrimonial sans valeur de protection, ne figurent pas sur la carte des aires protégées. Les zones Ramsar correspondent aux zones humides à forts enjeux et sont désignées suite à la convention du même nom.

Certains territoires sont davantage protégés (parfois par plusieurs types d'aires protégées, *e.g.* Monts d'Arée, Finistère) en raison des menaces plus fortes pesant sur ces écosystèmes et/ou pour leur haute valeur de conservation, en vertu de leur diversité floristique, faunistique ou même géologique. Parmi ces territoires, la frange littorale est particulièrement protégée par un organisme dédié – conservatoire du littoral – depuis sa création en 1975. De plus, plusieurs types d'aires protégées sont présentes sur le territoire dont certaines visent spécifiquement à protéger des landes et des prairies.

²³ Décret n° 2022-527 du 12 avril 2022 pris en application de l'article L. 110-4 du code de l'environnement et définissant la notion de protection forte et les modalités de la mise en œuvre de cette protection forte.

II. Les landes et les prairies du Massif Armoricain

Les landes et les prairies sont deux habitats agropastoraux bien représentés sur le territoire armoricain. Ils ont été favorisés, entretenus et diversifiés par les conditions environnementales et les anciennes pratiques agropastorales.



Illustration 2-1 : « *Landes de Pors Leonnec* », Henri Rivière (1864-1951), aquarelle et mine de plomb, 1909. © collections du musée des Beaux-arts de Rennes. Représentation d'une lande à Crozon dans le Finistère au premier plan, un boisement de fond de vallée en second plan puis une zone bocagère avec cultures et prairies en arrière plan.

2.1. Les landes atlantiques

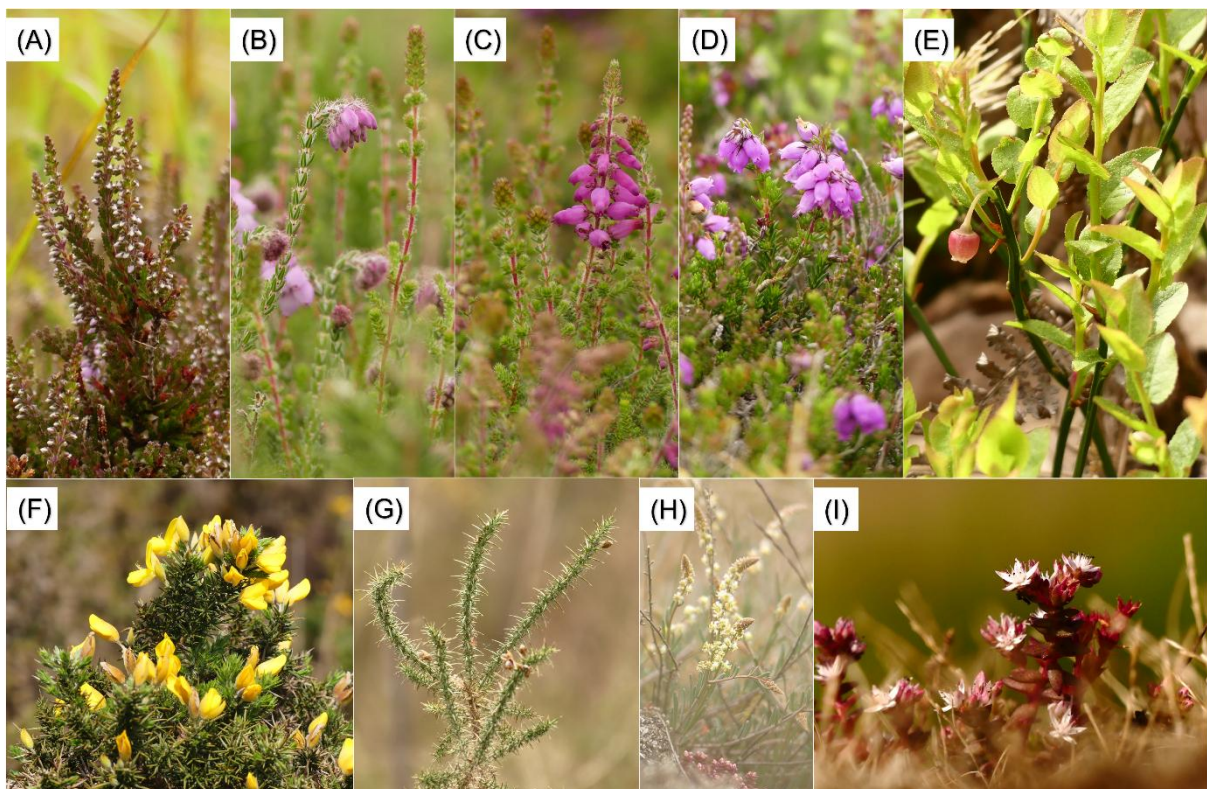
Le terme « *lande* » est issu du gaulois « *landa* », apparenté aux formes celtiques « *land/lann/llan/lan* », signifiant « plaine, espace dégagé » ou « terrain clôturé, enclos ».

Le terme est utilisé dans les textes anciens pour désigner les pâturages et terres incultes parfois boisées. Ainsi son étymologie reflète l'héritage ancien des usages (Âge de Bronze).

2.1.1. Description

Suivant Gimingham (1972), les landes se définissent par une végétation dominée par des espèces appartenant à la famille des Ericacées (*Ericaceae*), principalement des bruyères, et par des ajoncs, du genre *Ulex* de la famille des Fabacées (*Fabaceae* ;

Figure 2.7). Les landes sont des formations arbustives ouvertes à semi-ouvertes qui se développent sur des sols extrêmement pauvres en nutriments, acides ($\text{pH} < 4,5$) à faiblement acides ($4,5 < \text{pH} < 6$; De Graaf *et al.*, 2009). Dans la zone à l'Ouest de l'Europe, les landes se



développent sous un climat océanique tempéré.

Figure 2.7 : Quelques espèces caractéristiques des landes : (A) bruyère callune (*Calluna vulgaris*), (B) bruyère à quatre angles (*Erica tetralix*), (C) bruyère ciliée (*Erica ciliaris*), (D) bruyère cendrée (*Erica cinerea*), myrtille sauvage (*Vaccinium myrtillus*) dans quelques variantes, (F) ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*), (G) ajonc nain (*Ulex minor*), (H) astérocarpe pourpré (*Sesamoides purpurascens*) et (I) orpin anglais (*Sedum anglicum*). Crédits photos : ©M. Dano.

2.1.2. Types de landes

Les différents régimes hydrologiques (*i.e.* infiltration, inondation) conduisent à différentes conditions d'humidité du sol et par conséquent à différentes végétations de landes (De Graaf *et al.*, 2009). Ainsi, les landes peuvent être considérées plus finement suivant le degré

d'humidité du substrat : les landes humides²⁴, mésophiles et sèches (Figure 2.8). Ces types de landes sont respectivement caractérisées par la dominance des trois bruyères du genre *Erica* : *E. tetralix*, *E. ciliaris* et *E. cinerea*. Les pelouses acidiphiles des affleurements rocheux sont également considérées en raison de leur présence fréquente au sein de zones de landes sèches (Figure 2.8). Ces types de landes typiques sont référencées dans la directive Habitats de l'union européenne (Directive 92/43/CEE) dédiée à la conservation et à la protection des milieux



sensibles (Figure 2.8).

Figure 2.8 : Photographies des différents types de landes présents sur le Massif Armoricain : (A) lande humide (habitat type 4020-1 ; Clohars-Carnoët, 56), (B) lande mésophile (habitat type 4030-8 ; La Feuillée, 29) ; (C) lande sèche (habitats types 4030-6 and 4030-7 ; Plévenon, 22), (D) pelouse acidiphile des affleurements rocheux (habitats élémentaires 6230-7 and 8230-5, Guémené-Penfao, 35). Les types d'habitats élémentaires Natura 2000 sont ceux référencés dans le manuel français d'interprétation de la directive d'habitat européenne (directive 92/43/CEE ; Bensettiti et al., 2005). Crédits photo : ©M. Dano.

2.1.3. Surface des landes du Massif Armoricain

La transformation des landes du Massif Armoricain (principalement en Bretagne) a eu lieu vers les années 1950 de façon nette et rapide. Largement converties en surface boisée ou

²⁴ Lorsque les conditions acides ou anaérobies empêchent la décomposition et la minéralisation de la matière organique, les landes humides peuvent être tourbeuses (De Graaf *et al.*, 2009).

abandonnées au profit des terres plus productives, les landes ne représentent aujourd’hui plus que 1 % du territoire armoricain (et 2 % du territoire breton) contre environ un million d’hectares au milieu du 19^{ème} siècle, soit près de 40 % de la surface terrestre (Figure 1.6 ; CBN, 2021 ; Daucé & Léon, 1982).

2.2. Les prairies atlantiques

Le terme « *prairie* », dérive du latin « *prata* » signifiant pré et du suffixe « *aria* » désignant la surface. Le terme apparaît en vieux français sous le terme « *praierie* » (XII^{ème} siècle) puis « *prairie* » pour désigner les étendues de terres enherbées servant à la pâture ou à la fauche.

2.2.1. Description

Les prairies sont des formations végétales dominées par les herbacées, caractérisée par une végétation peu élevée, dépourvue d’espèces ligneuses (Figure 2.9 ; Dixon *et al.*, 2014). Ces milieux ont une productivité croissante avec la disponibilité en nutriments (conditions mésotrophes à eutrophes). Certaines prairies peuvent être qualifiées de naturelles si elles sont maintenues par des facteurs naturels et non anthropiques. Sur le Massif Armoricaïn, il peut s’agir des prairies situées dans les zones estuariennes dont l’influence des marées permet de maintenir ce milieu ouvert (Glemarec & Laurent, 2016).

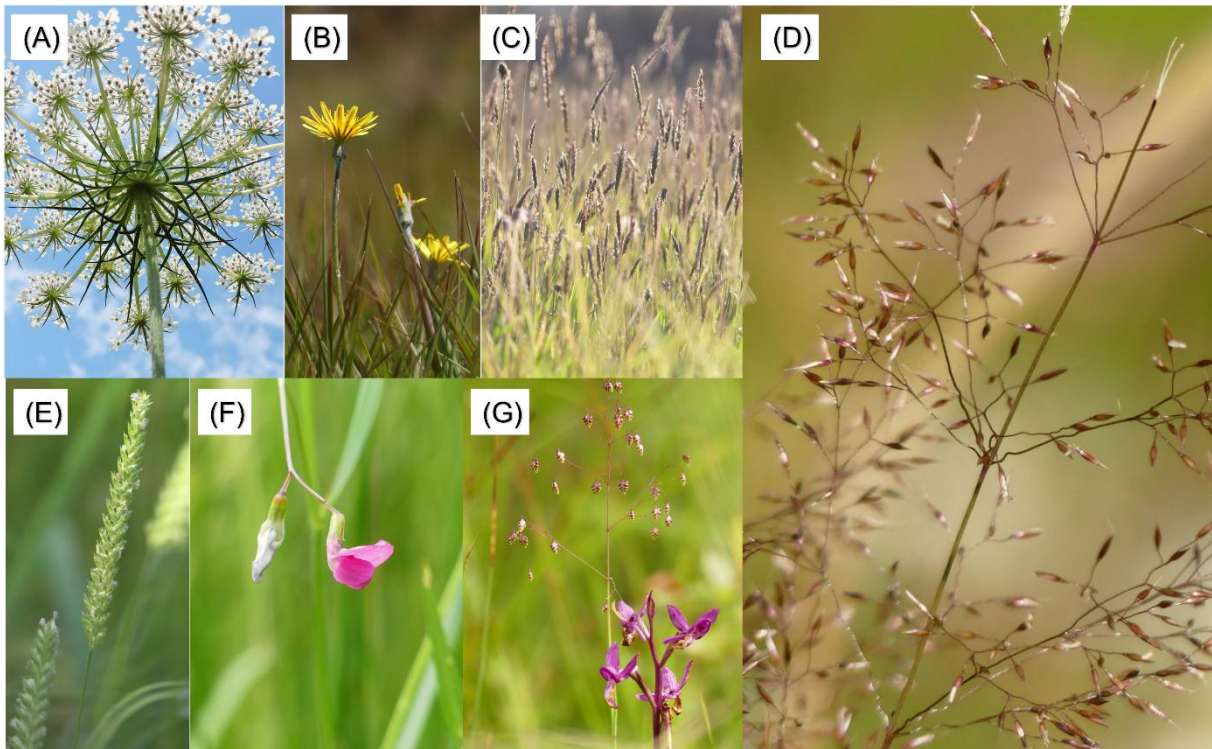


Figure 2.9 : Quelques espèces caractéristiques des prairies : (A) carotte sauvage (*Daucus carota*), (B) scorzonère humile (*Scorzonera humilis*), (C) flouve odorante (*Anthoxanthum odoratum*), (D) agrostide capillaire (*Agrostis capillaris*), (E) crételle des prés (*Cynosurus cristatus*), (F) gesse de Nissolle (*Lathyrus nissolia*), (G) amourette (*Briza media*) avec orchis mâle (*Orchis mascula*). Crédits photos : ©M. Dano.

2.2.2. Types de prairies dans la zone d'étude

Deux types de prairies se distinguent suivant les pratiques de gestion, leur fréquence et leur intensité (Mauchamps *et al.*, 2012). Les prairies temporaires sont généralement semées et fréquemment renouvelées (tous les deux à 5 ans), tandis que les prairies permanentes ne sont ni ensemencées ni labourées (Mauchamps *et al.*, 2012). Dans cette thèse, cette distinction n'est pas prise en compte et les prairies au sens large sont étudiées.

Plusieurs types prairiaux sont présents sur le territoire et dans le jeu de données, notamment différenciés suivant leur gradient d'humidité (*e.g.* Figure 2.10). Ces différences de conditions environnementales (*i.e.* gradient hydrique, gradient trophique, gestion) vont influencer les assemblages d'espèces présentes dans ces prairies mais également les fonctions écologiques associées à ces milieux. Par exemple, les prairies humides contribuent à la purification de l'eau en favorisant l'infiltration, la rétention des nutriments et la réduction des pollutions diffuses et améliorent ainsi la qualité des eaux de surface et souterraines (*i.e.* phytoépuration ; Bengston *et al.*, 2019). Une diversité de prairies est retrouvée sur le territoire dont certaines reconnue d'intérêt communautaire (Directive 92/43/EEC ; Bensettiti *et al.*, 2005 ; Figure 2.10).

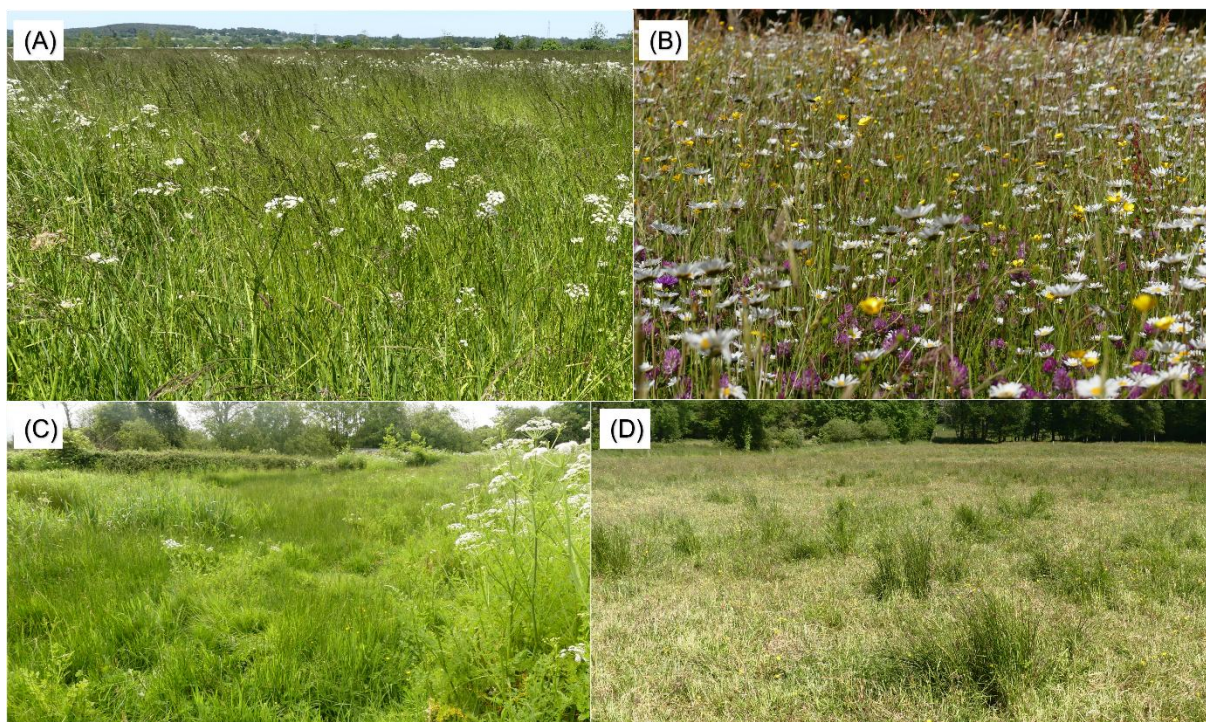


Figure 2.10 : Photographies des quelques types de prairies présents sur le Massif Armoricain : (A) prairie mésohygrophile des plaines inondables (habitat type 1410-3 ; Rieux, 44), (B) prairie mésophile (habitat type 6510-3 ; Herbignac, 44) ; (C) prairie humide (habitat type 6410-8 ; Lessay, 50), (D) pré pâturé hygrophile (Malguénac, 56). Crédits photo : ©M. Dano.

2.2.3. Contexte des prairies au sein du Massif Armoricain

Historiquement, les cultures fourragères, en particulier les prairies permanentes et temporaires, constituaient le principal usage des terres et s'inscrivaient dans un réseau dense de haies bocagères, appelé bocage (Alignier & Baudry, 2015). La superficie des prairies a fortement diminué dans l'ensemble du Massif Armoricain (d'environ 40 % entre 1970 et 2020 ; voir Figure 4.1 ; Chapitre 4), depuis le début des remembrements au cours du siècle dernier. Ces aménagements fonciers visaient à agrandir la taille des parcelles par la suppression des haies et talus du bocage (Pauchard *et al.*, 2016 ; Alignier & Baudry, 2015 ; Dalton & Canévet, 1999 ; Canévet, 1992).

En Bretagne, les prairies ont connu des évolutions contrastées depuis 1970. Les prairies artificielles et temporaires ont diminué de 580 907 ha en 1970 à 492 999 ha en 2010, soit une perte de surface d'environ 15% en quarante ans. Les prairies permanentes ont subi un déclin beaucoup plus marqué, passant de 515 454 ha en 1970 à seulement 138 370 ha en 2010, soit une régression de leur surface de 73 % (perte de près de 377 000 ha). La tendance s'est inversée avec la politique de verdissement depuis 2014 : en 2020, les prairies permanentes ont retrouvé

une surface proche de 325 000 ha, tandis que les prairies artificielles et temporaires ont continué leur diminution, reflétant des choix agricoles orientés vers des surfaces maintenues en prairies (Agreste, 2025).

III. Réenquête à long-terme de la végétation des landes et des prairies du Massif Armoricain

L'objectif de ma thèse a été de rééchantillonner des parcelles de végétation ayant fait l'objet de suivis au cours du siècle dernier, afin d'évaluer les changements survenus au sein des communautés végétales en comparant les relevés anciens et actuels.

3.1. Méthode de la réenquête de la végétation

Les parcelles de végétation peuvent être suivies de différentes façon : permanente en cas de marquage physiques, quasi-permanente en cas de relocalisation approximative ou de façon non-traçable en cas d'absence de marquage (Figure 2.11 ; Kapfer *et al.* 2017).

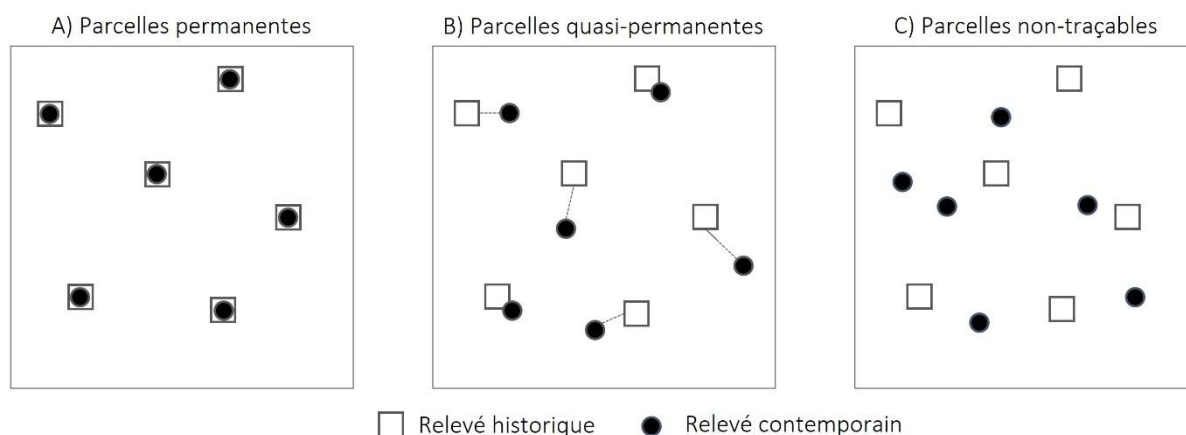


Figure 2.11 : Types de relevés disponibles pour le rééchantillonnage : A) parcelles permanentes dont la localisation est certaine et souvent matérialisée, B) parcelles quasi-permanentes dont la localisation est approximée avec des indications plus ou moins précises et C) parcelles dont la localisation n'est pas connue (potentiellement seule la zone spécifique peut-être connue). La variabilité de la localisation augmente dans le cas de B et C. D'après Kapfer *et al.*, 2017 et Chytry *et al.*, 2014.

La distinction entre les parcelles permanentes, quasi-permanentes et non traçables a des implications importantes pour analyser les changements de végétation (Kapfer *et al.*, 2017). En effet, ces différents types de parcelles de rééchantillonnage présentent certains avantages mais aussi des biais pouvant altérer la fiabilité des études. Ces incertitudes peuvent être liées aux biais liés à la relocalisation des parcelles, aux biais d'observation et aux biais saisonniers (Kapfer *et al.*, 2017). Il est donc essentiel de prendre en compte ces limites pour renforcer la précision et la robustesse des inférences issues des rééchantillonnages (Verheyen *et al.*, 2018 ; Kapfer *et al.*, 2017 ; Chytrý *et al.*, 2014). L'emploi d'observateurs expérimentés, d'une saisonnalité comparable entre relevés et d'une harmonisation des données historiques et récentes permet

de minimiser l'erreur de localisation et de s'assurer que les changements observés dépassent l'effet de cette incertitude (Kapfer *et al.*, 2017).

Encadré 5 : Apports de l'étude de la végétation dans les suivis à long terme

Le défi des études à long terme est de distinguer les changements naturels inhérents aux communautés, des changements imputables à des facteurs externes (e.g. activités anthropiques ; Magurran *et al.*, 2010).

L'hypothèse sous-jacente aux réenquêtes de données historiques est que la variabilité interannuelle des métriques de réponse n'exerce qu'une influence négligeable sur les résultats par rapport au signal des changements à long terme (Stuble *et al.*, 2021). Pour les plantes, cette hypothèse est généralement valide compte tenu de la faible variabilité des populations d'une année à l'autre (Harper, 1977).

Ainsi, la comparaison de relevés de végétation historiques et contemporains peut permettre de détecter de manière fiable les tendances à long terme, sans nécessiter systématiquement de séries temporelles continues, contrairement à d'autres taxons (Dornelas *et al.*, 2019 ; Magurran *et al.*, 2010 ; Pechmann *et al.*, 1991).

3.2. Données historiques de la végétation du Massif Armoricaïn

Les données historiques utilisées sont issues de précédentes recherches menées entre les années 1950 et les années 1990 au sein de la région d'étude (Annexes S.1 & S.2). Ces données proviennent principalement du laboratoire Ecobio de l'Université de Rennes. Ces recherches (e.g. thèses, mémoires, relevés opportunistes, articles scientifiques, etc.) ont été réalisées à partir de relevés floristiques menés dans différents habitats de landes et de prairies dans le but de réaliser des typologies (*i.e.* inventaire et définition de différents types d'habitat d'un territoire), de comprendre le fonctionnement de ces habitats ou d'en préciser les connaissances. Un nombre important de relevés historiques couvrant les principaux types de landes et de prairies du Massif Armoricaïn ont été rassemblés. Dans ce travail, seuls les relevés relocalisés puis rééchantillonnés ont été pris en compte.

3.3. Relocalisation des parcelles historiques et rééchantillonnage de terrain

Relocalisation. La relocalisation de relevés dits « anciens » (*i.e.* premièrement échantillonnés lors du siècle dernier) peut être effectuée à l'aide de l'ensemble des informations de l'étude historique à disposition : cartes, descriptions des sites, élévation, pente, photographies (Kapfer *et al.*, 2017). Grâce à ces informations, l'objectif est de relocaliser ces parcelles aussi proches que possible de leur emplacement d'origine et de diminuer le biais lié à la relocalisation (dans le cas des parcelles quasi-permanentes et non-traçables).

Ré-échantillonnage. Toutes les parcelles historiques ont été rééchantillonnées lors de la période optimale pour la végétation entre 2021 et 2024 (depuis la mi-avril pour les milieux plus secs jusqu'à début juillet pour les milieux plus humides). Pour chaque nouvelle enquête, la végétation a été échantillonnée en utilisant la même taille de parcelle que lors de l'enquête historique initiale (allant de 2 à 400 m²). L'ensemble des espèces des relevés historiques et récents ont été échantillonné avec l'échelle d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (1932 ; Encadré 6). Toutes les données floristiques historiques ont été harmonisées selon la nomenclature actuelle (TaxRef, 2022), afin d'éliminer les problèmes de synonymie et d'assurer leur comparabilité avec les relevés récents.

Encadré 6 : Echantillonnage des communautés végétales

Depuis plus d'un siècle, l'étude des communautés végétales est basée sur l'échantillonnage de la composition et de l'abondance des espèces dans les parcelles de végétation (Chytrý et al., 2011). L'abondance-dominance est un critère qui unit l'appréciation du nombre d'individus d'une espèce (abondance) et celle de son recouvrement en surface et volume (dominance ; Géhu, 2006). Cet échantillonnage permet une analyse quantitative de la végétation et diverses approches d'échantillonnage se sont développées depuis le 20^{ème} siècle (Chytrý et al., 2011).

L'approche phytosociologique de Braun-Blanquet a été acceptée comme méthode standard d'étude de la végétation dès les années 1930 (Figure 2.13 ; Braun-Blanquet, 1928). Cette méthode est aujourd'hui largement adoptée pour décrire et classer des unités de végétation, ce qui permet une étude des communautés végétales relativement uniforme à travers le monde (Ivanova, 2024 ; Chytrý et al., 2011).

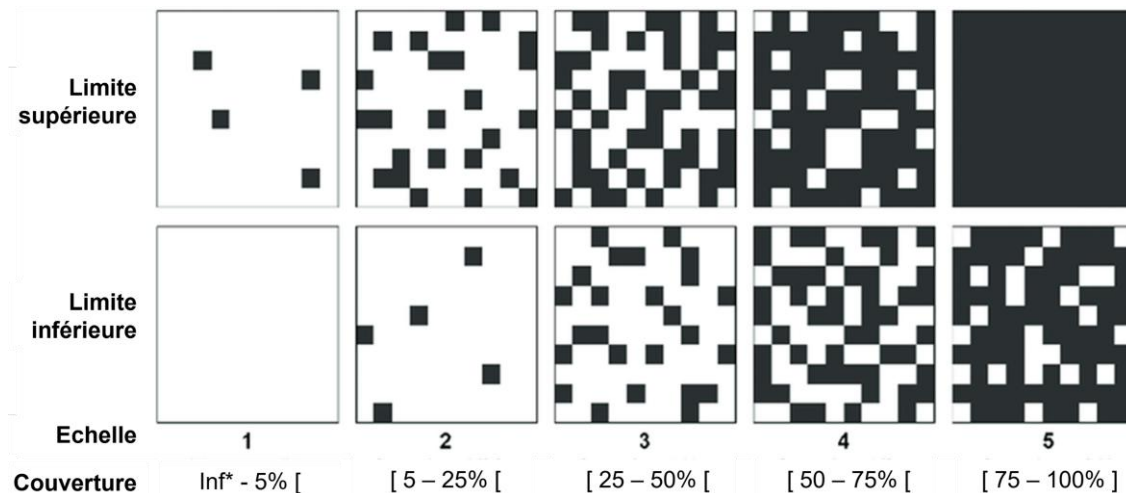


Figure 2.12 : Echelle de Braun-Blanquet : coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet avec le recouvrement correspondant. Inf* correspond à des catégories ajoutées suivant la rareté des espèces : « + » est attribué en de recouvrement de 0,5%, « r » en cas de recouvrement de 0,1% et dans certains cas « i » lorsqu'un seul individu est recensé.

Ce travail vise à comparer les données historiques aux données récentes. Les relevés historiques se répartissant sur plusieurs décennies, contrairement aux relevés récents réalisés sur seulement quelques années, il a paru nécessaire de vérifier la pertinence de la comparaison entre ces deux périodes. Autrement dit, nous avons voulu vérifier si les intervalles de temps intra-époques différaient significativement, permettant ainsi une comparaison fiable des deux périodes.

Pour cela, la différence d'années a été calculée à deux niveaux : (i) inter-époques, correspondant à l'appariement entre un relevé ancien et son rééchantillonnage récent, et (ii) intra-époque, c'est-à-dire entre relevés réalisés à la même époque (ancienne ou contemporaine). Pour chaque paire de relevés, l'intervalle temporel a été comparé entre ces deux situations.

Les résultats montrent que l'intervalle de temps intra-époque est relativement court (moyenne de 10,3 ans +/- 8,4 ans pour les landes et 3,3 ans +/- 2,7 ans pour les prairies), traduisant des relevés rapprochés dans le temps (Figure 2.13). En revanche, l'intervalle inter-époques (R1–R2) est beaucoup plus long (48 ans en moyenne pour les landes et 43 ans pour les prairies). Cette différence nette confirme que l'appariement historique–récent constitue bien une comparaison à long terme, et justifie l'approche employée pour évaluer les changements temporels de la végétation.

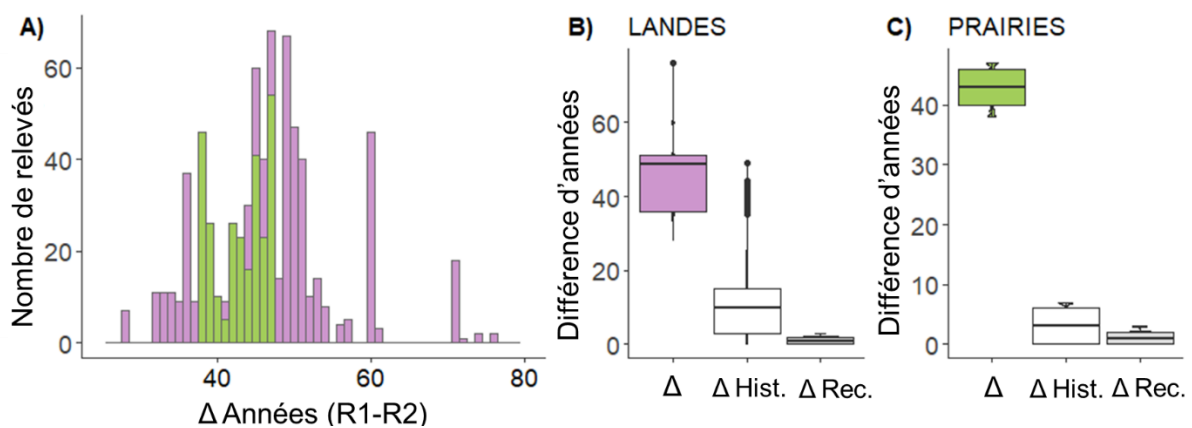


Figure 2.13 : A) Distribution des intervalles de temps entre l'échantillonnage historique (R1) et la réenquête (R2) pour les landes (en violet) et les prairies (en vert). B) Différences d'années pour les landes et C) pour les prairies entre relevés anciens et leur rééchantillonnage récent (Δ) puis entre relevés anciens (Δ Hist.) et entre réenquêtes récentes (Δ Rec.)

3.4. Ma thèse dans le contexte européen

Un nombre croissant d'articles scientifiques s'intéresse aux réenquêtes de données historiques afin de mesurer l'ampleur des changements survenus depuis le siècle dernier. Ces études génèrent de vastes ensembles de données, maintenant centralisés grâce à certaines initiatives. Cette démarche permet de constituer des réseaux de surveillance dédié aux données de rééchantillonnage de la végétation. Par exemple, le projet *GLORIA*²⁵ se focalise sur les écosystèmes alpins à travers le monde (Grabherr *et al.*, 2000). Le projet *ForestREplot*²⁶ est quant à lui focalisé sur les forêts (Verheyen *et al.*, 2017). Le réseau européen *ResurveyEurope* a été mis en place pour répertorier et compiler les placettes de végétation utilisées en surveillance à long terme (Figure 2.16 ; Knollová *et al.*, 2024). A l'aide de cette base de données répertoriant près de 79 000 placettes sur une diversité de milieux naturels, différentes questions de recherches ont pu être abordées pour comprendre l'évolution des milieux à l'échelle de l'Europe ou pour certains habitats spécifiques (Figure 2.16 ; Knollová *et al.*, 2024). Parmi les placettes de végétation qui ont pu être attribuées à un type d'habitat (n = 42 857), il apparaît que 50% sont des prairies, 16% des forêts et 3% sont des habitats de landes, fourrés et toundras (le reste correspond à des habitats multiples ou de faibles proportions d'autres types d'habitats ; Knollová *et al.*, 2024). Les milieux ouverts, tels que les prairies et les landes, font l'objet d'une attention particulière, y compris dans les études à long terme, en raison de leur lien étroit avec les activités humaines et de leur vulnérabilité face aux changements d'usages des terres.

Aujourd'hui cette thèse s'inscrit dans cette dynamique européenne et vise à compléter ce jeu de données pour le nord-ouest de la France (Figure 2.14).

²⁵ <https://www.gloria.ac.at/home>

²⁶ <https://forestreplot.ugent.be>

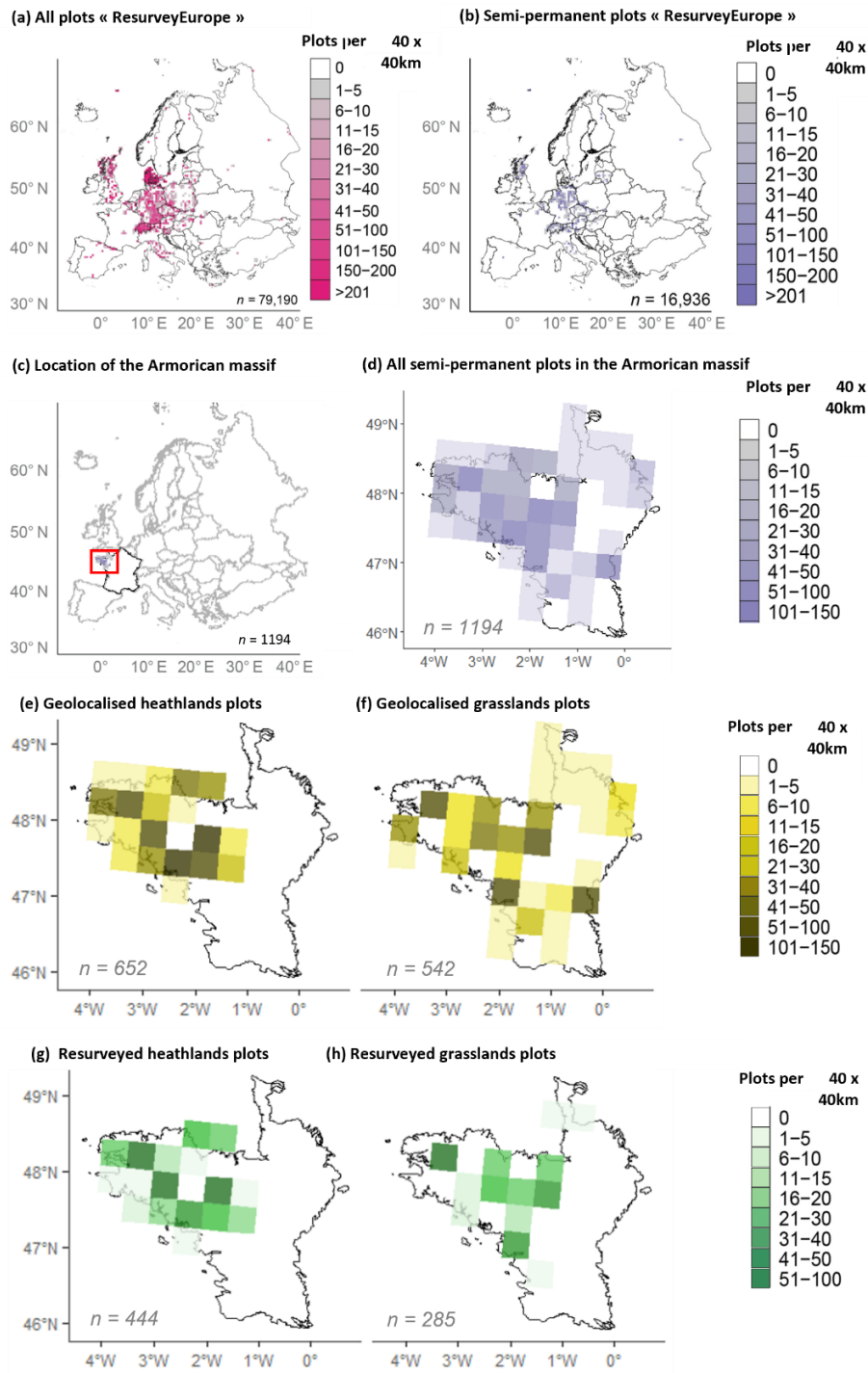


Figure 2.14 : Distribution géographique des placettes de végétation de surveillance à long terme du réseau européen et de ma thèse conduite au sein du Massif Armoricain, au nord-ouest de la France. La densité de placettes au sein de mailles UTM de 40km² est présentée pour (a) l'ensemble des placettes de la base ReSurveyEurope (v1.0, N=79 190 plots), (b) des placettes semi-permanentes contenues dans la base ResurveyEurope (v1.0, N=16 936). Cette thèse se focalise sur (c) le Massif Armoricain à l'ouest de l'Europe (encadré rouge) et d) apporte de nouvelles placettes semi-permanentes, dédiées aux habitats de landes (cartes e et f) (n=652/n=444) et de prairies (cartes g et h). Parmi l'ensemble des relevés géolocalisés pour e) les landes (n=652) et f) les prairies (n=542), une grande partie ont pu être rééchantillonnés et analysés dans le cadre de la présente thèse à savoir g) 68% pour les landes (n=444) et h) 53% pour les prairies (n=285). Cartes (a) et (b) d'après Knollová *et al.*, 2024.

IV. Analyses

4.1. Analyse qualitative des changements d'habitats

Afin de caractériser les changements qualitatifs de l'habitat entre la période historique et la période actuelle, différents types d'habitats principaux ont été distingués suivant la composition en espèces végétales des communautés.

Chaque relevé de végétation a été assigné à un type d'habitat en fonction de différents critères propres à chaque milieu étudié²⁷. Les parcelles correspondant à du bâti ou à une surface artificialisée lors du rééchantillonnage sont classées en « zones urbanisées ». Les parcelles étant actuellement cultivées (*i.e.* sol nu ou grandes cultures – e.g. céréales, oléagineux etc.) sont classées en « terres arables ». Les « boisements » correspondent aux parcelles dominées par des arbres (dépourvues d'éricacées pour les landes). Ces trois types d'habitats (zones urbanisées, terres arables, boisements) ont été observés lors du rééchantillonnage des landes et des prairies.

Dans le cas des landes, quatre habitats spécifiques au jeu de données sur les landes ont été déterminés : les landes typiques à *Erica*, les landes dominées par la molinie bleue et/ou la fougère-aigle, les landes embroussaillées et les landes boisées.

Dans le cas des prairies, en plus des habitats anthropiques et boisés, les habitats enfrichés ont également été pris en compte. Ils correspondent aux communautés dominées par des espèces rudérales, eutrophes et/ou humides. Cette catégorie correspond à un stade intermédiaire de la succession naturelle des prairies et inclut les friches humides ou mégaphorbiaies (*e.g.* cariçaie, phalaridaie, glycériaie, phragmitaie, etc.²⁸). Les prairies ont été subdivisées suivant leur gradient hydrique moyen.

L'évolution des types d'habitats est matérialisée à l'aide d'un diagramme de Sankey (dit « diagramme de flux » ; Sjoberg, 2024).

²⁷ Les clés de détermination utilisées pour assigner les parcelles aux différents types d'habitats considérés sont disponibles dans les chapitres 3 et 4 respectivement pour les landes et les prairies.

²⁸ Communautés dominées par certains taxons : cariçaie par les laïches (*Carex sp.*), phalaridaie par la baldingère faux-roseau (*Phalaris arundinacea*), glycériaie par les glycéries (*Glyceria sp.*), phragmitaie par le roseau commun (*Phragmites australis*). Ces zones marécageuses peuvent aussi être appelées roselières au sens large.

4.2. Etude de la diversité des communautés de landes et prairies

Les communautés végétales ont été étudiées à travers différentes métriques abordant plusieurs facettes de la diversité (taxonomique et fonctionnelle). Les analyses portent sur la diversité alpha et beta, ainsi que sur la diversité évaluée au regard du pool d'espèces spécifiques à l'habitat. Ces analyses permettent d'évaluer l'évolution de la diversité taxonomique, fonctionnelle et de l'état de conservation des landes et des prairies entre les périodes d'échantillonnage.

4.2.1. Diversité taxonomique

Pour les deux habitats, sont calculés les paramètres suivants : richesse spécifique, richesse et abondance des plantes obligatoirement pollinisées par les insectes.

La **richesse spécifique** correspond au nombre d'espèces végétales inventoriées au sein de chaque communauté.

Bien qu'elle soit largement utilisée, cette mesure ne fournit aucune information sur l'identité et les caractéristiques propres des espèces (Jr Fletcher *et al.*, 2025 ; Hillebrand *et al.*, 2018). Par conséquent, elle ne permet pas d'établir un diagnostic écologique précis, car une richesse élevée ne reflète pas nécessairement un bon état de conservation (Jung *et al.*, 2021 ; Fleishman *et al.*, 2006). En effet, lors d'une dégradation de l'habitat, la perte des espèces caractéristiques de la communauté initiale peut être compensée par la colonisation d'espèces généralistes ou tolérantes aux perturbations (Busch *et al.*, 2019 ; Török & Helm, 2017). Ainsi la richesse spécifique seule est une mesure inadaptée pour évaluer l'état de conservation de la végétation (Jung *et al.*, 2021 ; Hillebrand *et al.*, 2018).

4.2.2. Valeur de conservation

Afin d'évaluer l'état de conservation des deux habitats étudiés, deux indices ont été considérés. Pour les deux habitats, sont calculés les paramètres suivants : l'indice d'état de conservation de la végétation (VCS ; Jung *et al.*, 2021) et l'indice de rareté de la végétation (RRR ; Williams *et al.*, 1996).

L'indice d'état de conservation de la végétation (« *vegetation conservation status* », VCS ; Jung *et al.*, 2021) est un outil d'évaluation de l'état de conservation des habitats par la composition des espèces végétales. Il repose sur le concept de « pool spécifique à l'habitat » (Zobel, 2016). Il prend en compte la richesse et l'abondance des espèces « typiques » et « non-typiques » (Jung *et al.*, 2021). L'indice tend vers 1 lorsque la communauté se compose de nombreuses espèces typiques, avec des abondances équitablement réparties et une faible abondance d'espèces non typiques (Jung *et al.*, 2021).

Les espèces typiques désignent ici les espèces végétales appartenant au pool d'espèces d'habitat des landes, c'est-à-dire toutes les espèces que l'on trouve dans l'habitat étudié en l'absence de dégradation de l'habitat. En revanche, les espèces non-typiques n'appartiennent pas au pool d'espèces de l'habitat étudié et reflètent donc une dégradation de celui-ci et/ou d'une dérive vers un autre habitat.

L'indice VCS est formulé comme suit :

$$VCS = [1 - \sum(n_j/N_T)^2] \times (N_T/N)^2$$

Où n_j est l'abondance de chaque espèce typique j , N_T est la somme de l'abondance de toutes les espèces typiques et N est la somme de l'abondance de toutes les espèces, y compris les espèces typiques et non typiques.

Sur l'ensemble des espèces recensées sur les landes armoricaines ($n = 351$ espèces), 82 espèces ont été classées typiques, 226 sont considérées non-typiques et 37 sont qualifiées de neutres (liste disponible en Annexe S.1). Sur l'ensemble des espèces recensées sur les prairies armoricaines ($n=346$ espèces), 156 espèces ont été classées typiques, 131 sont considérées non-typiques et 59 sont qualifiées de neutres (liste disponible en Annexe S.2).

Afin de compléter l'évaluation de l'état de conservation, la rareté des espèces a été intégrée afin de mesurer l'évolution de l'intérêt patrimonial des habitats étudiés. La **rareté des espèces** peut être considérée de différentes manières (*e.g.* abondance, endémisme, spécificité à l'habitat ou diversité génétique ; Gaston, 1997). Dans le cas de cette étude, une « espèce rare » est une espèce dont la répartition géographique est restreinte par rapport aux autres espèces du même taxon (Gaston, 1997). L'indice de rareté ici considéré, est le « *range-rarity richness* » (RRR). Cet indice permet de mesurer la concentration d'espèces rares au sein des placettes. Le score de rareté d'une espèce est caractérisé par l'inverse du nombre d'unités géographiques

dans lesquelles elle est présente dans une zone donnée (Williams *et al.*, 1996). Le RRR de chaque communauté a été calculé comme la moyenne des scores de rareté des espèces (Williams *et al.*, 1996). L'indice RRR a été formulé comme suit :

$$RRR = \left(\sum_1^s 1/Q_j \right) / S$$

Où Q_j est le nombre de cellules de la grille occupées par chaque espèce j et S est le nombre d'espèces dans la communauté.

Les scores de rareté des espèces ont été calculés à partir des données d'occurrence dans des cellules de la grille UTM de 10 km × 10 km en France sur la période 1990-2019 (Just *et al.*, 2015 ; disponible sur <https://siflore.fcbn.fr/>). Les espèces communes ont une valeur élevée car elles occupent un grand nombre de mailles (*e.g. Bellis perennis, Dactylis glomerata*) contrairement aux espèces à la répartition restreinte à quelques localités (*e.g. Glandora prostrata, Ulex gallii*).

4.2.3. Fonctionnalité des milieux

Afin d'évaluer la fonctionnalité des landes et des prairies, notamment en terme support de biodiversité, plusieurs paramètres ont été étudiés : plantes à pollinisation obligatoire par les insectes, l'abondance d'espèces éricacées et certains traits fonctionnels.

Les **plantes à pollinisation obligatoire par les insectes** correspondent aux espèces exclusivement pollinisées par les insectes (Pan *et al.*, 2024). Cette catégorie concerne 182 espèces tout habitat confondu ; dont 132 espèces de landes (Annexe S.1.), 118 espèces de prairies (Annexe S.2), certaines espèces étant communes aux deux habitats. La richesse et l'abondance totale de ces espèces ont été calculées pour évaluer le rôle des milieux agropastoraux comme soutien de la diversité des pollinisateurs. Les données de pollinisation ont été extraites de Baseflor (Julve, 1998).

Dans le cas des landes, **l'abondance totale des espèces d'éricacées** entre les deux périodes d'échantillonnage a également été prise en compte. Les bruyères, en particulier, sont un marqueur de l'identité des landes et contribuent à la fois aux propriétés du sol et au fonctionnement de cet écosystème (Liu *et al.*, 2021).

Dans le cas des prairies, différents **traits d'histoire de vie** ont été considérés : couleurs des inflorescences, teneur en masse sèche des feuilles, surface spécifique foliaire, hauteur

végétative, masse des diaspores et indice de clonalité. Les traits et leurs analyses sont détaillés dans les parties B et C du chapitre 4.

4.2.4. Conditions environnementales

Les communautés végétales intègrent et reflètent les facteurs environnementaux de leur milieu tout en structurant l'espace, ce qui permet d'inférer les conditions écologiques locales à partir de leur composition (Braun-Blanquet, 1932).

Les **valeurs indicatrices d'Ellenberg** (« *Ellenberg indicator values* » ; EIV) sont couramment utilisées comme substituts (ou proxys) pour évaluer le spectre écologique des communautés végétales. Elles correspondent à des scores reflétant la disponibilité de la lumière, la température, l'amplitude thermique annuelle (continentalité), l'humidité édaphique, le pH du sol, la disponibilité en nutriment et la salinité (Ellenberg, 1974). Ces valeurs empiriques, non mesurées directement, sont largement utilisées dans les études européennes de réenquêtes à long-terme pour évaluer les changements des conditions environnementales entre les époques (Zolotova *et al.*, 2023).

Pour les prairies et les landes, les moyennes des valeurs pondérées par l'abondance des espèces (« *community-weighted mean* » ; CWM) a été calculée pour les facteurs environnementaux suivants :

- (i) Le **CWM de la disponibilité de la lumière** permet d'estimer l'effet de l'embroussaillage/enfrichement des communautés (*i.e.* fermeture de la canopée et développement des plantes hautes) ;
- (ii) le **CWM de la teneur en nutriments du sol** (ou valeurs nutritives) permet d'inférer la fertilité du sol et ainsi de mettre en évidence un potentiel phénomène d'eutrophisation ;
- (iii) les **CWM de l'humidité édaphique et de la température moyenne** sont inclus pour détecter les effets potentiels du changement climatique (*i.e.* dessiccation, thermophilisation).
- (iv) le **CWM de la réaction du sol (pH)** a également été calculé dans le cas des landes, comme l'acidité du sol est un facteur environnemental déterminant qui influence le développement de ce milieu.

Les valeurs de l'indicateur d'Ellenberg adaptées au domaine atlantique (*e.g.* coefficients de Hill *et al.*, 2004) ont été extraites de Baseflor (Julve, 1998). Bien que ces valeurs d'Ellenberg aient

récemment été étendues au contexte européen (Tichy *et al.*, 2023), les valeurs adaptées au domaine atlantique ont été utilisées afin d'augmenter la précision de l'évaluation des conditions stationnelles locales.

4.2.5. Diversité beta temporelle

La diversité beta temporelle implique une analyse permettant d'étudier les changements de composition des communautés survenus au cours du temps à partir d'enquêtes répétées sur plusieurs sites (Heino *et al.*, 2024 ; Legendre, 2019). Les changements dans la composition des espèces des communautés de landes et de prairies entre les deux époques ont été analysés à l'aide de deux approches complémentaires.

(1) **L'indice de diversité bêta temporelle** (« *temporal beta diversity* » ; TBI) permet de quantifier les gains ou les pertes d'espèces au sein de chaque site (Legendre, 2019). L'indice TBI a été divisé en "pertes" et "gains" d'espèces et visualisé à l'aide de représentation graphique présentant les gains d'espèces en fonction des pertes d'espèces (Legendre, 2019). Les calculs ont été effectués à l'aide du paquet R "adespatial" (fonction "TBI", Dray *et al.*, 2023).

(2) Une **analyse multivariée** (analyse de redondance basée sur la distance ou « *distance-based redundancy analysis* » ou « db-rda ») a permis de visualiser les changements temporels dans la composition de la communauté entre les périodes d'échantillonnage. Ces analyses db-rda a été réalisée à partir de matrice de dissimilarité de Bray-Curtis et de Sorensen. Une analyse multivariée permutacionnelle de la variance (PERMANOVA ; fonction "adonis2") a permis de tester les différences dans la position des centroïdes (le modèle utilisé intègre la période, le type d'habitat et leur interaction). Lorsque des effets significatifs ont été détectés, des comparaisons par paire ont été effectuées (fonction "pairwise.adonis2" ; Martinez Arbizu, 2020). Les différences de dispersion de la β -diversité ont été évaluées en comparant la dispersion des échantillons autour de ces centroïdes (fonctions "betadisper" et "permdisp"). Ces analyses ont été réalisées à l'aide du paquet R "vegan" (Oksanen *et al.*, 2025). Tous les tests ont été basés sur une matrice de distance de Bray-Curtis, calculée à partir des données de couverture transformées par la racine carrée.

4.2.6. Tendances des espèces

Les espèces peuvent être classées en « gagnantes » et « perdantes » (Dornelas *et al.*, 2019) selon que leur fréquence augmente ou diminue dans les sites entre les deux périodes étudiées (Figure 2.15; McKinney & Lockwood 1999).

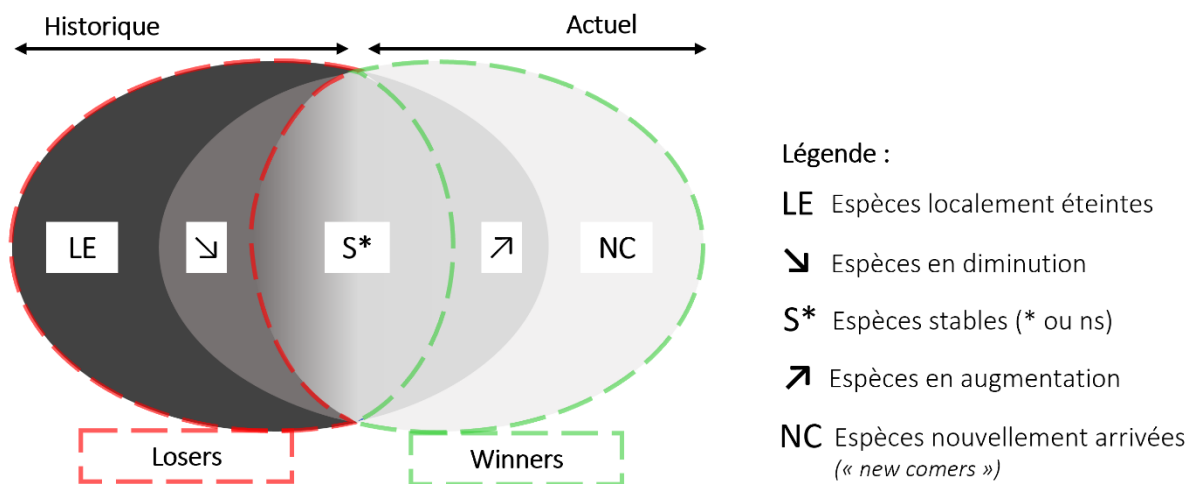


Figure 2.15 : Schéma des différents pools d'espèces considérés et leurs tendances entre les périodes d'échantillonnage. Modifié d'après Kasari-Toussaint *et al.*, 2016.

Les espèces gagnantes (« *winner*s ») correspondent aux espèces nouvellement arrivées (« *new comers* ») et à celles dont l'occurrence augmente. Ce groupe peut alors être considéré comme le pool d'espèces qui a bénéficié des récents changements environnementaux. *A contrario*, les espèces perdantes (« *losers* ») correspondent aux espèces localement éteintes et à celles dont l'occurrence diminue. Sont également considérées les espèces « stables », *i.e.* les espèces dont l'occurrence ne varie pas entre les deux époques.

Afin de classer les espèces au sein de ces groupes, le test de McNemar est appliqué pour évaluer les changements d'occurrences sur données appariées (McNemar, 1947). Le test est formulé comme suit :

$$Q(b, c) = \frac{(b - c)^2}{b + c}$$

Où b représente le nombre de sites où l'espèce s'est éteinte entre les deux enquêtes, et c représente le nombre de sites que l'espèce a colonisés.

Le test permet de comparer les gains et les pertes d'occurrence site par site entre les deux époques. Ainsi il permet de tester si l'occurrence de chaque espèce a significativement

augmenté, diminué ou est restée stable. En cas de résultat non significatif, l'espèce est qualifiée de stable.

4.2.7. Diversité sombre

Parmi l'ensemble des méthodes permettant d'estimer la diversité sombre (Annexe S.3.1), la méthode de cooccurrence suivant la loi hypergéométrique a été choisie

Dans ce cadre, les **méthodes de co-occurrences** ont pour postulat qu'une espèce est dite absente si habituellement elle est co-occurrence avec les espèces observées de la communauté focale (Figure 2.16). Par conséquent, l'hypothèse sous-jacente est qu'il y a une structuration écologique par l'environnement ou par les communautés.

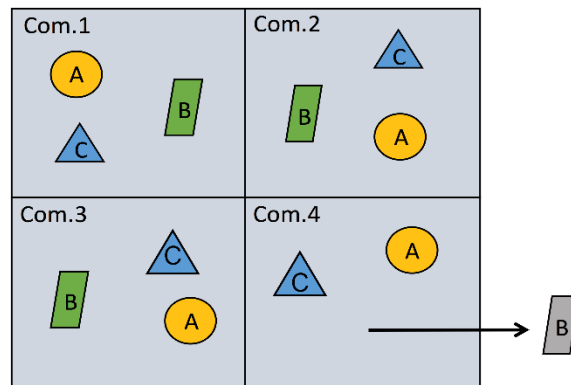


Figure 2.16 : Schéma de co-occurrence. L'espèce B appartient probablement à la diversité sombre de la communauté 4. En effet, l'espèce B coexiste souvent avec l'espèce A et l'espèce D, toutes deux présentes dans la communauté 4. (Issu de Lewis & Pärtel, 2016)

La **loi hypergéométrique** donne la probabilité qu'une espèce soit retrouvée dans un site par rapport aux attentes aléatoires (selon un certain degré de différenciation dit valeur indicatrice ; Veech, 2013). Cette probabilité est formulée comme suit :

$$P_{ki} = \frac{1}{S_k} \sum_j^s P_{ij} I_{kj}$$

Où S_k est le nombre total d'espèces trouvées dans le site k , I_{kj} reflète l'incidence (0, 1) de l'espèce indicatrice j dans le site k , et S est le nombre total d'espèces dans la région.

Le fonctionnement précis de la loi hypergéométrique est détaillé par Carmona & Pärtel (2021). Cette méthode peut être utilisée avec les abondances relatives (Ulrich & Gotelli, 2010).

L'avantage donné à cette méthode est que la probabilité donnée à chaque espèce manquante permet de différencier son absence réelle de la communauté focale (probabilité proche de 0) ou bien s'il y a un manque d'information à son sujet (probabilité environ égale à 0,5 ; Carmona & Pärtel, 2021). Elle est ainsi recommandée dans le cadre de l'estimation de la diversité sombre.

4.2.8. Diversité fonctionnelle

Afin d'évaluer la diversité fonctionnelle, deux indices complémentaires ont été utilisés : l'indice de dissimilarité moyenne par paires (MPD) et l'indice de Rao (ou entropie quadratique).

L'**indice MPD** estime la dissimilarité moyenne de traits entre deux espèces tirées au hasard dans un ensemble, basé sur les données de présence/absence et indépendant de la richesse spécifique.

L'**indice de Rao**, qui prend en compte l'abondance des espèces, mesure la dissimilarité fonctionnelle moyenne entre deux individus choisis au hasard, reflétant la dispersion des espèces autour du centroïde de la communauté. L'indice de Rao se formule comme suit :

$$Rao = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j$$

Où d_{ij} est la distance fonctionnelle entre les espèces i et j , p_i et p_j sont les valeurs d'importance relative des espèces i et j , et S est le nombre total d'espèces dans la communauté.

La diversité fonctionnelle n'a été étudiée que dans le cas des prairies, les analyses sont donc détaillées dans la partie C du chapitre 4.

4.3. Analyses statistiques

Les changements paramètres taxinomiques, de conservation et de conditions environnementales ont été analysés à l'aide de modèles de régression linéaire testant l'effet de la période d'échantillonnage (Historique vs Récent). Pour chaque paramètre communautaire et chaque résidu de modèle, l'autocorrélation spatiale a été examinée à l'aide de l'indice de Moran (package R « *spdep* », Bivand *et al.*, 2024a). Afin de tenir compte de l'autocorrélation spatiale, des modèles spatiaux autorégressifs (package R « *spatialreg* », Bivand *et al.*, 2024b) ont été sélectionnés à l'aide d'un diagnostic par multiplicateur de Lagrange (« *Lagrange-multiplier diagnosis* », Bivand *et al.*, 2024a). Les spécificités des analyses statistiques propres à chaque

habitat étudié (*i.e.* formule des modèles, vérification, sélection de modèle) sont précisées dans les chapitres correspondants.

En raison de la période couverte par les données historiques, l'effet de l'intervalle de temps entre les dates d'échantillonnage (en années) sur les changements observés des paramètres communautaires a été testé dans un modèle distinct. Comme peu de ces changements étaient modulés par le décalage temporel entre les dates d'échantillonnage, ces résultats sont disponibles en annexes uniquement et seuls les résultats incluant la période ont été considérés dans les chapitres (Annexes S.1 & S.2).

L'ensemble des analyses statistiques ont pris en compte l'appariement temporel des relevés, notamment lors des tests de comparaison de moyennes. Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel R (R-4.3.0 ; R Core Team, 2022).

CHAPITRE III : EVOLUTION DES LANDES



I. Introduction du chapitre

Les landes sont parmi les plus anciens paysages agropastoraux d'Europe, façonnées depuis le Néolithique par des pratiques traditionnelles telles que le pâturage extensif, le brûlage et la fauche (Webb, 1998). Ces habitats semi-naturels, dominés par les bruyères (*Ericaceae*) et les ajoncs (genre *Ulex*; Gimingham, 1972), se développent sur des sols pauvres et acides. Les landes abritent biodiversité unique et rare, et fournissent des services écosystémiques essentiels (*e.g.* ressources pour la pollinisation, séquestration du carbone, qualité de l'eau, etc.). Cet habitat est reconnu d'intérêt communautaire (directive européenne 92/43/CEE) et sa conservation fait l'objet d'une préoccupation majeure.

Au sein du Massif Armoricaïn (nord-ouest de la France), la surface couverte par les landes a régressé de 58% entre les années 1980 et 2020 (Agreste, 2024). Les décennies d'après-guerre ont été une période charnière pour cette région, caractérisée par des changements importants et rapides dans l'utilisation des terres qui ont entraînés la perte d'habitats semi-naturels (*e.g.*, expansion des zones urbaines, intensification de l'agriculture, abandon des usages traditionnels; Dalton *et al.*, 1999). Afin de comprendre l'ampleur des changements survenus dans les communautés végétales des landes au cours des 50 dernières années à l'échelle régionale, nous avons réalisé une réenquête de la végétation, basée sur 444 parcelles de végétation échantillonnées historiquement entre 1947 et 1992.

Les objectifs de cette étude sont (1) de quantifier la part de relevés historiques qui ne correspondent plus à des habitats de landes aujourd'hui, (2) d'analyser les réponses des différents paramètres des communautés à la fois de l'ensemble des landes historiques et de celles qui ont perduré en tant que landes et (3) déterminer si les réponses des communautés végétales sont influencées par la localisation des sites (côtiers ou intérieurs) et par leur désignation en tant que zones protégées.

Ce chapitre est consacré à l'évolution des landes et à l'évaluation de l'état de conservation. Une première partie est rédigée en anglais sous forme d'article, publié dans *Biological Conservation* en avril 2025. Une partie complémentaire est rédigée en français pour évaluer la diversité beta temporelle au sein des landes humides, mésophiles, sèches et des pelouses ainsi que les tendances des espèces.

II. Cinquante ans de changement de végétation à l'échelle régionale dans les landes atlantiques

Cette section correspond à l'article scientifique « *Fifty years of regional-scale vegetation change in Atlantic heathlands* » publié dans *Biological Conservation* en avril 2025. Une synthèse rédigée en français est proposée en amont de l'article placé pages 81-90.

2.1. Synthèse en français de l'article

2.1.1. Changements qualitatifs de l'habitat.

Contexte. Les landes sont des milieux particulièrement touchés par les changements d'usages des terres. Les altérations sont principalement dues à la perte de la gestion agropastorale traditionnelle et la conversion en habitat artificiel (*e.g.* boisements, cultures). L'objectif est de déterminer si les parcelles historiques de landes se sont maintenues ou si le type d'habitat a évolué au cours des cinq dernières décennies à l'échelle régionale.

Méthode. Afin de caractériser les changements qualitatifs de l'habitat entre la période historique et la période actuelle, nous avons distingué sept types d'habitats principaux suivant la composition en espèces végétales des communautés (Figure 3.1). L'évolution des types d'habitats est matérialisée à l'aide d'un diagramme de Sankey (dit « diagramme de flux »).

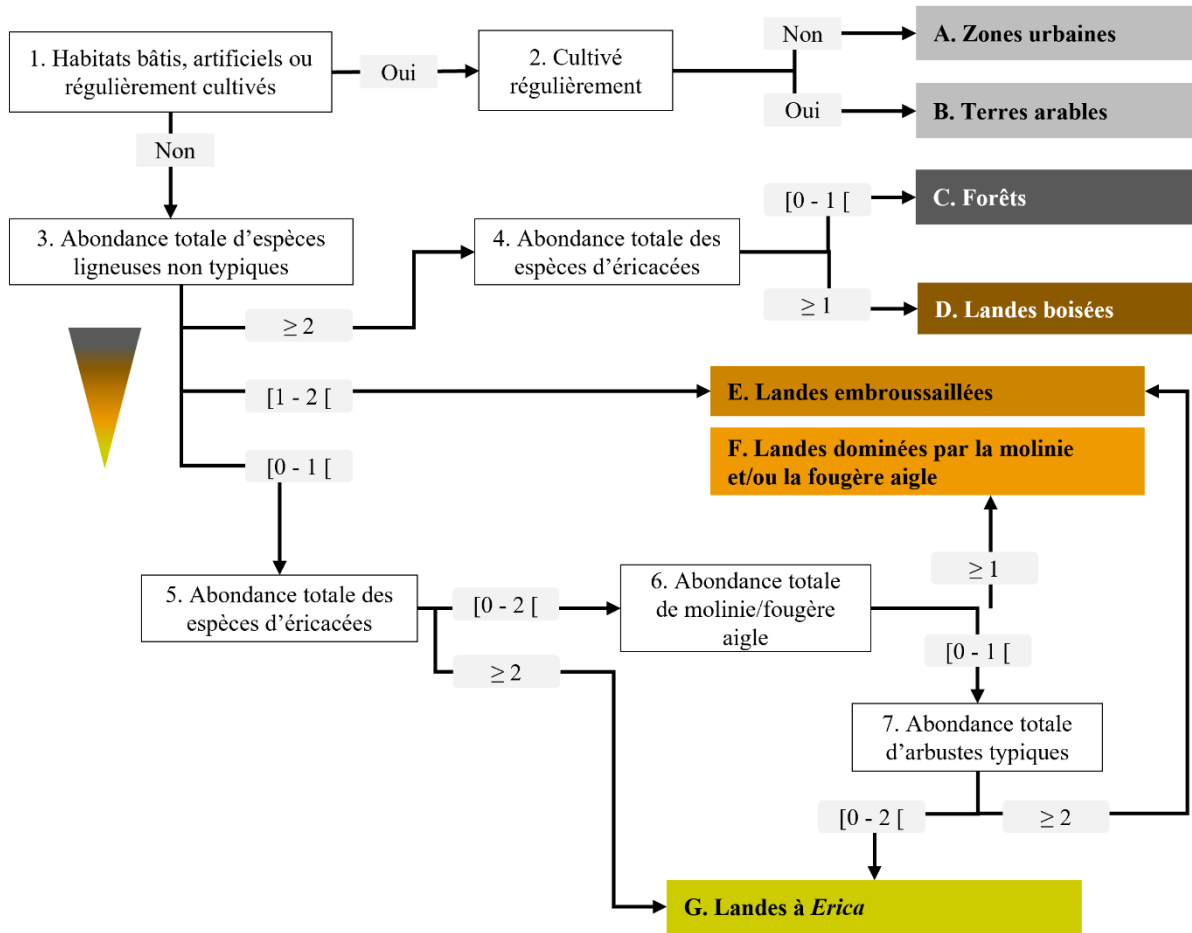


Figure 3.1 : Clé de détermination des types d'habitat de landes. Les seuils correspondent à la somme des coefficients de Braun-Blanquet (1932) dans une communauté donnée. Les espèces ligneuses non typiques sont les arbres forestiers (par exemple le genre *Quercus*, *Pinus*, *Betula*, etc.). Les espèces d'éricacées appartiennent à la famille des *Ericaceae* (i.e. *Erica tetralix*, *E. ciliaris*, *E. cinerea*, *Calluna vulgaris*). Les espèces désignées comme arbustes typiques sont les plantes ligneuses caractéristiques des landes (e.g. *Ulex minor*, *U. europaeus*, *U. gallii*, *Cystisc scoparius*, *Myrica gale*, *Frangula alnus*, *Salix repens*). Les landes dominées par la molinie et la fougère aigle sont des communautés dominées par *Molinia caerulea* et/ou *Pteridium aquilinum*. [Figure située en annexe de l'article]

[Article-Fig.2]. Les landes atlantiques du Massif Armoricain ont connu des taux de changements similaires à ceux identifiés dans d'autres réenquêtes européennes à long-terme (Rose *et al.*, 2000). Les landes typiques à *Erica* montrent un déclin important entre les deux époques, alors qu'elles constituaient le type d'habitat le plus représenté lors du premier échantillonnage de la végétation. Près de la moitié (46%) des landes historiques les plus typiques (c'est-à-dire des végétations éricacées ouvertes) est maintenant dominée par la molinie et la fougère aigle, ou a évolué vers des végétations boisées. La dominance de la molinie et de la fougère aigle est favorisée par l'abandon des pratiques agropastorales traditionnelles (e.g. brulage, fauchage). Le reboisement est principalement dû à la conversion en plantation de résineux (*Pinus pinaster*, *P.*

sylvestris) et à la succession écologique naturelle, relancée par l'abandon des pratiques agropastorales. La conversion des landes en zones agricoles (2%) ou urbaines (1%) est marginale au cours des 50 dernières années car ces changements remontent majoritairement au XIXe siècle (Dalton & Canévet, 1999).



Illustration 3-1 : « Les pins de Plédéliac » par Alexandre Ségé (1819-1885), huile sur toile, c.a. 1873. © Collections musée des Beaux-arts de Rennes. Représentation d'une lande boisée avec des pins à Plédéliac dans les Côtes d'Armor avec des personnages accroupis pour une cueillette dans la lande. Les pins sont clairsemés et assez haut. L'arrière-plan laisse supposer que la vue principale se situe sur une hauteur et que le paysage plan alterne entre petits boisements et vastes étendues de landes possiblement. Aujourd'hui, la commune de Plédéliac se caractérise par de vastes pinèdes denses.

2.1.2. Changements des paramètres des communautés végétales.

Contexte. Les landes européennes sont sensibles aux changements anthropiques globaux, tels que les changements d'utilisation des terres, le changement climatique et les dépôts d'azote atmosphérique (Fagúndez, 2013 ; Bobbink *et al.* 2010). L'étude de l'ensemble des landes historiques permet de mesurer l'ampleur des changements des paramètres des communautés

végétales. Tandis que l'étude des landes résiduelles²⁹ permet d'évaluer l'état de conservation des landes actuelles résiduelles et d'identifier les effets potentiels des dépôts atmosphériques d'azote et du changement climatique, en les dissociant des effets des changements de propriétés dues à la dégradation de l'habitat.

Méthode. Les communautés végétales ont été analysées à l'aide de différentes métriques telles que la richesse en espèces végétales, la présence ou l'abondance d'espèces particulières (espèces exclusivement pollinisées par les insectes, espèces rares, espèces typiques des landes). Les conditions écologiques sont évaluées à l'aide des valeurs indicatrices d'Ellenberg des plantes (*i.e.*, humidité du sol, disponibilité de la lumière, disponibilité des nutriments dans le sol, pH, température).

[Article-Fig.3&4]. L'ensemble des réponses des métriques des communautés indique une dégradation de l'habitat des landes, principalement due à la colonisation par les arbres, comme c'est le cas dans d'autres landes européennes (Diaz *et al.*, 2013 ; Prévosto *et al.*, 2011). Ces changements altèrent les conditions environnementales (milieu fermé, moins acide et plus enrichi en nutriments), et diminuent la valeur de conservation des communautés (diminution des espèces rares, typiques et pollinisées par les insectes). Il apparaît néanmoins que les landes résiduelles soient moins affectées par ces dégradations, ce qui souligne la nécessité de les préserver. Le déclin des landes pourrait en effet s'accroître sous l'effet des changements globaux (Britton *et al.*, 2017 ; Piessens & Hermy, 2006). La résistance apparente des landes- due à leur végétation sclérophylle³⁰ adaptée à des conditions difficiles- pourrait ne pas être durable notamment en cas de vagues de chaleur prolongées.

2.1.3. Tendances en zone littorale et en aires protégées.

Contexte. De précédentes études ont montré que les réponses de la végétation des landes face aux changements globaux pouvaient être fortement influencées par des conditions locales. Les landes littorales, exposées à des conditions environnementales stressantes (*e.g.* vent, embruns salés), sont moins sujettes à l'embroussaillage que les landes intérieures après l'abandon de l'agriculture (Glemarec & Bioret, 2023). De plus, la mise en place de gestion dans les aires

²⁹**Landes résiduelles*** : landes qui ont perduré en tant que landes entre les deux périodes d'échantillonnage.

³⁰**Végétation sclérophylle*** : formation végétale dominées par des plantes à feuilles coriaces, adaptées à la sécheresse grâce à leur cuticule épaisse et à la faible évapotranspiration.

protégées peut maintenir les landes en bon état de conservation (Olmeda *et al.*, 2020). La localisation et la désignation en aires protégées sont donc des facteurs pouvant avoir des effets positifs sur l'évolution des landes.

Méthode. Chaque métrique de la communauté a été analysée suivant un modèle linéaire intégrant la période (historique ou actuelle), la localisation (littorale ou intérieure), le statut de protection (protégé ou non) ainsi que les interactions période*localisation et période*protection. Ces interactions indiquent l'influence de la localisation ou du statut de protection sur l'évolution des paramètres communautaires entre les deux périodes.

[Article-Table 1]. L'embroussaillage des landes côtières se traduit par le développement d'espèces nitrophiles (ronce, fougère-aigle) plutôt que des arbres comme c'est le cas des landes intérieures. Cette différence de dynamique entraîne un déclin moins marqué de la richesse spécifique globale et de la richesse en espèces pollinisées par les insectes en landes littorales, qui conservent leur physionomie ouverte alors que les landes intérieures tendent à se fermer.

Les landes situées en aires protégées présentaient des communautés mieux conservées que celles non protégées (richesse en espèces, état de conservation de la végétation, espèces rares). Cependant, la protection n'a pas atténué le déclin de ces paramètres au fil du temps. Notre étude suggère que le fait d'être en aire protégée et qu'une gestion (occasionnelle) ne peuvent pas se substituer aux pratiques agricoles traditionnelles qui durent depuis des siècles et ne permettent pas d'assurer un bon état de conservation à long terme des landes (Webb 1998).

2.1.4. Conclusion

Notre étude régionale à long terme a montré que 25 % des landes ont disparu en raison de l'urbanisation, de l'intensification de l'agriculture et, surtout, du boisement, qu'il soit artificiel (plantation de pins) ou spontané. Nous avons également montré que de nombreux sites où l'on trouve encore des landes aujourd'hui sont plus dégradés qu'ils ne l'étaient dans le passé. De plus, les conditions spécifiques au site (emplacement côtier ou milieu protégé) ne compensent que marginalement la dégradation globale. En identifiant les changements qui ont eu lieu au cours des 50 dernières années au niveau régional, nos résultats soulignent l'importance de conserver les dernières landes restantes en appliquant des méthodes de gestion appropriées. De plus, il semble nécessaire de continuer à suivre l'évolution des habitats de landes à l'avenir, car l'accélération des changements globaux risque d'exacerber le déclin de ces milieux.

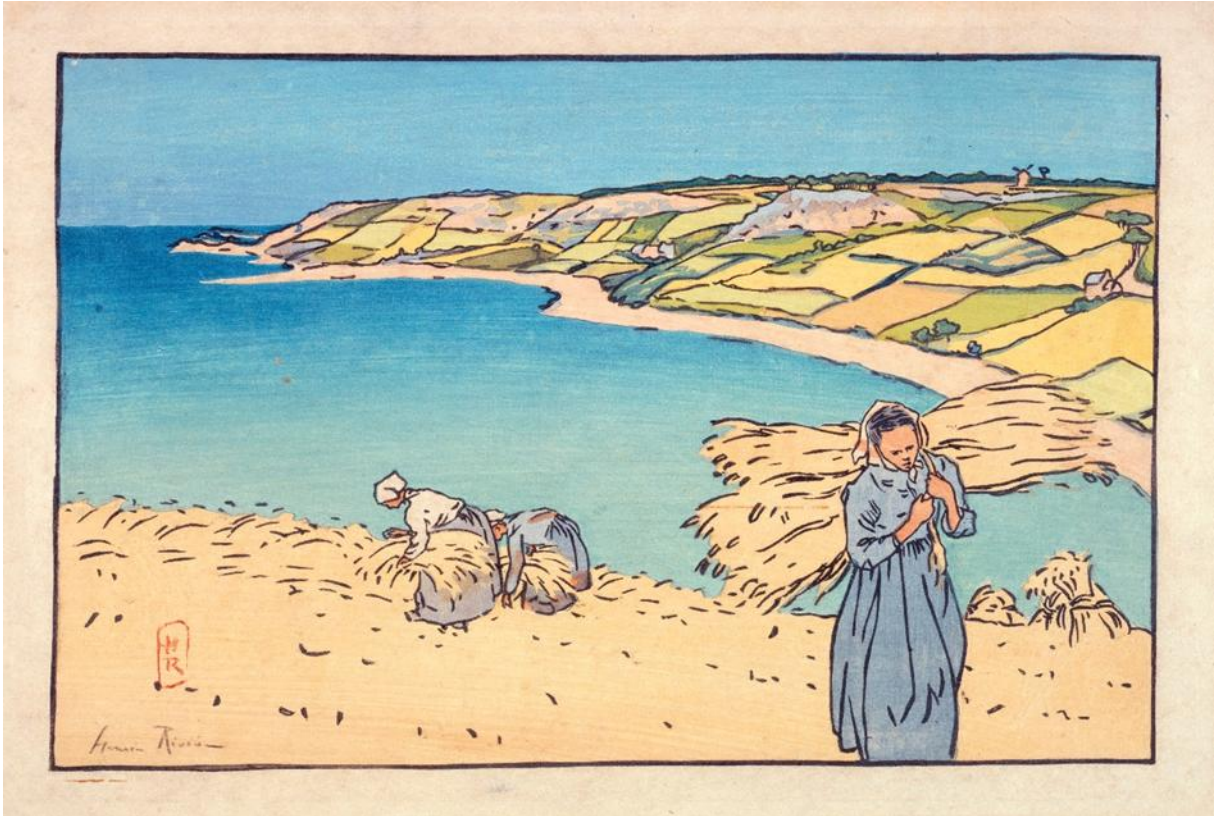


Illustration 3-2 : « Baie de Launay » par Henri Rivière (1864-1951), Gravure sur bois imprimée en couleurs à l'eau sur papier japon, 1891. © Collections du Petit palais, musée des Beaux-arts de la Ville de Paris. Illustration de la Baie de Launay située à Loguivy dans les Côtes d'Armor montrant trois paysannes ramassant la végétation sur une culture littorale (foin ou lin peut-être).

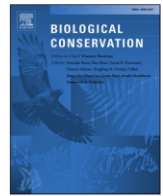
2.2. Publication

Biological Conservation 308 (2025) 111210



Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon

Fifty years of regional-scale vegetation change on Atlantic heathlands

M. Dano^{*}, V. Jung, G. Thiébaud, S. Chollet

UMR 6553 ECOBIO, University of Rennes, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Afforestation
Biodiversity conservation
Ellenberg indicator values
Habitat conservation status
Plant community
Temporal changes
Vegetation resurvey

ABSTRACT

Heathlands are semi-natural habitats of high conservation interest in Europe. The Armorican Massif (north-west of France) is a prime area for heathlands conservation, although they have declined sharply during the last century. In order to understand the extent of the changes in heathland plant communities over the last 50 years in this region, we carried out a resurvey of 444 vegetation plots historically sampled between 1947 and 1992. After identifying the qualitative changes in habitat types between the historical and current periods, we analysed the response of various plant community parameters reflecting species diversity, the presence or abundance of particular species (typical heathland species, insect-pollinated species, rare species), and Ellenberg indicators of ecological conditions. We also determined whether the responses of these parameters depended on the location in coastal or inland areas, or in protected or unprotected areas. Almost half (46 %) of the most typical historic heathlands (i.e. open ericaceous vegetations) is now dominated by *Molinia* and bracken or has evolved into wooded vegetations. Responses for all community parameters indicate a heathland habitat degradation. For species richness and insect-pollinated plant species richness, this decline was more pronounced for inland than coastal heathlands. Also, our results show that the designation of sites as protected areas has not prevented heathland degradation. By identifying the changes that have taken place over the last 50 years at regional level, our results highlight the importance of conserving the last remaining heathlands by applying appropriate management methods.

1. Introduction

Heathlands are among the oldest agropastoral landscapes in Europe, shaped by millennia of human activities (Ellis, 2021; Fagúndez, 2013; Loidi et al., 2010; De Graaf et al., 2009; Webb, 1998). These ecosystems developed during the forest clearance of the Neolithic period and expanded until mid-19th century (Fagúndez, 2013; Loidi et al., 2010; Webb, 1998). Historically, these semi-natural habitats have been maintained by traditional agropastoral practices, such as extensive grazing, burning, mowing and sod-cutting (Webb, 1998; Bignal and McCracken, 1996). These land-uses practices were crucial in preserving the ecological conditions, physiognomy and floristic composition of heathlands (Webb, 1998). Atlantic heathlands are semi-open shrubby formations that develop on nutrient-poor and acidic soils under a temperate oceanic climate in the European Atlantic zone (Schellenberg and Bergmeier, 2020; De Graaf et al., 2009). The vegetation is dominated by ericaceous species and gorse (genus *Ulex*) (Gimingham, 1972). Heathlands are a prime habitat for pollinating insects because of the

characteristics of their vegetation: a high nutritional value and a long flowering period, which guarantees access to resources throughout the year (Moquet et al., 2017). In addition, heathlands support a unique and rare diversity of plants and animals and provide important ecosystem services, such as carbon sequestration, water quality and cultural heritage (Walmsley et al., 2021; De Graaf et al., 2009). Consequently, heathlands have been identified as a matter of Community interest in accordance with the European Union's Habitats Directive (Directive 92/43/EEC) and their conservation status has emerged as a significant concern (Olmeda et al., 2020; Schellenberg and Bergmeier, 2020).

Despite their conservation interest, heathlands have been in general decline across Europe over the last century as a result of global anthropogenic changes (Fagúndez, 2013), including land-use changes, climate change and atmospheric nitrogen deposition (Bobbink et al., 2010). Land-use changes toward intensified agricultural practices have disrupted the traditional management and the preservation of heathlands (Ellis, 2021; Fagúndez, 2013). Considered unproductive, heathlands have either been abandoned or converted to more intensive

^{*} Corresponding author at: UMR 6553 ECOBIO, Campus de Beaulieu, University of Rennes, 35700 Rennes, France.

E-mail addresses: mahilde.dano@univ-rennes.fr (M. Dano), vincent.jung@univ-rennes.fr (V. Jung), gabrielle.thiebaud@univ-rennes.fr (G. Thiébaud), simon.chollet@univ-rennes.fr (S. Chollet).

<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111210>

Received 20 December 2024; Received in revised form 21 March 2025; Accepted 27 April 2025

Available online 3 May 2025

0006-3207/© 2025 The Authors. Published by Elsevier Ltd. This is an open access article under the CC BY license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

agrosystems (Ellis, 2021; Fagúndez, 2013). Traditional farming practices abandonment has led to heathland shrub encroachment and consequently to the loss of the species specialist of open habitats (Prévosto et al., 2011; Rose et al., 2000). In this context, large areas of heathland have been converted to pine plantations in order to enhance their economic value (Fagúndez, 2013; Donald et al., 1998). Also, agricultural intensification (mechanization, fertilization; Ellis, 2021) has led to conversion of some heathlands to arable lands (crops, grasslands, Fagúndez, 2013; Hoofman and Bullock, 2012). In addition to land-use changes, heathlands are sensitive to the effects of climate change and atmospheric nitrogen deposition (Bråthen et al., 2024; Britton et al., 2017; Bobbink et al., 2010). Rising global temperatures leads to thermophilization of plant communities (Britton et al., 2017) and atmospheric nitrogen deposition leads to the eutrophication of heathland ecosystems (Gaudnik et al., 2011; De Graaf et al., 2009). In these ecosystems with nutrient-poor soils, nutrient enrichment favours the dominance of fast-growing species over heathland plants, specifically adapted to oligotrophic conditions (Bobbink et al., 2010; Diemont, 1996). The degradation of heathlands over time can be reflected qualitatively, i.e., by changes in habitat type, such as historic heathlands now being converted to woodlands or arable lands. However, in a less visible way, degradations may also have affected areas that are today still heathland habitats. For these remnant heathlands, an important issue is therefore to know to what extent plant communities have changed compared with the previous situation. In this case, plant communities can be analysed through different parameters such as species diversity, the presence or abundance of particular species (typical heathland species, rare species), or plant-based indicator values for ecological conditions. In addition, these shifts in species composition can alter the role of heathland in supporting biodiversity, especially for insect pollinator populations that are dependent of floral resource in heathlands (Moquet et al., 2017).

Previous studies have shown that the response of heathland vegetation to the various facets of global change can be strongly modulated by local abiotic conditions. In particular, heathlands located near the coastline, and therefore subject to arch environmental conditions (e.g., wind, salinity), are known to be less subject to shrub and tree encroachment after abandonment of agricultural practices (Glemarec and Bioret, 2023). Another crucial factor that may influence the response of heathland vegetation is related to the management practices applied in protected areas. In fact, due to their ecological and cultural importance, some heathland areas are managed (e.g., by cutting ligneous plants, controlling bracken [*Pteridium aquilinum*] and grazing), in order to maintain them in a favourable conservation status (Olmeda et al., 2020; Diaz et al., 2013).

Long-term resurvey studies are very useful tools for documenting changes in vegetation and landscapes over time (Kapfer et al., 2017). In order to understand the extent of the changes that occurs in heathland plant communities over the last 50 years at a regional scale, we carried out a vegetation resurvey at a large number of sites throughout the Armorican massif (north-west of France). In this region, heathlands were estimated to cover approximately one million hectares in the mid-19th century, representing almost 40 % of the land area. However, although considered as a major component of the region's cultural identity, they today account for only 1 % (Sellin, 2022) and the current state of vegetation degradation is not precisely known. The main objectives of our study were (1) to reveal the qualitative changes in habitat types that have occurred over the last five decades at regional scale; (2) to analyse the responses of various community parameters, both for all the sites and only for those that had remained heathland over time; (3) to determine whether the responses of plant communities are influenced by the location of sites (coastal vs. inland) and by their designation as protected areas.

2. Material and methods

2.1. Study area

The Armorican Massif is a natural geographical area located in north-western France (Fig. 1a), extending over ca. 62000km² with an elevation ranging from 0 to 384 m, characterized by acidic soils (granite, schist, and sandstone; Clement and Touffet, 1990). The elevation ranges from 0 to 384 m. The climate is typically Atlantic, dominated by oceanic influences which results in a low temperature range (8.5 °C–15 °C) and rainfall distributed throughout the year (800–1200 mm/year) (Météo-France, 2024; Corillion, 1971). Historically, the massif is characterized by the widespread presence of heathland habitats, which are favoured by the acidic soil and past farming practices (Corillion, 1971). These heathlands include various types of habitats that depend mainly on soil moisture conditions (dry, mesic and wet heathlands) and are considered to be habitats of Community interest (Annex I of the Habitats Directive 92/43/EEC; Benstetti et al., 2005). In the Armorican Massif heathlands are present both inland and on the coast. In this study we considered as 'coastal heathlands' only the heathlands located within the 250 m margin from the coastline that are directly exposed to sea spray (Glemarec and Bioret, 2023; Fig. 1). The post-war decades were a pivotal period for the natural habitats of the region, characterized by significant and rapid changes in land-use, marked by the expansion of urban areas, the intensification of agricultural practices and the abandonment of traditional uses (Dalton and Canévet, 1999). To counter the decline of heathlands habitats, some sites have been designated as protected areas and have thus benefited from management practices dedicated to heathland conservation. In this study only strictly protected areas were considered, i.e., zones with only limited and well-controlled human activities and where management measures can be taken to restore or conserve habitat (Cazzolla Gatti et al., 2023). On a regional scale these protected areas account for only 1 % (755 km²) of the total surface area.

2.2. Vegetation resurvey

To assess changes in heathlands plant communities between two time periods, historical data were extracted from previous vegetation studies. These studies were carried out from 1947 to 1998 (most of them between 1971 and 1975, Text A1, Fig. A1), with the main aim of describing the plant composition of the different heathland habitat types in the Armorican massif. Vegetation data were collected in plots ranged in size from 2 to 400 m², within which all the vascular plant species were inventoried and their cover-abundance estimated according to the Braun-Blanquet scale (Braun-Blanquet et al., 1932). These plots were not permanently marked in the field, but information on their location was available in the form of annotated paper maps, GPS coordinates or precise written indications. For resampling purposes, the historical plots can therefore be considered as 'quasi-permanent' plots, as they can be relocated approximately using plot-specific geographic positions, making them suitable for one-to-one comparisons between two time periods (Kapfer et al., 2017). We were thus able to relocate 444 plots, 87 of which were on the coastal margin (vs. 357 inland) and 183 in protected areas (vs. 261 unprotected). All the historical plots were resampled from late April to late June over three years from 2021 to 2023. The vegetation in each plot was sampled using the same protocol as described above for the historical data, keeping the same initial plot size. The taxonomic standardization of the various data sources was carried out using the TaxRef v16 taxonomic reference system (TaxRef, 2022).

2.3. Qualitative habitat changes

In order to characterize the qualitative habitat changes between the historical and current periods, we distinguished five main habitat types in our historical and resurvey datasets: *Erica* heathlands, *Molinia*/bracken-dominated heathlands, encroached heathlands, wooded

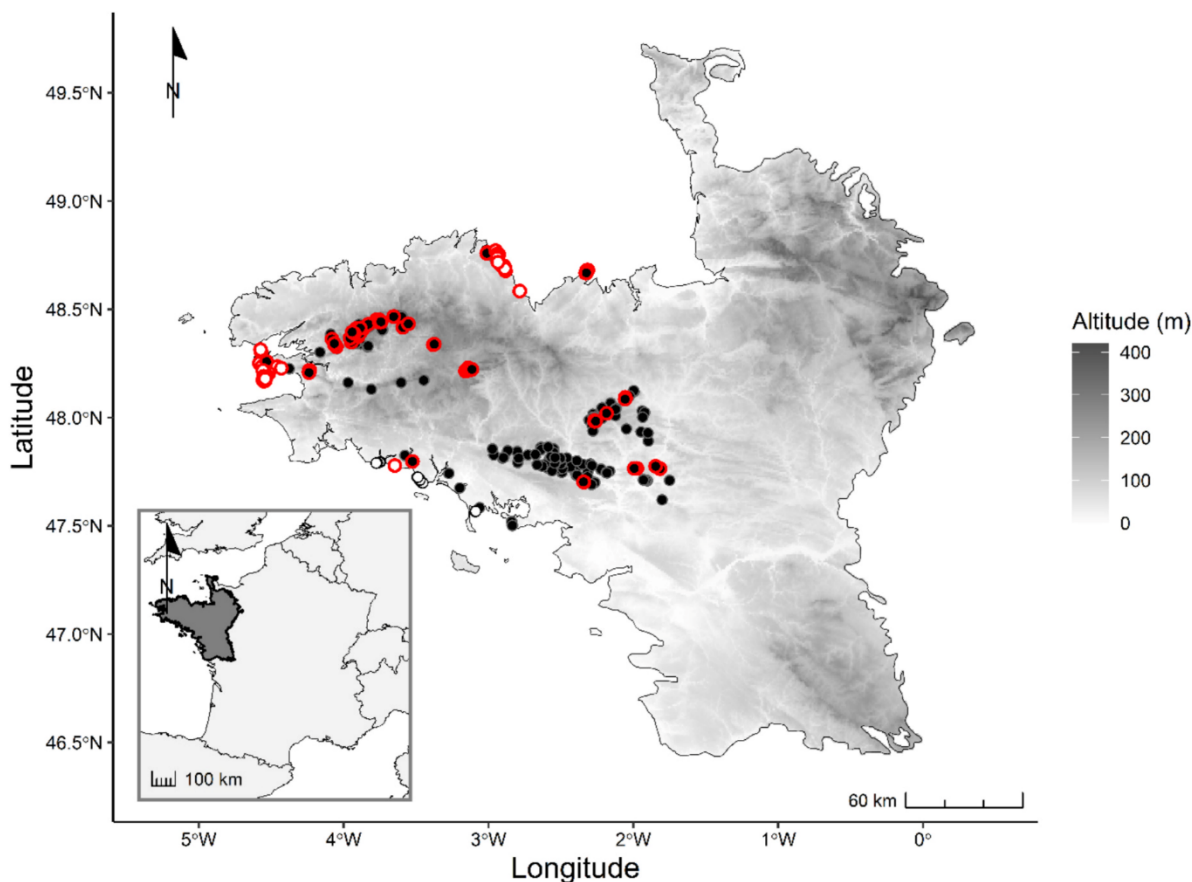


Fig. 1. Location of the Armorican massif (grey) in the northwest of France. The points correspond to the location of the vegetation surveys ($N = 444$). The white dots correspond to coastal heathlands (i.e. located <250 m from the coastline) and black dots correspond to inland heathlands. The dots circled in red represent heathlands located in a protected area. The resolution of the map may not allow to distinguish points that are very close to each other. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

heathlands and woodlands. *Erica* heathlands are composed of ericaceous species without non-typical forest woody species. While *Erica* heathlands correspond to typical heathland habitats, *Molinia* and/or bracken-dominated heathlands, encroached heathlands and wooded heathlands can be considered as degraded heathland habitats. *Molinia* and bracken-dominated communities are considered as variants of heathland habitat due to their similar environmental conditions and open physiognomy, but over-dominated by one of the two species due to previous land-use (Bensettiti et al., 2005). Encroached heathlands refer to communities in the initial stage of natural succession from *Erica* heathlands, characterized by the colonization of non-typical forest woody species but with heathland shrubs remaining dominant. Wooded heathlands are defined as an intermediate stage in the succession of heathlands to forests, where ericaceous species, generally at low abundance, persist under the tree cover. Woodlands are habitats that have completely lost their heathland identity (i.e., no longer hosting any typical heathland species). Each vegetation plot (both historical and resampled) was assigned to one of these types according to the total cover of ericaceous species (*Erica ciliaris*, *E. cinerea*, *E. tetralix*, *Calluna vulgaris*), typical shrubs (*Ulex minor*, *U. europaeus*, *U. gallii*, *Cystisus scoparius*, *Myrica gale*, *Frangula alnus*, *Salix repens*) (Bensettiti et al., 2005; Table A2) and non-typical forest woody species (e.g., *Quercus* spp., *Castanea sativa*, *Pinus* spp.). The decisions rules for habitat assignment are available in Appendix A (Fig. A2). The evolution of proportion of each habitat type between historical and current sampling period was visualized through a Sankey diagram using the ‘ggsankey’ (Sjoberg, 2024) R-package. For wooded heathlands and woodlands, we distinguished between pine plantations and deciduous vegetation, but we did not include them as sub-categories on the Sankey

diagram in order to optimize its readability.

2.4. Changes in plant community parameters

For the subsequent quantitative analyses, the dataset was split into two parts. The first dataset ($n = 429$), named ‘All Historic Heathlands’ (AHH, Fig. A3, Table A1), integrated all plots except those converted to urban or crop areas ($n = 15$). The second dataset was a sub-sampling of the first ($n = 132$) and integrated only those plots of *Erica* heathland that had since remained *Erica* heathland. This subset was hereafter referred to as ‘Remnant *Erica* Heathlands’ (REH, Fig. A3, Table A1).

The following metrics were calculated for each plot in each period: species richness, richness and abundance of obligately insect-pollinated plants species, vegetation conservation status (VCS; Jung et al., 2021), total abundance of ericaceous species, range-rarity richness (RRR; Williams et al., 1996) and community-weighted mean Ellenberg indicator values (CWM EIV; Ellenberg, 1974).

Species richness corresponds to the number of plant species recorded. Obligately insect-pollinated plants correspond to species that are exclusively pollinated by insects (Pan et al., 2024) and concerned 132 species of our dataset (Table A2). The richness and total abundance of these species were calculated to assess the role of heathland in supporting pollinator diversity. Pollination data were extracted from Baseflor (Julve, 1998).

The VCS index is a tool for assessing the habitat conservation status through plant species composition, and is based on the concept of the ‘habitat-specific pool’ (Zobel, 2016). The VCS takes into account the richness and the abundance of both ‘typical’ and ‘non-typical’ species

(Jung et al., 2021). The typical species refers here to plant species that belong to the habitat species pool of heathlands, i.e., all species that can be found in heathlands in the absence of habitat degradation. In contrast, non-typical species do not belong to the habitat species pool of heathlands and thus reflect heathland degradation or a drift toward another habitat. The VCS index is formulated as:

$$VCS = \left[1 - \frac{\sum (n_j/N_T)^2}{(N_T/N)^2} \right]$$

where n_j is the abundance of each typical species j , N_T is the sum of the abundance of all typical species, and N is the sum of the abundance of all species including both typical and non-typical species.

As suggested by Helm et al. (2015), we employed a combined expert-based approach and information provided in regional flora (des Abbayes et al., 1971) and in Natura 2000 habitats manuals (Bensettiti et al., 2005) to check the typicality of the species. Some species that could not be classified as either typical or non-typical – and with low occurrences or incomplete identification – were considered ‘neutral’, i.e., not considered in the calculation of the VCS index. Among the 351 species recorded, 82 species were classified as typical species, 226 as non-typical species and 37 as neutral species (Table A2).

As ericaceous species are a marker of heathland identity and contribute to both soil properties and overall ecosystem function (Liu et al., 2021), particular emphasis was placed on these species by comparing their total abundance between the two sampling periods.

The range-rarity richness (RRR) was used to measure the concentration of rare species within plots. Here, we defined ‘rare species’ as species with a restricted geographical distribution relative to other species of the same taxon (Gaston, 1994). The rarity score of a species is characterized as the inverse of the number of geographical units in which it occurs in a given area (Williams et al., 1996). In our study, species rarity scores were calculated from occurrence data within 10 km × 10 km UTM grid cells in France over the period 1990–2019 (Just et al., 2015; available at <https://siflore.fcbn.fr/>). The RRR of each community was calculated as the mean of the rarity scores of species (Williams et al., 1996). The RRR index was formulated as:

$$RRR = \left(\sum_1^s 1/Q_j \right) / S$$

where Q_j is the number of grid cells occupied by each species j and S is the number of species in the community.

Community-weighted Mean Ellenberg indicator values (CWM EIV; Ellenberg, 1974) were used to compare environmental conditions between historical and resurveyed plots. EIVs serve as biotic proxies that provide insight into abiotic environmental characteristics and are widely used in European resurvey studies (Zolotova et al., 2023). The effect of encroachment was assessed with CWM of light availability (canopy closure). The effect of atmospheric N deposition was assessed with CWM of soil nutrient availability (eutrophication). To detect climate change effects, CWM of soil moisture and temperature were calculated (desiccation, thermophilization). As soil acidity is a determinant environmental factor influencing heathland development, the CWM of soil reaction was also calculated. The Ellenberg indicator values adapted to the Atlantic domain were extracted from Baseflor (Julve, 1998).

2.5. Statistical analysis

First, we analysed the response of each community parameter between the two sampling periods (historical vs. current) using linear model (LM). To take into account that historical surveys are spread over several decades, we performed a second analysis to assess whether the responses of community parameters between the historical and current periods depend on the time interval between the two sampling dates. We therefore used a LM to test the effect of the time interval between paired

sampling dates and the difference in each community parameter between the current period and the historical period.

Finally, we analysed whether the responses of community parameters between the historical and current periods are influenced by the location on coastal vs. inland area, or by protection status (protected vs. unprotected). For each community parameter, we used a LM including the following factors as independent categorical variables: the period (historical vs. current), the location (coastal vs. inland), the protection status (protected vs. unprotected), as well as the period*location and the period*protection interactions. Particular attention was paid to these two interaction factors, as they indicate the effects of location or protection status on the response of community parameters from historical to current periods. Variables retained in each final model were selected using a multi-model inference based on the bias-corrected Akaike information criterion (AICc), using the ‘MuMIn’ (Bartoni, 2024) R-package. From all possible candidate models, we retained the ones with a $\Delta AICc < 2$, according to Burnham and Anderson (2002). When more than one model was selected, we performed a model-averaging approach to account for uncertainty in the selection process (Burnham and Anderson, 2002). The full-model averaged estimates and 95 % confidence intervals (CI) were generated, and the effects of variables were considered significant if their 95 % CI did not overlap zero (‘MuMIn’ R-package).

For each LM constructed, spatial autocorrelation in residuals was examined using the Moran index (R-package ‘spdep’, Bivand et al., 2024a). When significant spatial autocorrelation was found, we chose autoregressive spatial models (R-package ‘spatialreg’, Bivand et al., 2024b) selected following a Lagrange-multiplier diagnostic (Bivand et al., 2024a, see Fig. B1, Text B1 and Table B1 for the used analysis workflow).

3. Results

3.1. Qualitative habitat changes

The historical dataset comprised 62 % of typical *Erica* heathlands and 38 % of other heathland habitats (*Molinia*/bracken-dominated heathlands, encroached heathlands and wooded heathlands). Today these proportions are 33 % and 42 % for *Erica* heathlands and other heathland habitats respectively, while woodlands, urban areas and arable lands (initially missing from the historical dataset) account for 22 %, 2 % and 1 % respectively (Fig. 2). Within the current wooded heathlands and woodlands, 56 % correspond to deciduous vegetation and 44 % to pine plantations. Almost half (46 %) of the historic *Erica* heathlands is now dominated by *Molinia* or bracken or has evolved into habitats representative of later successional stages.

3.2. Response of community parameters

For the All Historic Heathlands dataset (AHH), a significant decline was observed between the two sampling periods for all six metrics (Fig. 3). By restricting the analysis to the Remnant *Erica* Heathlands dataset (REH) only, no further significant declines appear for abundance of obligately insect-pollinated plants and rarity index (Fig. 3).

For the AHH dataset, CWM of Ellenberg indicator values decreased significantly over time for light availability and temperature, and increased for soil nutrient availability and soil reaction (Fig. 4). For the REH dataset, only the decrease for light and the increased for soil reaction are still observed.

For species richness, species richness of insect-pollinated plants and abundance of ericaceous species, the decrease observed between the historical and the current periods for the AHH dataset (Fig. 3) was more pronounced when the time interval between sampling dates increased (Table B4). For all other community parameters, the time interval between sampling periods showed no significant effect (Tables B4 & B5).

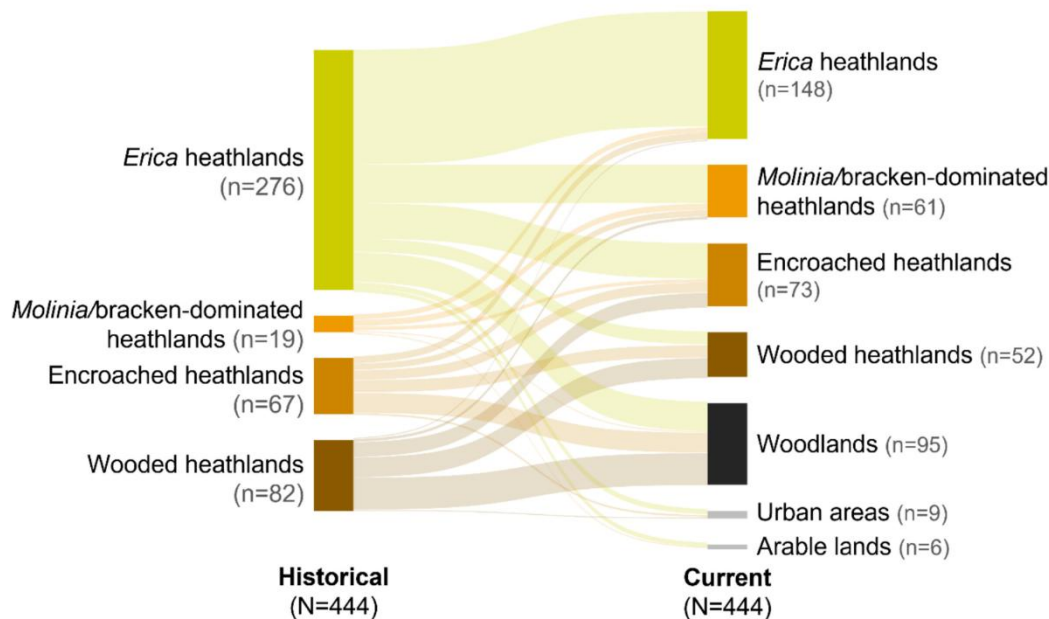


Fig. 2. Sankey diagram of changes between the historical (left) and the current (right) habitat type based on a categorization of the surveys using species composition. Blocks correspond to habitat types (*Erica* heathlands, *Molinia caerulea* and/or bracken-dominated heathlands, encroached heathlands, wooded heathlands, woodlands, arable lands and urban areas). The flows reflect the trajectory of each historical survey. The height of the blocks and the width of the flows are proportional to the number of surveys.

3.3. Effects of location in coastal zone and protected areas

For both AHH and REH datasets, species richness of insect-pollinated plants was higher in coastal than in inland locations (Table 1, Fig. B2), while the opposite was observed for abundance of insect-pollinated plants. For the REH dataset, CWM EIV for light and temperature were higher in coastal than in inland locations and CWM EIV for soil reaction was lower in coastal locations. A significant effect of the period*location interaction was found for species richness and species richness of insect-pollinated plants measured in the AHH dataset (Table 1). This interaction reflects the fact that the decrease in these two parameters between the two sampling periods was more pronounced for inland than for coastal heathlands (Fig. B2). Also, the increase of CWM EIV for soil nutrient concentration and the decrease of CWM EIV for temperature between sampling periods were more pronounced in coastal than in inland areas, as reflected by the significant effects of the period*location interaction (Table 1, Fig. B2). For the REH dataset, a significant interaction persists only for species richness of insect-pollinated plants.

Significant effects of protection were found for most community parameters from the AHH dataset (Table 1). In particular, species richness, species richness of insect-pollinated plants, VCS index, abundance of ericaceous species and RRR index were higher in protected than in unprotected areas (Fig. B3). Community weighted mean EIV for soil moisture and soil reaction were lower in protected than unprotected areas (Table 1, Fig. B3). Significant effects for the period*protection interaction were found only for species richness and species richness of insect-pollinated plants from the AHH dataset (Table 1), and indicates that the decrease in these two parameters were more pronounced in protected areas (Fig. B3).

4. Discussion

4.1. Habitat shifts are driven by afforestation and abandonment of traditional uses

On a regional scale, our qualitative results showed an important decline of *Erica* heathlands. We also found that a fifth of former

heathlands (all types combined) became woodland that no longer host any typical heathland species. Afforestation is therefore the most significant land-use change that has taken place over the study period in the Armorican Massif, occurring at rates comparable to those reported in other European studies (Rose et al., 2000; Diemont, 1996). This afforestation has its origins in two very different mechanisms that have occurred at comparable frequencies on a regional scale: conifer plantation and ecological succession. Indeed, the loss of agronomic interest in heathland in the decades following the Second World War has led to either their conversion to tree plantations (mainly *Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris*) or to their natural colonization by deciduous forest following the abandonment of cultivation practices. Historically, traditional land-uses (e.g., mowing, grazing, burning; Ellis, 2021; Webb, 1998) exported organic matter, keeping soils nutrient-poor while preventing the colonization of woody plants (Prévosto et al., 2011; Webb, 1998). The abandonment of these traditional uses has naturally led to colonization by forest species.

Another notable change was the rise of heathland dominated primarily by *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea* or a combination of both species. This dominance can be explained by suitable site conditions (e.g., wind-sheltered areas, slope, soil acidity) and by the abandonment of some land-uses (e.g., burning, grazing, ploughing), that are known to favour the development of *M. caerulea* and/or *P. aquilinum* (Marrs and Watt, 2006).

In contrast to afforestation, very few of the historic heathlands in our study have been converted to crops or urban areas. This is in line with long-term resurvey studies conducted during the second half of the 20th century, which usually only report residual rates of conversion of these type of land-uses (<5%; Diaz et al., 2013; Rose et al., 2000). In contrast, studies covering the early 20th century indicate significant conversion of heathland into urbanized and cultivated areas (Hooftman and Bullock, 2012; Piessens and Hermy, 2006). The low proportion of heathland converted to arable land observed in our study is therefore due to the fact the great heathland conversion period took place well before the date of our historical data, mainly in the second half of the 19th century (Dalton and Canévet, 1999). In addition, it can be argued that during the period covered by our study, laws have emerged to

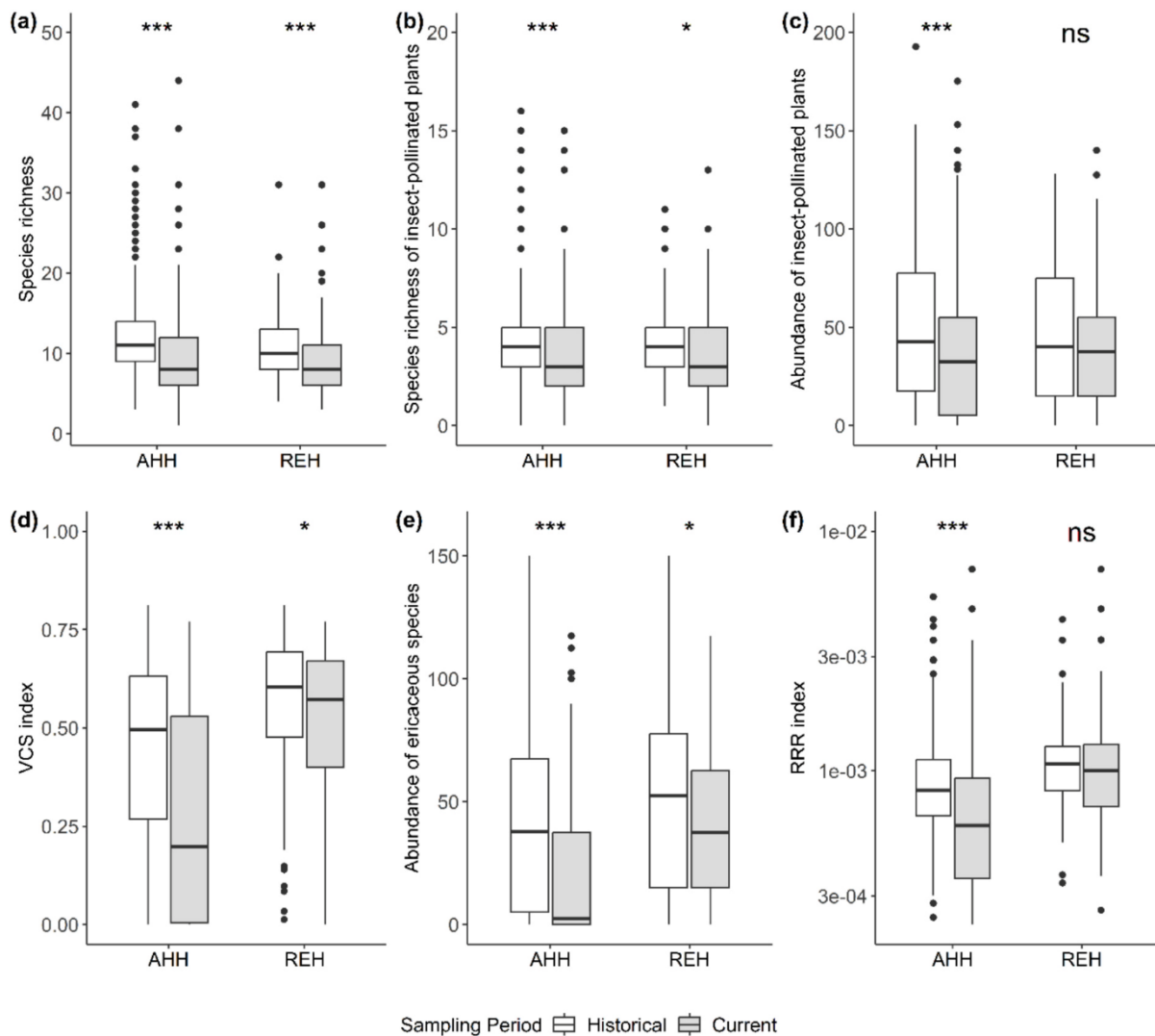


Fig. 3. Boxplots showing (a) species richness, (b) richness of obligately insect-pollinated plants species and (c) abundance of obligately insect-pollinated plants species, (d) vegetation conservation status index (VCS index), (e) total abundance of ericaceous species and (f) range-rarity richness (RRR index) between the two survey periods (historical in white and current in grey) for the All Historical Heathlands dataset (AHH, $N = 429$) and for the Remnant *Erica* Heathlands dataset (REH, $N = 132$). Significance was obtained using autoregressive spatial models (results available in Tables B2 and B3 - Appendix B). (***) $p < 0.001$, (**) $p < 0.01$, (*) $p < 0.05$, ns not significant).

regulate urbanization, particularly in coastal areas (e.g., French Coastal Act in 1986).

4.2. Dramatic changes in community parameters

The major changes in land use that we have observed are concomitant with a dramatic decline in heathland conservation on a regional scale. Over the last five decades, species richness has declined by 19 %, vegetation conservation status (VCS) by 39 %, abundance of ericaceous species by 54 % and average rarity by 25 %. These declines collectively highlight the deterioration of biodiversity support and conservation status of heathlands. The strong decline of the vegetation conservation status (VCS) we found reflects a decrease in the richness and abundance of typical heathland species, such as ericaceous species, and an increase in the abundance of non-typical species, mainly woody species. These declines could be explained by some changes in ecological conditions and soil properties caused by afforestation. As shown by EIV value changes, the closure of the canopy led to shaded and semi-shaded conditions that favoured species tolerant to these new habitat conditions (e.g., *Hedera helix*, *Rubus* spp.). This shift resulted in a decline in

heliophilous species (e.g., *Jasione montana*, *Aira praecox*, *Cistus umbellatus*). In addition, regarding soil conditions, woody vegetation encroachment led to less oligotrophic and less acidic soils, altering the conditions required for heathland habitats. Similar changes linked to afforestation have been observed in several European studies (Diaz et al., 2013; Prévosto et al., 2011) and our results therefore confirm the importance of this phenomenon. The diversity of exclusively insect-pollinated plants has declined by 30 % in richness and 20 % in abundance, indicating reduced resource availability for pollinators. These findings are in line with those reported by Pan et al. (2024) in Dutch landscapes during the same period. These changes in vegetation composition and physiognomy can affect the fauna diversity dependent on open habitats (e.g., Silva-Monteiro et al., 2021; Moquet et al., 2017; Schirmel et al., 2011).

An unexpected result of this study was that even the historical heathlands that remain heathlands today are in a worse conservation status than they were. This degradation was revealed by a decline in the vegetation conservation status by 9 %, species richness by 17 %, the abundance of insect-pollinated and ericaceous species by 13 % and 22 % respectively. The decline of ericaceous species is particularly

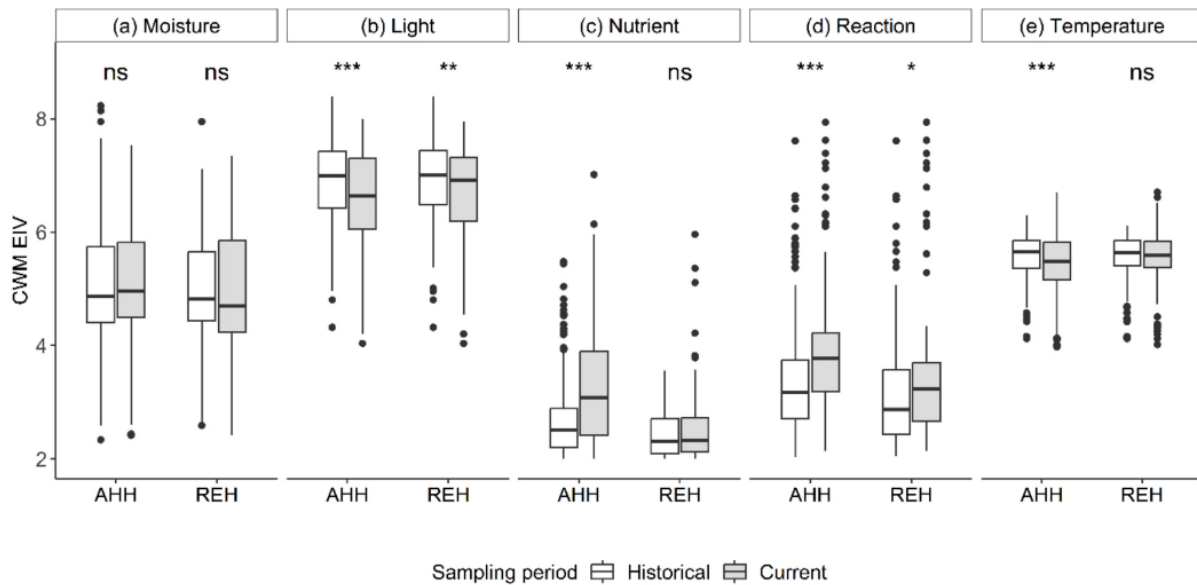


Fig. 4. Boxplots showing community-weighted means of the Ellenberg indicators values (CWM EIV) of (a) soil moisture, (b) light availability, (c) soil nutrient availability, (d) soil reaction and (e) temperature between the two survey periods (historical in white, current in grey) for the All Historical Heathlands dataset (AHH, N = 429) and the Remnant *Erica* Heathlands dataset (REH, N = 132). Significance was obtained using autoregressive spatial models (results available in Tables B2 and B3 - Appendix B). (*** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, ns not significant).

concerning, given their vital role in heathland functioning, particularly nutrient cycling (Liu et al., 2021). In addition, *Ericaceae* are known for their resilience, attributed to their prolonged survival mechanisms (e.g., long-term persistent seed bank, long life-span), even under deteriorating environmental conditions (Schellenberg and Bergmeier, 2020; Piessens and Hermly, 2006). Consequently, the decline of these species may be a first sign of an even greater risk of heathland decline in the future (Bråthen et al., 2024; Ransijn et al., 2015). Nevertheless, it should be noticed that, compared to all historical heathlands, remnant heathlands are less severely degraded with the average rarity and abundance of insect-pollinated plants remaining stable. As highlighted in previous studies, preserving these few remnant heathlands is crucial, as they play an important role for biodiversity support (Ransijn et al., 2015; Diaz et al., 2013; Piessens and Hermly, 2006) and also because of the difficulty of restoring heathlands that have experienced important abiotic changes.

4.3. Coastal and protected heathlands conservation

The decreases in species richness and species richness of insect-pollinated plants observed in the coastal zone were mitigated compared to the inland area. In contrast, the increase in Ellenberg indicator value for soil nutrient was more pronounced in the coastal zone. These effects of coastal area location can be attributed to the combined influence of stressful environmental conditions and distinct successional dynamics compared to inland heathlands (Glemarec and Bioret, 2023; Olmeda et al., 2020). Encroachment in coastal heathlands – especially in areas sheltered from wind and sea spray – is expressed by the development of highly nitrophilous species like *Rubus* spp. or *Peridium aquilinum*, resulting in a more pronounced increase in soil nutrient availability (EIV, Marrs and Watt, 2006). These successional dynamics tend to maintain the open physiognomy of coastal heathlands more effectively than in inland heathlands, where succession tends to favour trees and shrubs. These changes have also resulted in a less severe decline in species richness, including exclusively insect-pollinated plants, due to the persistence of species (especially herbaceous) adapted to these environmental conditions.

We found that community parameters corresponding to species richness, vegetation conservation status and plant species rarity were

higher in protected areas than in unprotected areas. This can be explained by the fact that historically, the designation of protected areas has targeted the best-preserved heathlands and this more favourable condition remains today. However, a key finding of our study is that protection did not mitigate the decline in these parameters over time, as indicated by the few interactive effects between period and protection. The only interactive effects observed for total and insect-pollinated species richness even indicate an accentuated decline in these parameters within protected areas. Although we do not have precise plot-specific information, some heathlands located in protected areas in the Armorican Massif have benefited from conservation management practices, mainly scrub clearance (Chollet et al., 2025). Our study therefore suggests that such (occasional) actions cannot substitute for traditional agricultural practices that have lasted for centuries, and are therefore not sufficient to ensure the long-term conservation of heathlands (Webb, 1998; Clément, 1978).

4.4. Heathlands show resistance to global changes but face rising long-term risks

Contrary to what we might have expected, our results do not show a trend that could demonstrate an effect of global changes, in particular atmospheric deposition or temperatures rising. Despite the documented increase in mean temperatures (about 1 °C increase) and atmospheric nitrogen deposition, reaching 18 kg/N/ha y^{-1} in the study region (Gaudnik et al., 2011; Bobbink et al., 2010), we did not find significant trend related to these changes. While the thermophilization of the communities was expected, the observed decrease in EIV temperature contradicts this expectation. This reduction can be attributed to canopy closure, which was associated with cooler conditions leading to the decline of thermophilic species. The lack of response may be due to the sclerophyllous nature of heathland vegetation, which is well-adapted to extreme conditions. For example, dry heathland vegetation is particularly tolerant to elevated temperatures and pronounced water deficits, imposed by the shallow and heat-absorbing soils (Fagúndez, 2013; Bensettiti et al., 2005).

Similarly, although an increase in EIV for soil nutrient availability was expected in response to atmospheric nitrogen deposition, the observed increase would rather be attributable to the effect of

Table 1

Summary of the model-averaged estimates $\pm 95\%$ confidence interval (CI) of the effects of sampling period (current relative to historical), location (coastal relative to inland) and protection (protected relative to unprotected), Period*Location and Period*Protection interactions on community parameters for the AHH (All Historic Heathlands) and the REH (Remnant *Erica* Heathlands) datasets. Stars indicates 95 % confidence intervals that did not encompasses zero. Dashes indicates variables excluded by the selection model.

Parameter	Term	AHH		REH	
		Estimate \pm 95 % CI		Estimate \pm 95 % CI	
Species richness	(Intercept)	2.368 \pm 0.064	*	2.361 \pm 0.104	*
	Period	-0.194 \pm 0.07	*	-0.259 \pm 0.117	*
	Location	-0.108 \pm 0.127	ns	-0.119 \pm 0.213	ns
	Protection	0.111 \pm 0.097	*	0.008 \pm 0.064	ns
	Period*Location	0.29 \pm 0.141	*	0.173 \pm 0.282	ns
	Period*Protection	-0.255 \pm 0.112	*	-	-
Species richness of insect-pollinated plants	(Intercept)	1.334 \pm 0.19	*	1.976 \pm 0.16	*
	Period	-0.28 \pm 0.099	*	-0.302 \pm 0.16	*
	Location	-0.201 \pm 0.143	*	-0.361 \pm 0.243	*
	Protection	0.14 \pm 0.113	*	0.165 \pm 0.182	ns
	Period*Location	0.569 \pm 0.201	*	0.508 \pm 0.278	*
	Period*Protection	-0.18 \pm 0.16	*	0.028 \pm 0.162	ns
Abundance of insect-pollinated plants	(Intercept)	4.265 \pm 0.599	*	2.948 \pm 1.053	*
	Period	-1.416 \pm 0.399	*	-0.823 \pm 1.154	ns
	Location	1.142 \pm 0.613	*	1.031 \pm 0.847	*
	Protection	0.03 \pm 0.22	ns	0.452 \pm 0.959	ns
	Period*Location	0.15 \pm 0.69	ns	-0.082 \pm 0.698	ns
	Period*Protection	-	-	0.544 \pm 1.37	ns
VCS index	(Intercept)	0.258 \pm 0.036	*	0.082 \pm 0.025	*
	Period	-0.189 \pm 0.032	*	-0.007 \pm 0.018	ns
	Location	-0.004 \pm 0.024	ns	0.001 \pm 0.006	ns
	Protection	0.044 \pm 0.035	*	0.019 \pm 0.016	*
	Period*Location	-	-	-	-
	Period*Protection	0.002 \pm 0.029	ns	-0.011 \pm 0.024	ns
Abundance of ericaceous species	(Intercept)	3.398 \pm 0.469	*	1.749 \pm 0.967	*
	Period	-2.687 \pm 0.449	*	-0.251 \pm 1.131	ns
	Location	0.015 \pm 0.263	ns	0.686 \pm 0.981	ns
	Protection	0.852 \pm 0.482	*	1.837 \pm 1.072	*
	Period*Location	-	-	-	-
	Period*Protection	-0.034 \pm 0.412	ns	-0.848 \pm 1.549	Ns
RRR index	(Intercept)	0.001 \pm 8.97e-5	*	-3.687 \pm 4.989	ns
	Period	-2e-4 \pm 6.7e-5	*	-0.024 \pm 0.086	ns
	Location	2.2e-5 \pm 7.8e-5	ns	0.018 \pm 0.082	ns
	Protection	7.7e-5 \pm 7.1e-5	*	0.004 \pm 0.041	ns
	Period*Location	-	-	-	-
	Period*Protection	-	-	-	-
Moisture	(Intercept)	1.31 \pm 0.042	*	1.622 \pm 1.959	ns
	Period	0.001 \pm 0.011	ns	-0.003 \pm 0.021	ns
	Location	-0.047 \pm 0.082	ns	-0.025 \pm 0.079	ns
	Protection	-0.069 \pm 0.048	*	-0.008 \pm 0.041	ns
	Period*Location	-	-	-	-
	Period*Protection	-	-	-	-
Light	(Intercept)	1.19 \pm 0.177	*	1.389 \pm 0.342	*
	Period	-0.041 \pm 0.017	*	-0.068 \pm 0.048	*
	Location	0.016 \pm 0.023	ns	0.099 \pm 0.065	*
	Protection	-0.001 \pm 0.013	ns	-	-
	Period*Location	-0.001 \pm 0.014	ns	0.012 \pm 0.068	ns
	Period*Protection	-0.004 \pm 0.02	ns	-	-
Nutrient	(Intercept)	0.938 \pm 0.038	*	0.671 \pm 0.722	ns
	Period	0.179 \pm 0.035	*	0.032 \pm 0.05	ns
	Location	0.074 \pm 0.077	ns	-	-
	Protection	-0.014 \pm 0.047	ns	-0.004 \pm 0.03	ns
	Period*Location	0.096 \pm 0.077	*	-	-
	Period*Protection	-0.005 \pm 0.033	ns	-	-
Reaction	(Intercept)	3.5 \pm 0.122	*	0.856 \pm 0.224	*
	Period	0.448 \pm 0.131	*	0.057 \pm 0.086	Ns
	Location	-0.058 \pm 0.195	ns	-0.143 \pm 0.084	*
	Protection	-0.419 \pm 0.179	*	-0.108 \pm 0.082	*
	Period*Location	0.016 \pm 0.125	ns	0.011 \pm 0.075	ns
	Period*Protection	0.05 \pm 0.182	ns	0.029 \pm 0.105	ns
Temperature	(Intercept)	1.388 \pm 0.013	*	1.373 \pm 0.024	*
	Period	-0.017 \pm 0.014	*	-	-
	Location	0.029 \pm 0.028	*	0.044 \pm 0.036	*
	Protection	0.001 \pm 0.01	ns	0.007 \pm 0.025	ns
	Period*Location	-0.041 \pm 0.031	*	-	-
	Period*Protection	-	-	-	-

afforestation. Indeed, the encroachment of woody vegetation led to higher soil nutrient availability due to improved litter quality and subsequent mineralization (Prévosto et al., 2011; Mitchell et al., 1997). This effect of afforestation seems to be confirmed by the fact that the remnant heathlands show no signs of eutrophication (no change in EIV for soil nutrient). However, while the heathlands in our study appear to be resistant to global change, this resistance may not be indefinite. In fact, the increasing intensity and duration of heatwaves, combined with chronic nitrogen inputs, could threaten heathlands and their resistance in the future (Britton et al., 2017).

4.5. Conclusion

Our long-term regional study has shown that 25 % of heathland has disappeared as a result of urbanization, agricultural intensification and, above all, afforestation, whether artificial (pine plantation) or spontaneous. We have also shown that many sites that still have heathland today are more degraded than they were in the past. Moreover, site-specific conditions (coastal or protected location) only marginally compensate for the overall degradation. Nevertheless, it seems necessary to continue monitoring the evolution of heathland habitats in the future, as the acceleration of global change is likely to exacerbate an already deteriorating situation in a region recognized for this emblematic cultural landscape.

CRediT authorship contribution statement

M. Dano: Writing – review & editing, Writing – original draft, Methodology, Investigation, Funding acquisition, Formal analysis, Data curation, Conceptualization. **V. Jung:** Writing – review & editing, Validation, Supervision, Methodology, Investigation, Funding acquisition, Data curation, Conceptualization. **G. Thiébaud:** Writing – review & editing, Validation, Supervision, Resources. **S. Chollet:** Writing – review & editing, Validation, Supervision, Methodology, Investigation, Data curation, Conceptualization.

Funding

This work was supported by two grants: the “Défis scientifiques” grant of the University of Rennes, obtained by Simon Chollet, and the “bourse de campagne de terrain” grant of the Société Française d’Écologie et d’Évolution (SFE²), obtained by Mathilde Dano.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

The authors would like to thank Tanguy Doaré and Léo Drapier for their help in the field. We would also like to thank the editor (Orsolya Valkó) and two anonymous reviewers for their very constructive comments on the manuscript.

Appendices A-B. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111210>.

Data availability

Data will be made available on request.

References

- Abbayes, H. des, Claustres, G., Corillon, R., Dupont, P., 1971. Flore et végétation du Massif Armoricaïn – Tome 1, Flore Vasculaire. Presses universitaires de Bretagne, p. 1226.
- Bartoń, K., 2024. MuMin: Multi Model Inference. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.MuMin>.
- Bensettiti, F., Boulet, V., Chavaudret Laborie, C., Deniaud, J., 2005. Cahiers d’habitats Natura 2000 : Connaissance et gestion des habitats et des espèces d’intérêt communautaire, Tome 4 : Habitats agropastoraux, La Documentation française, Paris, 932 pp.
- Signal, E.M., McCracken, D.I., 1996. Low-intensity farming systems in the conservation of the countryside. *J. Appl. Ecol.* 33, 413–424. <https://doi.org/10.2307/2404973>.
- Bivand, R., Altman, M., Anselin, L., Assunção, R., Bera, A., Berke, O., Blanchet, F.G., Carvalho, M., Christensen, B., Chun, Y., Dormann, C., Dray, S., Dunnington, D., Gómez Rubio, V., Koley, M., Krainski, E., Legendre, P., Lewin Koh, N., Li, A., Millo, G., Mueller, W., Ono, H., Parry, J., Peres Neto, P., Piras, G., Reder, M., Sauer, J., Tiefelsdorf, M., Westerholt, R., Wolf, L., Yu, D., 2024a. spdep: Spatial Dependence: Weighting Schemes, Statistics. <https://CRAN.R-project.org/package=spdep>.
- Bivand, R., Piras, G., Anselin, L., Bernat, A., Blankmeyer, E., Chun, Y., Gómez-Rubio, V., Griffith, D., Gubri, M., Halbersma, R., LeSage, J., Li, A., Li, H., Ma, J., Mallik, A., Millo, G., Pace, K., Parry, J., Peres-Neto, P., Rüttenauer, T., Sarrias, M., Sayago, J., Tiefelsdorf, M., 2024b. spatialreg: Spatial Regression Analysis. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.spatialreg>.
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Ciederby, S., Davidson, E., Dentener, F., Emmett, B., Erismann, J.-W., Fenn, M., Gilliam, F., Nordin, A., Pardo, L., De Vries, W., 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecol. Appl.* 20, 30–59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>.
- Bräthen, K.A., Tuomi, M., Kapfer, J., Böhner, H., Maliniemi, T., 2024. Changing species dominance patterns of Boreal-Arctic heathlands: evidence of biotic homogenization. *Ecography* 2024, e07116. <https://doi.org/10.1111/ecog.07116>.
- Braun Blanquet, J., Fuller, G.D., Conard, H.S., 1932. *Plant Sociology; the Study of Plant Communities*. McGraw Hill book company, Inc, New York and London.
- Britton, A.J., Hester, A.J., Hewison, R.L., Potts, J.M., Ross, L.C., 2017. Climate, pollution and grazing drive long term change in moorland habitats. *Appl. Veg. Sci.* 20, 194–203. <https://doi.org/10.1111/avsc.12260>.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference*, 2nd ed. Springer, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/b97636>.
- Cazzolla Gatti, R., Zannini, P., Piovesan, G., Alessi, N., Basset, A., Beierkuhnlein, C., Di Musciano, M., Field, R., Halley, J.M., Hoffmann, S., Iaria, J., Kallimanis, A., Lóvei, G. L., Morera, A., Provenzale, A., Rocchini, D., Vetaas, O.R., Chiarucci, A., 2023. Analysing the distribution of strictly protected areas toward the EU2030 target. *Biodivers. Conserv.* 32, 3157–3174. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02644-5>.
- Chollet, S., Dano, M., Thiébaud, G., Jung, V., 2025. Dark diversity and habitat conservation status: two sides of the same coin for conservation and restoration? *Ecol. Indic.* 170, 112990. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.112990>.
- Clément, B., 1978. Contribution à l’étude phytoécologique des monts d’Arrée : organisation et cartographie des biocénoses, évolution et productivité des landes. Thèse d’État en sciences. Université de Rennes, p. 262.
- Clement, B., Touffet, J., 1990. Plant strategies and secondary succession on Brittany heathlands after severe fire. *J. Veg. Sci.* 1, 195–202. <https://doi.org/10.2307/3235658>.
- Corillon, R., 1971. Notice détaillée des feuilles armoricaines : phytogéographie et végétation du Massif armoricaïn. Centre National de la Recherche Scientifique.
- Dalton, R., Canévet, C., 1999. Brittany: a case study in rural transformation. *Geography* 84, 1–10.
- De Graaf, M.C.C., Bobbink, R., Smits, N.A.C., Van Diggelen, R., Roelofs, Jan.G.M., 2009. Biodiversity, vegetation gradients and key biogeochemical processes in the heathland landscape. *Biol. Conserv.* 142, 2191–2201. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.04.020>.
- Diaz, A., Keith, S.A., Bullock, J.M., Hoofman, D.A.P., Newton, A.C., 2013. Conservation implications of long-term changes detected in a lowland heath plant metacommunity. *Biol. Conserv.* 167, 325–333. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.08.018>.
- Diemont, W.H., 1996. *Survival of Dutch Heathlands*.
- Donald, P.F., Fuller, R.J., Evans, A.D., Gough, S.J., 1998. Effects of forest management and grazing on breeding bird communities in plantations of broadleaved and coniferous trees in western England. *Biol. Conserv.* 85, 183–197. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00114-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00114-6).
- Ellenberg, H., 1974. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Scr. Geobot.* 9, pp. 1–166.
- Ellis, E.C., 2021. Land use and ecological change: a 12,000-year history. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 46, 1–33. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-012220-010822>.
- Fagúndez, J., 2013. Heathlands confronting global change: drivers of biodiversity loss from past to future scenarios. *Ann. Bot.* 111, 151–172. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs257>.
- Gaston, K.J., 1994. What is rarity? In: Gaston, K.J. (Ed.), *Rarity*. Springer, Netherlands, Dordrecht, pp. 1–21. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0701-3_1.
- Gaudnik, C., Corcket, E., Clément, B., Delmas, C.E.L., Gombert-Courvoisier, S., Muller, S., Stevens, C.J., Alard, D., 2011. Detecting the footprint of changing atmospheric nitrogen deposition loads on acid grasslands in the context of climate change. *Glob. Chang. Biol.* 17, 3351–3365. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02463.x>.
- Gimingham, C.H., 1972. *Ecology of Heathlands*. Chapman and Hall.

- Glemarec, E., Bioret, F., 2023. Assessment of the dynamic trajectories and maritime character of Armorican cliff-top coastal heathlands. *Plant Sociology* 60, 1–24. <https://doi.org/10.3897/pls2023602/01>.
- Helm, A., Zobel, M., Moles, A.T., Szava-Kovats, R., Pärtel, M., 2015. Characteristic and derived diversity: implementing the species pool concept to quantify conservation condition of habitats. *Divers. Distrib.* 21, 711–721. <https://doi.org/10.1111/ddi.12285>.
- Hoofman, D.A.P., Bullock, J.M., 2012. Mapping to inform conservation: a case study of changes in semi-natural habitats and their connectivity over 70years. *Biol. Conserv.* 145, 30–38. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.09.015>.
- Julve, P., 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France. Version [7.15.2024]. Programme Catminat. URL <https://www.tela-botanica.org/projets/phytosociologie/porte-documents/>.
- Jung, V., Morel, L., Bonthoux, S., Chollet, S., 2021. Integrating species pools and abundance distribution in habitat conservation status assessment: a new index. *Ecol. Indic.* 121, 107183. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107183>.
- Just, A., Gourvil, J., Millet, J., Boulet, V., Milon, T., Mandon, I., Dutrève, B., 2015. SIFlore, a dataset of geographical distribution of vascular plants covering five centuries of knowledge in France: results of a collaborative project coordinated by the Federation of the National Botanical Conservatories. *PhytoKeys* 47. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.56.5723>.
- Kapfer, J., Hédl, R., Jurasinski, G., Kopecký, M., Schei, F.H., Grytnes, J.-A., 2017. Resurveying historical vegetation data – opportunities and challenges. *Appl. Veg. Sci.* 20, 164–171. <https://doi.org/10.1111/avsc.12269>.
- Liu, D., Chang, P.-H.S., Power, S.A., Bell, J.N.B., Manning, P., 2021. Changes in plant species abundance alter the multifunctionality and functional space of heathland ecosystems. *New Phytol.* 232, 1238–1249. <https://doi.org/10.1111/nph.17667>.
- Loidi, J., Biurrun, I., Campos, J.A., García Mijangos, I., Herrera, M., 2010. A biogeographical analysis of the European Atlantic lowland heathlands. *J. Veg. Sci.* 21, 832–842. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01204.x>.
- Marrs, R.H., Watt, A.S., 2006. Biological Flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *J. Ecol.* 94, 1272–1321. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01177.x>.
- Météo-France, 2024. Données climatologiques de base mensuelles [WWW Document]. URL <https://meteo.data.gouv.fr/datasets/donnees-climatologiques-de-base-mensuelles/> (accessed 8.28.24).
- Mitchell, R.J., Marrs, R.H., Le Duc, M.G., Auld, M.H.D., 1997. A study of succession on lowland heaths in Dorset, southern England: changes in vegetation and soil chemical properties. *J. Appl. Ecol.* 34, 1426–1444. <https://doi.org/10.2307/2405259>.
- Moquet, L., Vanderplanck, M., Moerman, R., Quinet, M., Roger, N., Michez, D., Jacquemart, A.-L., 2017. Bumblebees depend on ericaceous species to survive in temperate heathlands. *Insect Conservation and Diversity* 10, 78–93. <https://doi.org/10.1111/icad.12201>.
- Olmeda, C., Šefferová, V., Underwood, E., Millan, L., Gil, T., Naumann, S., 2020. EU Action Plan to Maintain and Restore to Favourable Conservation Status the Habitat Type 4030 European Dry Heaths. European Commission.
- Pan, K., Marshall, L., de Snoo, G.R., Biesmeijer, J.C., 2024. Dutch landscapes have lost insect-pollinated plants over the past 87 years. *J. Appl. Ecol.* 1365-2664, 14649. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14649>.
- Piessens, K., Hermy, M., 2006. Does the heathland flora in north western Belgium show an extinction debt? *Biol. Conserv.* 132, 382–394. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.032>.
- Prévosto, B., Kuiters, L., Bernhardt-Römermann, M., Dölle, M., Schmidt, W., Hoffmann, M., Van Uytvanck, J., Bohner, A., Kreiner, D., Stadler, J., Klotz, S., Brandl, R., 2011. Impacts of land abandonment on vegetation: successional pathways in European habitats. *Folia Geobot.* 46, 303–325. <https://doi.org/10.1007/s12224-010-9096-z>.
- Ransijn, J., Kepfer-Rojas, S., Verheyen, K., Riis-Nielsen, T., Schmidt, I.K., 2015. Hints for alternative stable states from long term vegetation dynamics in an unmanaged heathland. *J. Veg. Sci.* 26, 254–266. <https://doi.org/10.1111/jvs.12230>.
- Rose, R.J., Webb, N.R., Clarke, R.T., Traynor, C.H., 2000. Changes on the heathlands in Dorset, England, between 1987 and 1996. *Biol. Conserv.* 93, 117–125. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00047-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00047-6).
- Schellenberg, J., Bergmeier, E., 2020. Heathland plant species composition and vegetation structures reflect soil-related paths of development and site history. *Appl. Veg. Sci.* 23, 386–405. <https://doi.org/10.1111/avsc.12489>.
- Schirmel, J., Mantilla Contreras, J., Blindow, I., Fartmann, T., 2011. Impacts of succession and grass encroachment on heathland Orthoptera. *J. Insect Conserv.* 15, 633–642. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9362-7>.
- Sellin, V., 2022. Cartographie des grands types de végétation de Bretagne. In: *Région Bretagne: descriptif des données de synthèse produites à partir de la carte des grands types de végétation. Région Bretagne / DREAL Bretagne. Conservatoire botanique national de Brest*, 13 p.
- Silva-Monteiro, M., Pehlak, H., Fokker, C., Kingma, D., Kleijn, D., 2021. Habitats supporting wader communities in Europe and relations between agricultural land use and breeding densities: a review. *Global Ecology and Conservation* 28, e01657. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01657>.
- Sjoberg, D., 2024. ggsankey. [WWW Document]. URL <https://github.com/davidsjoberg/ggsankey> (accessed 01.08.2024).
- TaxRef (eds), 2022. TAXREF v16.0, référentiel taxonomique pour la France. PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Archive de téléchargement contenant 8 fichiers. [WWW Document] URL <https://inpn.mnhn.fr/telchangement/referentielEspece/taxref/16.0/memu> (accessed 11.10.2022).
- Walmsley, D.C., Delory, B.M., Alonso, L., Temperton, V.M., Härdtle, W., 2021. Ensuring the long term provision of heathland ecosystem services—the importance of a functional perspective in management decision frameworks. *Front. Ecol. Evol.* 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.791364>.
- Webb, N.R., 1998. The traditional management of European heathlands. *J. Appl. Ecol.* 35, 987–990. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.1998.tb00020.x>.
- Williams, P., Gibbons, D., Margules, C., Rebelo, A., Humphries, C., Pressey, R., 1996. A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of British birds. *Conserv. Biol.* 10, 155–174.
- Zobel, M., 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *J. Veg. Sci.* 27, 8–18. <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>.
- Zolotova, E., Ivanova, N., Ivanova, S., 2023. Global overview of modern research based on Ellenberg Indicator values. *Diversity* 15, 14. <https://doi.org/10.3390/d15010014>.

III. Etude des types de landes par une approche de diversité beta temporelle et analyse des tendances des espèces

3.1. Contexte

Les landes armoricaines ont montré d'importants changements entre les années 1970 et les années 2020 (Dano *et al.*, 2025). Les atteintes portées aux habitats pouvaient entraîner des changements importants dans la composition des communautés végétales, avec à la fois des espèces gagnants et perdantes (Newbold *et al.*, 2018 ; McKinney & Lockwood, 1999). Ce complément se focalise sur les landes qui se sont maintenues au cours des 50 dernières années et vise à (1) renseigner les changements de diversité bêta temporelle et (2) identifier les tendances des espèces.

3.2. Changements de la composition des communautés de différents types de landes

Types de landes. Les parcelles ont été classées en fonction de leur gradient d'humidité. On distingue les landes humides (N = 26), mésophiles (N = 31), sèches (N = 46) et les pelouses acidiphiles des affleurements rocheux (N= 29).

Méthode. L'évolution de la composition des communautés de chaque type d'habitat a été évaluée à l'aide de deux approches complémentaires : l'indice de diversité bêta temporelle (TBI) afin de mesurer les gains ou les pertes d'espèces au sein de chaque site (Legendre, 2019), et une analyse multivariée basée sur matrice de dissimilarités de Bray-Curtis. Cette dernière a permis de visualiser les changements de composition de chaque groupe.

Résultats. Les pertes d'espèces dépassent significativement les gains pour les différents types de landes, à l'exception des landes humides historiques pour lesquelles pertes et gains d'espèces sont équivalents (t-test apparié p-value < 0.001 ; ns pour les landes humides ; Figure 3.2). Les centroïdes de chaque type d'habitat montrent un changement significatif entre les époques ($p \leq 0,001$, Figure 3.2).

ha

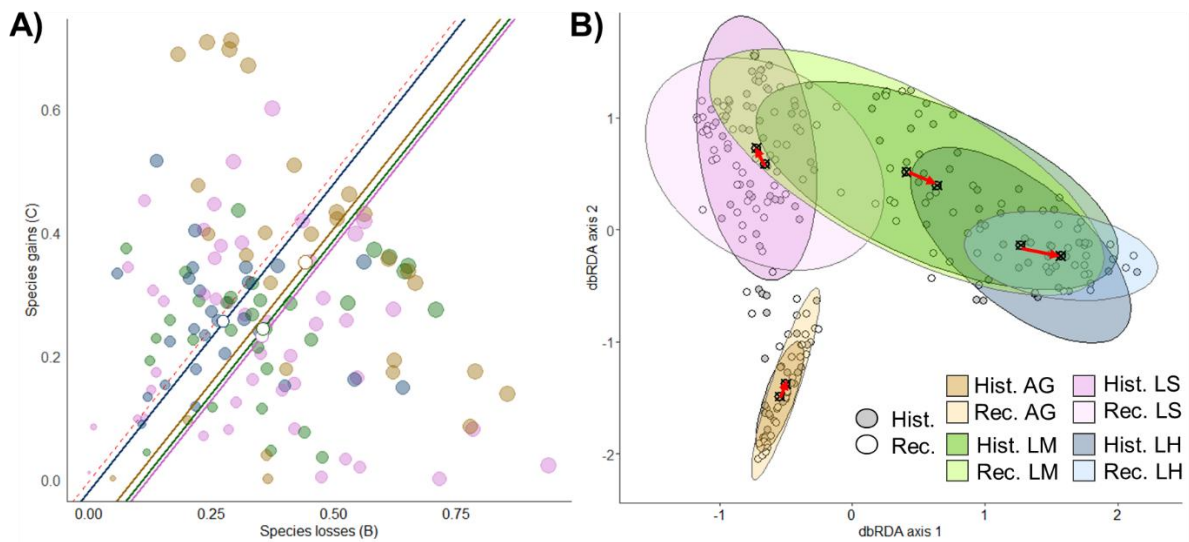
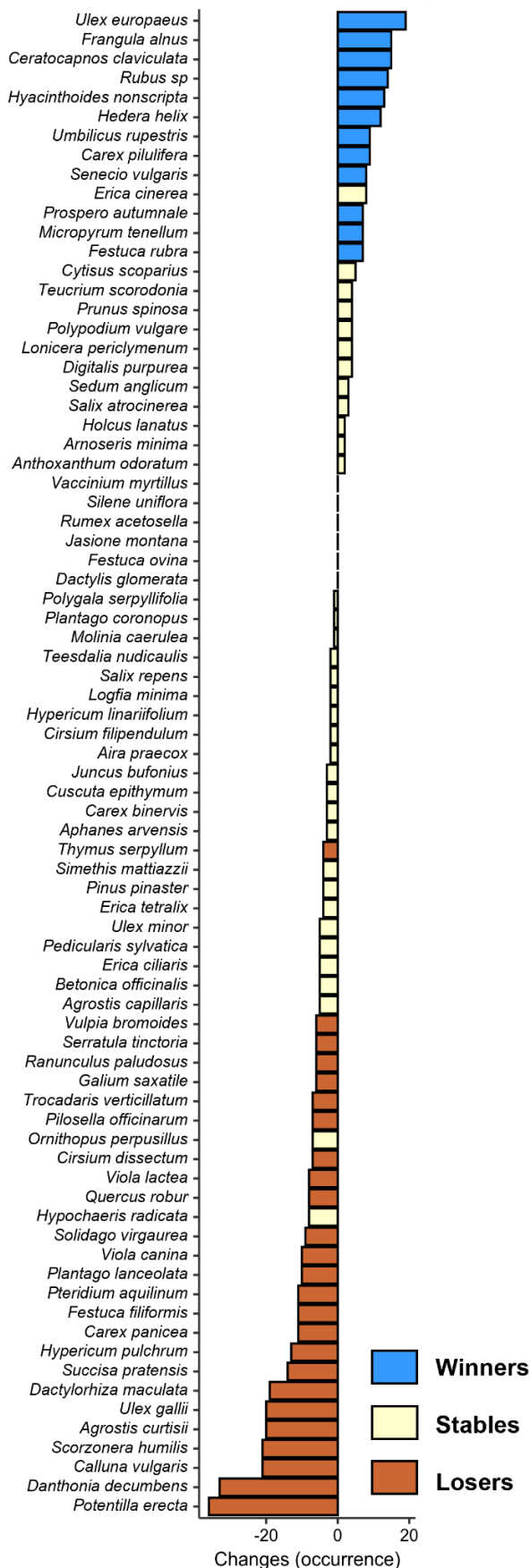


Figure 3.2 : Changements de composition des landes avec (A) graphique montrant l'importance relative des pertes et des gains d'espèces entre chaque communauté de landes humides (en bleu), landes mésophiles (en vert), landes sèches (en rose) et de pelouses (en marron). La dominance des pertes et des gains d'espèces est représentée par la taille des cercles. La ligne rouge pointillée représente les positions théoriques des sites où les gains seraient égaux aux pertes. Les autres lignes (de la même couleur que les habitats) parallèles à la ligne verte, indiquent la tendance générale en passant par les centroïdes de tous les points de chaque habitat. (B) Diagramme d'ordination de l'analyse de redondance basée sur la distance de Bray-Curtis (db-RDA) montrant les changements dans la composition de la communauté contraints par un facteur représentant les deux périodes d'échantillonnage et les types de landes historiques. Les points représentent des sites individuels (gris : historique, blanc : actuel), les ellipses indiquent l'intervalle de confiance à 80 % pour les groupes (types d'habitats historiques et actuels), et les croix marquent les centroïdes des groupes. Les flèches rouges relient les centroïdes pour mettre en évidence les changements directionnels dans la composition des communautés au fil du temps (Anova : F-value = 5,83, p-value = 0,001 ***).

Discussion. Les résultats montrent que la perte d'espèces est supérieure aux gains, sans convergence des compositions spécifiques. En effet, les groupes restent distincts au fil du temps, indiquant un maintien du gradient environnemental. Cependant, la littérature indique une tendance à l'homogénéisation des communautés de landes, généralement expliquée par l'expansion d'espèces dominantes qui tendent à uniformiser les communautés. (Bråthen *et al.*, 2024 ; Britton *et al.*, 2017 ; Diaz *et al.*, 2013). Pour préciser ces résultats, il serait pertinent d'évaluer la contribution des espèces dominantes dans chaque type de landes résiduelles et d'explorer finement l'évolution de la composition de ces communautés.

3.3. Tendances des espèces végétales



Méthode. Les espèces ont été classées à l'aide du test de McNemar en gagnantes, perdantes ou stables en fonction de l'évolution de leur occurrence (McNemar, 1947).

Résultats. Parmi les 78 espèces prises en compte dans cette analyse, des changements significatifs dans l'occurrence ont été trouvés pour 37 espèces ($P < 0,05$, test de McNemar), 12 ont été classées comme gagnantes et 25 comme perdantes (Figure 3.3., Annexe S1). 41 espèces n'ont pas subi de changement significatif d'occurrences.

Discussion. Les résultats indiquent qu'un tiers des espèces a été classé comme perdantes au cours des dernières décennies au sein des landes résiduelles. Cette perte majoritaire d'espèces se retrouve également dans les landes anglaises, allemandes et danoises (Jandt *et al.*, 2022 ; Timmermann *et al.*, 2015 ; Diaz *et al.*, 2013 ; Ross *et al.*, 2012).

Parmi les espèces dont l'occurrence diminue significativement, certaines sont typiques des landes (*e.g.* *Ulex gallii*, *Ranunculus paludosus*,

Figure 3.3 : Espèces perdants et gagnants sur 40 ans dans les landes armoricaines. Sont présentés les changements dans la présence des espèces entre les deux périodes d'échantillonnage. Seules les espèces dont l'occurrence est supérieure à 5 parcelles ont été représentées. Les espèces dont l'occurrence a augmenté de manière significative (sur la base du test de McNemar ; voir annexe S.1) sont classées comme gagnantes, celles dont l'occurrence a diminué de manière significative sont classées comme perdantes et celles dont l'occurrence n'a pas changé de manière significative sont classées comme stables.

Agrostis curtisii ; Figure 3.4). Parmi ces espèces perdantes, le déclin de *Calluna vulgaris* est également observé dans les landes allemandes et danoises (Jandt *et al.*, 2022 ; Timmermann *et al.*, 2015 ; Figure 3.4). Cette espèce caractéristique des landes présente en effet une forte vulnérabilité en cas d'abandon de la gestion agropastorale et d'eutrophisation du milieu. Ces facteurs réduisent sa capacité de régénération (*i.e.* germination, croissance) et altèrent la survie de ses populations (*e.g.* accroissement de la mortalité ; Henning *et al.*, 2017 ; Britton & Fisher, 2007).

Alors même que l'étude se focalise uniquement sur les landes résiduelles, plusieurs espèces gagnantes sont représentatives du vieillissement de la lande, d'une évolution vers une végétation forestière (*e.g.* *Rubus* sp., *Hedera helix*, *Hyacinthoides non scripta*), observations que l'on retrouve dans d'autres études européennes (Kilkovsa *et al.*, 2025 ; Prévosto *et al.*, 2011).

Parmi les espèces gagnantes, la fréquence de l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*), espèce typique des landes, augmente. Cependant, cette espèce se développe en formant une végétation haute et ligneuse qui modifie les conditions environnementales sous son couvert. Ainsi sa surdominance tend à favoriser l'installation d'espèces forestières et peut entraîner une transition progressive des landes vers des stades plus boisés (Mitchell *et al.*, 1997). Historiquement, cette plante était cultivée par semis après la fauche ou la culture d'une parcelle, puis son couvert était géré (fauche, pâturage, coupe ; Webb, 1998). Ainsi la gestion permettait de contrôler la dynamique de l'espèce et de l'intégrer dans le système agropastoral (Webb, 1998). L'étude de sa dominance dans le temps serait intéressante pour orienter les pratiques de gestion dans les landes résiduelles à *Erica*.



Figure 3.4 : Photographies de certaines espèces perdantes et gagnantes des landes : A) *Calluna vulgaris*, B) *Ranunculus paludosus* (espèce caractéristique des pelouses acidiphiles des affleurements rocheux) et C) *Ulex europaeus*, ici dans une lande haute, vue depuis le dessous du couvert. Au premier plan, une *Osmunda regalis* (espèce tolérante à l'ombre) s'y est développée (© M. Dano).

CHAPITRE 3 : POINTS A RETENIR

- ⇒ Les landes armoricaines présentent des évolutions très importantes depuis 50 ans.
- ⇒ Le boisement (plantation ou succession naturelle) est le principal changement d'utilisation des terres observé.
- ⇒ L'état de conservation des landes restantes n'est pas en bon état.
- ⇒ L'emplacement sur le littoral ou dans une zone protégée ne permet pas d'atténuer les changements ni d'éviter la dégradation de leur état de conservation.
- ⇒ Les pertes d'espèces sont plus importantes que les gains d'espèces.

CHAPITRE IV : EVOLUTION DES PRAIRIES



I. Introduction du chapitre

Les prairies semi-naturelles comptent parmi les écosystèmes les plus riches en espèces d'Europe, abritant une richesse floristique exceptionnelle et un large éventail d'espèces animales associées (Pärtel *et al.*, 2005). Façonnées au fil des siècles par les pratiques agropastorales traditionnelles, elles persistent grâce à des perturbations modérées telles que le pâturage et le fauchage, qui empêchent l'envahissement par les arbustes et maintiennent des habitats ouverts (Feurdean *et al.*, 2018 ; Pärtel *et al.*, 2005). Au-delà de leur origine anthropique et de leur rôle agricole, elles fournissent des services écosystémiques essentiels, notamment la purification de l'eau (prairies à tendance plus humide), et la régulation du climat et sont un important support de biodiversité (Bengtsson *et al.*, 2019). Cet habitat est reconnu d'intérêt communautaire (directive européenne 92/43/CEE) et sa conservation fait l'objet d'une préoccupation majeure.

Au nord-ouest de la France, les prairies avaient un rôle central dans le système agricole. Cependant, la superficie totale des prairies – permanentes et temporaires – a considérablement diminué depuis les années 1970 (d'environ 40 % entre 1970 et 2020 ; Figure 4.1). Cette diminution importante est due à l'artificialisation des sols et à l'intensification des systèmes agricoles avec la conversion en terres arables et le développement de cultures fourragères annuelles plus productives pour répondre à la demande croissante de l'élevage industriel moderne (Agreste, 2024 ; Dalton et Canévet, 1999).

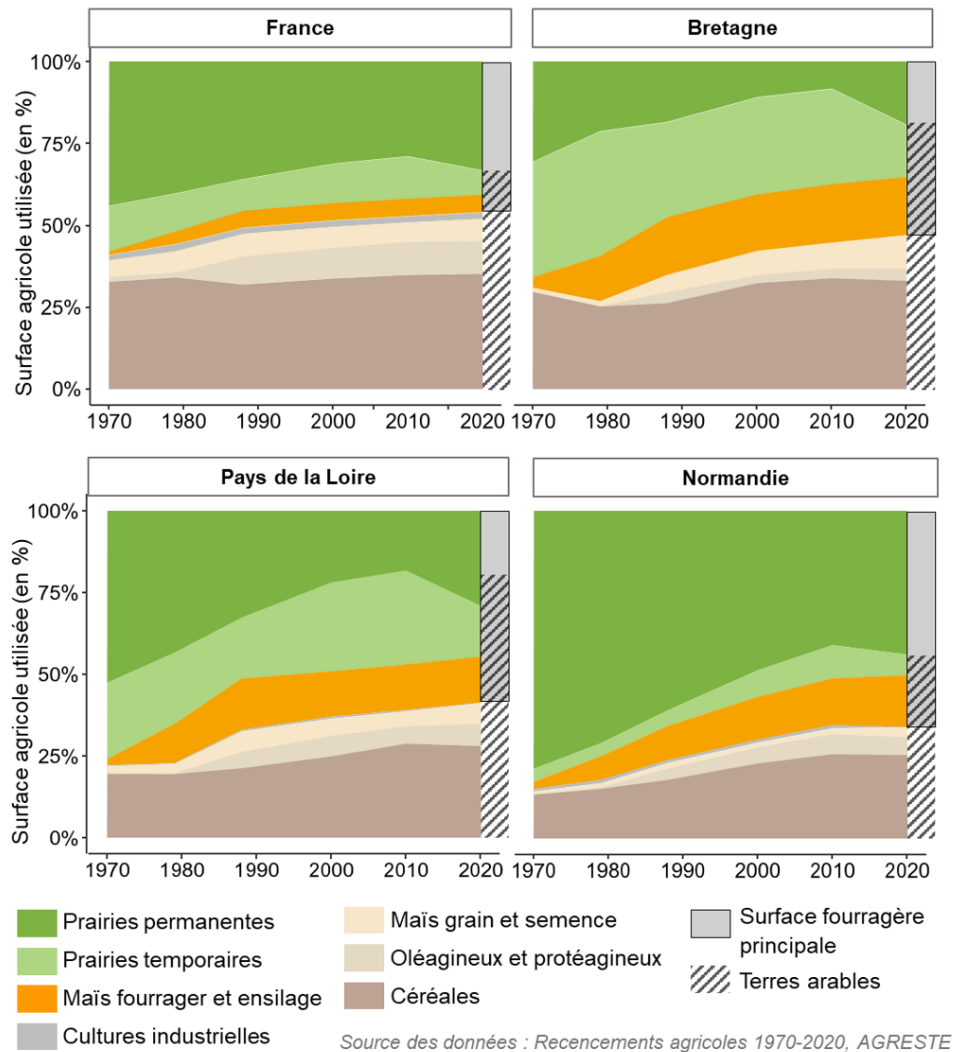


Figure 4.1 : Evolution des modes d'occupation des sols agricoles en France et des régions présentes sur le Massif Armoricaïn. Seules les surfaces des départements présentes sur la zone d'étude ont été considérées : Bretagne (Finistère, Côtes d'Armor, Morbihan, Ille-et-Vilaine), Pays de la Loire (Loire-Atlantique, Vendée, Maine-et-Loire, Mayenne) et Normandie (Manche, Calvados, Orne) entre 1970 et 2020 (en part de la surface agricole utilisée). Modifié d'après Preux, 2019. Données issues des recensements agricoles 1970-2020 disponibles sur AGRESTE ; URL : www.agreste.agriculture.gouv.fr). Modifié d'après Preux, 2019.

Afin de comprendre l'ampleur des changements survenus dans les communautés végétales des prairies au cours des 40 dernières années à l'échelle régionale, nous avons réalisé un rééchantillonnage de 285 parcelles de végétation échantillonnées historiquement entre 1976 et 1982.

Le chapitre est structuré en trois parties.

La première partie (partie A), rédigée sous forme d'article en anglais actuellement en préparation, porte sur l'évolution des communautés prairiales et de leur état de

conservation. Les objectifs de cette étude sont (1) de quantifier la part de relevés historiques qui ne correspondent plus à des habitats de prairies aujourd'hui, (2) d'analyser les réponses des différentes métriques des communautés de prairies qui ont perduré en tant que prairies et (3) quantifier la diversité bêta temporelle ainsi que les espèces gagnantes et perdantes.

La seconde et troisième partie se focalisent sur l'évolution des traits fonctionnels (couleurs des inflorescences dans la partie B ; traits d'histoire de vie dans la partie C) et de la diversité fonctionnelle (partie C). La seconde partie, rédigée en français, explore l'évolution de la couleur des fleurs, notamment comme outil de sensibilisation au déclin des communautés prairiales. Enfin, la troisième partie, rédigée sous forme d'article en anglais et en préparation suite à ma collaboration avec Francesco De Bello (CIDE, Université de Valence), explore la diversité fonctionnelle. Cette analyse préliminaire considère à la fois la communauté observée et la communauté potentielle.

Partie A

II. Changement à long terme de la végétation dans les prairies semi-naturelles à l'échelle régionale

1

Cette section fait l'objet d'un article scientifique en cours de préparation. La synthèse qui suit, rédigée en français, correspond à l'article « Long-term vegetation change in semi-natural grasslands at a regional scale » placé pages 105-130.

Mots-clés : *Changements d'affectation des terres ; Changements temporels ; Communauté végétale ; Conservation de la biodiversité ; Diversité bêta ; Réenquête de la végétation ; Valeurs indicatrices d'Ellenberg ; Etat de conservation de la végétation*

2

2.1. Synthèse en français de l'article

2.1.1. Changements qualitatifs de l'habitat.

Contexte. Comme les prairies sont des milieux particulièrement touchés par les changements d'usages des terres, l'objectif a été de déterminer quelle proportion de parcelles historiques de prairies se sont maintenues au bout de 40 ans, et d'identifier les types d'habitats vers lesquels les autres parcelles ont évolué à l'échelle régionale.

Méthode. Afin de caractériser les changements qualitatifs de l'habitat entre la période historique et la période actuelle, nous avons distingué six types d'habitats principaux suivant la composition en espèces végétales des communautés (Figure 4.2). L'évolution des types d'habitats est matérialisée à l'aide d'un diagramme de Sankey (dit « diagramme de flux »).

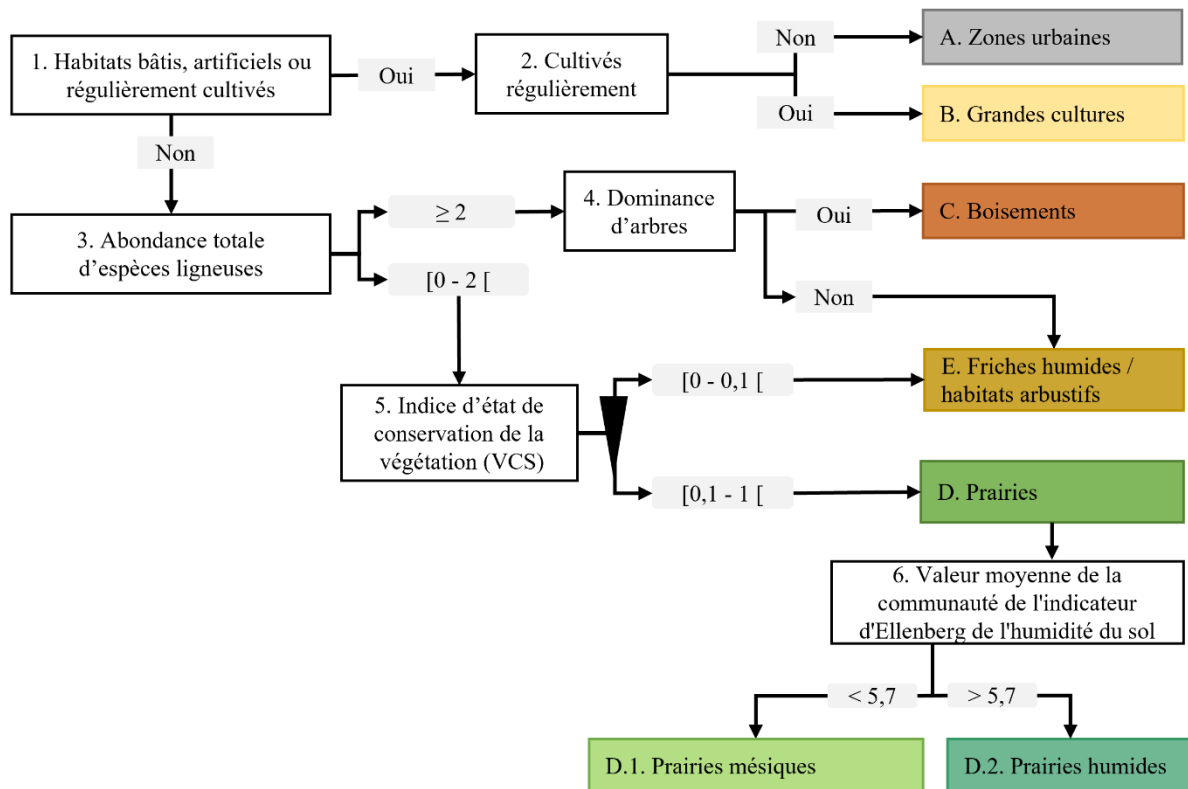


Figure 4.2: Clé de détermination des types d'habitat de prairies. Les seuils correspondent à la somme des coefficients de Braun-Blanquet (1932) dans une communauté donnée. Les espèces ligneuses non typiques sont les arbres forestiers (*e.g.* le genre *Quercus*, *Pinus*, *Betula*, etc.) ou des arbustes (*Salix spp.*, *Prunus spp.*, etc.). L'état de conservation de la végétation (VCS) est utilisé ici pour exclure radicalement les habitats herbacés des non herbacés, principalement la mégaphorbiaie (*i.e.* dominée par *Phalaris arundinacea*, *Glyceria maxima*, *Urtica dioica*) et les communautés dominées par les fougères (*i.e.* dominées par *Pteridium aquilinum*). Le seuil de "5,7" pour la valeur de l'indicateur Communauté-Moyenne d'Ellenberg est donné par Perrin *et al.* (2023) pour différencier les milieux humides et non-humides en France métropolitaine.

[Article-Fig.2]. Dans notre étude, nos résultats indiquent une perte de 30 % des prairies historiquement échantillonnées au cours des 40 dernières années. Les conversions des prairies en zones agricoles ou urbaines sont restées limitées par rapport à d'autres régions européennes (11 %), probablement en raison du rôle central des systèmes fourragers (Petit *et al.*, 2019). Les prairies montrent également des signes d'abandon avec le développement de friches ou de boisements naturels (*i.e.* mégaphorbiaies, ronciers, saulaies ; 18 %) ou ont été converties en alignements d'arbres (principalement de peupliers, 4 %).

2.1.2. Changements des paramètres des communautés végétales.

Contexte. Les prairies sont sensibles aux changements anthropiques globaux, tels que les changements d'utilisation des terres, le changement climatique et les dépôts atmosphériques (Fagúndez, 2013 ; Bobbink *et al.* 2010). L'ensemble de ces perturbations peuvent entraîner des

changements importants de composition des communautés et dégrader les communautés végétales prairiales.

Méthode. Les communautés végétales ont été analysées à l'aide de différentes métriques telles que la richesse en espèces végétales, la présence ou l'abondance d'espèces particulières (espèces exclusivement pollinisées par les insectes, espèces rares). Les conditions écologiques ont été évaluées à l'aide des valeurs indicatrices d'Ellenberg des plantes (*i.e.*, humidité du sol, disponibilité de la lumière, disponibilité des nutriments dans le sol, température).

[*Article-Fig.3&4*]. L'ensemble des prairies a subi une dégradation de leur état de conservation, une perte de richesse qui a impacté également les espèces pollinisées par les insectes. Les résultats se retrouvent dans la littérature où les mêmes taux de déclin ont été observé (Kindermann *et al.*, 2024 ; Diekmann *et al.*, 2019 ; Wesche *et al.*, 2012 ; Ross *et al.*, 2012).

2.1.3. Diversité bêta temporelle et tendance individuelle des espèces

Contexte. Toutes ces perturbations d'origine humaine entraînent des changements substantiels dans la composition des communautés végétales, avec des espèces gagnantes et des espèces perdantes (Newbold *et al.*, 2018 ; McKinney & Lockwood, 1999). À l'échelle régionale, les changements de composition peuvent conduire soit à une augmentation de la similarité entre les sites (homogénéisation biotique), lorsque les espèces spécialistes sont remplacées par des espèces compétitives largement répandues, soit, à l'inverse, à une différenciation des communautés si des changements dans les conditions abiotiques ou biotiques favorisent des trajectoires divergentes entre les sites (Dornelas *et al.*, 2023).

Méthode. La diversité bêta temporelle a été calculée avec l'indice TBI pour mesurer qui des gains ou des pertes d'espèces au sein d'un site prédominaient (Legendre, 2019). L'évolution de la composition a été visualisée à l'aide d'une analyse multivariée. Le test de McNemar a été utilisé pour classer les espèces en gagnantes, perdantes ou stables en fonction de l'évolution de leur occurrence.

[*Article-Fig.5&6*]. La composition des espèces des prairies a évolué au fil du temps, avec une tendance à la convergence des types prairiaux. Ce changement directionnel traduit une homogénéisation biotique, liée à la perte des contrastes hydriques entre les prairies étudiées. Ce changement de composition est principalement dû à la perte d'espèces rares et typiques, ainsi qu'à l'augmentation des espèces tolérantes aux nutriments.

2.1.4. Conclusion

Notre étude à long terme rapporte une perte de 30 % de prairies à l'échelle régionale depuis les années 1980, en raison de l'urbanisation et des changements d'usages des terres (culture, boisement, déprise agricole). De nombreux sites où l'on trouve encore des prairies aujourd'hui sont plus dégradés qu'ils ne l'étaient dans le passé. Ces dégradations sont marquées par des changements de composition, principalement dus à la perte d'espèces. Les espèces perdantes sont principalement des espèces typiques et rares tandis que les espèces gagnantes sont tolérantes à l'enrichissement excessif en nutriments et aux perturbations. La préservation des prairies dans un bon état de conservation est un enjeu majeur pour leur rôle de support de biodiversité et pour leurs importants services écosystémiques.



Illustration 4-1 : « Paysage d'été devant une ferme », Alexandre Ségué (1819-1885), huile sur bois, 1850 ca. Fond de vallons avec prairie et zone humide où sont représentés des activités agropastorales (fauche, pâturage).

1 2.2. Publication “Long-term vegetation change in semi-natural grasslands at a
2 regional scale” (*In preparation*)

3 **Authors:** M. Dano¹, S. Chollet¹, G. Thiébaud¹ & V. Jung¹

4 **Affiliations.** 1 UMR 6553 ECOBIO, Université de Rennes

5 **Corresponding author address:** Mathilde Dano; UMR 6553 ECOBIO; Campus de Beaulieu,
6 University of Rennes; 35700 RENNES, FRANCE

7 **Corresponding author email address:** *mathilde.dano@univ-rennes.fr*

8 **Policy relevance statement:** Our results showed that semi-natural grasslands in north-western
9 France have undergone four decades of biodiversity loss, marked by declines in rare and typical
10 species, and increases in disturbance-tolerant taxa. These changes reflect the long-term
11 impacts of agricultural practices and nutrient enrichment, and signal an accumulating extinction
12 debt. Effective conservation will require the restoration of extensive management practices,
13 protection of remaining grasslands, and integration of biodiversity objectives into agricultural
14 policy frameworks.

15 **Abstract.**

16 Semi-natural grasslands are among the most threatened habitats in Europe, yet they provide
17 essential ecosystem services and biodiversity values. In Europe, their extent has been drastically
18 reduced, mainly due to agricultural intensification since the second world war. In addition, many
19 studies have reported shifts in plant community composition, with patterns depending on the
20 community studied, the temporal scale, and the region considered. To assess long-term
21 changes since the 1970s in north-western France, we resurveyed 285 grasslands categorised
22 with a soil-moisture gradient. We analysed species diversity, the vegetation conservation status,
23 the occurrence or abundance of particular species (*e.g.* , insect-pollinated and rare species),
24 and Ellenberg indicator values of ecological conditions. We also quantified temporal species
25 changes between sites and sampling periods, identifying both “winner” and “loser” species.
26 Our results reveal declines in species diversity and vegetation conservation status, indicating a
27 shift towards more intensive systems. Species diversity and conservation value declined
28 significantly, with communities shifting directionally away from historical baselines. Losses of
29 rare, typical, and moisture-dependent species were coupled with increases in nutrient-tolerant

30 taxa, resulting in a convergence of composition between types of grassland. This convergence
31 tends to indicate a homogenisation of grassland habitats. These changes are strongly associated
32 with agricultural practices (nutrient enrichment, drainage, and intensive management). Our
33 findings demonstrate ongoing habitat degradation and highlight the risk of an accumulating
34 extinction debt, reinforcing the urgent need for conservation policies that safeguard semi-
35 natural grasslands.

36 **Key-words:** Beta diversity; Biodiversity conservation; Ellenberg indicator values; Habitat
37 conservation status; Land-use changes; Plant community; Temporal changes; Vegetation
38 resurvey

39 1. Introduction

40 Semi-natural grasslands are among most species-rich ecosystems in Europe, supporting ex-
41 ceptional floristic richness and a wide range of associated fauna (Schils *et al.*, 2022; Feurdean
42 *et al.*, 2018; Pärtel *et al.*, 2005). Shaped over centuries by traditional agropastoral practices,
43 they persist under moderate disturbances such as grazing and mowing, which prevent shrub
44 encroachment and maintain open habitats (Feurdean *et al.*, 2018; Pärtel *et al.*, 2005). Semi-
45 natural grasslands are integral components of agricultural systems, valued both for their forage
46 production and as grazing areas for domestic livestock (Feurdean *et al.*, 2018; Pärtel *et al.*,
47 2005). Beyond their human-induced origin and their agricultural role, they provide key ecosys-
48 tem services, including water purification, cultural heritage and climate regulation (Schils *et al.*,
49 2022; Bengtsson *et al.*, 2019). Due to this combination of ecological and socio-economic im-
50 portance, several grassland habitat types are recognized as of community interest under the
51 EU Habitats Directive (92/43/EEC).

52 Despite this recognition, semi-natural grasslands are among the most threatened habitats
53 in Europe. Their surface has declined sharply since the second world war (Schils *et al.*, 2022;
54 Stoate *et al.*, 2009), mainly due to soil artificialisation and agricultural intensification with the
55 expansion of high-yield annual fodder crops to meet the demands of modern industrial live-
56 stock farming (Schils *et al.*, 2022; Bengtsson *et al.*, 2019; Stoate *et al.*, 2009). In the EU-6 coun-
57 tries (Belgium, the Netherlands, Luxembourg, France, Germany, Italy), permanent grassland
58 losses have been estimated at about 30% between 1967 and 2007 (Eurostat). Regional losses
59 have been even more severe: in Brittany (France), ~70% of permanent grassland surfaces were

60 lost between 1970 and 2010 (Agreste, 2024). These land-use changes undermine biodiversity
61 and reduce the delivery of ecosystem services (Bengtsson *et al.*, 2019; Gossner *et al.*, 2016). By
62 altering plant communities which are the primary producers that support higher trophic levels,
63 they can affect the quality of habitat and disrupt ecological interactions with pollinators (Pan
64 *et al.*, 2024; Schils *et al.*, 2022; Bengtsson *et al.*, 2019; Gossner *et al.*, 2016).

65 In addition to land-use pressures, grasslands are highly sensitive to environmental change
66 intensification. Intensification promotes excessive nutrient enrichment through fertilizer appli-
67 cation and, indirectly, through atmospheric nitrogen deposition, leading to eutrophication
68 across ecosystems (Bobbink *et al.*, 2010; Maskell *et al.*, 2010). Climate change further alters
69 grassland dynamics by modifying hydrological regimes, increasing drought frequency, and rais-
70 ing temperatures (Doležal *et al.*, 2022). These processes can alter community composition by
71 reducing species richness, while favoring species adapted to the changing environmental con-
72 ditions (Bobbink *et al.*, 2010).

73 Such anthropogenic drivers induce profound changes in plant community composition,
74 generating both “winner” and “loser” species (Newbold *et al.*, 2018; Gossner *et al.*, 2016). Typ-
75 ically, the conservation status of vegetation of grasslands declined, while the abundance of dis-
76 turbance-tolerant species increased (Jung *et al.*, 2021; Newbold *et al.*, 2018). Depending on
77 disturbance intensity and local context, α -diversity (within-site richness) may rise if gains ex-
78 ceed losses, or decline when only a few tolerant species persist (Dornelas *et al.*, 2023). At the
79 regional scale, community dynamics may lead to biotic homogenization, as specialists are re-
80 placed by widespread competitors, or to differentiation if sites follow divergent ecological tra-
81 jectories (Dornelas *et al.*, 2023; McKinney & Lockwood, 1999). The direction and magnitude of
82 this temporal change (*i.e.*, also called temporal β -diversity) therefore depend strongly on the
83 environmental context and the type of plant community involved (Dornelas *et al.*, 2023; Staude
84 *et al.*, 2022; Legendre, 2019). Predicting these effects in human-dominated landscapes requires
85 large-scale and long-term datasets to fully assess their extent (Blowes *et al.* 2024; Hillebrand *et al.*
86 *et al.*, 2018; Hédli *et al.*, 2017). Understanding the long-term ecological consequences of the agri-
87 culture practices is essential for informing conservation strategies in landscapes where tradi-
88 tional grasslands are close to disappearance.

89 In this study, we investigate long-term changes in semi-natural grassland community com-
90 position in north-western France, a region that has experienced a substantial decline in grass-
91 land surface area over recent decades (*e.g.*, Brittany; AGRESTE, 2024). To quantify the extent
92 of changes in grassland plant communities over the past 40 years at a regional scale, we
93 resampled 285 grassland plots that were initially surveyed between 1976 and 1983. Given the
94 shifts in agricultural practices since the 1970s, we expect a general decline in historically sam-
95 pled grasslands, particularly due to conversion to arable land. Moreover, as observed in other
96 European studies, we anticipate an overall decrease in species richness and in the conservation
97 status of vegetation across all residual grasslands as a result of agriculture intensification. In
98 particular, we expect a loss of species richness, thereby reducing the overall capacity of grass-
99 lands to support biodiversity, which can disproportionately affect rare species and insect-pollin-
100 ated plants. Concurrently, these losses are predicted to lead to the homogenization of grass-
101 land communities over time, characterized by a high proportion of declining species and a few
102 common “winning” species indicative of agricultural intensification. The study is structured
103 across three ecological scales:

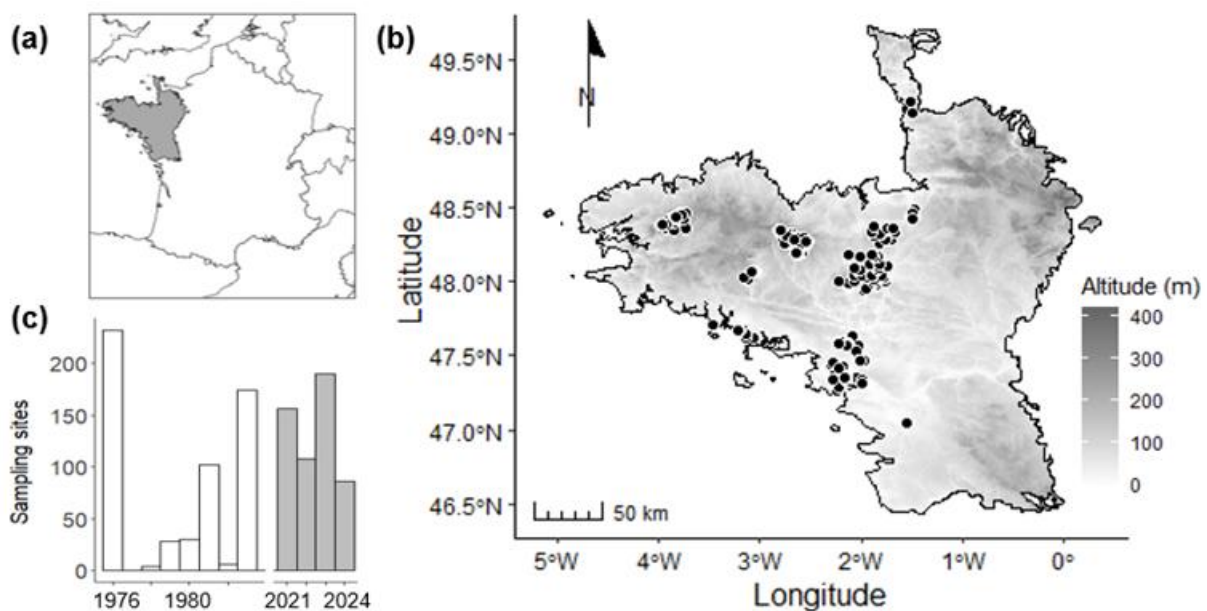
- 104 1. Habitat level – to assess qualitative transitions between historical (1970s – 1980s) and
105 contemporary (2020s) surveys;
- 106 2. Community level – to quantify temporal shifts in key parameters of plant community
107 diversity and composition;
- 108 3. Site and species level – to assess temporal change in species composition and occur-
109 rence trends to identify “loser” and “winner” species.

110 2. Material and Methods

4.3.1. Study area

111 The Armorican Massif is a natural geographical area located in north-western France (Figure
112 4.3A), extending over ca. 62 000km². The area is underlain by acidic substrates (granite, schist,
113 sandstone; Clement & Touffet, 1990) and has a temperate Atlantic climate, characterised by
114 narrow annual temperature ranges (8.5–15 °C) and evenly distributed precipitation (800–1200
115 mm yr⁻¹; Météo-France, 2024; Corillion, 1971).

116 Agriculture dominates the landscape and has undergone profound transformation since the
 117 1970s, shifting towards intensive production systems (Dalton & Canévet, 1999; see supplemen-
 118 tary material Fig A1). Historically, fodder crops, particularly permanent and temporary grass-
 119 lands, were the main land use and were embedded within a dense hedgerow network known
 120 as *bocage* (Alignier & Baudry, 2015). The grassland area has drastically declined across the Ar-
 121 morican Massif, with Brittany—its primary region—experiencing the most significant reduc-
 122 tion. Historically, grasslands comprised about 63% of the utilised agricultural area in Brittany
 123 (roughly 6,000 km²), but this has decreased sharply to approximately 35% (around 1,200 km²)
 124 today (Figure 4.3A).



125

126 Figure 4.3 : (a) Location of the Armorican massif (grey) in the northwest of France. (b) Geographic distribution of
 127 all vegetation sampling sites included in the study (n=285). The resolution of the map may not allow for clear
 128 distinction between closely located points. (c) Temporal distribution of vegetation surveys by year since 1976.
 129 Historical surveys are represented in white and recent surveys from the resampling of historical ones are shown in
 130 grey.

4.3.2. Vegetation resampling

131 This long-term monitoring is based on historical data from vegetation data collected be-
 132 tween 1976 and 1983 (Text A1; Figure 4.3B), originally aimed to describe the plant composition
 133 of various grassland habitat types in the Armorican massif. As these historical plots were not
 134 permanently marked in the field, they were considered 'semi-permanent' and only those with
 135 reliably identifiable approximate locations were retained (Kapfer *et al.*, 2017). Historical records
 136 were relocated as close as possible to their presumed original locations using plot descriptions,

137 annotated paper maps, or GPS coordinates. Each relocation was verified with old orthophotos
138 to improve accuracy and reduce uncertainties (<https://remonterletemps.ign.fr/>). A total of 285
139 plots were successfully relocated and resurveyed between 2021 and 2024 during peak vegeta-
140 tion season (Figure 4.3C). Sampling matched original plot sizes (9–400 m²), and cover-abun-
141 dance data were recorded using the Braun-Blanquet scale (Braun-Blanquet *et al.*, 1932) and
142 converted to median values for quantitative analyses. The taxonomic standardization of the
143 various data sources was carried out using the TaxRef v16 taxonomic reference system (TaxRef,
144 2022). In this way, relocation errors, inherent to all quasi-permanent plot studies, were mini-
145 mized by matching seasonality, using experienced observers, and harmonizing datasets (Kapfer
146 *et al.*, 2017). The mean interval between the historical survey and its resurvey was 43 years,
147 with a minimum interval of 38 years across the dataset and the longest 47 years, providing a
148 long-term perspective on plant community change.

4.3.3. Habitat classification and qualitative changes

149 Five main habitat types were distinguished: grasslands, shrub-herbaceous habitats, wood-
150 lands, croplands and urban areas.

151 Grasslands were dominated by herbaceous grassland species and an absence of woody plants.
152 They were classified into two categories — mesic grasslands and wet grasslands — based on
153 the community mean of the Ellenberg indicator value of soil moisture (threshold value = 5.7;
154 Perrin *et al.*, 2023). Shrub-herbaceous habitats represent transitional or abandoned grasslands,
155 often dominated by encroaching species (*e.g.*, *Ulex spp.*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus spp.*),
156 megaphorb species (*e.g.*, *Carex vesicaria*, *Phalaris arundinacea*, *Glyceria sp.*, *etc.*), or ruderal
157 vegetation (*e.g.*, *Urtica dioica*). Woodlands were dominated by woody species (*e.g.*, *Populus*
158 *nigra*, *Quercus sp.*, *Castanea sativa*, and *Pinus sp.*) and croplands included bare soil or intensive
159 crops (*Zea mays*, *Brassica napus*, *etc.*). Habitat assignment rules are available in the supplemen-
160 tary material (Fig. A2). Changes in habitat proportions and trajectories were visualised using a
161 Sankey diagram using the 'ggsankey' (Sjoberg, 2024) R-package.

162 Subsequent analysis focused on plots that are still considered as grassland, *i.e.*, we excluded
163 croplands, shrub-herbaceous habitats and woodlands.

4.3.4. Changes in plant community parameters

164 The following metrics were calculated for each plot in each period: species richness, richness
165 and abundance of obligately insect-pollinated plants species, vegetation conservation status
166 (VCS; Jung *et al.*, 2021), range-rarity richness (RRR; Williams *et al.*, 1996) and community-
167 weighted mean Ellenberg indicator values (CWM EIV; Ellenberg, 1974).

168 Species richness corresponds to the number of plant species recorded. Obligately insect-
169 pollinated plants corresponds to species that are exclusively pollinated by insects (Pan *et al.*,
170 2024) and concerned 118 species of our dataset (Table A1). The richness and total abundance
171 of these species were calculated to assess the role of grasslands in supporting pollinator diver-
172 sity. Pollination data were extracted from Baseflor (Julve, 1998).

173 The VCS index is a tool for assessing the habitat conservation status through plant species
174 composition, and is based on the concept of the 'habitat-specific pool' (Zobel, 2016). The VCS
175 takes into account the richness and the abundance of both 'typical' and 'non-typical' species
176 (Jung *et al.*, 2021). The typical species refers here to plant species that belong to the habitat
177 species pool of grasslands, *i.e.*, all species that can be found in grasslands in the absence of
178 habitat degradation. In contrast, non-typical species do not belong to the habitat species pool
179 of grasslands and thus reflect grasslands degradation or a drift toward another habitat. The VCS
180 index is formulated as:

$$181 \quad VCS = [1 - \sum(n_j/N_T)^2] \times (N_T/N)^2$$

182 Where n_j is the abundance of each typical species j , N_T is the sum of the abundance of all typical
183 species, and N is the sum of the abundance of all species including both typical and non-typical
184 species.

185 As suggested by Helm *et al.* (2015), we employed a combined expert-based approach
186 and information provided in regional flora (des Abbayes *et al.*, 1971) and in Natura 2000 habi-
187 tats manuals (Bensettiti *et al.*, 2005) to check the typicity of the species. Some species that
188 could not be classified as either typical or non-typical – and with low occurrences or incomplete
189 identification – were considered 'neutral', *i.e.*, not considered in the calculation of the VCS in-
190 dex. Among the 346 taxa recorded, 156 species were classified as typical species, 131 as non-
191 typical species and 59 as neutral species (Table A1).

192 The range-rarity richness (RRR) was used to measure the concentration of rare species
 193 within plots. Here, we defined 'rare species' as species with a restricted geographical distribu-
 194 tion relative to other species of the same taxon (Gaston, 1994). The rarity score of a species is
 195 characterized as the inverse of the number of geographical units in which it occurs in a given
 196 area (Williams *et al.*, 1994). In our study, species rarity scores were calculated from occurrence
 197 data within 10km×10km UTM grid cells in France over the period 1990-2019 (Just *et al.*, 2015;
 198 available at <https://siflore.fcbn.fr/>). The RRR of each community was calculated as the mean of
 199 the rarity scores of species (Williams *et al.*, 1996). The RRR index was formulated as:

$$200 \quad RRR = \left(\sum_{1}^S 1/Q_j \right) / S$$

201 Where Q_j is the number of grid cells occupied by each species j and S is the number of species
 202 in the community.

203 For both sampling periods, the environmental conditions were assessed by the commu-
 204 nity-weighted means of Ellenberg indicator values (CWM EIVs). CWM EIVs were calculated for
 205 light, soil nutrients, soil moisture, and temperature to detect encroachment, eutrophication,
 206 or climate-driven changes. The values of the Ellenberg indicator adapted to the Atlantic domain
 207 were taken from Baseflor (Julve, 1998).

208 Temporal changes in community parameters were analyzed using linear models (LMs) with
 209 period (historical vs. current), historical grassland type (mesic vs. wet), and their interaction as
 210 predictors. To take into account that historical surveys are spread over several decades, we
 211 performed a second analysis to assess whether the responses of community parameters
 212 between the historical and current periods depend on the time interval between the two
 213 sampling dates. We therefore used a LM to test the effect of the time interval between paired
 214 sampling dates and the difference in each community parameter between the current period
 215 and the historical period.

216 For each LM constructed, spatial autocorrelation in residuals was examined using the Moran
 217 index (R-package *spdep*; Bivand *et al.*, 2024a). When spatial autocorrelation was found, we
 218 chose autoregressive spatial models (R-package 'spatialreg', Bivand *et al.*, 2024b) selected
 219 following a Lagrange-multiplier diagnostic (Bivand *et al.*, 2024a, Table B1).

4.3.5. Changes in temporal Beta diversity and species trends

220 Changes in the species composition of grassland communities over time were analysed in two
221 complementary ways: (1) the Temporal Beta Diversity Index (TBI; Legendre, 2019) which quan-
222 tifies changes in species composition between the two-sampling periods, and (2) distance-
223 based redundancy distance analysis (dbRDA) to relate temporal change in community compo-
224 sition to sampling-period.

225 (1) The TBI index was partitioned into ‘losses’ and ‘gains’ of species, and visualised using a B-C
226 plot (Legendre, 2019). Calculations were performed with the R-package 'adespatial' (function
227 “TBI”, Dray *et al.*, 2023).

228 (2) Changes in the overall species composition between the two sampling periods in the dbRDA
229 for both grassland types were assessed using permutational multivariate ANOVA (function
230 “adonis2”) to test differences in the position of centroids. The model included grassland type
231 (wet vs mesic) * sampling period (historical vs current). When significant effects were detected,
232 pairwise comparisons were performed (function “pairwise.adonis2”; Martinez Arbizu, 2020).
233 Differences in β -diversity dispersion were assessed by comparing the spread of samples around
234 these centroids (functions “betadisper” and “permdisp”). These analyses were conducted using
235 the R-package “vegan” (Oksanen *et al.*, 2025). All test were based on a Bray-Curtis distance
236 matrix, calculated from the square-root transformed cover data.

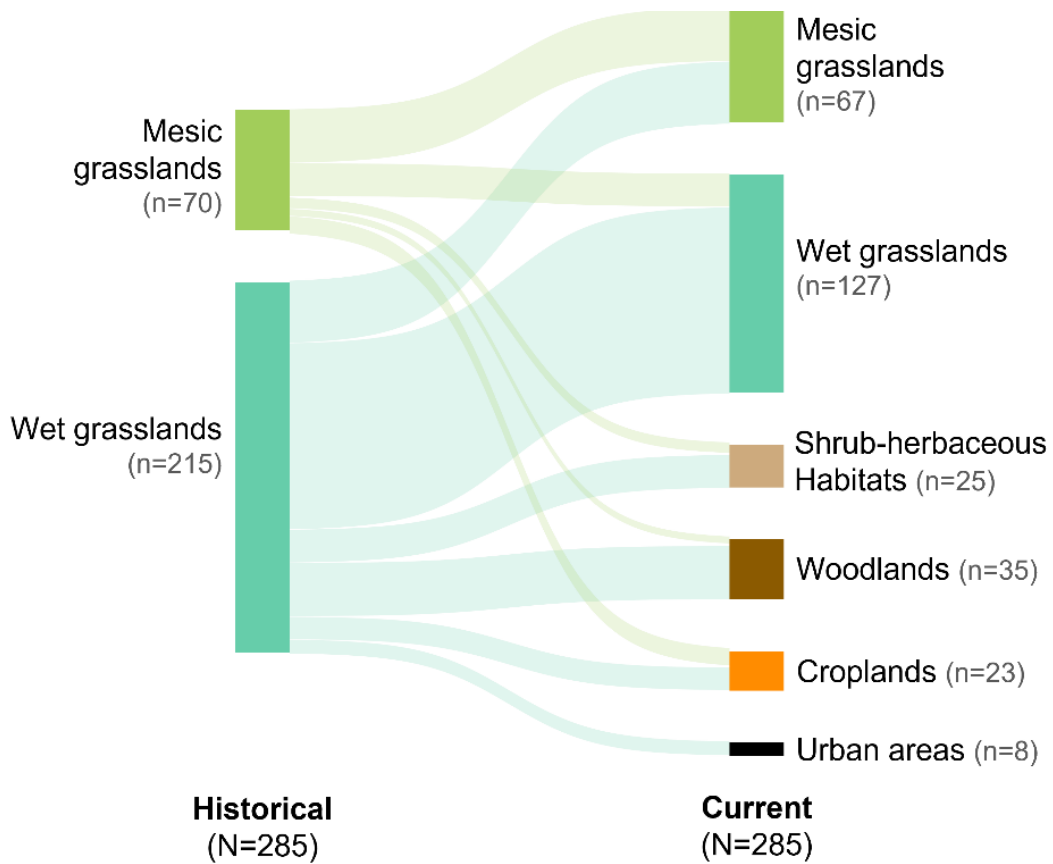
237 Temporal changes at the species level were assessed using McNemar's paired test with pres-
238 ence–absence data (McNemar, 1947), considering only species present in more than three
239 plots. Species were categorized as winners, losers, or stable (Dornelas *et al.*, 2023). Winners
240 included newly arrived species and those showing a significant increase, whereas losers com-
241 prised locally extinct species and those in significant decline. Stable species showed no signifi-
242 cant change in occurrence.

243 3. Results

4.3.6. Qualitative habitat changes.

244 The historical dataset comprised 75 % of wet grasslands and 25 % of mesic grasslands, but to-
245 day these proportions have shifted to 45 % and 24 % respectively. Shrub-herbaceous habitats,

246 woodlands, croplands and urban areas – absent from the historical dataset – now account for
 247 9 %, 12 %, 8 % and 3 % respectively (Figure 4.4). Overall, 68% of historic grasslands have per-
 248 sisted, although transitions occurred: 16% of historic wet grasslands are now mesic, while 27%
 249 of historic mesic grasslands are now classified as wet grasslands. The shrub-herbaceous habi-
 250 tats are mainly derived from former wet grasslands (84 %) and likely represent later succes-
 251 sional stages. Current woodlands include at least 49 % willow groves (dominated by *Salix spp.*),
 252 23 % poplar groves (*Populus nigra*) and 28% plots dominated by forest woody species (*Quercus*
 253 *spp.*, *Castanea sativa*, etc.).

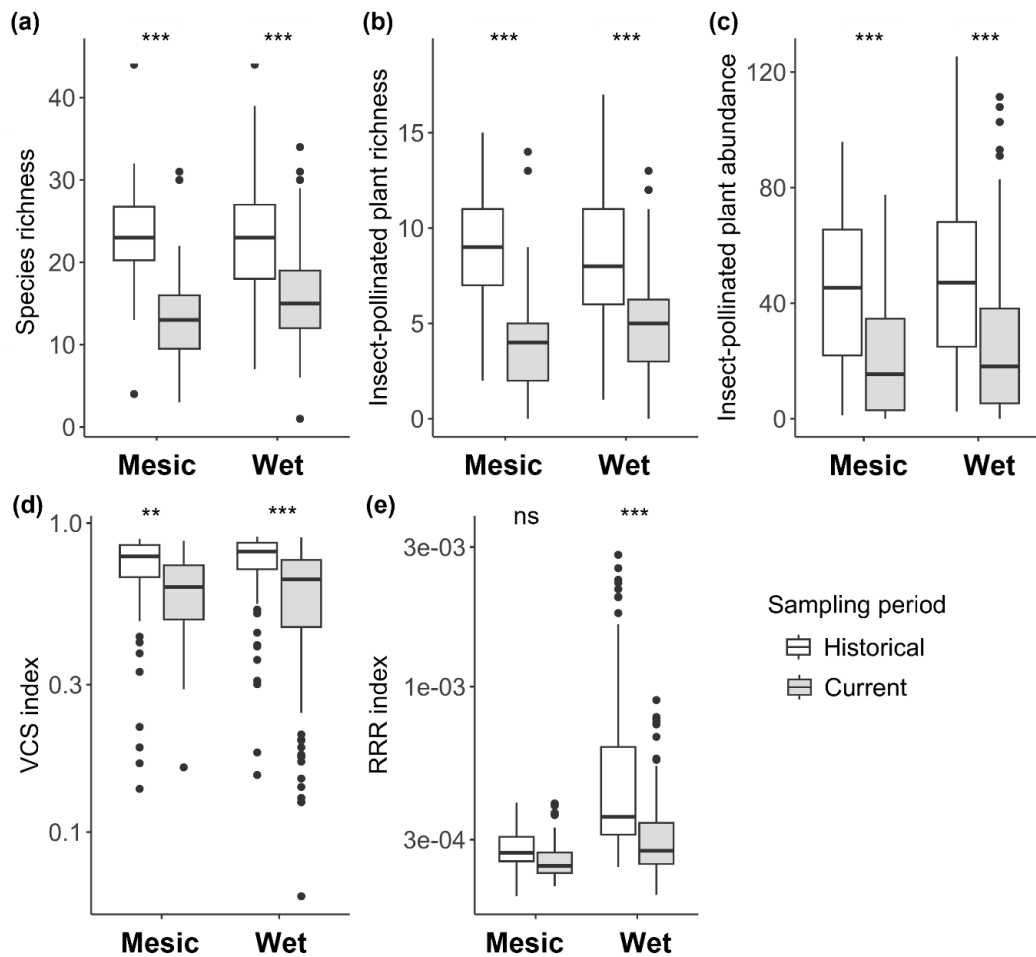


254

255 Figure 4.4: Sankey diagram of changes between the historical (left) and the current (right) habitat type based on a
 256 categorization of the surveys using species composition. Blocks correspond to habitat types (mesic grasslands, wet
 257 grasslands, shrub-herbaceous habitats, woodlands, croplands and urban areas). The flows reflect the trajectory of
 258 each historical survey. The height of the blocks and the width of the flows are proportional to the number of
 259 surveys.

4.3.7. Responses of community parameters

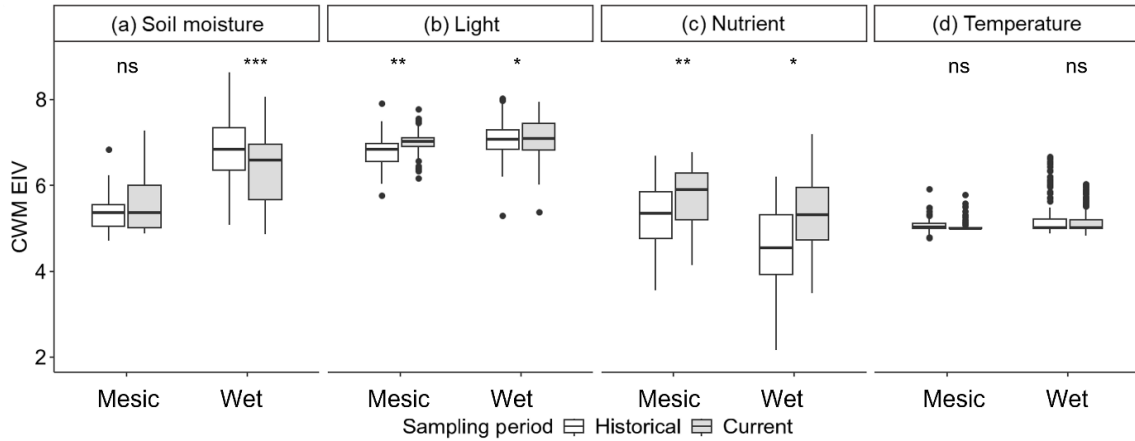
260 Across both grassland types, species richness, VCS index, insect-pollinated plant richness, and
 261 abundance all declined significantly between the two sampling periods (Figure 4.5). In contrast,
 262 significant decrease in the range-rarity index was observed only in wet grasslands (Figure 4.5e).



263
 264 Figure 4.5: Boxplots showing (a) species richness, (b) richness of obligately insect-pollinated plants species and (c)
 265 abundance of obligately insect-pollinated plants species, (d) vegetation conservation status index (VCS index), and
 266 (e) range-rarity richness (RRR index) between the two survey periods (historical in white and current in grey) for
 267 each historically type of remnant grassland datasets: mesic (N=50) and wet grasslands (n=142). Significance was
 268 obtained using autoregressive spatial models (results available in Table B2; Appendix S3). (***) p < 0.001, (***) p < 0.01,
 269 * p < 0.05, ns not significant)

270 For both grassland types, community-weighted mean (CWM) of Ellenberg indicator values for
 271 light and soil nutrient availability increased significantly over time (Figure 4.6c). In historically
 272 wet grasslands, a significant decline in soil moisture was also observed (Figure 4.6a). No signifi-
 273 cant temporal changes were detected for temperature (Figure 4.6d).

274 For species richness and species richness of insect-pollinated plants, the decrease observed
 275 between the historical and the current periods (Figure 4.5) was more pronounced when the
 276 time interval between sampling dates increased (Table B3). For all other community paramete-
 277 rs, the time interval between sampling periods showed no significant effect (Table B3).

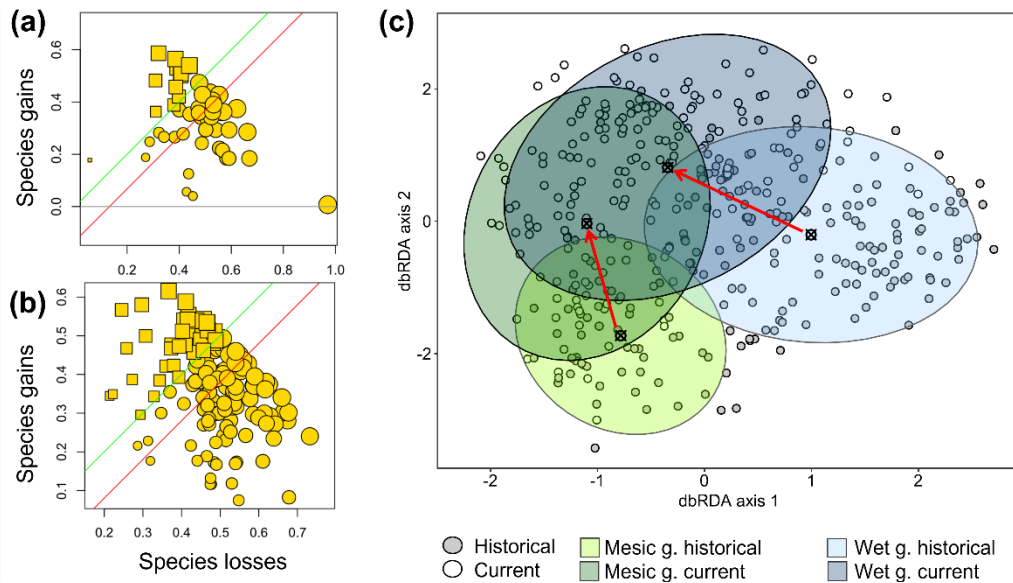


278
 279 Figure 4.6: Boxplots showing community-weighted means of the Ellenberg indicators values (CWM EIV) of (a) soil
 280 moisture, (b) light availability, (c) soil nutrient availability and (d) temperature between the two survey periods
 281 (historical in white, current in grey) for the mesic grasslands (N=50) and the wet grasslands (N=142). Significance
 282 was obtained using autoregressive spatial models (results available in Table B2; Appendix S3). (***) $p < 0.001$,
 283 ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, ns not significant)

4.3.8. Changes in temporal beta diversity and species trends

284 Temporal β -diversity was mainly driven by species losses, which outweighed gains (mean loss
 285 $\approx 47 - 48\%$ vs. mean gain $\approx 33 - 36\%$). This predominance of losses was confirmed by a signifi-
 286 cant negative difference between gains and losses (paired t-test $p < 0.001$; Figure 4.7A-B).
 287 Similarly, a significant shift in species composition was found between grassland types and the
 288 two-sampling period (PERMANOVA, $R^2 = 0.05$, $F = 6.89$, $p < 0.001$; Figure 4.7C). While recent me-
 289 sic and wet grasslands showed some overlap (Figure 4.7), pairwise comparisons indicated sig-
 290 nificant compositional differences between all group combinations ($p \leq 0.001$), with the largest
 291 dissimilarities occurring between historical mesic and recent wet grasslands, and between his-
 292 torical and recent wet grasslands. The difference between recent wet and mesic grasslands was
 293 significant but weak ($R^2 = 0.017$, $p < 0.001$). The analysis of multivariate dispersion (betadisper)
 294 also showed significant differences in community heterogeneity among groups ($F = 6.47$, $p =$
 295 0.001). Pairwise tests revealed that recent wet grasslands were significantly more heterogene-
 296 ous than historical mesic and historical wet grasslands ($p < 0.01$), and recent mesic grasslands
 297 also differed significantly from historical mesic grasslands ($p < 0.01$). Similar results were found
 298 with calculation based on species occurrences based on a Sorensen distance matrix (Figure 4.7).

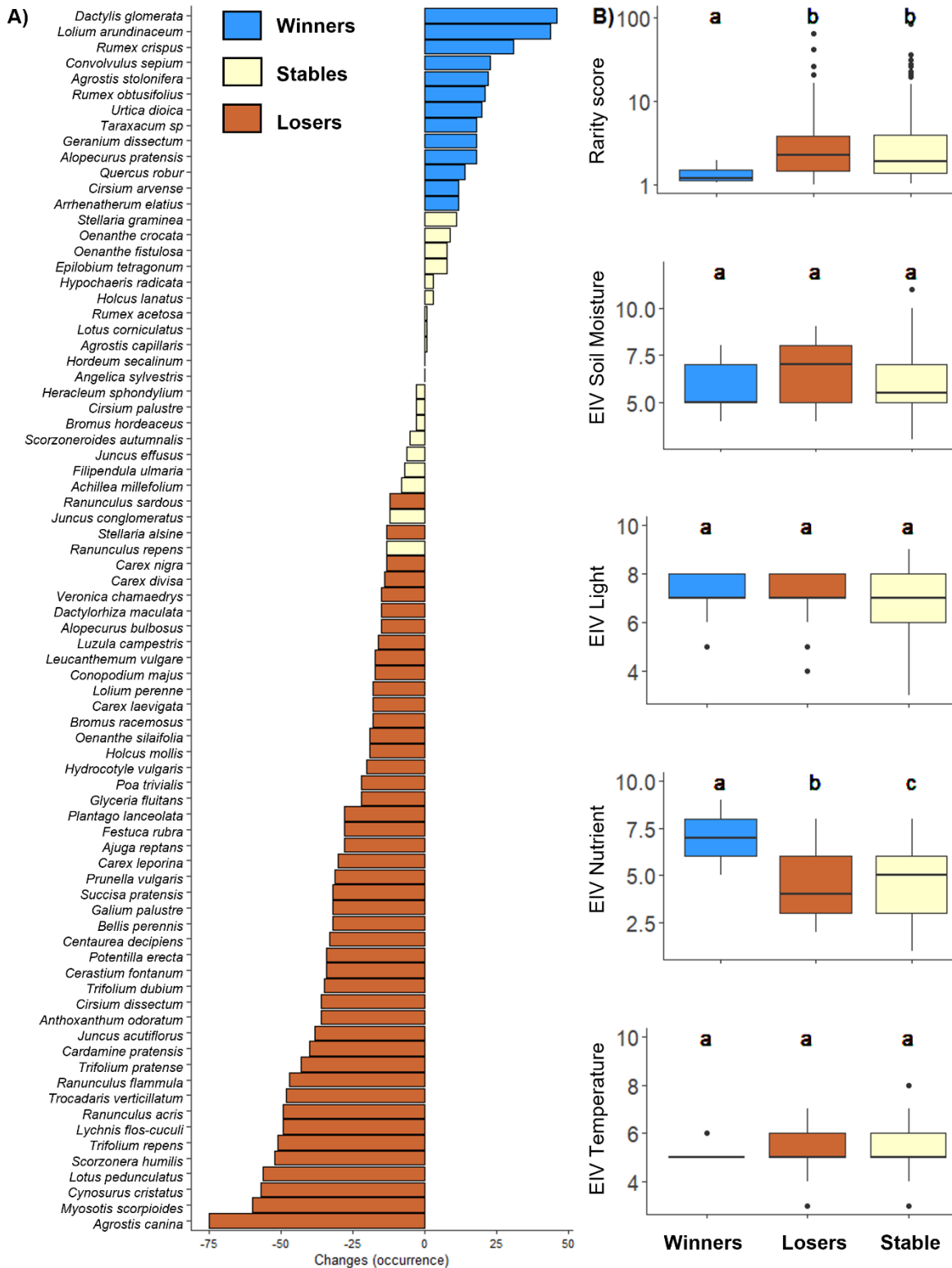
299 The ordination indicated a primary gradient along the first axis corresponding to grassland type,
 300 while the second axis differentiated plots by sampling period (Figure 4.7).



301
 302 Figure 4.7: B-C plots showing relative importance of species losses and species gains between each community of
 303 (a) mesic grasslands and (b) wet grasslands. The dominance of species losses and gains are respectively
 304 represented by circles and squares. The green line represents the theoretical 1:1 relationship where gains equal
 305 losses. The red line, parallel to the green line, indicates the overall tendency by passing through the centroids of
 306 all points. Since most points fall above the green line, this indicates that losses are significantly greater than gains.
 307 (c) Bray-Curtis distance-based redundancy analysis (db-RDA) ordination plot showing changes in community
 308 composition constrained by a factor representing the two-sampling period and the historical grasslands types.
 309 Points represent individual sites (grey: historical, white current), ellipses indicates 80% confidence interval for
 310 groups (historical mesic and wet grasslands and their current resampling), and crosses mark group centroids. Red
 311 arrows connect centroids to highlight directional changes in community composition over time. (Anova: F-value =
 312 6.47, p-value < 0.001 ***).

313 Within the 180 species considered in this analysis, significant changes in occurrence were found
 314 for 105 species ($P < 0.05$, McNemar test). Among them, 23 species were classified as winners,
 315 including 5 newcomers, and 82 as losers, with 24 where locally extinct (Figure 4.8A, Table B4).
 316 Note that the figure shows only species present in at least 20 surveys; consequently, most new-
 317 comers and locally extinct species are not represented, with the exception of *Succisa pratensis*,
 318 the only locally extinct species meeting this threshold (Figure 4.8, Table B4). The remaining 75
 319 species showed no significant change. Analysis of rarity scores and ecological preferences (El-
 320 lenberg indicator values) indicated that winning species are significantly more common and
 321 nitrophilous than losing or stable species (Figure 4.8B). No significant differences were ob-
 322 served for EIV of soil moisture, light availability and temperature (Figure 4.8B).

323



324

325

326

327

328

329

330

331

Figure 4.8: Losers and winners over 40 years in armorican grasslands. A) Changes in species occurrence between the two-sampling periods. Only species with an occurrence > 20 plots were shown. Species with a significant increase in occurrence (based on McNemar’s test; see Appendix) are classified as *winners*, those with a significant decrease as *losers*, and those with no significant change as *stable*. (B) Comparisons of rarity score and Ellenberg indicator values (for soil moisture, light, nutrient and temperature) among winners, losers and stable species. Statistical significance was tested using Kruskal-Wallis test, followed by non-parametric pairwise comparisons. (***) $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, ns not significant).

332 4. Discussion

4.3.9. Habitat shifts.

333 Across the study region, our survey found that 30% of the historically sampled grasslands have
334 disappeared over the past 40 years. This marked decline is consistent with regional statistics of
335 agricultural land use, which report a 40% loss of grassland area between 1970 and 2020
336 (Agreste, 2024). In our study, the disappearance of grassland is due, in order of importance, to
337 afforestation, agricultural abandonment, conversion to arable land and urbanisation.

338 Agricultural intensification, promoted since the Second World War, prioritized the most pro-
339 ductive and accessible farmland, often neglecting marginal areas that are more difficult to cul-
340 tivate with modern machinery (Burel & Baudry, 2005; Dalton & Canévet, 1999). Among the
341 grasslands that have been converted into wooded areas, 34% resulted from voluntary tree
342 plantations (mainly poplar stands), while 66% resulted from natural succession, involving wil-
343 low colonization. Overall, our study indicated that approximately 18% of all historical grasslands
344 showed clear signs of agricultural decline, through spontaneous woodland development and
345 abandoned fields, characterized by encroachment of successional species such as willow, bram-
346 ble, bracken-fern, and tall herb species. Grassland abandonment is a major concern, particu-
347 larly in Europe, where reduction in grazing, management changes, and nutrient enrichment
348 allow natural succession to proceed (Klinkovská *et al.*, 2025; Finderup Nielsen *et al.*, 2021, 2019;
349 Mitchell *et al.*, 2017; Prévosto *et al.*, 2011).

350 Contrary to expectations, the most significant losses did not result from conversion to an-
351 thropogenic land uses: only 11% of grasslands were converted into arable land or urban areas.
352 While the rate of urban conversion is consistent with other European studies, conversion to
353 cropland was lower than in Germany or the UK, where 20 – 50 % of grassland areas have been
354 lost to intensive cropland (Wesche *et al.*, 2012; Hooftmann & Bullock, 2012). This pattern can
355 be explained by the central role of fodder-based agricultural systems in the region, which re-
356 quired dedicating a substantial share of farmland to fodder production and grazing (Petit *et al.*,
357 2019; Schott *et al.*, 2018; Dalton & Canévet, 1999; Bürgi *et al.*, 2017). Moreover, the persistence
358 of grassland in the last decades can also be attributed to the introduction of agri-environmental

359 measures (AEMs) in the 1990s (Regulation No. 2078/92). These measures promoted the con-
360 servation of permanent grasslands and likely contributed to their maintenance even under in-
361 tensifying agricultural landscape (Zimmermann & Britz, 2016; Stoate *et al.*, 2009).

362 Our results indicate that wet grasslands have declined much more sharply than mesic grass-
363 lands (−41% vs. −6%). This finding is consistent with the global trend of wetlands degradation
364 (Fluet-Chouinard *et al.*, 2023). One of the major causes of the decline in wet grasslands is the
365 alteration of the water regime, particularly as a result of drainage (Fluet-Chouinard *et al.*, 2023;
366 Dengler *et al.*, 2020). Wetland drainage was widely promoted in Europe throughout the 20th
367 century, notably as part of agricultural intensification programs designed to convert wetlands
368 into productive farmland, croplands, or urban areas (Diekmann *et al.*, 2019; Krause *et al.*, 2011;
369 Stoate *et al.*, 2009). In France, legal protection of wetlands was only introduced in 1992 with
370 the Water Law, which required environmental assessments for drainage and construction in
371 wetland areas (Regulation No. 92-3; Stoate *et al.*, 2009). Our study therefore covers a period
372 largely preceding these protections, which explains the conversions observed, particularly to-
373 wards urban land uses.

374 An unexpected finding was the transformation of mesic grasslands into wet grasslands. How-
375 ever, it is possible that some mesic grasslands had already been intensively managed before
376 the temporal scope of our study. In particular, drainage measures aimed at creating productive
377 arable land began in the 19th century in our study region as well (Fluet-Chouinard *et al.*, 2023;
378 Ridding *et al.*, 2020; Bürgi *et al.*, 2017). As a result, some historically mesic grasslands may orig-
379 inally have been wet habitats that were drained (Hooftman & Bullock, 2012; Stoate *et al.*, 2009).
380 In some cases, the cessation or reduction of management (*e.g.*, drain maintenance; agricultural
381 abandonment) or the restoration of local hydrogeological regimes may have allowed wet con-
382 ditions to re-establish (Bohner *et al.*, 2019; Prévosto *et al.*, 2011).

4.3.10. Decline in conservation and diversity

383 Over the last four decades, vegetation conservation status (VCS) has declined on average by
384 23% and 14% in wet and mesic grasslands, respectively. In both habitat types, this primarily
385 reflects the loss of typical species and the increase in the abundance of species indicative of
386 degradation, as has been reported in other non-forest environments (Klinkovská *et al.*, 2025;

387 Diekmann *et al.*, 2019). These patterns indicate large-scale degradation of grassland conserva-
388 tion status, affecting both historical sites, which have undergone major land-use changes, and
389 residual sites, which have persisted but whose conservation value has substantially declined.

390 The number of species declined sharply between the two sampling periods, with losses of
391 31% in wet grasslands and 42% in mesic grasslands at the regional scale. Similar long-term de-
392 clines have been documented in grassland studies conducted in Germany, the UK, and Italy
393 (Kindermann *et al.*, 2024; Diekmann *et al.*, 2019; Wesche *et al.*, 2012; Ross *et al.*, 2012). Fur-
394 thermore, over the past four decades, the diversity (richness and abundance) of insect-polli-
395 nated plants has been reduced by half in both grassland types, consistent with findings from
396 the Netherlands, Germany and Czech Republic since the 20th century (Klinkovská *et al.*, 2025;
397 Pan *et al.*, 2024; Wesche *et al.*, 2012). In wet grasslands, average rarity also declined drastically,
398 with a 46% decrease between the two sampling periods. Together, these declines reflect a re-
399 duction in ecosystem service provision; particularly in biodiversity support and plant resource
400 availability (Pan *et al.*, 2024; Wesche *et al.*, 2012).

401 These results highlight another critical dimension of grassland change: shifts in plant com-
402 munity composition can negatively impacts animal communities (*e.g.*, pollinators, birds; Pan *et*
403 *al.*, 2024; Gossner *et al.*, 2016). In addition, the intensification of grassland management is rec-
404 ognized as a driver of multi-trophic biotic homogenization and the decline of organismal diver-
405 sity across trophic levels (Decker *et al.*, 2024; Gossner *et al.*, 2016).

4.3.11. Changes in site-conditions

406 Environmental changes were inferred from the ecological preferences of species (Zolotova *et*
407 *al.*, 2023). The observed increase in the Ellenberg Indicator Value (EIV) for nutrients indicates
408 eutrophication of grassland habitats. This process is linked to agricultural intensification in Brit-
409 tany, which has also caused severe environmental pollution, particularly from nitrate runoff
410 and livestock waste accumulation (Diekmann *et al.*, 2019; Gaudnik *et al.*, 2011; Dalton & Ca-
411 névet, 1999). Nitrogen enrichment can additionally result from atmospheric deposition of ni-
412 trogen compounds, which affects many natural habitats including temperate grasslands, when
413 deposition rates exceed thresholds of approximately 15–20 kg N ha⁻¹ y⁻¹ are exceeded (Bobbink
414 *et al.*, 2010). Elevated nitrogen inputs are recognized as a major driver of species loss and com-
415 munity shifts in grasslands (Pan *et al.*, 2024; Staude *et al.*, 2022; Diekmann *et al.*, 2019; Wesche

416 *et al.*, 2012). In our study region, atmospheric nitrogen deposition reaches 18 kg N ha⁻¹ y⁻¹
417 (Gaudnik *et al.*, 2011; Bobbink *et al.*, 2010), which can also explain the observed compositional
418 changes in favor of eutrophic species and the associated decline in species richness.

419 Despite a documented mean temperature increase of about 1 °C in the study region, we did
420 not detect any significant trend in the Ellenberg indicator value (EIV) for temperature. This con-
421 trasts with other studies that have reported increase of thermophilic species in semi-natural
422 grasslands as climate change effects (Klinkovská *et al.*, 2025; Doležal *et al.*, 2022). At the same
423 time, the observed decrease in the Ellenberg indicator value (EIV) for soil moisture in wet grass-
424 lands is more parsimoniously explained by deliberate hydrological alterations, especially drain-
425 age, rather than by climate effects alone. Thus, climate change impacts may not yet be detect-
426 able in semi-natural grasslands in our study area—possibly due to climatic buffering from
427 strong oceanic influences—or may be masked by stronger drivers such as agricultural intensifi-
428 cation and eutrophication (Kindermann *et al.*, 2024; Diekmann *et al.*, 2019).

4.3.12. Changes in community composition and individual species

429 First, our results indicated significant temporal changes since the 1970s. Species composition
430 showed a directional change over time, suggesting a process of convergence between wet and
431 mesic grasslands, indicative of regional-scale biotic homogenization.

432 Secondly, when within each grassland type, temporal changes in β -diversity are primarily driven
433 by species losses. At the regional scale, these losses contribute to convergence between habitat
434 types, but within each grassland type, they lead to increased heterogeneity (Socolar, 2016).
435 This pattern is consistent with Socolar (2016), who emphasizes that changes in β -diversity do
436 not have a straightforward conservation interpretation: localized species losses or uneven de-
437 clines can increase or decrease β -diversity, and β -diversity metrics may change in opposite di-
438 rections depending on the scale and processes considered. In other words, while wet grass-
439 lands today are more similar to mesic grasslands than in the past—reflecting homogenization
440 due to the loss of hydric contrasts—species losses within individual habitat types tend to indi-
441 cate local differentiation.

442 These findings align with long-term studies in Germany and the UK (Diekmann *et al.*, 2019;
443 Mitchell *et al.*, 2017) and illustrate the balance between biotic homogenization and differenti-
444 ation processes at different scales (Blowes *et al.*, 2024). When human land-use changes convert

445 natural ecosystems into relatively homogeneous systems, only a limited subset of species can
446 persist, and β -diversity tends to decline (*e.g.*, agricultural intensification, urbanization; Blowes
447 *et al.*, 2024; Dornelas *et al.*, 2023). However, even intensive farming can increase β -diversity if
448 species populations decline unevenly, generating greater dissimilarity through stochastic pro-
449 cesses. Historically, wet grasslands were managed relatively uniformly, but today there is
450 greater divergence between intensively and extensively managed grasslands (Diekmann *et al.*,
451 2019; Mitchell *et al.*, 2017). However, it should be noticed that β -diversity here was assessed
452 based solely on temporal changes, which limits the scope of interpretation. While our results
453 highlight patterns of regional homogenization and local heterogenization, a more comprehen-
454 sive approach incorporating spatial β -diversity across sites and time periods would provide a
455 deeper understanding of how local differentiation interacts with regional convergence (Rolls *et al.*
456 *et al.*, 2023). Such an approach could help clarify the processes driving β -diversity changes over
457 time and better inform conservation strategies (Rolls *et al.*, 2023).

458 Thirdly, the significant trends identified for nearly one-third of taxa provided important insights
459 into grassland characteristics, revealing more “losers” than “winners” (Jandt *et al.*, 2022; Diek-
460 mann *et al.*, 2019; Prévosto *et al.*, 2011). Primarily, the species declining in frequency tended
461 to be less widespread in France, such as *Succisa pratensis* and *Alopecurus bulbosus*. At the spe-
462 cies level, this pattern suggested floristic homogenization, with rare and localized species de-
463 clining while common species expanded (Staudé *et al.*, 2022; Newbold *et al.*, 2018). These
464 losses aligned with other European studies showing that rare and specialized species suffered
465 disproportionate declines under intensified management practices, including drainage, fertili-
466 zation, re-seeding, and ploughing (Finderup Nielsen *et al.*, 2021; Diekmann *et al.*, 2019). Addi-
467 tionally, the loss of hedgerows and landscape fragmentation within intensified agricultural sys-
468 tems restricted species dispersal, increasing their extinction risk (Price *et al.*, 2021; Finderup
469 Nielsen *et al.*, 2021; Alignier, 2018). Although none of the species identified in our study are
470 currently classified as threatened, continuation of these trends could warrant a reassessment
471 of their conservation status, as rarity is a key criterion for Red List inclusion (IUCN, 2024). Our
472 dataset further revealed that some species with decreasing frequency had been historically
473 very abundant, especially wet grassland specialists such as *Scorzonera humilis*, *Lotus peduncu-*
474 *latus*, *Agrostis canina* and *Juncus acutiflorus*. The decline of specialist and endangered species
475 in plant communities indicates deteriorating habitat quality and representing another aspect

476 of extinction debt (Klinkovská *et al.*, 2025; Jandt *et al.*, 2022; Mitchell *et al.*, 2017). This decline
477 is primarily driven by decreased soil moisture due to drainage and increased soil nutrient levels
478 (Klinkovská *et al.*, 2025; Diekmann *et al.*, 2019). Conversely, “winner” species tend to benefit
479 from high nitrogen availability and ruderal conditions, including species like *Rumex* spp., *Urtica*
480 *dioica*, and *Convolvulus sepium*, as found in others studies (Klinkovská *et al.*, 2025; Jandt *et al.*,
481 2022; Diekmann *et al.*, 2019).

482 Furthermore, land-use intensification—through increased mowing frequency or grazing
483 pressure—favored species with high disturbance tolerance, strong competitive ability, and high
484 fodder value, such as the grasses *Dactylis glomerata* and *Lolium arundinaceum* (Diekmann *et*
485 *al.*, 2019). These “winning” species were often included in seed mixtures for temporary and
486 artificial grasslands precisely because they enhanced productivity (AGRESTE, 2024; Mitchell *et*
487 *al.*, 2017). However, some patterns appeared counterintuitive: species such as *Lolium perenne*
488 (perennial ryegrass) and *Poa trivialis*, which share these advantageous traits and were also
489 widely sown, were classified as “losers” in our study. This apparent contradiction can be ex-
490 plained by their distribution patterns—although their overall frequency across surveyed sites
491 decreased, their local abundance in certain intensively managed grasslands increased substan-
492 tially, in some cases covering nearly the entire ground layer.

493 While some of these frequency changes may have been influenced by interannual variability
494 between surveys (*e.g.*, growth cycles, climatic conditions; Kapfer *et al.*, 2017), our findings are
495 consistent with trends reported in European grasslands and align with the known ecological
496 preferences of species (Klinkovská *et al.*, 2025; Diekmann *et al.*, 2019; Mitchell *et al.*, 2017).
497 Collectively, these results suggest that excessive nutrient enrichment, heightened disturbance,
498 and ruderalization—alongside shifts in management practices between survey periods—have
499 increased heterogeneity within semi-natural grasslands. Environmental changes drive both
500 species losses and gains, emphasizing the need for accurate diagnoses of biodiversity shifts to
501 guide conservation strategies (Hillebrand *et al.*, 2018).

502 At the same time, land-use changes have led to the fragmentation of grassland patches, which
503 now persist in smaller, more isolated, and less connected fragments (Ridding *et al.*, 2020;
504 Hooftman & Bullock, 2012; Burel & Baudry, 2005). According to predictions from island
505 biogeography theory, such reductions in extent and connectivity are expected to lead to future
506 species losses from remaining grassland habitats through “extinction debt” (Tilman *et al.*, 1994).

4.3.13. Restoration of grasslands

507 The restoration and conservation of grasslands, and more broadly open ecosystems, represent
 508 a major challenge, especially in Europe, as these habitats play a crucial role in mitigating climate
 509 change and biodiversity loss (Staude *et al.*, 2023; Török *et al.*, 2021). For semi-natural grass-
 510 lands, restoring connectivity and the natural functioning of existing habitats primarily involves
 511 ensuring suitable soil and hydrological conditions, as well as restoring or maintaining appropri-
 512 ate vegetation management (Schils *et al.*, 2022; Price *et al.*, 2021; Török *et al.*, 2021). This man-
 513 agement must also promote heterogeneous conditions that support a variety of microhabitats
 514 to sustain the associated fauna (Bakker & Berendse, 1999). Wet grassland restoration increases
 515 specialist species richness most when combining topsoil removal and diaspore transfer, while
 516 rewetting alone has no effect (Klimkowska *et al.*, 2007). Additionally, limiting grassland eu-
 517 trophication—through reduced fertilizer use, lower livestock density per hectare, and preven-
 518 tion overgrazing—helps prevent excessive nutrient enrichment (Bakker & Berendse, 1999). In
 519 practical terms, this means reducing non-site-specific sources of harm such as atmospheric ni-
 520 trogen deposition and diffuse pollution, particularly in wetter grasslands where addressing is-
 521 sues like water abstraction and intensive drainage is critical (Klimkowska *et al.*, 2007). Site-spe-
 522 cific actions include restoring extensive grazing and reducing agricultural inputs such as fertiliz-
 523 ers and herbicides. These approaches align with a resource-efficient agricultural model that
 524 does not specifically reduce the long-term profitability of grasslands (Schils *et al.*, 2022; Alard
 525 *et al.*, 2005).

526 5. References

- Abbayes H. (des), Claustres G., Corillion R., Dupont P, 1971, Flore et végétation du Massif Armoricaïn – Tome 1, Flore Vasculaire, Presses universitaires de Bretagne, 1226 pp
- Agreste, 2024. Chiffres & Données. Statistique agricole annuelle 2024 9, 1-62. <https://agreste.agriculture.gouv.fr/agreste-web>
- Alard, D., Chabrierie, O., Dutoit, T., Roche, P., Langlois, E., 2005. Patterns of secondary succession in calcareous grasslands: can we distinguish the influence of former land uses from present vegetation data? *Basic and Applied Ecology* 6, 161–173. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.01.010>
- Alignier, A., 2018. Two decades of change in a field margin vegetation metacommunity as a result of field margin structure and management practice changes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 251, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.013>
- Bakker, J.P., Berendse, F., 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 63–68. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01544-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01544-4)
- Bengtsson, J., Bullock, J.M., Egoh, B., Everson, C., Everson, T., O'Connor, T., O'Farrell, P.J., Smith, H.G., Lindborg, R.,

2019. Grasslands—more important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere* 10, e02582. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2582>
- Bensettiti F., V. Boulet, C. Chavaudret-Laborie & J. Deniaud, 2005. Cahiers d'habitats Natura 2000 : Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire, Tome 4 : Habitats agropastoraux, La Documentation française, Paris, 932p.
- Bivand, R., Altman, M., Anselin, L., Assunção, R., Bera, A., Berke, O., Blanchet, F.G., Carvalho, M., Christensen, B., Chun, Y., Dormann, C., Dray, S., Dunnington, D., Gómez-Rubio, V., Koley, M., Krainski, E., Legendre, P., Lewin-Koh, N., Li, A., Millo, G., Mueller, W., Ono, H., Parry, J., Peres-Neto, P., Piras, G., Reder, M., Sauer, J., Tiefelsdorf, M., Westerholt, R., Wolf, L., Yu, D., 2024. *spdep: Spatial Dependence: Weighting Schemes, Statistics*. <https://CRAN.R-project.org/package=spdep>
- Bivand, R., Piras, G., Anselin, L., Bernat, A., Blankmeyer, E., Chun, Y., Gómez-Rubio, V., Griffith, D., Gubri, M., Halbersma, R., LeSage, J., Li, A., Li, H., Ma, J., Mallik, A., Millo, G., Pace, K., Parry, J., Peres-Neto, P., Rüttenauer, T., Sarrias, M., Sayago, J., Tiefelsdorf, M., 2024b. *spatialreg: Spatial Regression Analysis*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.spatialreg>
- Blowes, S.A., McGill, B., Brambilla, V., Chow, C.F.Y., Engel, T., Fontrodona-Eslava, A., Martins, I.S., McGlenn, D., Moyes, F., Sagouis, A., Shimadzu, H., van Klink, R., Xu, W.-B., Gotelli, N.J., Magurran, A., Dornelas, M., Chase, J.M., 2024. Synthesis reveals approximately balanced biotic differentiation and homogenization. *Science Advances* 10, eadj9395. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adj9395>
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E., Dentener, F., Emmett, B., Erisman, J.-W., Fenn, M., Gilliam, F., Nordin, A., Pardo, L., De Vries, W., 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20, 30–59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>
- Bohner, A., Karrer, J., Walcher, R., Brandl, D., Michel, K., Arnberger, A., Frank, T., Zaller, J.G., 2019. Ecological responses of semi-natural grasslands to abandonment: case studies in three mountain regions in the Eastern Alps. *Folia Geobot* 54, 211–225. <https://doi.org/10.1007/s12224-019-09355-2>
- Braun-Blanquet, J. (Josias), Fuller, G.D. (George D., Conard, H.S., 1932. *Plant sociology; the study of plant communities*; New York and London, McGraw-Hill book company, inc.
- Burel, F., Baudry, J., 2005. Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: The role of land use systems at various scales in time. *Ecological Indicators, Functional and Structural Indicators: Upscaling and Downscaling problems* 5, 305–313. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.04.002>
- Bürgi, M., Bieling, C., von Hackwitz, K., Kizos, T., Lieskovský, J., Martín, M.G., McCarthy, S., Müller, M., Palang, H., Plieninger, T., Printsman, A., 2017. Processes and driving forces in changing cultural landscapes across Europe. *Landscape Ecol* 32, 2097–2112. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0513-z>
- Clement, B., Touffet, J., 1990. Plant strategies and secondary succession on Brittany heathlands after severe fire. *Journal of Vegetation Science* 1, 195–202. <https://doi.org/10.2307/3235658>
- Corillon, R., 1971. Notice détaillée des feuilles armoricaines : phytogéographie et végétation du Massif Armoricain. Centre National de la Recherche Scientifique.
- Dalton, R. & Canévet, C., 1999. Brittany: A Case Study in Rural Transformation. *Geography* 84, 1–10.
- Decker, O., Muller, J., Uhler, J., Redlich, S., Chao, A., Steffan-Dewenter, I., Tobisch, C., Ewald, J., Englmeier, J., Fricke, U., Ganuza, C., Haensel, M., Morinière, J., Zhang, J., 2024. Distance decay reveals contrasting effects of land-use types on arthropod community homogenization. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4522164/v1>
- Dengler, J., Biurrun, I., Boch, S., Demicz, I., Török, P., 2020. Grasslands of the Palaearctic Biogeographic Realm: Introduction and Synthesis, in: *Encyclopedia of the World's Biomes*. Elsevier, pp. 617–637. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12432-7>
- Diekmann, M., Andres, C., Becker, T., Bennie, J., Blüml, V., Bullock, J.M., Culmsee, H., Fanigliulo, M., Hahn, A., Heinken, T., Leuschner, C., Luka, S., Meißner, J., Müller, J., Newton, A., Pepler-Lisbach, C., Rosenthal, G., van den Berg, L.J.L., Vergeer, P., Wesche, K., 2019. Patterns of long-term vegetation change vary between different types of semi-natural grasslands in Western and Central Europe. *Journal of Vegetation Science* 30, 187–202. <https://doi.org/10.1111/jvs.12727>

- Doležal, J., Altman, J., Jandová, V., Chytrý, M., Conti, L., Méndez-Castro, F.E., Klimešová, J., Zelený, D., Ottaviani, G., 2022. Climate warming and extended droughts drive establishment and growth dynamics in temperate grassland plants. *Agricultural and Forest Meteorology* 313, 108762. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108762>
- Dornelas, M., Chase, J.M., Gotelli, N.J., Magurran, A.E., McGill, B.J., Antão, L.H., Blowes, S.A., Daskalova, G.N., Leung, B., Martins, I.S., Moyes, F., Myers-Smith, I.H., Thomas, C.D., Vellend, M., 2023. Looking back on biodiversity change: lessons for the road ahead. *Phil. Trans. R. Soc. B* 378, 20220199. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0199>
- Dray S, Bauman D, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guénard G, Jombart T, Larocque G, Legendre P, Madi N, Wagner HH, 2023. *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*. R package version 0.3-28, <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>.
- Ellenberg, H. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. *Scr. Geobot* 1974, 9, 1–166.
- European Commission. 2000. Farm Structure. Historical results. Surveys from 1966/67 to 1997. EUROSTAT, Theme 5, Agriculture and Fisheries: 161 pp.
- Theme 5, Agriculture and Fisheries: 161 pp.
- Feurdean, A., Ruprecht, E., Molnár, Z., Hutchinson, S.M., Hickler, T., 2018. Biodiversity-rich European grasslands: Ancient, forgotten ecosystems. *Biological Conservation* 228, 224–232. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.022>
- Finderup Nielsen, T., Sand-Jensen, K., Bruun, H.H., 2021. Drier, darker and more fertile: 140 years of plant habitat change driven by land-use intensification. *Journal of Vegetation Science* 32, e13066. <https://doi.org/10.1111/jvs.13066>
- Fluet-Chouinard, E., Stocker, B.D., Zhang, Z., Malhotra, A., Melton, J.R., Poulter, B., Kaplan, J.O., Goldewijk, K.K., Siebert, S., Minayeva, T., Hugelius, G., Joosten, H., Barthelmes, A., Prigent, C., Aires, F., Hoyt, A.M., Davidson, N., Finlayson, C.M., Lehner, B., Jackson, R.B., McIntyre, P.B., 2023. Extensive global wetland loss over the past three centuries. *Nature* 614, 281–286. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05572-6>
- Gaston, K.J., 1994. What is rarity?, in: Gaston, K.J. (Ed.), *Rarity*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1–21. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0701-3_1
- Gaudnik, C., Corcket, E., Clément, B., Delmas, C.E.L., Gombert-Courvoisier, S., Muller, S., Stevens, C.J., Alard, D., 2011. Detecting the footprint of changing atmospheric nitrogen deposition loads on acid grasslands in the context of climate change. *Global Change Biology* 17, 3351–3365. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02463.x>
- Gossner, M.M., Lewinsohn, T.M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., Birkhofer, K., Renner, S.C., Sikorski, J., Wubet, T., Arndt, H., Baumgartner, V., Blaser, S., Blüthgen, N., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Jorge, L.R., Jung, K., Keyel, A.C., Klein, A.-M., Klemmer, S., Krauss, J., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Pašalić, E., Penone, C., Perović, D.J., Purschke, O., Schall, P., Socher, S.A., Sonnemann, I., Tschapka, M., Tscharntke, T., Türke, M., Venter, P.C., Weiner, C.N., Werner, M., Wolters, V., Wurst, S., Westphal, C., Fischer, M., Weisser, W.W., Allan, E., 2016. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature* 540, 266–269. <https://doi.org/10.1038/nature20575>
- Hédli, R., Bernhardt-Römermann, M., Grytnes, J.-A., Jurasinski, G., Ewald, J., 2017. Resurvey of historical vegetation plots: a tool for understanding long-term dynamics of plant communities. *Applied Vegetation Science* 20, 161–163. <https://doi.org/10.1111/avsc.12307>
- Heinrichs, S., Schmidt, W., 2017. Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 years. *Applied Vegetation Science* 20, 271–281. <https://doi.org/10.1111/avsc.12255>
- Helm, A., Zobel, M., Moles, A.T., Szava-Kovats, R., Pärtel, M., 2015. Characteristic and derived diversity: implementing the species pool concept to quantify conservation condition of habitats. *Diversity and Distributions* 21, 711–721. <https://doi.org/10.1111/ddi.12285>
- Hooftman, D.A.P., Bullock, J.M., 2012. Mapping to inform conservation: A case study of changes in semi-natural habitats and their connectivity over 70 years. *Biological Conservation* 145, 30–38. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.09.015>
- IUCN, 2024. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 16. Prepared by the Standards and Petitions Committee. Downloadable from <https://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>
- Jandt, U., Bruelheide, H., Jansen, F., Bonn, A., Grescho, V., Klenke, R., Sabatini, F., Bernhardt-Römermann, M.,

- Blüml, V., Dengler, J., Diekmann, M., Doerfler, I., Döring, U., Dullinger, S., Haider, S., Heinken, T., Horchler, P., Kuhn, G., Lindner, M., Metzger, K., Müller, N., Naaf, T., Peppeler-Lisbach, C., Poschlod, P., Roscher, C., Rosenthal, G., Rumpf, S., Schmidt, W., Schratz, J., Schwabe, A., Schwartze, P., Sperle, T., Stanik, N., Storm, C., Voigt, W., Wegener, U., Wesche, K., Wittig, B., Wulf, M., 2022. More losses than gains during one century of plant biodiversity change in Germany. *Nature* 611, 512–518. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05320-w>
- Jung, V., Morel, L., Bonthoux, S., Chollet, S., 2021. Integrating species pools and abundance distribution in habitat conservation status assessment: A new index. *Ecological Indicators* 121, 107183. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107183>
- Julve, P., 1998. *baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France*. Version [7.15.2024]. Programme Catminat. URL <https://www.tela-botanica.org/projets/phytosociologie/porte-documents/>
- Just, A., Gourvil, J., Millet, J., Boulet, V., Milon, T., Mandon, I., Dutréne, B., 2015. SIFlore, a dataset of geographical distribution of vascular plants covering five centuries of knowledge in France: Results of a collaborative project coordinated by the Federation of the National Botanical Conservatories. *PhytoKeys* 47. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.56.5723>
- Kapfer, J., Hédl, R., Jurasinski, G., Kopecký, M., Schei, F.H., Grytnes, J.-A., 2017. Resurveying historical vegetation data – opportunities and challenges. *Applied Vegetation Science* 20, 164–171. <https://doi.org/10.1111/avsc.12269>
- Klimkowska, A., Van Diggelen, R., Bakker, J.P., Grootjans, A.P., 2007. Wet meadow restoration in Western Europe: A quantitative assessment of the effectiveness of several techniques. *Biological Conservation* 140, 318–328. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.08.024>
- Klinkovská, K., Sperandii, M.G., Knollová, I., Danihelka, J., Hájek, M., Hájková, P., Hroudová, Z., Jiroušek, M., Lepš, J., Navrátilová, J., Peterka, T., Petřík, P., Prach, K., Řehounková, K., Rohel, J., Sobotka, V., Vávra, M., Bruehlheide, H., Chytrý, M., 2025. Half a Century of Temperate Non-Forest Vegetation Changes: No Net Loss in Species Richness, but Considerable Shifts in Taxonomic and Functional Composition. *Global Change Biology* 31, e70030. <https://doi.org/10.1111/gcb.70030>
- Krause, B., Culmsee, H., Wesche, K., Bergmeier, E., Leuschner, C., 2011. Habitat loss of floodplain meadows in north Germany since the 1950s. *Biodivers Conserv* 20, 2347–2364. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-9988-0>
- Legendre, P., 2019. A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space–time surveys. *Ecology and Evolution* 9, 3500–3514. <https://doi.org/10.1002/ece3.4984>
- Martinez Arbizu, P., 2020. pairwiseAdonis : Comparaison multinationaux par paires avec Adonis. Version du package R 0.4.
- Maskell, L.C., Smart, S.M., Bullock, J.M., Thompson, K., Stevens, C.J., 2010. Nitrogen deposition causes widespread loss of species richness in British habitats. *Global Change Biology* 16, 671–679. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02022.x>
- McKinney, M.L., Lockwood, J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 450–453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)
- McNemar, Q., 1947. Note on the sampling error of the difference between correlated proportions or percentages. *Psychometrika* 12, 153–157. <https://doi.org/10.1007/BF02295996>
- Météo-France, 2024. Données climatologiques de base mensuelles [WWW Document]. URL <https://météo.data.gouv.fr/datasets/donnees-climatologiques-de-base-mensuelles/> (accessed 8.28.24).
- Mitchell, R.J., Hewison, R.L., Britton, A.J., Brooker, R.W., Cummins, R.P., Fielding, D.A., Fisher, J.M., Gilbert, D.J., Hester, A.J., Hurskainen, S., Pakeman, R.J., Potts, J.M., Riach, D., 2017. Forty years of change in Scottish grassland vegetation: Increased richness, decreased diversity and increased dominance. *Biological Conservation* 212, 327–336. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.027>
- Newbold, T., Hudson, L.N., Contu, S., Hill, S.L.L., Beck, J., Liu, Y., Meyer, C., Phillips, H.R.P., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2018. Widespread winners and narrow-ranged losers: Land use homogenizes biodiversity in local assemblages worldwide. *PLOS Biology* 16, e2006841. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2006841>
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M.D., Durand, S., Evangelista,

- H.B.A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M.O., Lahti, L., Martino, C., McGlenn, D., Ouellette, M.-H., Cunha, E.R., Smith, T., Stier, A., Braak, C.J.F.T., Weedon, J., 2025. *vegan: Community Ecology Package*.
- Pan, K., Marshall, L., de Snoo, G.R., Biesmeijer, J.C., 2024. Dutch landscapes have lost insect-pollinated plants over the past 87 years. *Journal of Applied Ecology* 1365-2664.14649. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14649>
- Petit, T., Martel, G., Vertès, F., Couvreur, S., 2019. Long-term maintenance of grasslands on dairy farms is associated with redesign and hybridisation of practices, motivated by farmers' perceptions. *Agricultural Systems* 173, 435–448. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2019.02.012>
- Prévosto, B., Kuiters, L., Bernhardt-Römermann, M., Dölle, M., Schmidt, W., Hoffmann, M., Van Uytvanck, J., Bohner, A., Kreiner, D., Stadler, J., Klotz, S., Brandl, R., 2011. Impacts of Land Abandonment on Vegetation: Successional Pathways in European Habitats. *Folia Geobot* 46, 303–325. <https://doi.org/10.1007/s12224-010-9096-z>
- R Core Team (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rahman, I.M.M., Khan, B.M., 2023. Physiological responses of wild grass *Holcus lanatus* L. to potentially toxic elements in soils: a review. *Environ Sci Pollut Res* 30, 54470–54482. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-26472-w>
- Regulation - 2078/92 - EN - EUR-Lex [WWW Document], n.d. URL <https://eur-lex.europa.eu/eli/reg/1992/2078/oj/eng> (accessed 5.6.25).
- Ridding, L.E., Watson, S.C.L., Newton, A.C., Rowland, C.S., Bullock, J.M., 2020. Ongoing, but slowing, habitat loss in a rural landscape over 85 years. *Landscape Ecol* 35, 257–273. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00944-2>
- Ross, L.C., Woodin, S.J., Hester, A.J., Thompson, D.B.A., Birks, H.J.B., 2012. Biotic homogenization of upland vegetation: patterns and drivers at multiple spatial scales over five decades. *Journal of Vegetation Science* 23, 755–770. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01390.x>
- Schils, R.L.M., Bufe, C., Rhymer, C.M., Francksen, R.M., Klaus, V.H., Abdalla, M., Milazzo, F., Lellei-Kovács, E., Berge, H., ten, Bertora, C., Chodkiewicz, A., Dămățircă, C., Feigenwinter, I., Fernández-Rebollo, P., Ghiasi, S., Hejduk, S., Hiron, M., Janicka, M., Pellaton, R., Smith, K.E., Thorman, R., Vanwalleghem, T., Williams, J., Zavattaro, L., Kampen, J., Derx, R., Smith, P., Whittingham, M.J., Buchmann, N., Price, J.P.N., 2022. Permanent grasslands in Europe: Land use change and intensification decrease their multifunctionality. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 330, 107891. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107891>
- Schott, C., Thomas, P., Mignolet, C., 2018. Dynamics of agricultural systems in France: Farms and regions have become more specialised since the 1970s. *Fourrages* 2018, 153–161.
- Sjoberg, D. 2021. *ggsankey*. [online] <https://github.com/davidsjoberg/ggsankey>
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *Journal of Environmental Management* 91, 22–46. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.07.005>
- Staude, I.R., Pereira, H.M., Daskalova, G.N., Bernhardt-Römermann, M., Diekmann, M., Pauli, H., Van Calster, H., Vellend, M., Bjorkman, A.D., Brunet, J., De Frenne, P., Hédli, R., Jandt, U., Lenoir, J., Myers-Smith, I.H., Verheyen, K., Wipf, S., Wulf, M., Andrews, C., Barančok, P., Barni, E., Benito-Alonso, J., Bennie, J., Berki, I., Blüml, V., Chudomelová, M., Decocq, G., Dick, J., Dirnböck, T., Durak, T., Eriksson, O., Erschbamer, B., Graae, B.J., Heinken, T., Schei, F.H., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Kudernatsch, T., Macek, M., Malicki, M., Máliš, F., Michelsen, O., Naaf, T., Nagel, T.A., Newton, A.C., Nicklas, L., Oddi, L., Ortman-Ajkai, A., Palaj, A., Petraglia, A., Petřík, P., Pielech, R., Porro, F., Puşcaş, M., Reczyńska, K., Rixen, C., Schmidt, W., Standovář, T., Steinbauer, K., Świerkosz, K., Teleki, B., Theurillat, J., Turtureanu, P.D., Ursu, T., Vanneste, T., Vergeer, P., Vild, O., Villar, L., Vittoz, P., Winkler, M., Baeten, L., 2022. Directional turnover towards larger-ranged plants over time and across habitats. *Ecology Letters* 25, 466–482. <https://doi.org/10.1111/ele.13937>
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65–66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- Török, P., Brudvig, L.A., Kollmann, J., N. Price, J., Tóthmérész, B., 2021. The present and future of grassland restoration. *Restoration Ecology* 29, e13378. <https://doi.org/10.1111/rec.13378>

- Wesche, K., Krause, B., Culmsee, H., Leuschner, C., 2012. Fifty years of change in Central European grassland vegetation: Large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biological Conservation* 150, 76–85. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.02.015>
- Williams, P., Gibbons, D., Margules, C., Rebelo, A., Humphries, C., Pressey, R., 1996. A Comparison of Richness Hotspots, Rarity Hotspots, and Complementary Areas for Conserving Diversity of British Birds. *Conservation Biology* 10, 155–174.
- Zimmermann, A., Britz, W., 2016. European farms' participation in agri-environmental measures. *Land Use Policy* 50, 214–228. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2015.09.019>
- Zobel, M., 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science* 27, 8–18. <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>
- Zolotova, E., Ivanova, N., Ivanova, S., 2023. Global Overview of Modern Research Based on Ellenberg Indicator Values. *Diversity* 15, 14. <https://doi.org/10.3390/d15010014>

Française d'Ecologie et d'Evolution (SFE²) and the “bourse mobilité” grant of the EGAAL doctoral school, obtained by Mathilde Dano in 2023.

Acknowledgements: The authors would like to thank Tanguy Doaré and Léo Drapier for their help in the field.

Declaration of Interest statement: The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationship that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Funding: This work was supported by three grants: the “Défis scientifiques” grant of the University of Rennes, obtained by Simon Chollet in 2022, the “bourse de campagne de terrain” grant of the Société

Partie B

III. L'approche par les couleurs pour visualiser les ressources florales et sensibiliser sur le déclin des communautés végétales

Cette courte section a été la toile de fond de ma présentation à « ma thèse en 180 secondes » lors de la finale régionale à Brest le 19 mars 2024. Une description de l'évènement et le visuel présenté sont disponibles en annexes (Illustration 6-2; Matériel supplémentaire).

Contexte. La vision et les couleurs constituent l'un des stimuli sensoriels les plus puissants dans la perception et l'affect pour les humains (Samsel, 2018) et jouent également un rôle très important pour les pollinisateurs. Par exemple, l'esthétique et l'expérience sensorielle d'un paysage peuvent susciter des émotions et alimenter une réflexion écologique chez l'humain (Parsons & Daniel, 2002). Chez les pollinisateurs, la communication par les couleurs structure fortement leurs interactions avec les plantes à fleurs (Renoult *et al.*, 2014 ; Binkenstein *et al.*, 2013). Dans un contexte de dégradation des milieux naturels, cette brève communication visait à sensibiliser le public en mettant l'accent sur les conséquences sensorielles d'une perte de biodiversité. Cette approche reposait sur l'hypothèse selon laquelle le déclin de la diversité végétale pourrait se traduire par une réduction de la diversité des couleurs dans ces milieux naturels.

Méthode. L'analyse s'est basée sur les relevés de végétation des prairies (n=192). Les couleurs des inflorescences correspondent aux valeurs qualitatives attribuées par Julve (1998). La richesse en couleurs (i.e. nombre de coloris d'inflorescence différents) au sein des communautés a été calculée et comparée statistiquement entre les deux époques. Ensuite, les couleurs dominantes d'inflorescences ont été examinées en comparant leurs abondances totales entre deux époques (une époque historique datant des années 1970 et une époque actuelle correspondant aux années 2020).

Résultats. Un déclin significatif de la richesse en couleurs des inflorescences a été identifié entre les époques (Figure 4.9A). En se focalisant uniquement sur les couleurs dominantes des

inflorescences, plusieurs tendances significatives apparaissent ($\chi^2 = 5805,5$; $p\text{-value} < 0,05$; Figure 4.9B). La proportion d'espèces à inflorescence verte augmente significativement, alors que les inflorescences jaunes, blanches, marrons ou bleues diminuent (Figure 4.9B). Les couleurs noires et roses restent stables entre les deux époques (Figure 4.9B). Ces résultats ont servi de base à un visuel illustrant à la fois la perte de richesse globale et les changements colorimétriques observés dans les communautés prairiales en quatre décennies (Figure 4.9C).

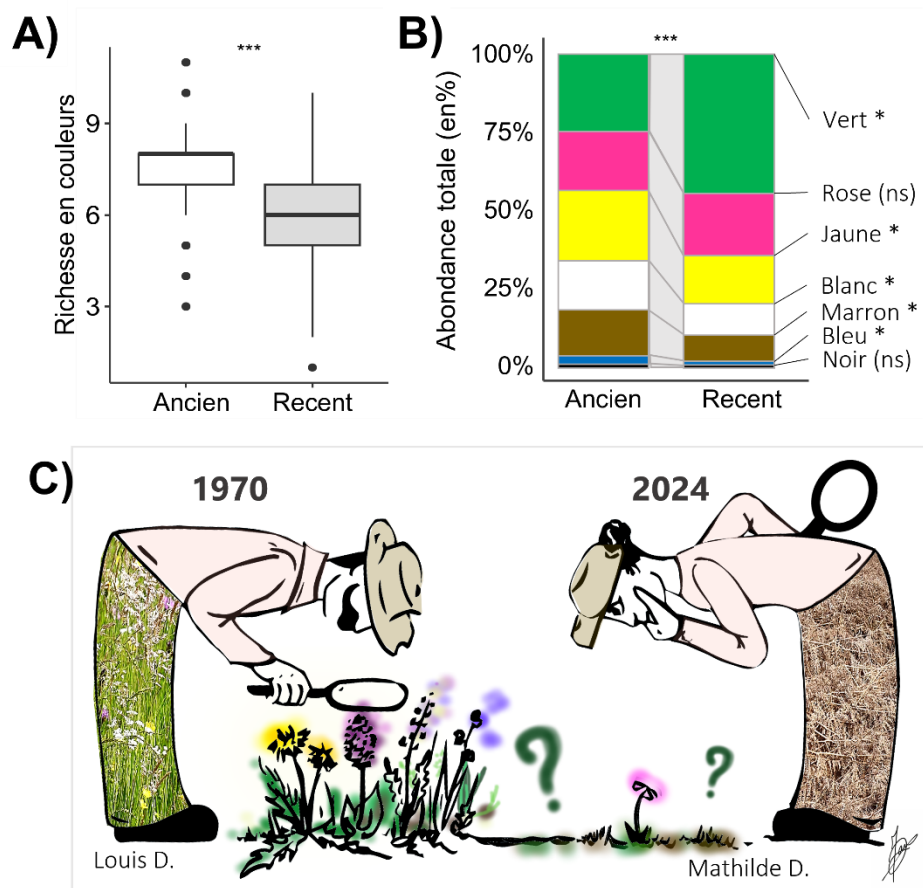


Figure 4.9 : Evolution des couleurs dans les prairies résiduelles : A) Boxplot montrant la richesse en couleurs des inflorescences des communautés végétales et B) évolution des proportions d'abondance totale des couleurs dominantes des inflorescences entre la période historique et la période actuelle. Les différences significatives (indiquées par des étoiles) ont été obtenues avec un test non paramétrique de Wilcoxon apparié (A) et avec un test du χ^2 suivi de comparaisons deux-à-deux (B). C) Extrait du visuel utilisé pour présenter cette thèse à l'évènement « MT180 » (dessin © M. Dano).

Discussion. Le recul des plantes à fleurs représente à la fois une cause et une conséquence du déclin des pollinisateurs (Pan *et al.*, 2024). La raréfaction des ressources florales réduit l'attractivité des habitats pour les insectes pollinisateurs, limitant ainsi la pollinisation et le maintien des populations florales (Moquet *et al.*, 2017 ; Wesche *et al.*, 2012). L'augmentation

des inflorescences vertes correspond à la dominance des poacées dans les écosystèmes prairiaux. La relative stabilité de la proportion d'espèces à inflorescences roses peut s'expliquer par les espèces favorisées par la culture fourragère (*e.g.* *Trifolium* ; Agreste, 2024) ou par les perturbations (*e.g.* *Epilobium*, *Cirsium*, etc. ; *e.g.* Tiley, 2010).

Ces observations concordent avec des analyses plus détaillées menées sur les couleurs florales telles qu'elles sont perçues par les abeilles (*i.e.* réflectance ; Binkenstein *et al.*, 2013). Il a été montré en Allemagne que l'intensification de l'usage des terres dans les prairies tempérées réduit la diversité des couleurs florales et modifie, par exemple, la proportion de fleurs blanches (Binkenstein *et al.*, 2013). De tels changements affectent les interactions plantes pollinisateurs, suggérant que la variation des couleurs florales constitue un indicateur sensible des effets de l'occupation des sols sur les écosystèmes prairiaux (Binkenstein *et al.*, 2013).

Pour approfondir ces résultats préliminaires, il serait intéressant d'étudier l'évolution des traits floraux (*e.g.* morphologie de la fleur – taille et profondeur de la corolle, forme, orientation, etc. –, qualité et quantité de nectar, phénologie, etc.), en mobilisant des bases de données spécialisées (*i.e.* base de trait FReD, « Floral reflectance database » ; Arnold *et al.*, 2008), ce qui permettrait de documenter les changements de végétation. Parallèlement, l'analyse des réseaux plantes-pollinisateurs permettrait de préciser l'impact des déclin de végétation et de pollinisateurs sur la structure des communautés écologiques (*e.g.* base EuPPollNet « European Plant-Pollinator Networks » ; Lanuza *et al.*, 2025).

Enfin, les émotions et la perception visuelle jouent un rôle central pour établir un lien entre les humains et la nature (Hinds & Sparks, 2011). En mettant en avant la diversité et les couleurs florales, il est possible de renforcer l'attachement du public aux milieux naturels et de soutenir des initiatives de préservation. Ainsi les plantes à fleurs bleues et violettes recevaient davantage de financement que les autres espèces végétales (Adamo *et al.*, 2022). Cependant, cette valorisation de l'attrait visuel peut aussi engendrer un biais de conservation à grande échelle. Les espèces plus attractives sont privilégiées dans les efforts de conservation, au détriment des espèces moins attrayantes mais potentiellement menacées (Adamo *et al.*, 2022).

Partie C

IV. Evolution de la diversité fonctionnelle des prairies

Cette section est le résultat de ma mobilité vers le laboratoire CIDE (« Centro de Investigaciones sobre la DEsertificación ») à Moncada près de Valencia en Espagne. Cette mobilité a été permise grâce à la bourse mobilité de l'école doctorale EGAAL obtenue la même année. Le chercheur Francesco De Bello et son équipe m'ont accueillie du 04/03/2024 au 15/03/2024. Cette étude a été présentée au congrès de la Société Française d'Ecologie et d'Evolution (SFE²) à Lyon en octobre 2024.

Cet article vise à contextualiser les changements temporels de la diversité fonctionnelle observée, par rapport au pool potentiel des espèces des sites étudiés, afin d'évaluer l'état de conservation des communautés et d'anticiper leurs réponses futures aux changements environnementaux. Une brève synthèse en français est proposée en amont de l'étude préliminaire rédigée en anglais (d'après mes échanges avec Francesco De Bello) en pages 136-145. Ce travail est une amorce à de futures perspectives de recherches qui pourront viser à approfondir les tendances ainsi observées.

4.1. Synthèse en français « Dévoiler les tendances en matière de simplification des prairies : aperçu des nouvelles enquêtes et des perspectives des pools d'espèces »

La diversité fonctionnelle, définie comme la variété de traits écologiques influençant le fonctionnement des écosystèmes, constitue un indicateur clé de la résilience des prairies face aux perturbations. Les approches classiques basées sur la comparaison entre diversité fonctionnelle observée et modèles aléatoires présentent toutefois des limites, car les processus abiotiques et biotiques (comme la compétition) peuvent produire des signaux similaires (De Bello *et al.*, 2010). Pour surmonter cela, un cadre conceptuel récent propose d'intégrer le « pool d'espèces » régional (De Bello *et al.*, 2010), incluant la « diversité sombre » (espèces absentes localement mais écologiquement adaptées), afin de distinguer convergence ($FD_{comm} < FD_{pool}$) et divergence fonctionnelle ($FD_{comm} > FD_{pool}$).

Cette étude vise à appliquer ce cadre conceptuel aux prairies tempérées du Massif Armoricain. Les prairies de cette région ont drastiquement décliné depuis les années 1970. La surface des prairies permanentes a régressé de près de 70 % en raison de l'intensification agricole, de la conversion en terres arables ou de la déprise agricole. Dans ce contexte, cette étude vise à analyser l'évolution de la diversité de communautés prairies à partir de leur diversité observée et de leur diversité potentielle. L'analyse de relevés historiques (1970s) comparés à des rééchantillonnages récents (2020s) montre :

- *Un recul taxonomique* : perte d'environ 34 % des espèces et augmentation de l'incomplétude des communautés végétales prairiales. La diversité sombre révèle toutefois un potentiel de restauration.
- *Une simplification de la diversité fonctionnelle* : le MPD (dissimilarité moyenne par paire) a augmenté, suggérant la disparition d'espèces redondantes, alors que l'indice de Rao est resté stable, indiquant une compensation par des changements d'abondance. Les communautés actuelles présentent ainsi une plus forte unicité fonctionnelle, mais une résilience potentiellement amoindrie.
- *Une transformation de la composition fonctionnelle* : contrairement à l'hypothèse initiale d'une dominance de stratégies « acquiescentes », les traits indiquent une tendance vers des espèces plus hautes et à feuilles denses (stratégies conservatrices), probablement en raison de certaines poacées, favorisées par la fertilisation et la compétition pour la lumière.

- *Divergence biotique par rapport à la diversité sombre* : La comparaison avec la diversité sombre révèle une divergence fonctionnelle croissante, interprétée comme une différenciation des niches facilitant la coexistence, mais excluant les espèces moins compétitives, souvent petites, peu clonales et à feuilles tendres.

Les prairies armoricaines subissent une simplification taxonomique associée à une divergence fonctionnelle, processus typiques des écosystèmes semi-naturels soumis à l'intensification agricole et aux changements d'usage des terres. Ces tendances peuvent être expliquées par l'augmentation de la disponibilité en nutriments qui engendre une diminution de la richesse en espèces et une augmentation de la compétition. Il est également possible que ces tendances soient liées à une fragmentation relativement récente du paysage ou des signes précoces de déprise agricole, malgré l'exclusion des prairies historiques dégradées. Ces résultats soulignent à la fois une dégradation écologique et un potentiel de restauration, et encouragent à intégrer la diversité sombre et la dimension phylogénétique pour orienter les stratégies de conservation et de gestion durable.

Cette approche préliminaire fournit des résultats encourageant une étude plus approfondie de l'évolution de la diversité taxonomique et fonctionnelle au sein des prairies au cours du temps.

4.2. « Unveiling grassland simplification trends: insights from resurveys and species pool perspectives »

4.2.1. Abstract

Abstract. Temporal changes in plant biodiversity serve as critical indicators of vegetation response to global change drivers. However, these observed shifts only capture a fraction of the broader temporal trends. To comprehensively assess the conservation status and anticipate future responses to environmental changes, it's essential to contextualize observed biodiversity changes with respect to the potential species pool of given sites. This study addresses this gap by employing a resurvey approach across 192 grassland plots over a minimum period of 38 years. Species pool were assessed by novel hypergeometric method based on species co-occurrence. Through taxonomical and trait-based analyses, the study reveals a decline in species diversity and completeness with respect to the potential species pool. Moreover, evidence points to a significant rise in functional uniqueness among species, indicating a

potential decline in system redundancy. These findings indicate a transition towards a simplified ecosystem, potentially reducing resilience to environmental changes. The study underscores the importance of integrating the potential species pool into assessments of temporal biodiversity shifts to gain a more nuanced understanding of ecosystem dynamics and inform effective conservation strategies.

4.2.2. Introduction

Functional diversity is defined as “the value and range of those species and organismal traits that influence ecosystem functioning” (Tilman, 2001). High functional diversity may represent essential insurance for resilience of functions to changes in agrosystems. Classical approaches generally compare observed functional diversity within communities to random expectations, interpreting convergence as evidence of abiotic filtering and divergence as evidence of biotic processes (De Bello *et al.*, 2012). Yet, biotic interactions such as competition may generate either pattern: exclusion of ecologically similar species promotes divergence, while exclusion of weaker competitors promotes convergence (De Bello *et al.*, 2012). As a result, such approaches cannot reliably separate abiotic from biotic drivers, nor detect cases in which their effects offset one another.

A recent framework addresses this limitation by explicitly incorporating the species pool. This approach compares observed community functional diversity (FD_{comm}) with that expected from the potential community pool, or dark diversity (FD_{pool})—the set of ecologically suitable species that are absent from a site but present in the surrounding region, constrained only by dispersal or environmental filters (Lewis *et al.*, 2017; De Bello *et al.*, 2012; Pärtel, 2011). Within this framework, trait convergence occurs when $FD_{comm} < FD_{pool}$, reflecting the selection of particular functional attributes, while divergence occurs when $FD_{comm} > FD_{pool}$, indicating the selection of dissimilar traits. Convergence typically reflects competitive exclusion, whereas divergence facilitates coexistence through niche differentiation (MacArthur & Levins, 1967).

We apply this framework to temperate grasslands, ecosystems of high biodiversity that are among the most threatened in Europe (Schils *et al.*, 2022; Bosh *et al.*, 2020). Since the 1970s, permanent grasslands in northwestern France have declined by nearly 70% (Agreste, 2024), largely through conversion to cropland, urban expansion, and abandonment. These changes have simplified plant communities and altered ecosystem functioning, leading to losses of

species richness and ecosystem services (Schils *et al.*, 2022). Under intensive agriculture, increased anthropogenic disturbance often favors disturbance-tolerant species that dominate through similar traits, excluding less competitive taxa and driving functional convergence (Mouillot *et al.*, 2013; Grime, 2006).

Here, we use a long-term vegetation resurvey (1970s–2020s) to track changes in both observed and dark diversity in grasslands. Specifically, we ask (1) how species richness, functional diversity, and dominant traits of observed communities have changed over time, and (2) how these patterns compare to dark diversity, providing insight into taxonomic and functional completeness and mechanisms of community assembly. We hypothesize that grassland communities have become less functionally diverse, with increasing convergence and an overrepresentation of acquisitive-strategy species promoted by agricultural intensification and associated disturbances.

4.2.3. Material and methods

Study area. The study area is located in the Armorican massif (north-western France). This natural geographical area is characterized by acidic soils (granite, schist and sandstone; Clément & Touffet, 1990) and by an Atlantic climate dominated by oceanic influences (Corillon, 1971). Annual rainfall is distributed throughout the year (800-1200mm/year), with a narrow temperature range (8.5°C-15°C; Météo-France, 2024). In the Armorican Massif, grasslands represent semi-natural habitats, shaped and maintained by a long history of traditional farming practices (*e.g.*, grazing, mowing; David, 2014). Since the 1970s, agricultural intensification has led to land consolidation (Alignier & Baudry, 2015) and fertilisation (Gaudnik *et al.*, 2011), while some plots were abandoned and subsequently overgrown following management cessation. This study focuses on historical grasslands that have been continuously maintained; fields showing signs of abandonment were excluded. Previous research has documented the degradation of these grasslands, notably through the increasing abundance of nitrophilous species.

Vegetation resurvey. We conducted a long-time resurvey study of 192 semi-permanent vegetation plots (as defined by Kapfer *et al.*, 2017) to assess changes in grassland communities between two time periods. Historical surveys were realized in different types of grassland habitat throughout the region from 1976 to 1983. All historical plots were resampled between

2021 and 2024, during the optima vegetation period and using the same historical plot areas (size ranging from 9 to 400 m²). Plots were relocated using precise indications from original document, annotated paper maps, or GPS coordinates. Species abundances were recorded following Braun-Blanquet *et al.* (1932) cover-abundance classes. Taxonomic standardization across datasets was achieved using the TaxRef v16 taxonomic reference system (TaxRef, 2022).

Species pool. To assess changes in vegetation over time, we considered two species pools for each sampling period: the observed community and the potential community of each plot (dark diversity). The observed community comprised all species present in a plot, while the dark diversity corresponded to species absent from a plot but ecologically suitable and present in the surrounding region (Pärtel, 2011). Dark diversity was estimated using a hypergeometric co-occurrence method, with species relative abundance (Carmona & Pärtel, 2021).

This method calculates the probability of a species occurring at a site compared to random expectations (Veech, 2013). The probability of a species being in the dark pool was calculated with the package « DarkDiv » (Carmona & Pärtel, 2021). Species absent from a plot but with a probability > 0.95 of being part of the dark pool were included in dark species richness. This conservative threshold avoids uncertainty associated with probabilities close to 0.5, which may reflect either true ecological absence or lack of information (Carmona & Pärtel, 2021).

Taxonomic changes were assessed using observed species richness (*i.e.*, the number of species present) and the community completeness index ($\log(\text{observed richness}/\text{dark richness})$), which reflects the degree of community saturation (Pärtel *et al.*, 2013). Community completeness quantifies the extent to which the biodiversity potential realizes the site-specific potential of the regional species pool (Pärtel *et al.*, 2013).

Functional traits. We analyzed five functional traits that capture different aspects of plant ecological strategies and community functional structure (Díaz *et al.*, 2016). Specific leaf area (SLA, mm² g⁻¹) and leaf dry matter content (LDMC, mg g⁻¹) are associated with the leaf economic spectrum (Wright *et al.*, 2004), distinguishing fast-growing, competitive species (acquisitive strategy) from slow-growing, conservative species (Reich, 2014). SLA is related to photosynthetic rate, relative growth rate, and nutrient use efficiency, whereas LDMC is linked to tissue density, physical resistance, and stress tolerance.

Seed mass (in mg) included due to its relationships with dispersal, germination rates and natural regeneration (Bonilla-Valencia *et al.*, 2022). Vegetative plant height (in m) was considered as a proxy for competitive ability for light and space (Bonilla-Valencia *et al.*, 2022).

The clonal index (CI), obtained from the CLO-PLA database (Klimešová *et al.*, 2017), was calculated the sum of ordinal values of multiplication rate (*i.e.* shoots per mother shoot per year) and lateral spread (clonal growth length per year) (Klimešová *et al.*, 2017). CI serves as a proxy for clonal growth response to environmental change and is linked to the competitive ability (Klimešová *et al.*, 2011).

Traits values were obtained with LEDA database for SLA, LDMC and PH, with Lososová *et al.* (2023) for SM and CLO-PLA database (Klimešová *et al.*, 2017) for CI. We ensured that over 95% of the plant cover in the plots had trait values. We calculated the community weighted mean (CWM) for each trait for each plot in each period for the observed community and the potential community

Functional diversity. Functional diversity was quantified using two complementary indices: Rao's quadratic entropy (Rao index) and the mean pairwise dissimilarity index (MPD). MPD index (Mean Pairwise Dissimilarity) estimates the expected trait dissimilarity between two randomly selected species within a set, based on presence/absence data and is independent of species richness (De Bello *et al.*, 2012).

Rao's index, which incorporates species abundance, measures the average functional dissimilarity between two randomly selected individuals, reflecting the dispersion of species around the community centroid. Rao's index is formulated as follows:

$$Rao = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j$$

Where d_{ij} is the functional distance between species i and j , p_i et p_j are the relative abundance values of species i and j , and S is the total number of species in the community. This is a widely used index, but it is dependent on species richness.

Both indices were calculated from a Gower dissimilarity matrix (function `gowdis`, FD package) derived from the species' functional traits. A weighting factor of 0.5 was applied to SLA and LDMC to balance their contribution to the analysis.

Functional trait completeness was evaluated by comparing observed and dark functional diversity values. For each trait or index, we calculated log-ratios (observed/dark diversity). Log-ratios center values around zero: values near zero indicate no deviation, positive values indicate higher observed than potential diversity, and negative values indicate the opposite. One sampled t-tests were used to test whether log-ratios differed significantly from zero. For Rao's index, which is strongly influenced by species richness, null model standardization was applied ($SES = (\text{observed} - \text{mean of random}) / \text{standard deviation of random}$, based on 999 permutations). All analyses were conducted using the R-package "picante" (Kembel *et al.*, 2010) and "FD" (Laliberté *et al.*, 2014).

4.2.4. Results

For the observed community, the analyses revealed a significant decline of species richness. Functional diversity, as measured by mean pairwise dissimilarity (MPD), increased, while Rao's quadratic entropy showed no significant response (Figure 4.10A). The trait analyses revealed that leaf dry matter content (LDMC) and plant height increased significantly (Figure 4.11A). No effect was detected on specific leaf area (SLA), seed mass and clonal index (Figure 4.11A).

The analysis of the log-ratios between observed and potential values (value of dark diversity) showed significant trends. The completeness index indicated that communities became more incomplete than the historical situation (Figure 4.10B). The log-ratio of MPD and the SES increased significantly and became no different from zero (Figure 4.10B). Among the log-ratios of individual plant traits, several showed positive responses: the log-ratio of leaf dry matter content (LDMC) and plant height were greater than zero and increased between the two-sampling period and became greater than zero (Figure 4.11B). No significant differences between the two-sampling periods were detected for specific leaf area (SLA), seed mass and clonal index. Nonetheless, for both sampling period, log-ratio of SLA and seed mass were greater than zero and log-ratio of clonal index were lower than zero (Figure 4.11B)

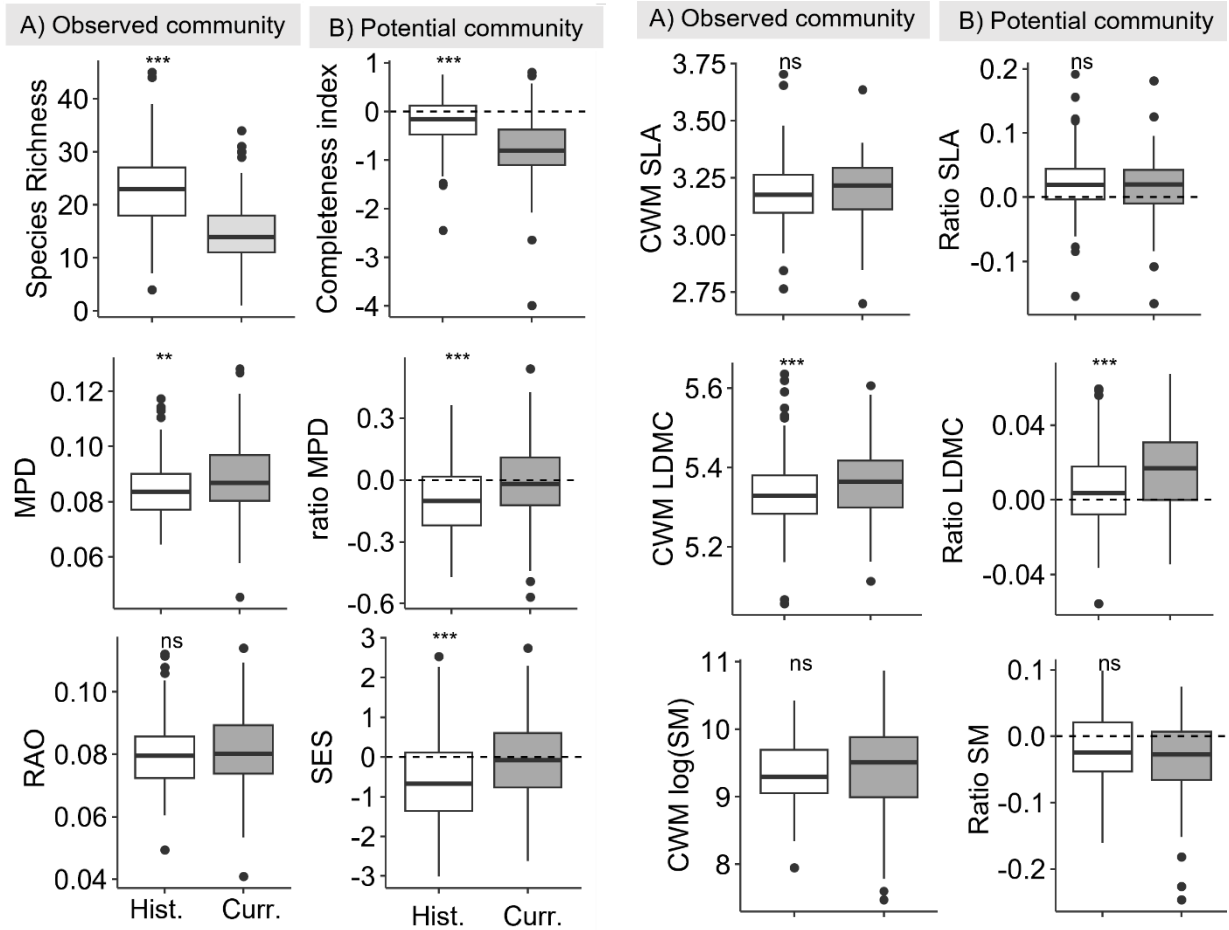


Figure 4.10 : Boxplots showing the temporal changes between the two-sampling period (historical in white and current in grey) in (A) the observed community—measured as species richness, functional diversity (mean pairwise dissimilarity, MPD), and Rao’s quadratic entropy—and (B) the log-ratio of observed community to dark diversity for species richness – which corresponded to the completeness index), MPD, and the standardized effect size (SES) of Rao’s quadratic entropy relative to a null expectation. Significant differences were tested with paired t-tests with Bonferroni correction.

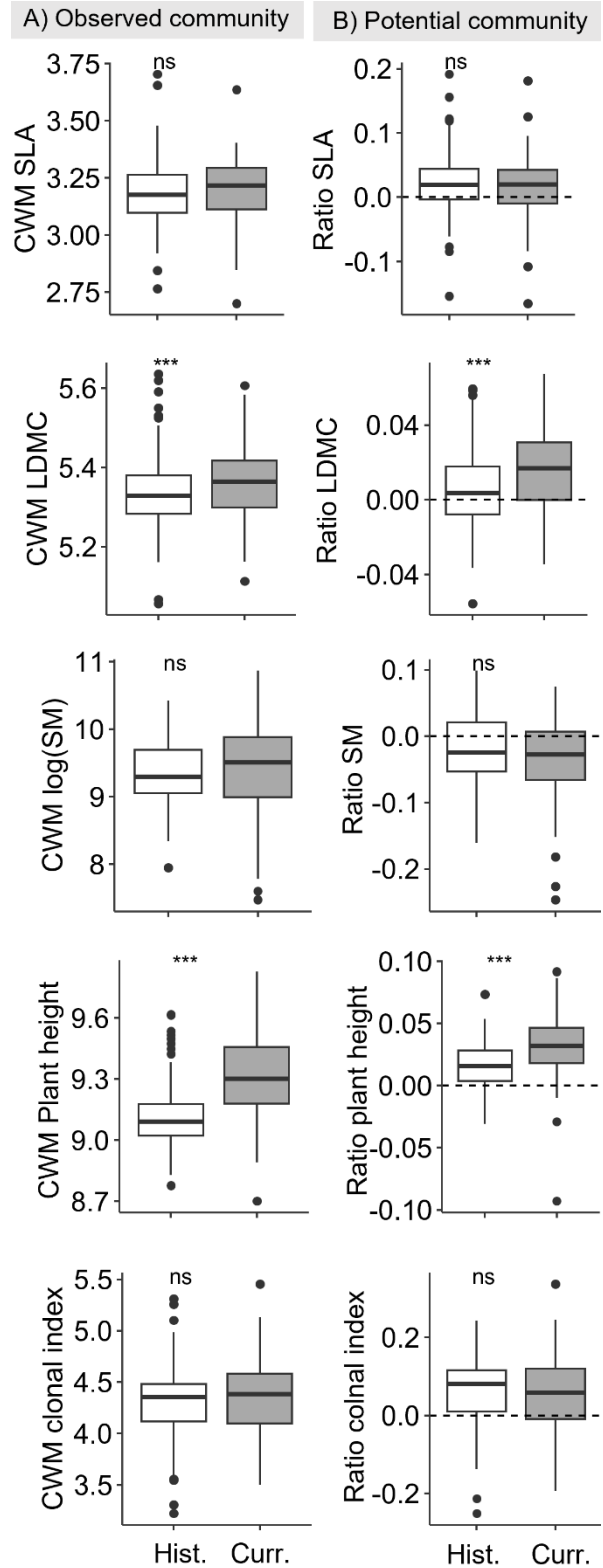


Figure 4.11 : Boxplots showing temporal changes between the two-sampling period (historical in white and current in grey) in (A) the observed community—quantified for specific functional traits: specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), log(plant height+10), log(seed mass+10), and clonal index—and (B) the log-ratio of observed to dark-diversity values for the same traits. Significant differences were assessed using paired t-tests with Bonferroni correction.

4.2.5. Discussion

Changes in the taxonomic diversity of grasslands.

Our results showed a substantial decline in species richness over the past four decades (–34%), consistent with patterns reported in other European grasslands (Kindermann *et al.*, 2024; Diekmann *et al.*, 2019). Analyses of dark diversity revealed a marked increase in community incompleteness between survey periods. Such reductions in completeness are typically associated with the intensification of human activities, which constrain colonization and establishment of species adapted to semi-natural habitats (Pärtel *et al.*, 2025; Ronk *et al.*, 2015). This pattern indicates ecological degradation with potential consequences for ecosystem functioning (Pärtel *et al.*, 2025). At the same time, the persistence of species within the dark diversity highlights unrealized biodiversity potential, pointing to opportunities for restoration and conservation (Chollet *et al.*, 2025; Noreika *et al.*, 2020; Lewis *et al.*, 2017; Pärtel *et al.*, 2011). Both contemporary and historical local factors are known to influence biotic interactions and limit species coexistence (Belinchon *et al.*, 2020). Community completeness and colonization potential depend strongly on landscape configuration, including habitat area and connectivity (Belinchon *et al.*, 2020; Pursche *et al.*, 2012). In our study region, recent land-use changes have increased habitat isolation and reduced grassland extent (Alignier & Baudry, 2018), limiting colonization by potential species that could otherwise buffer richness loss and thereby lowering completeness. Further investigation of historical management and surrounding landscape structure would help clarify the role of these factors in shaping present-day community composition.

Changes in the functional diversity of grasslands

Beyond the decline in species richness, we found that mean functional dissimilarity (MPD) increased, indicating that the species persisting today are more functionally distinct. This pattern suggests the loss of functionally redundant species. The stability of Rao's index—which incorporates species abundances—implies that shifts in dominance buffered this loss, with abundant species maintaining overall functional structure. However, this structure now depends on a reduced number of species, conferring higher functional uniqueness but potentially lowering resilience to disturbance (Reich *et al.*, 2012).

Historically, functional diversity (MPD, Rao) was lower than both dark diversity and null expectations, reflecting functional incompleteness. Dark diversity included species with highly dissimilar traits that could recolonize sites following disturbance. In contrast, contemporary communities no longer differ significantly from null expectations, pointing to an erosion of latent functional diversity and increased vulnerability of present-day grasslands.

Changes in the functional composition of communities

Although communities dominated by acquisitive strategies were expected, functional trait analyses revealed a shift toward taller species with denser leaves, *i.e.*, more conservative strategies. This trend may reflect high nutrient and water availability in humid and mesic grasslands (Padullès Cubino *et al.*, 2021), where light competition and stress tolerance become key drivers. Experimental studies show that CWM LDMC increases and CWM SLA decreases under intensified land use, often due to a higher proportion of graminoids and a decline in legumes (Walter *et al.*, 2014). Certain grasses promoted by agricultural intensification (*e.g.*, *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *Lolium arundinaceum*) exhibit higher LDMC than herbaceous species (Walter *et al.*, 2024; Cruz *et al.*, 2002). Similar patterns have also been linked to reduced management intensity (Louault *et al.*, 2017; Pakeman *et al.*, 2017; Mason *et al.*, 2012; Garnier *et al.*, 2007). In our study, humid grasslands were exposed to high nutrient enrichment (Gaudnik *et al.*, 2011), and although abandoned plots were excluded, some trends may reflect early signs of reduced management.

Comparison with dark diversity revealed predominantly biotic trait divergence. Except for CWM seed mass, observed trait values were higher than in dark diversity, consistent with increased niche differentiation promoting stable coexistence (MacArthur & Levins, 1967). Competitive interactions drive limiting similarity in resource acquisition and use (Laliberté *et al.*, 2013; Mason *et al.*, 2011). Divergence increased between resurvey periods for LDMC and plant height, suggesting that nutrient enrichment favored species with stronger competitive abilities. Missing species in dark diversity were generally smaller, less clonal, with softer leaves and larger seeds, indicating poorer competitive ability in nutrient-rich environments. Similar findings in dry grasslands in the Czech Republic were attributed to dispersal limitation (Belinchon *et al.*, 2020). Further investigation of historical and current landscape context would clarify the role of connectivity and local environment in shaping dark diversity. These results are preliminary and

highlight the need for more detailed trait analyses across grassland types along moisture and management gradients (Louault *et al.*, 2017; Grime, 2006).

Conclusion and insights

Overall, our study shows taxonomic simplification coupled with functional divergence, patterns typical of semi-natural grasslands under use-related pressures. Incorporating landscapes analysis and phylogenetic diversity analyses could further explain species abundances in humid and mesic grasslands (*e.g.*, Central Europe; Belinchon *et al.*, 2020; Padullès Cubino *et al.*, 2021). These findings provide an exploratory framework for investigating multi-decadal taxonomic and functional changes in grasslands and inform conservation and restoration strategies.

CHAPITRE 4 : POINTS A RETENIR

- ⇒ Un tiers des prairies armoricaines a disparu depuis 50 ans.
- ⇒ Le boisement (plantation ou succession naturelle) est le principal changement d'utilisation des terres observé.
- ⇒ L'état de conservation des prairies restantes n'est pas en bon état.
- ⇒ Les pertes d'espèces, principalement des rares, sont plus importantes que les gains d'espèces, principalement des espèces tolérantes aux perturbations.
- ⇒ Les changements de composition floristique révèlent une convergence des prairies, marquée par la perte des contrastes environnementaux.
- ⇒ Un déclin significatif de la richesse en couleurs des inflorescences a été identifié entre les époques.
- ⇒ La simplification fonctionnelle des prairies tend à indiquer une fragilité de ces milieux.

CHAPITRE V : EVALUER LES HABITATS NATURELS AVEC LA DIVERSITE SOMBRE



I. Introduction du chapitre

Dans un contexte de crise de la biodiversité et de dégradation des écosystèmes, il est primordial de mettre en place des mesures de conservation et de restauration (Ceballos *et al.*, 2015). Toutefois, la diversité des approches et des questions en restauration écologique complexifie la planification des actions (Török & Helm, 2017). Dans ce contexte, il est essentiel de fournir aux gestionnaires des outils robustes et opérationnels.

Dans ce but, deux cadres théoriques ont été proposés afin d'évaluer plus finement l'état de conservation et le potentiel de restauration des habitats en s'appuyant sur le concept de « pool d'espèces spécifiques à l'habitat ». Ce dernier concept regroupe l'ensemble des espèces d'une région qui peuvent potentiellement occuper un site donné en raison de conditions écologiques appropriées (Zobel, 2016 ; Zobel *et al.*, 1998 ; Pärtel *et al.*, 1996). De façon opérationnelle, il peut être assimilé à la liste des « espèces typiques » attendues dans un habitat en l'absence de dégradation (Jung *et al.*, 2021). Sur cette notion de pool dit « filtré », il est possible de distinguer les espèces typiques des « non-typiques » au sein des communautés observées, ce qui permet d'évaluer l'état de conservation des sites (Jung *et al.*, 2021). Dans le prolongement du concept de pool d'espèces spécifique à l'habitat, la diversité sombre (« *dark diversity* ») désigne les espèces écologiquement adaptées et présentes dans une région, mais actuellement absentes d'un site donné (Pärtel *et al.*, 2011). Son estimation permet de mesurer la complétude d'une communauté, c'est-à-dire la proportion de toutes les espèces appropriées attendues qui sont effectivement présentes sur un site (Pärtel *et al.*, 2025 ; Pärtel *et al.*, 2013). Cette mesure traduit ainsi le potentiel de restauration en identifiant quelles espèces manquantes – encore présentes à l'échelle régionale – pourraient théoriquement recoloniser un site (Lewis *et al.*, 2017 ; Moeslund *et al.*, 2017).

Ce dernier chapitre est axé sur l'article publié dans *Ecological indicator* et sur une étude de cas en français adaptée aux données de la thèse.

II. Diversité sombre et pool d'habitat : une approche combinée

Cette section correspond à l'article scientifique « Dark diversity and habitat conservation status: Two sides of the same coin for conservation and restoration? » publié dans *Ecological indicators* en janvier 2025. Une synthèse rédigée en français est proposée en amont de l'article placé pages 153-161.

Mots-clés : *Complétude ; Diversité sombre ; Etat de conservation de l'habitat ; Landes ; Pool d'espèce spécifique à l'habitat ; Prairies*

2.1. Synthèse en français de l'article

L'article cherche à évaluer l'intérêt d'utiliser la diversité observée et la diversité sombre dans le cadre du pool d'espèces spécifique à l'habitat dans le contexte de la conservation des milieux naturels

2.1.1. Restreindre la diversité sombre au pool d'espèces spécifique à l'habitat

[Figure 1-Article] Plusieurs méthodes ont été proposées afin d'estimer cette diversité sombre, notamment des méthodes basées sur la co-occurrence des espèces (*e.g.* méthode hypergéométrique ; Carmona & Pärtel, 2021). Cependant, ces calculs ne prennent pas en compte le pool d'espèces spécifiques à l'habitat ce qui entraîne notamment une surestimation de la diversité sombre d'un point de vue de la conservation. Par exemple, un milieu naturel dégradé va abriter à la fois des espèces typiques et des espèces non typiques. Comme, les méthodes de co-occurrence prédisent pour chaque espèce observée toutes les espèces avec lesquelles elle coexiste habituellement, dans le cas de cet habitat dégradé, la diversité sombre va inclure à la fois des espèces typiques (souhaitées pour la conservation) et des espèces non-typiques indésirables. Cette prédiction d'espèce non typiques engendre alors une surestimation de la diversité sombre et réduit l'intérêt de cette approche pour les praticiens de la conservation et de la restauration.

[Figure 3-Article] Cette inclusion d'espèces non typiques réduit la pertinence des résultats pour la gestion et la restauration des habitats. Même un site en bon état de conservation, *i.e.* avec peu d'espèces non typiques, peut présenter une diversité sombre élevée. Cependant, sans filtration des espèces, cette diversité sombre sera en grande partie constituée d'espèces non typiques, ce qui limite sa pertinence pour orienter les actions de conservation vers les espèces

réellement caractéristiques de l'habitat. Ainsi, l'une des problématiques est d'adapter la diversité sombre aux problématiques de la conservation. Il convient donc de filtrer la diversité sombre, si l'objectif est de se concentrer sur les espèces typiques.

2.1.2. Complémentarité entre la diversité observée et la diversité sombre dans l'évaluation de l'état de conservation

[Figure 2 Article] L'analyse combinée de la composition observée et de la diversité sombre constitue une approche complémentaire pour guider les actions de conservation. Elle permet non seulement d'évaluer l'état de conservation des habitats mais également de hiérarchiser les sites selon le potentiel de recolonisation des espèces absentes (Figure 5.1 ; Lewis *et al.*, 2016).

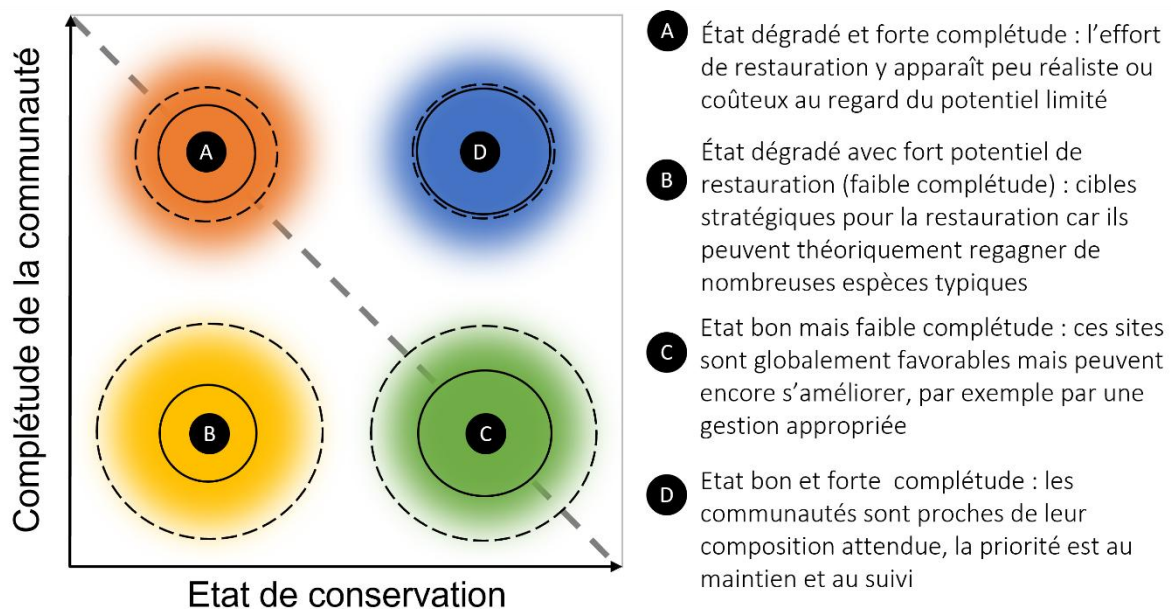


Figure 5.1 : Cadre conceptuel permettant d'évaluer conjointement l'état de conservation et le potentiel de restauration des communautés végétales à partir de leur composition observée et de la diversité sombre (modifié d'après Chollet *et al.*, 2025). L'axe horizontal représente l'état de conservation, évalué selon la présence d'espèces typiques de l'habitat, tandis que l'axe vertical indique la complétude de la communauté, estimée par rapport au pool d'espèces spécifiques à l'habitat (« *completeness community* »). Les quatre quadrants distinguent quatre cas théoriques, il est nécessaire de confronter plusieurs sites pour procéder à leur hiérarchisation en fonction de ces deux mesures.

Pool d'espèces. Le pool spécifique des landes et prairies a été établi à partir de la flore régionale (des Abbayes *et al.*, 1971) ainsi que sur les manuels d'habitats Natura 2000 (Bensettiti *et al.*, 2002, 2005 ; Diard, 2005), puis a été validée par des experts locaux de la flore. Les espèces ont été réparties en trois catégories : (i) typiques (*i.e.* appartenant au pool d'espèces spécifiques à

l'habitat) ; (ii) non-typiques (*i.e.* associées à des perturbations ou conditions divergentes) ; et (iii) neutres.

Etat de conservation. Deux indices ont été utilisés : l'indice (« *Favourable Conservation Status index* », indice FCS ; Helm *et al.*, 2015) et l'indice d'état de conservation de la végétation (indice VCS ; Jung *et al.*, 2021). L'indice FCS est le rapport logarithmique du nombre d'espèces typiques du pool d'espèces spécifiques à l'habitat observées sur le nombre d'espèces non typiques observées (Helm *et al.*, 2015). L'indice VCS intègre l'abondance et la richesse des espèces typiques et l'abondance des espèces non typiques (voir chapitre 2).

Estimation de la diversité sombre. La diversité sombre est estimée par la méthode hypergéométrique en utilisant l'approche de la cooccurrence (Carmona & Pärtel, 2021). Cette méthode fournit la probabilité qu'une espèce soit trouvée dans un site par rapport à des attentes aléatoires (Veech, 2013). La probabilité qu'une espèce soit dans la diversité sombre est calculée avec le R-package « DarkDiv » (Carmona & Pärtel, 2022) en utilisant les abondances relatives des espèces typiques. Elle a été estimée en se limitant aux espèces appartenant au pool spécifique de l'habitat, excluant les espèces non-typiques et neutres (Section 1). Ce filtrage renforce la pertinence de la diversité sombre pour la conservation et la restauration en se focalisant sur les espèces typiques de l'habitat étudié (Section 1).

Indice de complétude. La complétude de la communauté permet de comparer la richesse locale à la diversité sombre disponible et se calcule comme suit :

$$\text{Complétude} = \ln(\text{richesse spécifique observée} / \text{diversité sombre})$$

Des valeurs élevées de complétude indiquent que la communauté est proche de son pool spécifique et donc plus complète, tandis que des valeurs faibles traduisent une communauté incomplète, avec de nombreuses espèces absentes par rapport au pool potentiel (Pärtel *et al.*, 2013). Cette métrique relative est comparable entre différentes communautés (Noreika *et al.*, 2020 ; Pärtel *et al.*, 2013). Cet indice de complétude peut également être exprimé sous la forme d'un indice de potentialité, correspondant à l'opposé mathématique de la complétude (*i.e.* $\ln(\text{diversité sombre} / \text{richesse spécifique observée})$). Des valeurs élevées de potentialité traduisent alors une plus grande proportion d'espèces potentiellement présentes mais absentes localement (et ainsi une faible complétude).

[Figure 4 Article] Les deux métriques ne sont pas corrélées, confirmant ainsi leur indépendance. Il n’y a donc pas de redondance à évaluer l’état de conservation *via* la communauté observée (VCS ou FCS) tout en estimant la complétude fondée sur la diversité sombre filtrée. Cette approche fournit ainsi des informations complémentaires sur l’état de conservation actuel des communautés et leur potentiel de restauration.

2.1.3. Etude de cas : Aide à la prise de décisions pour la conservation

L’état de conservation et la complétude des landes et des prairies des espaces naturels sensibles d’Ille-et-Vilaine sont évalués (*cf.* section précédente).

Landes. L’étude de cas vise à évaluer l’effet de la gestion (*i.e.* enlèvement des ligneux). L’étude s’est basée sur 50 landes gérées activement et 90 non gérées, au sein du site protégé de la vallée du Canut (Lassy, Ouest de l’Ille-et-Vilaine).

[Figure 5 Article] Alors que l’indice VCS ne révèle pas d’effet de la gestion, l’indice de complétude indique un effet positif avec une communauté plus exhaustive en zone gérée. Cette différence souligne la complémentarité des deux mesures. La diversité sombre permet de mettre en évidence un potentiel d’amélioration dans les zones non gérées.

Prairies. L’étude de cas sur les prairies vise à prioriser les besoins de conservation et de restauration dans six espaces naturels sensibles d’Ille-et-Vilaine. Pour chaque site l’indice VCS et l’indice de complétude sont calculés et comparés ([Figure 6 Article]). Il est possible alors de

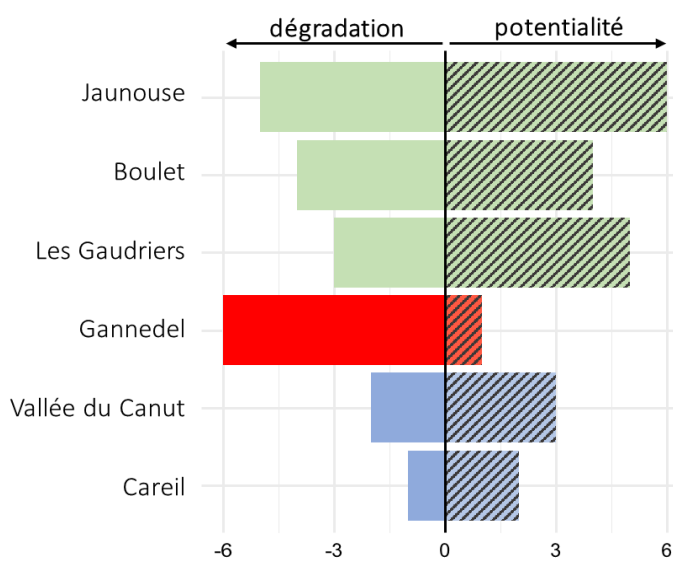


Figure 5.2 : Classement des sites selon le niveau de dégradation (indice VCS médian, à gauche) et la potentialité (complétude médiane, à droite, hachuré) de leur végétation

prioriser les sites en fonction de leur état de dégradation (VCS faible) et de leur potentialité de restauration (complétude faible) pour déterminer les opérations de gestion et/ou de restauration (Figure 5.2).

Les sites en vert présentent un état de conservation favorable à moyen mais présentent une faible complétude ce qui indique que des mesures de gestion pourraient les améliorer. Le site en rouge (état de conservation défavorable et

complétude élevée) ne bénéficierait pas de mesures de gestion³¹. Les sites en bleu ont un état de conservation favorable et une complétude élevée, ce qui indique que la conservation est prioritaire.

³¹ A noter que ce site contient des prairies humides eutrophes naturellement pauvre en espèces.

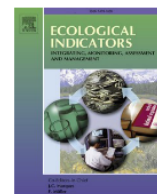
2.2. Publication

Ecological Indicators 170 (2025) 112990




Contents lists available at ScienceDirect

Ecological Indicators

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecolind

Dark diversity and habitat conservation status: Two sides of the same coin for conservation and restoration?

Simon Chollet^{1,*} , Mathilde Dano¹, Gabrielle Thiébaud, Vincent Jung

CNRS UMR 6553 ECOBIO, Université de Rennes, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Completeness
Dark diversity
Grassland
Habitat conservation status
Habitat specific species pool
Heathland

ABSTRACT

The current biodiversity crisis calls for an acceleration in the implementation of measures to conserve and restore ecosystems around the world. To achieve these objectives, it is imperative to provide scientifically robust tools that practitioners can easily apply. In recent years, two theoretical frameworks have been proposed, habitat-specific species pools and dark diversity. The aim of our study is to assess the value of combining these two concepts in order to improve predictions of dark diversity by restricting estimates to the pool of species typical of the habitat. Our study focuses on two habitats, heathlands and grasslands, both of which present major conservation and restoration challenges. We carried out vegetation surveys in 290 heathlands and 425 grasslands spread throughout the region. Our results indicate that restricting dark diversity estimates to the habitat-specific species pool significantly reduces the number of species estimated in dark diversity. Furthermore, we show that a large proportion of the species predicted in the dark diversity are species nontypical of the studied habitats. Our results also demonstrate that there is no redundancy between approaches based on the assessment of observed conservation status and those based on dark diversity. The use of the dark diversity is complementary to approach based on the assessment of observed conservation status for the diagnosis, prioritisation and monitoring of conservation or restoration measures. Nevertheless, our results indicate that in the context of conservation and restoration, estimates of dark diversity must be restricted to the habitat-specific species pool.

1. Introduction

The current biodiversity crisis we are facing implies huge habitat conservation and restoration efforts in order to bend the curve of biodiversity loss (Aronson et al. 2020; Leclère et al. 2020; Cowie et al. 2022; Finn et al. 2023). Traditionally, observed species diversity is used to assess both the need and success of habitat conservation and restoration (Beechie et al. 2008; Shackelford et al. 2013; Helm et al. 2015). The underlying idea is that habitats with the higher diversity are the priority to conserve, and conversely, habitats with the lower level of diversity are the more in need for restoration. So, for example, if we have to choose between two patches of grassland to conserve, choosing the one with the highest diversity seems the best option. However, this is only true if the species responsible for the higher diversity in the first site are species typical from grassland, and not, for example, successional species such as pioneer trees and bushes, or exotic species. Indeed, such species, although reflecting habitat degradation, can nevertheless lead

to an inflation of species richness. On the other hand, we could also argue that choosing the site to conserve or restore based on observed diversity or the presence of rare species is maybe not the best option because some sites may have low expressed diversity but strong potential for improvement. Indeed, current management measures (e.g. excessive mowing frequency) may prevent the expression of species despite the site's high potential, leading to a biased diagnosis of conservation and restoration priorities if we base our decisions solely on the expressed diversity. One of the major challenges for scientists is therefore to propose metrics to improve the planning, diagnosis, and success of management and restoration operations (Lamb et al. 2009; de Bello et al. 2010; Török and Helm 2017; Evju et al. 2020).

Two relatively recent concept, habitat-specific species pool (Zobel 2016) and dark diversity (Pärtel et al. 2011) could help us to deal with the previously mentioned issues and improve our conservation and restoration practices. The former defines a set of species that occur naturally in a region, are theoretically able to disperse to the studied site

* Corresponding authors at: Université de Rennes, Campus de Beaulieu, bat 14a, 263 Avenue du Général Leclerc, Rennes 35042, France.

E-mail addresses: simon.chollet@univ-rennes.fr (S. Chollet), mathilde.dano@univ-rennes.fr (M. Dano), gabrielle.thiebaud@univ-rennes.fr (G. Thiébaud), vincent.jung@univ-rennes.fr (V. Jung).

¹ both author equally contributed to the paper and share first authorship.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.112990>

Received 17 October 2024; Received in revised form 25 November 2024; Accepted 10 December 2024

Available online 14 December 2024

1470-160X/© 2024 The Author(s). Published by Elsevier Ltd. This is an open access article under the CC BY license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

and have functional traits that enable them to survive and reproduce in the particular habitat (Eriksson 1993; Pärtel et al. 1996). Recent studies have emphasized the importance of including the habitat-specific species pool for conservation (e.g. Bonari et al. 2021; Dalle Fratte and Cerabolini 2023; Bricca et al. 2024), and more specifically to distinguish between observed species that belong to the habitat-specific species pool (or 'typical species') and those that do not (or 'nontypical species', Jung et al. 2021). These studies have proposed new metrics based on species presence/absence (Helm et al. 2015) or abundance (Jung et al. 2021) for assessing the conservation status of habitats, which have proven highly effective for evaluating management or restoration (Napoleone et al. 2021; Chollet et al. 2023). Dark diversity is defined as the part of the diversity of a site that is currently absent, although the species could become established there (Pärtel et al. 2011). Numerous reasons could explain why some species presenting relevant suits of traits are absent from a site. Species could be absent because they were unable to reach the site (dispersion limitation), due to ecological drift (demographic stochasticity), or priority effect at arrival to the site (competitive exclusion due to historical stochasticity). In addition to these natural causes, human activities could strongly increase the dark diversity of a site by increasing fragmentation of habitats, by inadequate management (e.g., fertilization, mowing, etc.), or by introducing exotic species (Trindade et al. 2020). Dark diversity can be particularly useful for conservation and restoration because it can highlight locally absent species. Although usually neglected, these absences are in fact informative, as they tell us both about the potential of a site (Pärtel et al. 2011) and about the species themselves, by studying the characteristics of those included in the dark diversity (Moenslund et al. 2017). In practice, the concept can therefore be used to determine: sites with the highest conservation values due to their completeness with regard to the habitat species pool (i.e. reflected by species poor dark diversity, Lewis et al. 2017); sites with the greatest potential for restoration (Gijbels et al. 2012) or the greatest risk of invasion (Bennett et al. 2016; Ronk et al. 2017). Furthermore, dark diversity can also be an interesting metric for monitoring management or restoration operations (Noreika et al. 2020; Morel et al. 2022) or assessing colonisation credit (Gijbels et al. 2012). However, to date, dark diversity has been underused in conservation and restoration, which may be due to certain estimation pitfalls that make the concept difficult to implement and not fully operational for practitioners.

Several methods have been proposed to estimate dark diversity of a site, based on species ecological affinities (e.g., using Ellenberg indicator values) or species co-occurrence patterns, with the latter shown to be more accurate (Lewis et al. 2016). The idea behind the co-occurrence method is that species which usually cooccur have similar ecological requirements (Pärtel et al. 2011; Riibak et al. 2015). If, at a particular site, one of the species frequently present with the other species observed is absent, it will be considered to be part of the dark diversity of the focal community (Ronk et al. 2015). Among the proposed method, the use of pairwise co-occurrence data with a hypergeometric distribution offer a flexible and robust estimates of probabilistic dark diversity (Carmona and Pärtel 2021; Paganelli et al. 2024). However, in the case of habitat conservation and/or restoration, the methods based on species co-occurrence patterns (hereafter referred to as "co-occurrence methods") could induce pitfall when they are used without explicitly taking account of habitat-specific species pools. In general, conservation/restoration actions are targeted on a particular type of habitat, with the aim of seeing the reestablishment of species typical of that habitat. However, co-occurrence methods (as they are usually used) can include in the dark diversity species that do not belong to the habitat species pool, and which are therefore not really relevant in a conservation/restoration context. The first reason is that habitats of conservation and/or restoration interest host numerous nontypical species (Fig. 1A). In fact, in sites of conservation interest and even more so in sites with a need for restoration, habitat degradation is reflected by the presence of species that are not typical of the habitat. Therefore, if we estimate dark

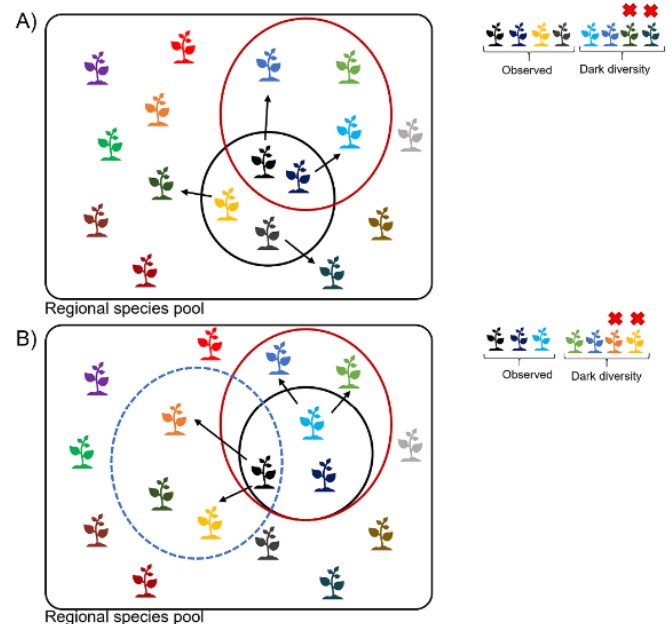


Fig. 1. Two theoretical situations in which estimating dark diversity using co-occurrence methods can pose problems in the context of conservation or restoration. The black rectangle represents the regional species pool, with each species represented by a different colour. The habitat specific species pools are represented by the red and blue circles. The observed community is represented by the black circle. In case (A), only two of the four observed species belong to the habitat-specific species pool (red circle), leading to an overestimate of dark diversity by including species co-occurring often with nontypical species (species with red crosses). In case (B), all the species observed belong to the habitat-specific species pool, but one of the species also belongs to another habitat-specific species pool (blue circle), leading to the inclusion of species typical of this second pool (species with red crosses). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

diversity in these sites, co-occurrence methods will predict a high dark diversity, with an important proportion of nontypical species. Moreover, even in the case of a well-preserved site hosting only typical species, co-occurrence methods can still include nontypical species in the dark diversity, due to the potential overlap between different habitat-specific species pools (Fig. 1B). Indeed, some species may belong to several habitat specific species pools (Nicod et al. 2019; Rodríguez-Rojo et al. 2020) and consequently cooccur with a different set of species in each. In both cases the result will be the same, an overestimation of dark diversity richness due to the prediction of nontypical species, reducing the interest of using this approach for conservation and restoration practitioners.

Finally, as conservation and restoration are implicitly based on a dichotomy between typical and nontypical species, we argue that this dichotomy should be explicitly implemented in dark diversity in order to make this concept applicable in these fields. We therefore propose that dark diversity estimation should be made restricting the co-occurrence pattern analysis to the habitat-specific species pool. Theoretically, this method will reduce the amount of predicted dark diversity richness by predicting only typical species, consequently increasing the interest for conservation and restoration. In addition, in order to promote the use of dark diversity in applied ecology, it is necessary to demonstrate that metrics evaluating conservation status of habitats from observed species are not fully redundant – and are even complementary – with dark diversity information. It may seem obvious that sites in favourable conservation status (i.e., where typical species dominate over nontypical species) tend to have fewer typical species in the dark diversity (i.e. a high completeness, Pärtel et al. 2013) than sites with low conservation

status (Fig. 2A). However, we can hypothesize that any combinations of habitat conservation status and dark diversity (or completeness) are possible, which has important implications for conservation planning. Indeed, a degraded site with a low dark diversity (Fig. 2B) may not represent a restoration priority compared to a degraded site with a high dark diversity. However, if a well-preserved site can have a high dark diversity (Fig. 2C), this may indicate that it still has potential for improvement through the application of appropriate management.

We tested the relevance of reducing estimates of dark diversity to the habitat's specific pool and the complementarity of these metrics with those of habitat conservation status in two habitats in Brittany: heathlands and grasslands. Both are seminatural habitats of high conservation values that host rare and typical species (Fagúndez 2013; Habel et al. 2013). However, since the Second World War, both habitats have faced similar threats consisting of abandonment or intensification, but in a different proportion. Management in grassland was intensified mainly with increasing mowing or grazing pressures, often accompanied by drainage and inorganic fertilization (Green 1990; Blüthgen et al. 2012). Only less productive or uneasily mechanizable grasslands were abandoned (Habel et al. 2013). On the other hand, heathlands traditionally used as extensive grazing ground were abandoned for most of them, inducing colonization by forest species (Kepfer-Rojas et al. 2017), but a few were converted to meadows (Fagúndez 2013). In all cases, these change in practices induce a colonization by species not typical of the habitats (e.g., species indicating high soil nitrogen content or overgrazing in grassland, species indicating natural succession to forest in heathland). Our main objective was to investigate how dark diversity and habitat conservation status could be used to evaluate conservation efficiency and restoration planification in these habitats. First, we intend to verify that reducing the estimate of dark diversity to the habitat's specific species pool does indeed lead to a significant reduction in the number of estimated species. Second, we assess whether there is any redundancy between the metrics used to assess observed conservation status and those derived from dark diversity. Finally, through specific case studies in protected areas, our aim is to demonstrate the

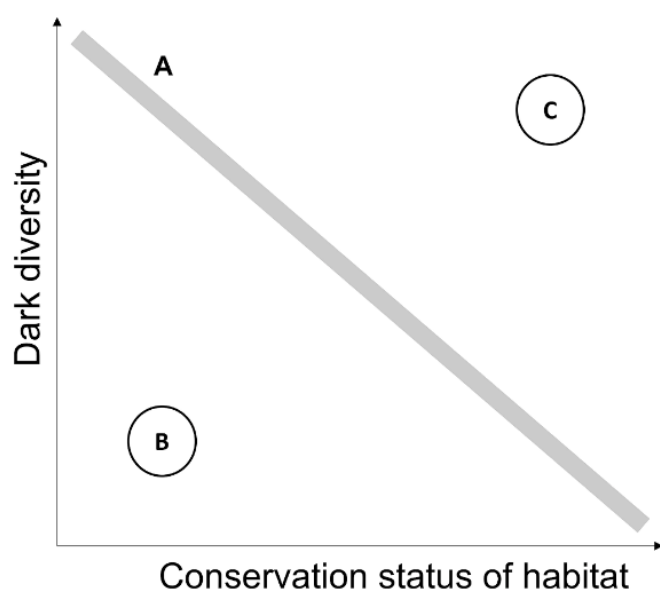


Fig. 2. Relationship between the conservation status assessed from the observed species and typical species richness found in the dark diversity. The bold grey line (A) represents the most obvious situations where well-preserved sites tend to have low dark diversity. The situation (B) a degraded site with a low dark diversity and (C) a well-preserved site with a high dark diversity correspond to the most interesting situations for conservation, i.e. situations where dark diversity information is particularly complementary to the evaluation of habitat conservation status.

complementarity of approaches based on observed conservation status and dark diversity for conservation and restoration.

2. Materials & methods

2.1. Study region and data sets

Brittany is a region located in north western France that presents an oceanic climate, characterized by a low amplitude in temperature between seasons (4° C on average in winter, 22° C on average in summer) and precipitations (1000 mm on average) well distributed year-round (Météo France). The topography is relatively flat due to the old age of the Armorican massif, formed during the Variscan orogeny (Le Corre et al. 1991; Ballèvre et al. 2009). The relief is made up of small hills (culminating at 385 m above sea level) interspersed with wet valleys due to the impermeability of the substrate (Corillion 1971). The dominance of granitic and sandstone bedrocks has led to the development of acid soils. The original typical vegetation was characterized by acidic forests that have been cleared for agriculture since the bronze age (David 2014). This resulted in the development of grasslands and heathlands that dominated the landscape for centuries, before declining dramatically since the Second World War due to a change in traditional farming practices. In this study, we used two large datasets from heathland and grassland communities composed, respectively, of 290 plots (size range 10–50 m², mean = 17.6, sd = 4.3) and 421 plots (size range 10–50 m², mean = 25.3, sd = 6.1), all located in Brittany. Both datasets were composed of two sub-datasets, a first one collected in a large number of sites in order to represent the diversity of the habitats at regional scale (regional dataset hereafter, including 150 heathland plots and 333 grassland plots), and a second one collected as a case study. With the heathland case study, we evaluated the effect of management in one of the largest heathland complexes in Brittany, the protected Vallée du Canut area (500 ha). At this site we surveyed 140 heathland plots, 50 of which were in areas actively managed by conservationists (i.e., bushes and tree removal) and 90 in areas unmanaged for at least 50 years. The grassland case study comprised 92 plots and was carried out to prioritize conservation and restoration needs in six protected areas in eastern Brittany (Boulet [n = 6], Canut [n = 19], Careil [n = 18], Gannedel [n = 35], Gaudriers [n = 6], Jaunouse [n = 7]).

In all heathland and grassland plots, each species of vascular plant was recorded and the abundance was estimated using the Braun-Blanquet cover scale. For quantitative analysis, we used the median % of the Braun-Blanquet scale index.

2.2. Determination of habitat-specific species pool

It is important to note that the species pool of a given habitat includes not only species exclusive to that habitat but also more generalist species, which may belong to the species pool of other habitats. For example, for heathlands, species from the genus *Erica* (exclusive to heathlands) and *Molinia* (which can occupy other habitats) both belong to the habitat-specific species pool. As proposed by Helm et al. (2015) we used a two-step procedure in order to determine the composition of each habitat-specific species pool. First, we used published list of species belonging to heathland or grassland specific species pool (Des Abbayes et al. 1971; Bensettiti et al. 2002, 2005; Diard 2005). In a second time we asked regional flora experts to independently validate our classification. The resulting classification included three categories: species classified as typical species (which are 'normal' to find in the habitat, independently of their rarity or specificity to the habitat) or nontypical species (which are not 'normal' to find in the habitat, reflecting, for example, overexploitation or abandonment). A third category, neutral species, was used for some species of very low frequency and abundance, which were difficult to classify in one or the other of the previous two categories. The classification process resulted, respectively, in 53 and 130 typical species, 63 and 236 nontypical species, 11 and 67 neutral species

in heathland and grassland specific species pool. The detailed list of species in each habitat and their classification is accessible in [Appendix S1](#) in [Supporting Information](#).

2.3. Data analysis

Dark diversity was estimated with the hypergeometric method using the cooccurrence approach (Carmona and Pärtel 2021). The probability of a species being in the dark pool was calculated with the package DarkDiv (Carmona 2020). We chose that all species absent from a site with a probability of being in the dark pool greater than 0.9 would be included in the dark diversity. This high threshold makes it possible to avoid the uncertainties associated with probabilities close to 0.5, which are linked either to a real lack of association or a lack of information (e.g. infrequent species, Carmona and Pärtel 2021). In order to study the potential interest of restricting dark diversity estimation, we first calculated the full dark diversity using all cooccurrence among species. In a second time we estimated dark diversity using only the species belonging to the habitat-specific species pool (excluding nontypical and neutral species from the cooccurrence matrix). Two metrics based on dark diversity were used: richness of the dark diversity and community completeness. The latter is a logarithmic ratio expression of dark diversity calculated as: $\ln(\text{observed richness}/\text{dark diversity})$ (Pärtel et al. 2013).

We used two metrics to assess habitat conservation status based on observed diversity, one using species presence (Helm et al. 2015) and the other including species abundance (Jung et al., 2021). The former, the Favourable Conservation Status index (FCSI, $\log(\text{typical species richness}/\text{nontypical species richness})$), is the log-ratio of the number of species typical from the habitat specific species pool observed on the nontypical number of species observed (Helm et al. 2015). The Vegetation Conservation Status (VCS) is derived from the Simpson index and integrates abundance and richness in typical species and abundance in nontypical species, and calculated as follows:

$$VCS = \left[1 - \sum \left(\frac{n_j}{N_T} \right)^2 * \left(\frac{N_T}{N} \right)^2 \right]$$

where n_j is the abundance of each typical species j , N_T is the sum of the abundance of all typical species and N is the sum of the abundance of all species including both typical and nontypical species. Set between 0 and 1, it is maximized for a habitat that contains many typical species observed in equivalent proportions and low abundance of nontypical species. Neutral species were excluded from the calculation for FCSI and VCS.

The comparison between richness in dark diversity with and without restriction to the habitat-specific species pool was carried out on the regional dataset using a nonparametric Wilcoxon rank test. The correlations between the observed and predicted number of nontypical species in the dark diversity, as well as the link between habitat conservation metrics and dark diversity metrics, were evaluated with a Spearman correlation test. Comparison of conservation status and completeness metrics between managed and unmanaged areas of the heathland case study was carried out using a Wilcoxon median comparison test for two independent sample because of the non-normal distribution of the data. For the grassland case study, because of unbalanced sample size among sites and the non-normal distribution of the residuals of the models, non-parametric Kruskal-Wallis tests for multiple independent samples were used to compare the conservation status and dark diversity metrics between the six protected areas. When significant differences were found we used pairwise Wilcoxon test with Bonferroni correction as post hoc test. To check whether our results could be influenced by the different surface areas of the plots, linear relationship between conservation status, dark diversity metrics and plot surface were tested with linear regression model but any significant relationship were found. All statistical analyzes were performed using R (v4.2.2).

3. Results

We found that when the pool was not previously filtered, the proportion of nontypical species in dark diversity was on average of 39 % (ranging from 0 to 100 %) in heathland and 26 % (ranging from 0 to 86 %) in grassland. In both habitats we found that limiting the dark diversity estimation to the habitat-specific species pool significantly reduce the richness of dark diversity (Fig. 3A-C, Heathland: $W = 56549$, $p\text{-value} < 0.001$; Grassland: $W = 133587$, $p\text{-value} < 0.001$). The number of nontypical species observed in a plot was not or really weakly related to the amount of nontypical species predicted in the dark diversity estimated without restriction to the habitat-specific species pool in heathland (Fig. 3B, $r = -0.03$, $p = 0.54$) and grassland (Fig. 3D, $r = 0.23$, $p = 0.001$). Even in the site where any nontypical species were observed, the predicted amount could reach 11 species in heathlands and 12 in meadows (Fig. 3B-D).

We found no significant correlation between the observed conservation status (VCS index) and the richness of dark diversity in heathlands (Fig. 4A, $r = -0.01$, $p > 0.05$) and in grasslands (Fig. 4C, $r = 0.08$, $p > 0.05$). Similarly, the correlation between the VCS index and the completeness index was low in both habitats (heathlands: Fig. 4B, $r = 0.2$, $p < 0.001$; grasslands: Fig. 4D, $r = 0.32$, $p < 0.001$). This absence of strong correlation between observed conservation status and dark diversity metrics was also found when using the FCSI metric (Appendix S2 in Supporting Information).

We did not observe any difference in observed habitat conservation status (VCS index) between managed and unmanaged heathland plots (Fig. 5A, $W = 1909$, $p > 0.1$). However, using dark diversity, managed heathlands had greater completeness than unmanaged heathlands (Fig. 5B, $W = 1492$, $p < 0.001$).

We found significant differences in the observed habitat conservation status of grasslands (VCS index) between sites (ANOVA, $F\text{-value} = 9.7$, $p < 0.001$). In particular, the Gannedel protected area hosts grasslands with a significantly lower observed conservation status (Fig. 6 A). We also found significant differences among the completeness of the grasslands in the 6 studied sites (ANOVA, $F\text{-value} = 9.8$, $p < 0.001$). However, the sites with significantly lower completeness were Gaudriers and Jaunouse (Fig. 6 B).

4. Discussion

The use of dark diversity by conservation and restoration practitioners offers additional possibilities compared to the use of information obtained solely on observed diversity. However, our results clearly show that, in order to promote its use in conservation and restoration, estimates of dark diversity must be restricted to species belonging to the pool of species typical of the habitat. Furthermore, our results confirm that dark diversity patterns are complementary to observed diversity patterns, improving our understanding of the effects of different management measures and making the prioritisation of conservation or management measures more effective.

4.1. Necessity to reduce dark diversity estimation to species belonging to the habitat-specific species pool

Our results show that reducing dark diversity estimates to species belonging to the habitat-specific species pool significantly reduces the number of species predicted in dark diversity. Prediction of a high proportion of species that are not typical of the studied habitats (close to 40 % in heathland and 30 % in grassland) is a major concern in the context of conservation and restoration. The risk of overestimating dark diversity due to the presence of non-typical species (Fig. 1A) is particularly high in a restoration context where, by definition, sites are in the process of deterioration. Even in well-preserved sites with no or very few nontypical species the use of cooccurrence methods, the most effective to date (Carmona and Pärtel 2021; Paganeli et al. 2024), necessarily

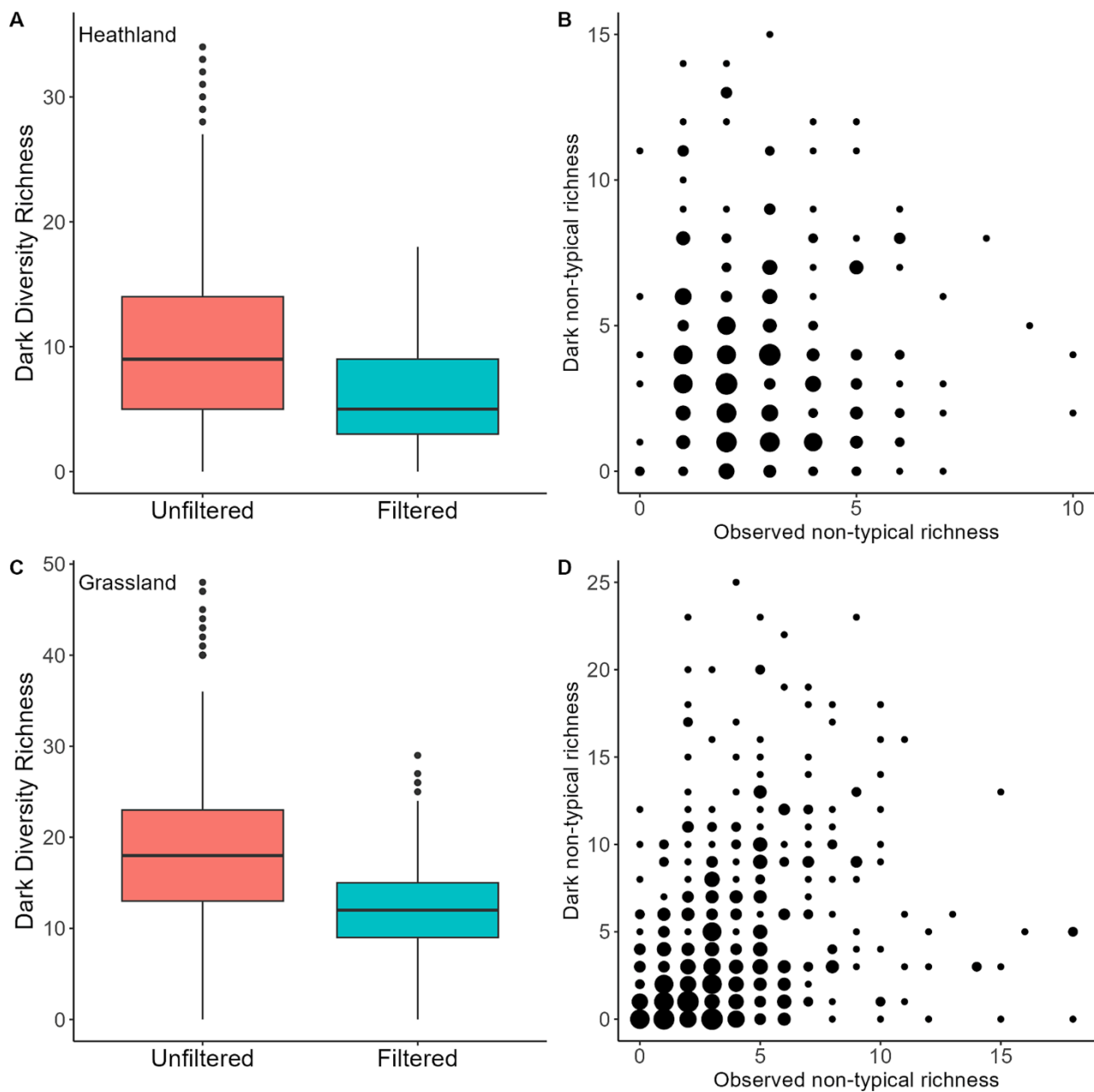


Fig. 3. Species richness in the dark diversity estimated from an unfiltered and a filtered species pool (first column) and relationship between the richness of nontypical species in observed and in dark diversity (second column) in heathland and grassland.

leads to the inclusion of nontypical species in the dark diversity (Fig. 1B). As previously found, dark diversity makes it possible to predict the species currently in colonisation credit, i.e., species yet to colonize a patch, but which will according to their characteristics (Gijbels et al. 2012; Belinchón et al. 2020). However, if the species in colonisation credit are nontypical species, the conclusions we draw will be the opposite of what we are looking for. Species may be in colonisation credit for very different reasons, each reflecting a possible community change towards a more degraded state or, on the contrary, towards an improved state. By filtering out species in colonization credit that belong to the habitat-specific pool, our method can therefore help practitioners to shed light on the successful restoration trajectories that can be achieved.

4.2. Advantages of restricting to habitat-specific species pool before dark diversity estimation

Our results provide evidence for the need to restrict dark diversity estimates to habitat-specific species pool. Nevertheless, an important question is to determine at which stage this restriction shall be conducted. In fact, there are three possibilities, and although a detailed comparison is beyond the scope of this study, the advantages and disadvantages of each must be mentioned. The first is the one that has been implicitly used up to now in studies on dark diversity (Fløjgaard et al. 2020; Dalle Fratte et al. 2022; Hostens et al. 2023), and consists of making a preliminary selection of the areas to be sampled by selecting only sites in a very good state of conservation and which consequently contain no (or very few) nontypical species. This approach may intuitively seem the most interesting because it does not require species to be classified into typical and nontypical species. However, it can hardly be

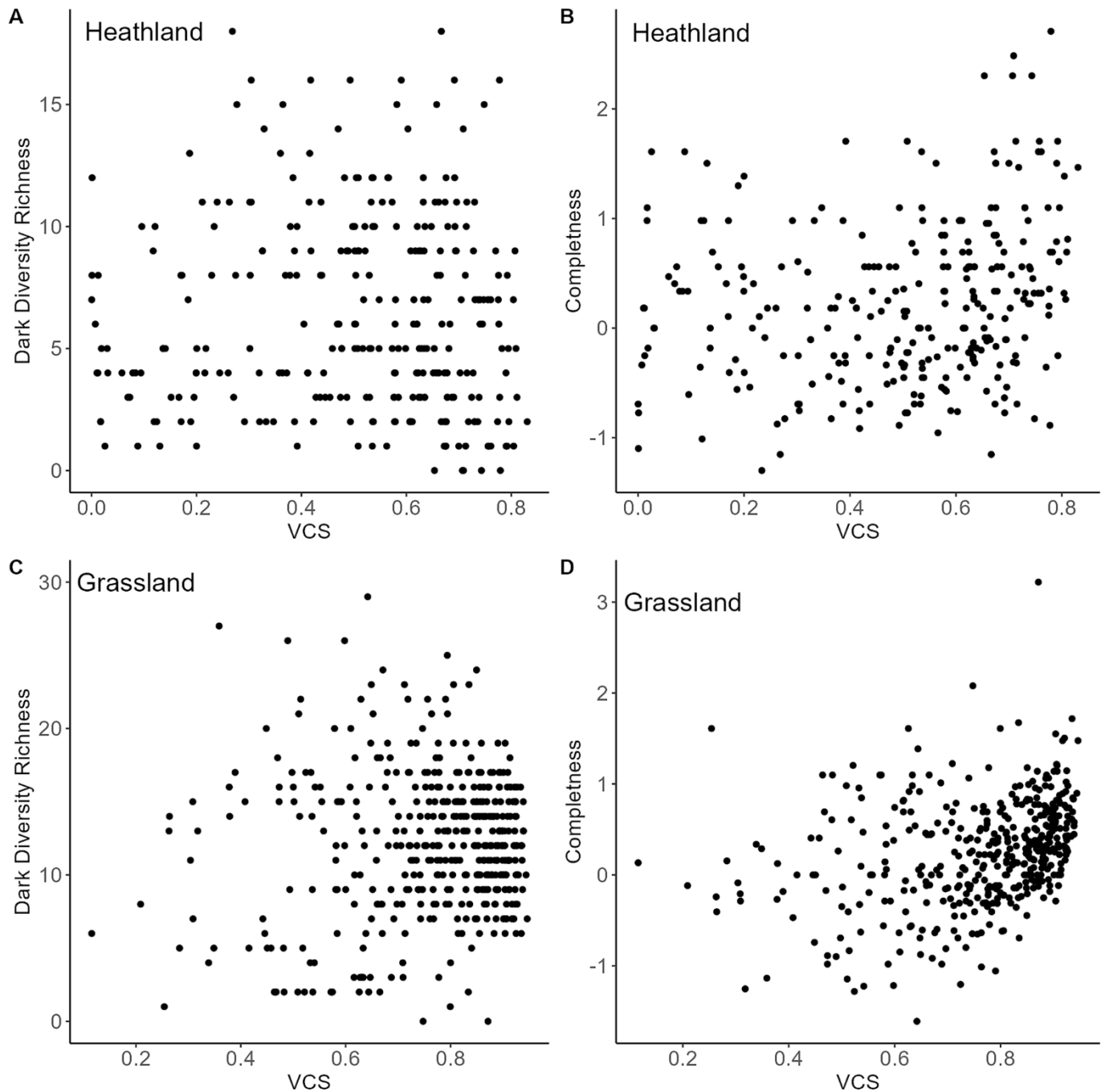


Fig. 4. Relationship between the observed conservation status (VCS) and dark diversity richness and completeness in heathland and grassland.

applied in a conservation or restoration context, in which degraded sites hosting nontypical species are inevitably included in vegetation datasets. In the context of conservation or restoration, it is therefore necessary to classify species according to their membership of the habitat's specific pool. However, there are two ways of restricting the estimation of dark diversity. In the approach proposed here, we restricted the habitat-specific pool before estimating dark diversity, i.e. to exclude nontypical species from the cooccurrence matrices used for the estimates. However, another approach could be to carry out this restriction a posteriori, i.e. to remove nontypical species from the dark diversity after having made the dark diversity estimates. Although the results provided by the two restriction methods are quite similar in our case, the two possibilities offer advantages and disadvantages that are important to mention. The main advantage of the method we chose is that only

cooccurrences between typical species are taken into account in the estimates of dark diversity, thus avoiding the inclusion of typical species due to their frequent cooccurrence with nontypical species. It should be noted, however, that the a posteriori approach has the advantage of allowing to study the nontypical species in the dark diversity as a metric reflecting the potential future habitat degradation. In fact, if two sites with the same observed conservation status have a large number of predicted nontypical species on one site but not on the other, it is likely that the former has a greater risk of future degradation than the latter. Further studies will be needed to better understand in which context one of the two approaches is more relevant than the other.

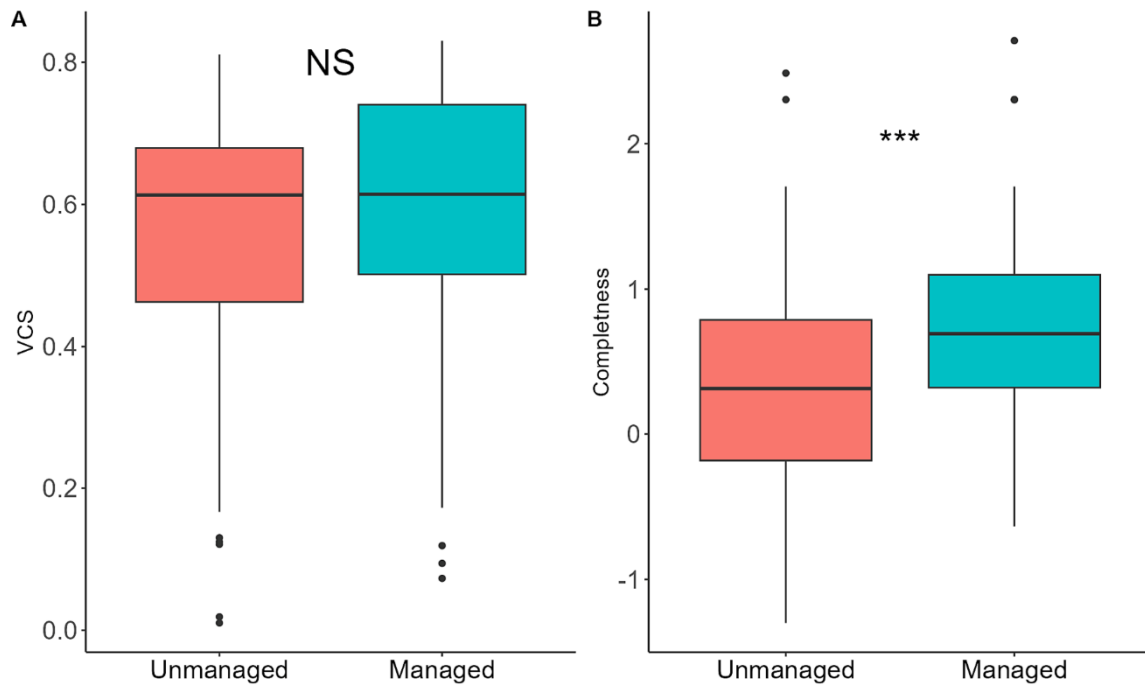


Fig. 5. Box plot of habitat conservation status (VCS index) and completeness between unmanaged and managed heathlands in the Canut protected area. * indicate significant difference tested with Wilcoxon rank test.

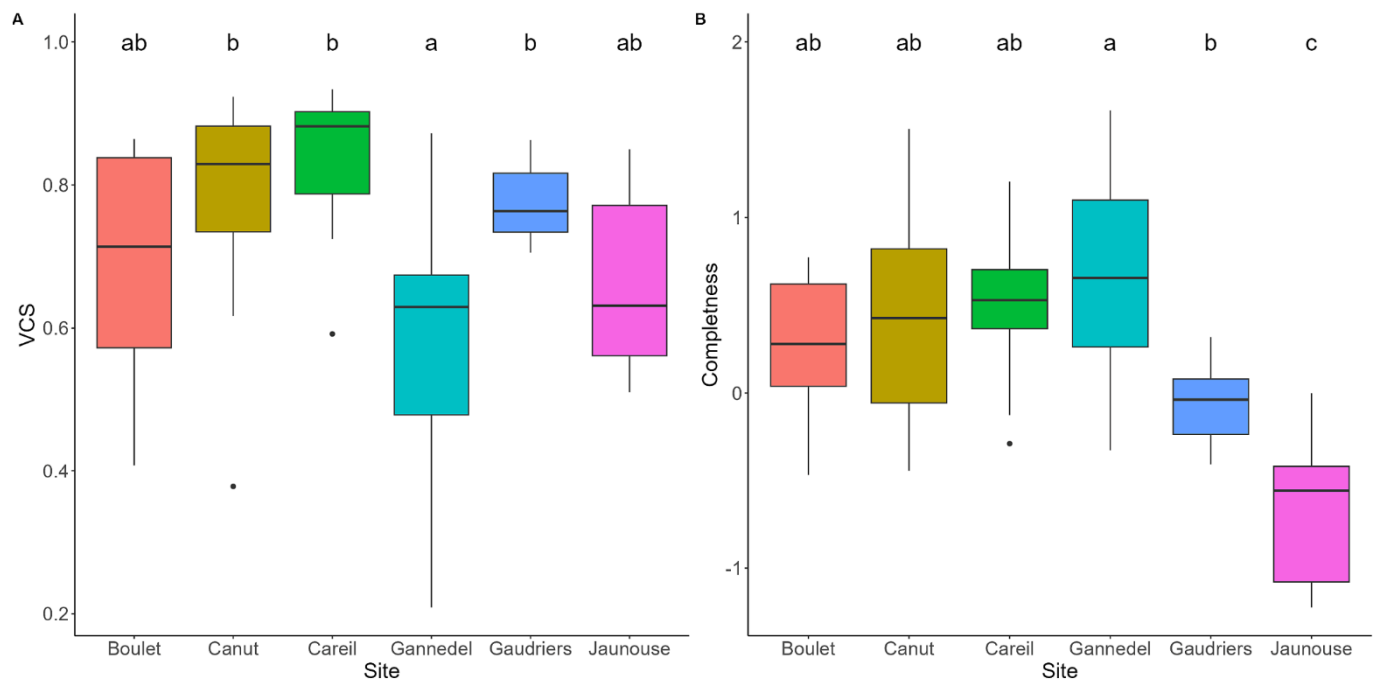


Fig. 6. Box plot of habitat conservation status (VCS index) and completeness of grasslands in six protected areas. Letters indicate significant differences among site tests with a pairwise Wilcoxon post hoc test with Bonferroni correction.

4.3. Complementarity between habitat conservation status and dark diversity

In the two habitats studied, we have shown that observed conservation status and dark diversity are not only nonredundant (Fig. 4), but also complementary (Figs. 5 & 6). They can therefore be used jointly to prioritise the conservation or restoration of sites and assess the effectiveness of management.

In order to prioritise the need for management or restoration of sites,

the combination of conservation status and dark diversity metrics makes it possible to distinguish four situations that we observed in our grassland case study. Firstly, sites whose conservation is a priority, such as the Canut and Careil sites, because they have a good observed conservation status (i.e. high VCS or FCS_i) and a high level of completeness (or a low dark diversity richness). Second, sites that present significant management challenges, such as the Jaunouse and Gaudrier, which, despite their favorable conservation status, have low completeness, indicating that management measures could further improve their conservation

status. Third, sites with an unfavourable conservation status (i.e. low VCS or FCS_i) but high completeness, which therefore would not gain much from management or restoration operations. In our study case, this situation appears for Gannedel, a particular site due to its location in a naturally eutrophic wetland, leading to an original plant community compared with other grasslands in the region, but which is naturally species-poor. Fourth, sites with both a low observed conservation status and low completeness, which can probably only be improved by important restoration measures, but which have great potential due to their high dark diversity richness. In this study case in six protected areas, prioritisation of management and/or restoration operations solely based on the observed conservation status would indicate that the Gannedel site hosts the grasslands with the greatest need, as they have the lowest VCS values. However, when the missing part of the diversity is included, a complementary message emerges. The regionally original grasslands at the Gannedel site present a very high completeness and will probably not be greatly improved by management/restoration operations. However, the grasslands at the Jaunouse and Gaudriers sites, although they are already in an interesting state of conservation, have considerable room for improvement and should therefore be given priority.

Similarly, in the heathland case study of the Canut Valley protected area, our results indicate the complementarity of observed and dark diversity metrics. In fact, the lack of effectiveness of management we found when using the metrics of observed conservation status (i.e., VCS and FCS_i) is contradicted by the dark diversity metrics which indicate a positive effect of management. Therefore, our results indicate a complementarity in the information provided by observed diversity and dark diversity, which can help conservation practitioners assess the effects of management measures.

4.4. Implications for management

This research is the first to confirm the complementarity of observed habitat conservation status and dark diversity in heathland and grassland habitats. This complementarity offers avenue for improving existing conservation strategies as the absence of species from a site provides information that can help practitioners prioritize sites for conservation or restoration and to evaluate the management/restoration operations implemented. However, our results also show that estimates of dark diversity must be restricted to species belonging to the habitat's specific pool. Otherwise, a large proportion of the dark diversity will be made up of nontypical species, leading to an increase in richness and bias in the proposed diagnosis and prioritisation. The method proposed here has the advantage of being simple and easy for practitioners to implement, particularly given the availability of a platform to calculate both dark diversity (<https://shiny.botany.ut.ee/DarkDiv/>) and conservation status (<https://outils.ecobio.univ-rennes.fr/paysabio/vcs/>).

CRedit authorship contribution statement

Simon Chollet: Writing – original draft, Investigation, Formal analysis, Conceptualization. **Mathilde Dano:** Writing – review & editing, Investigation, Formal analysis. **Gabrielle Thiébaud:** Writing – review & editing. **Vincent Jung:** Writing – original draft, Investigation, Conceptualization.

Funding

This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence

the work reported in this paper.

Acknowledgements

We would like to thank Elise Laurent and the other members of the Conservatoire Botanique National de Brest for validating our list of typical species and Jean-François Lebas from Ile-et-Vilaine Department for access to protected sites. We would also like to thank Lois Morel for interesting discussions and ideas.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.112990>.

Data availability

Data will be made available on request.

References

- Aronson, J., Goodwin, N., Orlando, L., et al., 2020. A world of possibilities: six restoration strategies to support the United Nation's Decade on Ecosystem Restoration. *Restor. Ecol.* 28, 730–736. <https://doi.org/10.1111/rec.13170>.
- Ballèvre, M., Bosse, V., Ducassou, C., Pitra, P., 2009. Palaeozoic history of the Armorican Massif: models for the tectonic evolution of the suture zones. *C. R. Geosci.* 341, 174–201. <https://doi.org/10.1016/j.crte.2008.11.009>.
- Beechie, T., Pess, G., Roni, P., Giannico, G., 2008. Setting river restoration priorities: a review of approaches and a general protocol for identifying and prioritizing actions. *N. Am. J. Fish Manag.* 28, 891–905. <https://doi.org/10.1577/M06.174.1>.
- Belinchón, R., Henrová, L., Münzbergová, Z., 2020. Functional traits determine why species belong to the dark diversity in a dry grassland fragmented landscape. *Oikos* 129, 1468–1480. <https://doi.org/10.1111/oik.07308>.
- Bennett, J.A., Riibak, K., Kook, E., et al., 2016. Species pools, community completeness and invasion: disentangling diversity effects on the establishment of native and alien species. *Ecol. Lett.* 19, 1496–1505. <https://doi.org/10.1111/ele.12702>.
- Bensettiti, F., Gaudillat, V., Haury, J., 2002. « Cahiers d'habitats » Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 2 - Habitats côtiers.
- Bensettiti F., Boulet V., Chavaudret-Laborie C., Deniaud J (2005) «Cahiers d'habitats» Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 4 - Habitats agropastoraux.
- Bliithgen, N., Dormann, C.F., Prati, D., et al., 2012. A quantitative index of land-use intensity in grasslands: Integrating mowing, grazing and fertilization. *Basic Appl. Ecol.* 13, 207–220. <https://doi.org/10.1016/j.baec.2012.04.001>.
- Bonari, G., Fantinato, E., Lazzaro, L., et al., 2021. Shedding light on typical species: implications for habitat monitoring. *Plant Sociol.* 58, 157–166. <https://doi.org/10.3897/pls.20202581/08>.
- Bricca, A., Deola, T., Zerbe, S., et al., 2024. Higher levels of protection do not consistently improve habitat quality: Insights from Mediterranean and Alpine shrublands. *Biol. Conserv.* 293, 110571. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110571>.
- Carmona, C.P., Pärtel, M., 2021. Estimating probabilistic site-specific species pools and dark diversity from co-occurrence data. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 30, 316–326. <https://doi.org/10.1111/geb.13203>.
- Carmona, C.P., 2020. DarkDiv: Estimating Dark Diversity and Site-Specific Species Pools.
- Chollet, S., Rozé, F., Jung, V., 2023. Using functional traits and species diversity to evaluate restoration success of coastal dunes. *Appl. Veg. Sci.* 26, e12717. <https://doi.org/10.1111/avsc.12717>.
- Corillon, R., 1971. Notice détaillée des feuilles armoricaines. Phytogéographie et végétation du Massif armoricain., Centre National de la Recherche Scientifique. Paris.
- Cowie, R.H., Bouchet, P., Fontaine, B., 2022. The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation? *Biol. Rev.* 97, 640–663. <https://doi.org/10.1111/brv.12816>.
- Dalle Fratte, M., Caccianiga, M., Ricotta, C., Cerabolini, B.E.L., 2022. Identifying typical and early warning species by the combination of functional based diagnostic species and dark diversity. *Biodivers. Conserv.* 31, 1735–1753. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02427-4>.
- Dalle Fratte, M., Cerabolini, B.E.L., 2023. Extending the interpretation of Natura 2000 habitat types beyond their definition can bias their conservation status assessment: an example with species-rich *Nardus* grasslands (6230*). *Ecol. Ind.* 156, 111113. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.111113>.
- David, R., 2014. Modélisation de la végétation holocène du Nord-Ouest de la France: Reconstruction de la chronologie et de l'évolution du couvert végétal du Bassin parisien et du Massif armoricain.
- de Bello, F., Lavorel, S., Gerhold, P., et al., 2010. A biodiversity monitoring framework for practical conservation of grasslands and shrublands. *Biol. Conserv.* 143, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.04.022>.
- Des Abbayes, H., Claustres, G., Corillon, R., Dupont, P., 1971. Flore et végétation du Massif armoricain. Presses universitaires de Bretagne, Saint-Brieuc.
- Diard, L., 2005. Atlas de la flore d'Ile-et-Vilaine. Siloë, Nantes.

- Eriksson, O., 1993. The species pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos* 68, 371–374. <https://doi.org/10.2307/3544854>.
- Evju, M., Hagen, D., Kyrkjæide, M.O., Köhler, B., 2020. Learning from scientific literature: can indicators for measuring success be standardized in “on the ground” restoration? *Restor. Ecol.* 28, 519–531. <https://doi.org/10.1111/rec.13149>.
- Fagúndez, J., 2013. Heathlands confronting global change: drivers of biodiversity loss from past to future scenarios. *Ann. Bot.* 111, 151–172. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs257>.
- Finn, C., Grattarola, F., Pincheira-Donoso, D., 2023. More losers than winners: investigating Anthropocene defaunation through the diversity of population trends. *Biol. Rev.* 98, 1732–1748. <https://doi.org/10.1111/brv.12974>.
- Flojgaard, C., Valdez, J.W., Dalby, L., et al., 2020. Dark diversity reveals importance of biotic resources and competition for plant diversity across habitats. *Ecol. Evol.* 10, 6078–6088. <https://doi.org/10.1002/ece3.6351>.
- Gijbels, P., Adriaens, D., Honnay, O., 2012. An orchid colonization credit in restored calcareous grasslands. *Écoscience* 19, 21–28. <https://doi.org/10.2980/19-1-3460>.
- Green, B.H., 1990. Agricultural intensification and the loss of habitat, species and amenity in British grasslands: a review of historical change and assessment of future prospects†. *Grass Forage Sci.* 45, 365–372. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1990.tb01961.x>.
- Habel, J.C., Dengler, J., Janišová, M., et al., 2013. European grassland ecosystems: threatened hotspots of biodiversity. *Biodivers. Conserv.* 22, 2131–2138. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0537-x>.
- Helm, A., Zobel, M., Moles, A.T., et al., 2015. Characteristic and derived diversity: implementing the species pool concept to quantify conservation condition of habitats. *Divers. Distrib.* 21, 711–721. <https://doi.org/10.1111/ddi.12285>.
- Hostens, L., Van Meerbeek, K., Wiegman, D., et al., 2023. The drivers of dark diversity in the Scandinavian mountains are metric dependent. *J. Veg. Sci.* 34, e13212. <https://doi.org/10.1111/jvs.13212>.
- Jung, V., Morel, L., Bonthoux, S., Chollet, S., 2021. Integrating species pools and abundance distribution in habitat conservation status assessment: a new index. *Ecol. Ind.* 121, 107183. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107183>.
- Kepfer-Rojas, S., Damgaard, C., Riis-Nielsen, T., Schmidt, I.K., 2017. Interactive effects of land use history, tree encroachment and distance to edge on species richness in an unmanaged heathland. *Appl. Veg. Sci.* 20, 74–83.
- Lamb, E.G., Bayne, E., Holloway, G., et al., 2009. Indices for monitoring biodiversity change: are some more effective than others? *Ecol. Ind.* 9, 432–444. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.06.001>.
- Le Corre, C., Auvray, B., Ballèvre, M., Robardet, M., 1991. Le Massif Armoricain / The Armorican Massif. *Sciences Géologiques, Bulletins et Mémoires* 44, 31–103. <https://doi.org/10.3406/sgeol.1991.1865>.
- Ledère, D., Obersteiner, M., Barrett, M., et al., 2020. Bending the curve of terrestrial biodiversity needs an integrated strategy. *Nature* 585, 551–556. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2705-y>.
- Lewis, R.J., Szava Kovats, R., Pärtel, M., 2016. Estimating dark diversity and species pools: an empirical assessment of two methods. *Methods Ecol. Evol.* 7, 104–113. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12443>.
- Lewis, R.J., de Bello, F., Bennett, J.A., et al., 2017. Applying the dark diversity concept to nature conservation. *Conserv. Biol.* 31, 40–47. <https://doi.org/10.1111/cobi.12723>.
- Moeslund, J.E., Brumbjerg, A.K., Clausen, K.K., et al., 2017. Using dark diversity and plant characteristics to guide conservation and restoration. *J. Appl. Ecol.* 54, 1730–1741. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12867>.
- Morel, L., Jung, V., Chollet, S., et al., 2022. From taxonomic to functional dark diversity: exploring the causes of potential biodiversity and its implications for conservation. *J. Appl. Ecol.* 59, 103–116. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14033>.
- Napoleone, F., Giarrizzo, E., Burrascano, S., 2021. Habitat conservation state and plant diversity respond to different drivers in semi-natural grasslands. *J. Veg. Sci.* 32, e13055. <https://doi.org/10.1111/jvs.13055>.
- Nicod, C., Leys, B., Ferrez, Y., et al., 2019. Towards the assessment of biodiversity and management practices in mountain pastures using diagnostic species? *Ecol. Ind.* 107, 105584. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105584>.
- Noreika, N., Pärtel, M., Öckinger, E., 2020. Community completeness as a measure of restoration success: multiple-study comparisons across ecosystems and ecological groups. *Biodivers. Conserv.* 29, 3807–3827. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02050-1>.
- Paganeli, B., Fujinuma, J., Trindade, D.P.F., et al., 2024. A roadmap to carefully select methods for dark diversity studies. *J. Veg. Sci.* 35, e13264. <https://doi.org/10.1111/jvs.13264>.
- Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K., van der Maarel, E., 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from estonian plant communities. *Oikos* 75, 111–117. <https://doi.org/10.2307/3546327>.
- Pärtel, M., Szava-Kovats, R., Zobel, M., 2011. Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends Ecol. Evol.* 26, 124–128. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.004>.
- Pärtel, M., Szava-Kovats, R., Zobel, M., 2013. Community completeness: linking local and dark diversity within the species pool concept. *Folia Geobot.* 48, 307–317. <https://doi.org/10.1007/s12224-013-9169-x>.
- Riibak, K., Reitalu, T., Tamme, R., et al., 2015. Dark diversity in dry calcareous grasslands is determined by dispersal ability and stress-tolerance. *Ecography* 38, 713–721. <https://doi.org/10.1111/ecog.01312>.
- Rodríguez-Rojo, M.P., Font, X., García-Mijangos, I., et al., 2020. An expert system as an applied tool for the conservation of semi-natural grasslands on the Iberian Peninsula. *Biodivers. Conserv.* 29, 1977–1992. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-01963-1>.
- Ronk, A., Szava-Kovats, R., Pärtel, M., 2015. Applying the dark diversity concept to plants at the European scale. *Ecography* 38, 1015–1025. <https://doi.org/10.1111/ecog.01236>.
- Ronk, A., Szava-Kovats, R., Zobel, M., Pärtel, M., 2017. Observed and dark diversity of alien plant species in Europe: estimating future invasion risk. *Biodivers. Conserv.* 26, 899–916. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1278-4>.
- Shackelford, N., Hobbs, R.J., Burgar, J.M., et al., 2013. Primed for change: developing ecological restoration for the 21st century. *Restor. Ecol.* 21, 297–304. <https://doi.org/10.1111/rec.12012>.
- Török, P., Helm, A., 2017. Ecological theory provides strong support for habitat restoration. *Biol. Conserv.* 206, 85–91. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.024>.
- Trindade, D.P.F., Carmona, C.P., Pärtel, M., 2020. Temporal lags in observed and dark diversity in the Anthropocene. *Glob. Chang. Biol.* 26, 3193–3201. <https://doi.org/10.1111/gcb.15093>.
- Zobel, M., 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *J. Veg. Sci.* 27, 8–18. <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>.

III. Compléments : Planifier les mesures de conservation à l'échelle régionale

Cette brève étude de cas vise à proposer une planification des mesures de conservation sur les landes et les prairies du Massif Armoricaïn, en mobilisant le cadre théorique du pool d'espèces spécifiques à l'habitat et la diversité sombre.

3.1. Contexte

Pour orienter les mesures de conservation ou de restauration des milieux agropastoraux à l'échelle du territoire, il est possible de s'appuyer sur les différents ensembles paysagers. En effet, la notion de paysage³² permet d'intégrer les facteurs naturels et/ou humains et la perception sociale (Convention européenne du paysage, 2000). En France, les collectivités s'appuient sur des ensembles paysagers cohérents pour faciliter la concertation entre acteurs et citoyens sur la gestion du territoire et l'orientation de l'action publique (*e.g.*, Atlas de paysage, SCOT³³, parcs naturels, etc. ; Bourget & Dû-Blayo, 2010). Ainsi, l'utilisation de ces outils à l'échelle régionale constitue une base pertinente pour planifier des actions de conservation des paysages ruraux et patrimoniaux.

Au sein du Massif Armoricaïn, le rééchantillonnage à long terme des communautés végétales de landes et de prairies a mis en évidence une dégradation marquée au cours des quarante dernières années (Chapitres 3 et 4). Cette dégradation, caractérisée par une perte de richesse spécifique et la disparition d'espèces rares et typiques à l'échelle régionale, s'explique notamment par les changements d'usages des terres, oscillant entre déprise et intensification agricole.

Face à ce diagnostic et l'ampleur du déclin, la question de la priorisation des sites à restaurer ou à conserver est une problématique majeure. Cette étude de cas préliminaire vise ainsi à proposer une hiérarchisation des secteurs en fonction de leur état de conservation observé et de leur potentiel de restauration. Pour cela, nous analysons la communauté observée, en

³² La convention européenne du paysage définit le **paysage** comme étant « partie de territoire telle que perçue par les populations, dont le caractère résulte de l'action de facteurs naturels et/ou humains et de leurs interrelations » (Conseil de l'Europe, STE n°176, 20/10/2000)

³³ **SCOT** : schéma de cohérence territoriale : documents de planification stratégique à long terme à l'échelle d'un large bassin de vie ou d'une aire urbaine, dans le cadre d'un projet d'aménagement stratégique

distinguant les espèces typiques et non typiques, afin d'évaluer le niveau de dégradation. Puis, nous estimons la complétude des communautés pour mesurer le potentiel de restauration à partir des espèces du *pool* absentes localement mais écologiquement adaptées. Cette étude de cas, menée à l'échelle régionale sur quinze sites, vise ainsi à calculer et comparer ces deux métriques. Le but est ainsi d'orienter la planification des actions de conservation et de restauration à l'échelle régionale.

3.2. Méthodologie

3.2.1. Définitions des ensembles paysagers et données de végétation utilisées

Afin d'adopter une approche à l'échelle locale, les ensembles paysagers, correspondant aux unités de paysage à l'échelle 1/250 000, ont été utilisés (Figure 5.3; Bourget & Dû-Blayo, 2010). Leur délimitation se base sur une combinaison de méthode (télédétection, classification paysagère puis validation par des experts ; Bourget & Dû-Blayo, 2010). Ces ensembles paysagers se superposent généralement aux phytorégions (*i.e.* unité phytoécologique délimitée suivant la distribution des séries de végétations en fonction de la topographie et du degré d'artificialisation) définies par Dupias & Rey (1985). Ces dernières sont utilisées pour décrire les végétations dominantes des secteurs.

Pour cette étude, seuls les ensembles paysagers regroupant au minimum dix relevés floristiques de landes ou de prairies ont été retenus, ce qui a conduit à la sélection de quinze secteurs (Figure 5.3). Les relevés de végétation sont issus de l'étude de rééchantillonnage à long terme de la végétation (voir Chapitre Matériel et Méthodes). L'étude se base sur les sites historiquement classés landes ou prairies, quelle que soit leur végétation actuelle. Afin de hiérarchiser les ensembles paysagers, deux analyses distinctes ont été menées : l'une sur les landes à partir de 421 relevés, et l'autre sur les prairies à partir de 251 relevés, réalisés entre 2020 et 2024 (Tableau 1).

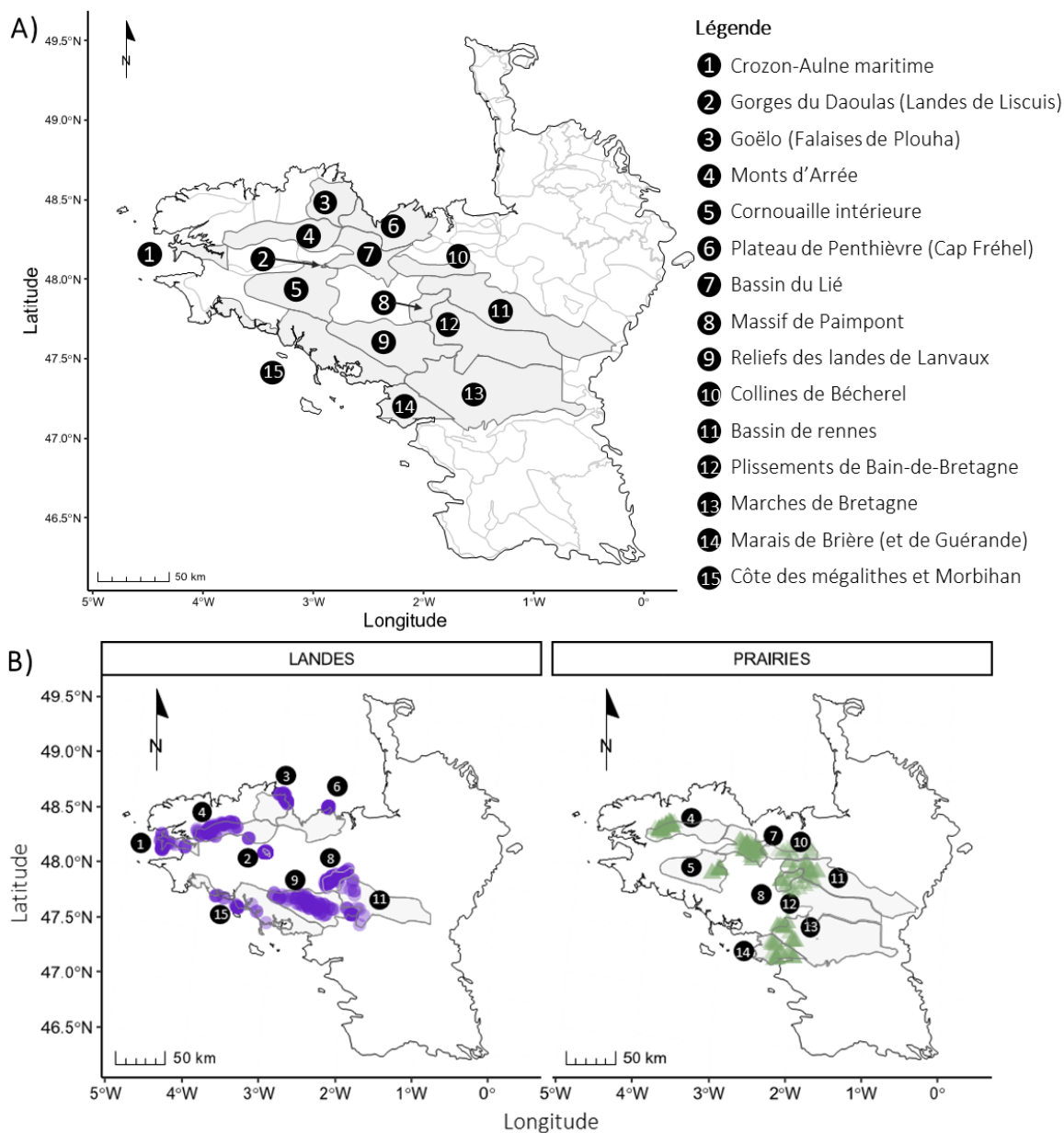


Figure 5.3: A) Carte des secteurs paysagers du Massif Armoricaïn, les secteurs grisés et numérotés correspondent aux secteurs comprenant plus de huit relevés de végétation en landes ou en prairies. B) Localisation des relevés de végétation en landes (en violet à gauche) et en prairies (en vert à droite). Les secteurs correspondants sont annotés. Les secteurs paysagers ont été réalisés par Bourget & Dû-Blayo (2010). Les limites incertaines ont été ajustées localement afin de garantir l'appartenance des relevés aux secteurs décrits dans la littérature. Par exemple, le secteur des gorges du Daoulas – à l'intersection de trois ensembles paysagers – ne correspond pas à un ensemble paysager au sens strict, mais la forte concentration de relevés sur ce massif très localisé a conduit à la création d'un secteur spécifique pour la présente étude. Les sources des données sont disponibles sur OEB Bretagne, DREAL Normandie, DREAL Pays-de-la-Loire, DREAL Poitou-Charentes et sont issues des atlas de paysages.

Quelques précisions sur ces ensembles paysagers.

Tableau 1 : Précisions sur les ensembles paysagers utilisés. Le code se réfère à la Figure 5.3., les colonnes N (L) et N (P) correspondent respectivement au nombre de relevés de landes et/ou de prairies de chacun des secteurs.

CODE	SECTEUR	DESCRIPTION	N (L)	N (P)
1	Crozon-Aulne maritime	Landes de la presqu'île de Crozon et Camaret-sur-Mer, landes du Menez Hom (330 m)	33	-
2	Gorges du Daoulas	Reliefs occidentaux avec landes sur les reliefs, site protégé des landes de Liscuis	47	-
3	Goëlo (Plouha)	Landes littorales sur falaises de Plouha	35	-
4	Monts d'Arrée	Collines avec landes, bois et bocage dense	71	60
5	Cornouaille intérieure	Bocage à maille élargie, paysage traditionnel de Bretagne	-	10
6	Plateau de Penthièvre (Fréhel)	Landes littorales sur falaises du Cap Fréhel	22	-
7	Bassin versant du Lié	Massif du Mené, paysage vallonné et bocage dense	-	58
8	Massif de Paimpont (Brocéliande)	Paysage boisé, landes et bosquets	90	15
9	Landes de Lanvaux	Reliefs boisés sur longue crête granitique, extrémité rejoint les plissements de Bain-de-Bretagne	93	-
10	Collines de Bécherel	Paysage boisé, légèrement vallonné et cultivé	-	13
11	Bassin de Rennes	Paysage cultivé à ragosses (<i>i.e.</i> haies émondées latéralement), secteur ouest étudié	-	31
12	Plissements de Bain-de-Bretagne	Extrémité des landes de Lanvaux (boisé)	10	12
13	Marches de Bretagne	Prairies alluviales aux abords des marais de Redon	-	21
14	Marais de Brière	Zone caractérisée par la présence d'eau	-	31
15	Côte des mégalithes et Morbihan	Paysage contrasté entre côte rocheuse, landes, littoral urbanisé et paysage cultivé	20	-

Les pools d'espèces spécifiques aux landes et prairies ont été définis à partir de la flore régionale et validés par des experts. L'indice d'état de conservation de la végétation (VCS) s'appuie sur la composition observée pour estimer le l'état de conservation (Jung *et al.*, 2021). La complétude de la communauté ($\ln(\text{richesse spécifique observée}/\text{diversité sombre typique})$) mesure quant à elle le degré d'exhaustivité de la communauté observée par rapport aux espèces typiques attendues (Pärtel *et al.*, 2013). La diversité sombre a été estimée par la méthode hypergéométrique sur les données d'abondance des espèces typiques (*i.e.* avec une filtration au préalable du pool d'espèces spécifique à l'habitat : retrait des espèces-non-typiques).

3.2.2. Hiérarchisation des ensembles paysagers

Pour chaque ensemble paysager, l'indice d'état de conservation de la végétation (VCS) et la complétude de la communauté ont été calculés pour les landes et/ou les prairies. La médiane de chaque métrique a ensuite servi à classer les ensembles paysagers, limitant ainsi l'influence des valeurs extrêmes (comme réalisé par Pärtel *et al.*, 2025).

Pour le VCS, les secteurs sont ordonnés du moins dégradé (VCS médian le plus élevé) au plus dégradé (VCS médian faible). Pour la complétude, le classement indique le potentiel de restauration. Une complétude élevée indique une bonne complétude de la communauté et donc un faible potentiel, inversement, une plus faible complétude signale un meilleur potentiel

d'amélioration. La comparaison de ces deux classements permet d'identifier les écarts entre l'état de conservation observé et le potentiel de restauration estimé à partir de la diversité sombre. Enfin, une représentation graphique a été réalisée pour visualiser simultanément le classement de chaque ensemble paysager (R-package « ggplot2 » ; Wickham *et al.*, 2025).

3.3. Résultats

L'évolution du VCS et de la complétude ont montré des déclin significatifs pour la majorité des ensembles paysagers entre des deux époques de rééchantillonnage (Figure 5.4 ; Annexes S.3).

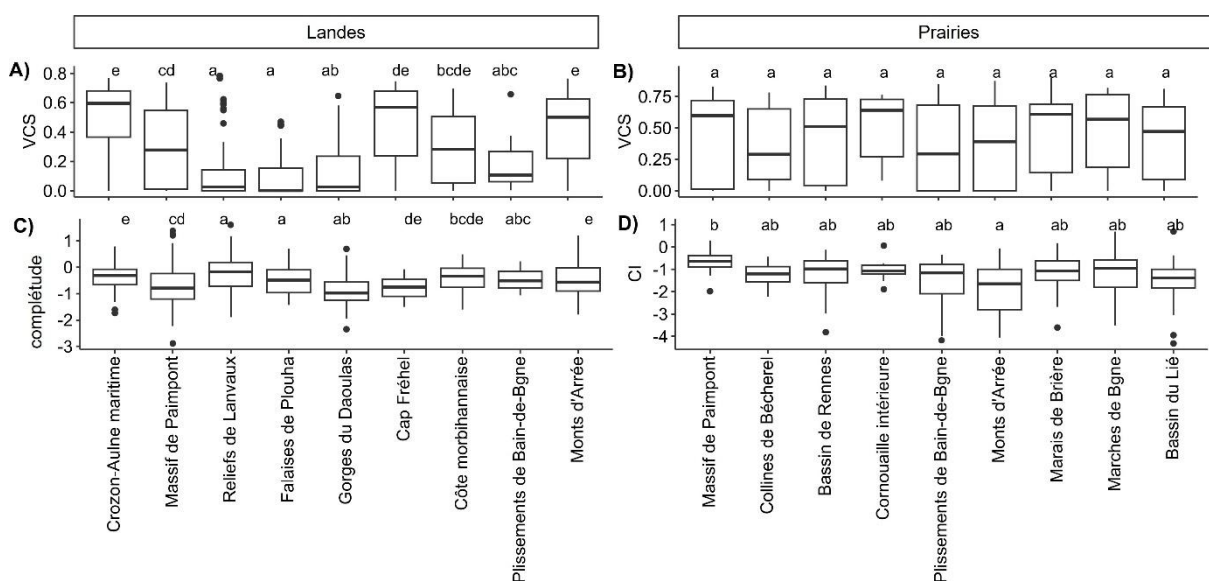


Figure 5.4 : Boxplots montrant l'état de conservation de la végétation (indice VCS ; A-B) et de la complétude des communautés (C-D) des communautés de landes (à gauche ; A-C) et des prairies (à droite ; B-D) pour différents ensembles paysagers. Les lettres indiquent les différences significatives entre les sites testés des tests de Wilcoxon par paires avec correction de Bonferroni.

La hiérarchisation des ensembles paysagers par types d'habitat met en évidence différents cas de figures entre les sites (Figure 5.5).

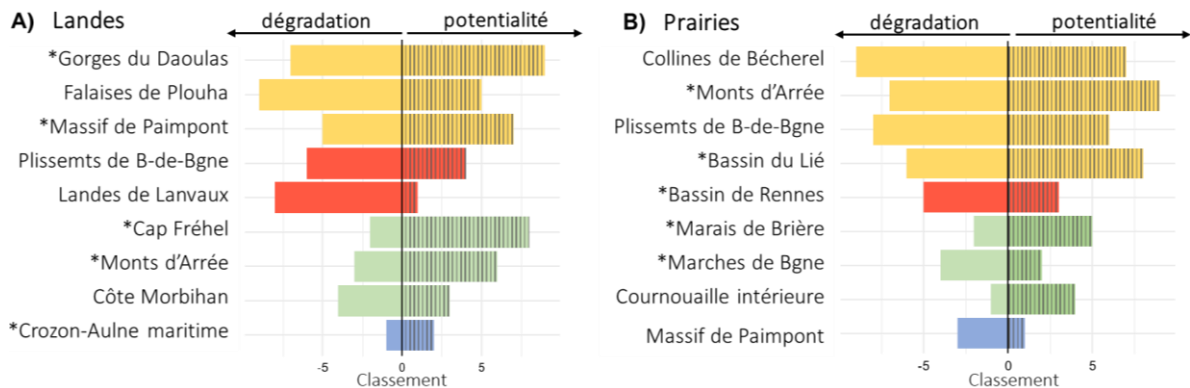


Figure 5.5 Classement des sites selon le niveau de dégradation (indice VCS médian, à gauche) et la complétude (CI médiane, à droite, hachuré) de leur végétation. A) Dans le cas des landes neuf sites ont été classés : Les gorges du Daoulas (n=47), les falaises de Plouha (n=35), le massif de Paimpont (n=90), les plissements de Bain-de-Bretagne (n=10), les landes de Lanvaux (n=93), les monts d'Arrée (n=71), le cap Fréhel (n=22), la côte des mégalithes et Morbihan (n=20), le secteur Crozon-Aulne maritime (n=32). B) Dans le cas des prairies, neuf sites ont été classés : les collines de Bécherel (n=13), les monts d'Arrée (n=60), les plissements de Bain-de-Bretagne (n=12), le bassin du Lié sur le massif du Mené (n=58), le bassin de Rennes (n=31), les marais de Brière (n=31), les marches de Bretagne (n=21), la Cornouaille intérieure (n=10) et le massif de Paimpont (n=15). Les ensembles paysagers marqués dans un astérisque sont les secteurs qui contiennent aujourd'hui plus de 10 relevés qui se sont maintenus en landes ou en prairies (Figure S5B2 en annexe). Les couleurs sont indicatives de la priorisation suivant le schéma conceptuel figurant en introduction.

3.4. Éléments de discussion

Conservation. L'ensemble des secteurs étudiés révèle une dégradation de l'état de conservation, mais avec des intensités variables selon les habitats et les localisations. Dans les landes, la diminution moyenne du VCS est relativement faible dans les Monts d'Arrée (-11%) tandis qu'elle atteint un déclin drastique de 70% sur les landes des falaises de Plouha et des gorges du Daoulas. Les prairies des Monts d'Arrée ont également un déclin de l'état de conservation de la végétation plus faible que pour les autres secteurs (-33%) qui enregistrent un déclin de plus de 50% (e.g. Collines de Bécherel, Massif De Paimpont, Plissements de Bain-de-Bretagne). Ces dégradations locales incitent à la conservation voire à la restauration des milieux agropastoraux encore existants.

Hiérarchisation. Plusieurs secteurs apparaissent particulièrement dégradés mais conservent un potentiel de biodiversité (faible complétude) qui encourage la mise en place de mesures de restauration. Dans ce cas, il serait intéressant de restaurer les landes de Liscuis (Gorges du

Daoulas), des falaises de Plouha et du massif de Paimpont et les prairies du bassin du Lié ou des collines de Bécherel par exemple. En revanche, certains secteurs offrent une vision plus pessimiste en effet, bien que dégradé leur potentiel de restauration est limité. C'est particulièrement le cas des landes de Lanvaux, secteur largement enrésiné à partir du milieu du XIX^{ème} siècle.

Parallèlement parmi les secteurs bien conservés, la conservation de certaines landes du Cap Fréhel, des monts d'Arrée et de la côte morbihannaise présentent un potentiel d'amélioration de l'état de conservation, tandis que la conservation actuelle peut être maintenue en Crozon-Aulne maritime. La majorité des landes de ces sites bénéficient d'une protection forte, depuis les années 1970, en raison de leur position littorale. Dans le cas des prairies, le massif de Paimpont a un état de conservation moyen et moins de potentiel que les autres ensembles paysagers. Sinon, plusieurs secteurs avec un état de conservation peu favorables ont des potentialités de restauration.

Cas des Monts d'Arrée. Parmi les ensembles paysagers étudiés, les monts d'Arrée mériteraient une analyse plus approfondie. La diminution moyenne du VCS y reste la plus faible de tous les secteurs de landes. Plus de soixante relevés y sont encore classés aujourd'hui comme landes ou prairies, malgré la disparition d'environ la moitié des relevés historiques (landes à bruyères et prairies).

Ce secteur bénéficie de surcroît de multiples statuts de protection forte (*e.g.* arrêtés de protection de biotope, espaces naturels sensibles, réserve naturelle nationale). Plusieurs espaces sont activement gérés (Figure 5.6), ce qui peut notamment expliquer le bon état de conservation des landes dans ce secteur.

Cependant, la déprise agricole et le reboisement spontané entraînent localement un recul des milieux agropastoraux. Ainsi, au sein des monts d'Arrée, une petite vallée autrefois couverte de landes est aujourd'hui largement boisée (Figure 5.6). Cette gorge, au sud du lac de Brennilis, aujourd'hui une réserve associative³⁴, abrite désormais des espèces protégées. Le grand corbeau (*Corvus corax*) niche sur les parois rocheuses encore existantes tandis que l'escargot de Quimper (*Elona quimperiana*), espèce forestière rare et protégée à l'échelle nationale et

³⁴ La réserve associative du Moulin du Rhun-Du fait partie du réseau des réserves depuis le 1^{er} juillet 1984 (premier site protégé des Monts d'Arrée ; Bretagne Vivante).

européenne (article 2 de l'arrêté du 23 avril 2007³⁵; annexes II et IV de la directive Habitats), est retrouvé dans les milieux humides et ombragés. Ainsi la succession naturelle des landes de cette zone a pu favoriser l'arrivée de cette espèce de sous-bois. Dès lors, une restauration de l'ensemble des landes historiques est non souhaitable car elle risquerait de nuire aux espèces qui tirent parti de la dynamique forestière et de la réduction de l'influence humaine. Une approche de gestion différenciée est donc ici la plus adaptée (*i.e.* maintien de landes relictuelles et préservation des secteurs boisés d'intérêt).

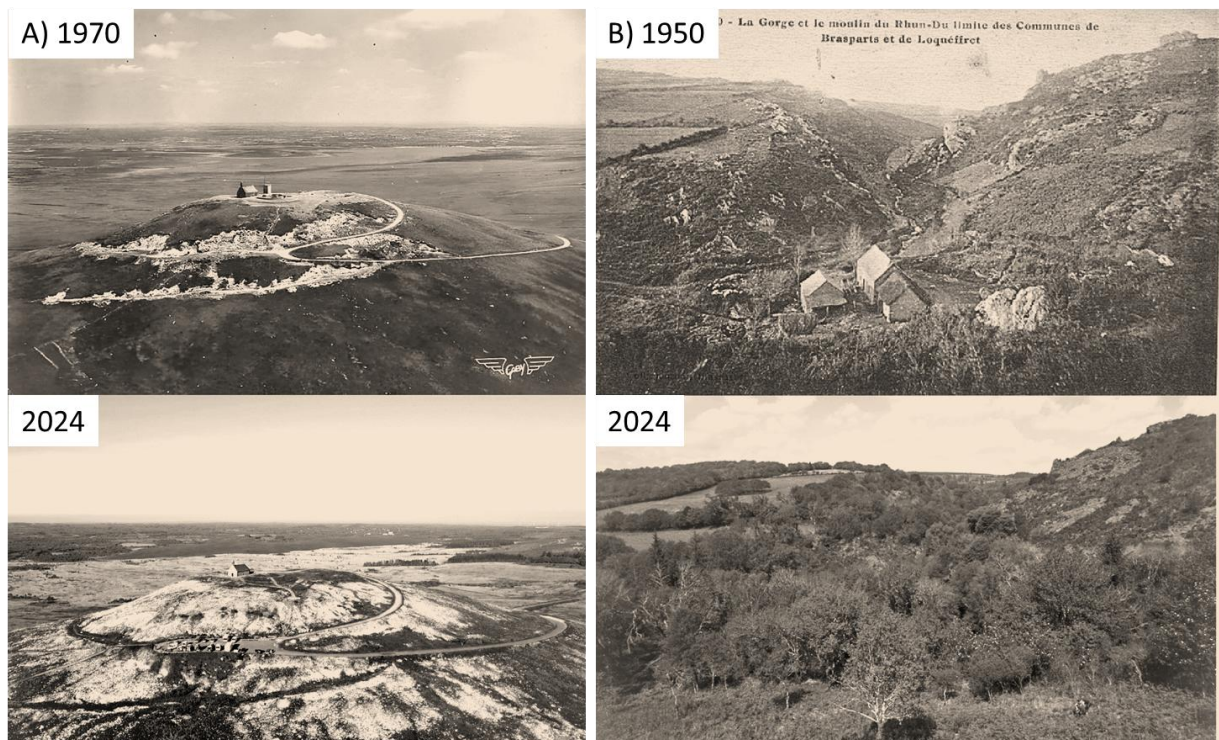


Figure 5.6 : Photographies aériennes de sites au sein des Monts d'Arrée : (A) le Mont Saint-Michel de Brasparts (« Menez Mikael-an-Are » en breton ; commune de Saint-Rivoal ; Finistère) et (B) gorge du Rhun-Du (commune de Loqueffret ; Finistère). En haut, les photographies sont des cartes postales anciennes : (A) carte postale semi-moderne réalisée entre 1918-1975 (© éditions Gaby) ; (B) carte postale du moulin du Rhun-du et les parois rocheuses couvertes de landes vers 1910 (© Joncour, éditeur photographe de Brasparts). En bas, photographies des sites en 2024 : A) un incendie de grande ampleur avait eu lieu sur ces landes en juillet-août 2022 y compris sur le mont et autour de la chapelle, B) le moulin autrefois en photo est maintenant en ruines sous le couvert boisé (© M. Dano & B. Duhamel).

³⁵ Arrêté du 23 avril 2007 fixant les listes des mollusques protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection.

Entre héritage historique et pratiques actuelles : comprendre l'hétérogénéité des ensembles paysagers. Cette analyse repose sur une comparaison des ensembles paysagers à partir de valeurs médianes. Si cette approche permet une lecture synthétique, elle tend à masquer la forte variabilité interne de chaque site. En effet, au sein d'un même ensemble, on observe des histoires et des dynamiques contrastées : certaines landes ont été abandonnées, certaines ont été gérées et d'autres non (Figure 5.6). Dans le cas des prairies, les différences peuvent tenir aux usages actuels, à la position sur le bassin versant ou aux dates de remembrement qui varient sensiblement d'un secteur à l'autre (voir figure 5.7, d'après Pauchard *et al.*, 2016). Ainsi, bien que la médiane fournisse un indicateur global, elle ne reflète pas la complexité des situations locales, ce qui justifie l'intégration de paramètres plus fins pour orienter les mesures de conservation ou de restauration.

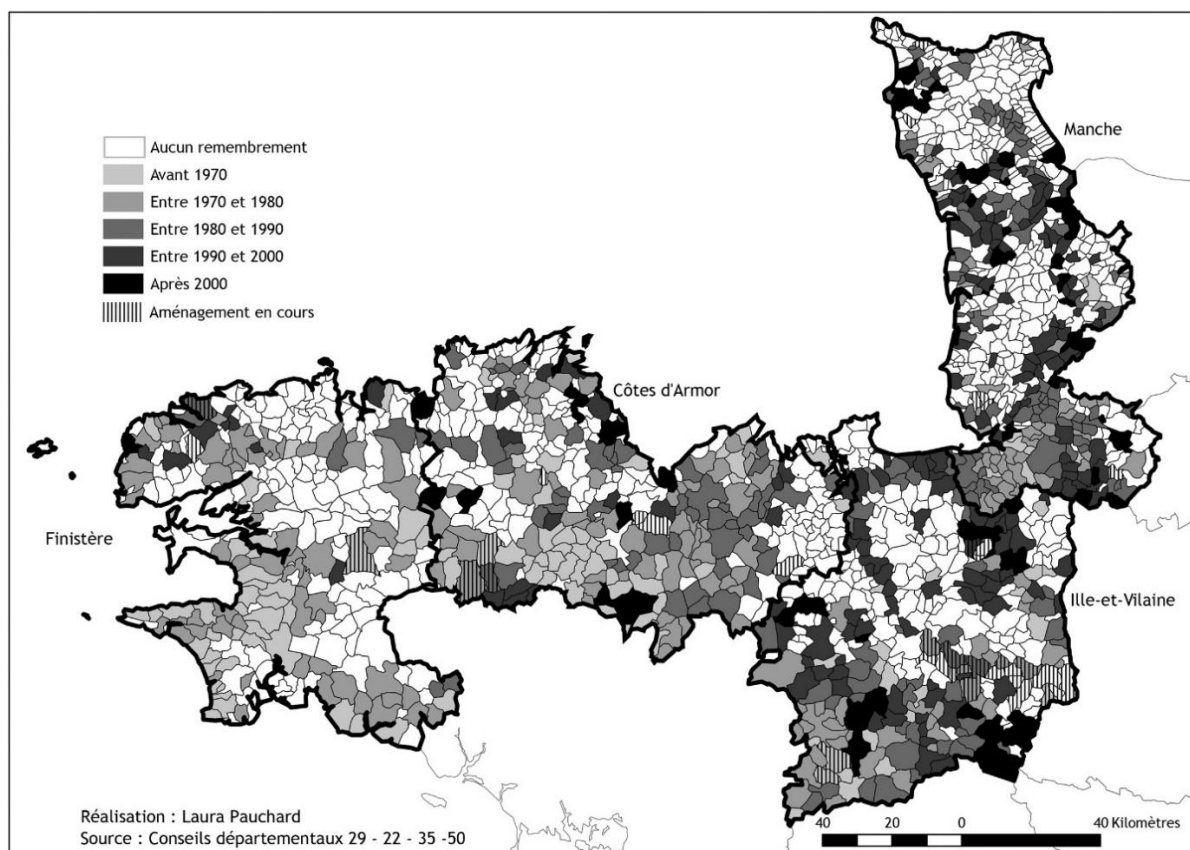


Figure 5.7 : Date des différents aménagements fonciers (remembrement) dans l'Ouest. Issue de Pauchard *et al.*, 2016.

Conclusion. Cette approche constitue une première étape dans l'élaboration d'un outil de priorisation des sites grâce à l'utilisation conjointe de la diversité sombre et de la diversité observée. Les résultats présentés reposent uniquement sur deux métriques, ce qui permet

d'esquisser une hiérarchisation préliminaire mais nécessairement partielle, de surcroît à une échelle aussi vaste. De plus, tous les secteurs du territoire n'ont pas pu être analysés (limite due à la disponibilité des données). Il est donc possible que certains secteurs prioritaires n'aient pas été identifiés. L'objectif n'est donc pas ici de proposer une planification opérationnelle exhaustive, mais plutôt d'identifier à large échelle des secteurs prioritaires.

Une démarche plus intégrée devrait à terme prendre en compte d'autres dimensions essentielles, telles que les menaces et pressions en cours, la connectivité paysagère ainsi que les moyens réellement mobilisables pour la gestion et la restauration. Il n'est pas possible d'élaborer dès maintenant un plan de restauration détaillé à l'échelle régionale, notamment en raison de la grande diversité d'acteurs concernés. En revanche, cette vision d'ensemble fournit une base de discussion à l'échelle de la région, riche de ses paysages ruraux et culturels mais soumise à une dégradation progressive.

CHAPITRE 5 : POINTS A RETENIR

- ⇒ Limiter les estimations de la diversité sombre au pool d'espèces spécifiques à l'habitat améliore les résultats.
- ⇒ Les mesures de la diversité sombre et de l'état de conservation des habitats sont complémentaires pour la conservation et la restauration.
- ⇒ Certains secteurs du Massif Armoricaïn présentent un fort potentiel de restauration malgré une dégradation de leur état de conservation.
- ⇒ Cette approche constitue une première étape pour guider la décision en combinant diversité sombre et diversité observée pour évaluer l'état de conservation.

CHAPITRE VI :
DISCUSSION ET PERSPECTIVES



DISCUSSION

L'objectif principal de cette thèse a consisté à documenter et analyser les changements survenus au cours des quatre dernières décennies au sein des deux habitats agropastoraux principaux du Massif Armoricain : les landes et les prairies.

I. Evolution du devenir des landes et des prairies

1.1. Synthèse des résultats obtenus

Les landes et les prairies ont été soumises à d'importants changements d'usages des terres au cours des dernières décennies, entraînant une réduction drastique de leur nombre. Nos travaux ont mis en évidence que près de 30 % des landes et des prairies historiquement échantillonnées ont disparu, deux milieux reconnus comme habitats d'intérêt communautaire en Europe (Figure 6.1; Bensettiti *et al.*, 2005). Ces évolutions s'expliquent par un embroussaillage de terres autrefois gérées en milieux ouverts, ainsi que par une artificialisation de ces milieux (Figure 6.1).

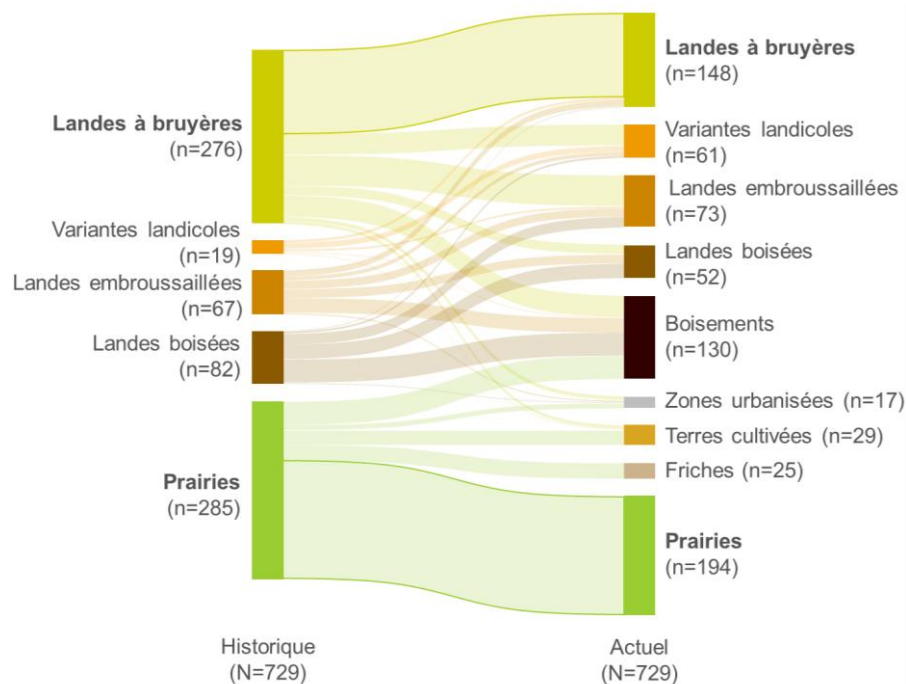


Figure 6.1 : Synthèse des diagrammes de Sankey des landes et prairies montrant les changements entre le type d'habitat historique (à gauche) et le type d'habitat actuel (à droite) sur la base d'une catégorisation des relevés utilisant la composition des espèces. Les blocs correspondent aux types d'habitats et les flux reflètent la trajectoire de chaque parcelle historique (à gauche) vers son état actuel (à droite). La hauteur des blocs et la largeur des flux sont proportionnelles au nombre de relevés. Par souci de lisibilité, les types d'habitats prairiaux considérés dans le Chapitre 4 ont été groupés en type « prairies ».

1.2. Disparition des prairies et des landes par succession naturelle

Dans notre étude, les prairies et les landes apparaissent particulièrement vulnérables aux dynamiques de fermeture liées à la déprise agricole. Dans les prairies, cette évolution se traduit par l'installation de ligneux tels que le saule ou la ronce, ainsi que par le développement de mégaphorbiaies en conditions plus humides. Les landes embroussaillées ou boisées, déjà présentes à hauteur de 34 % dans les relevés historiques, ont une fréquence qui s'élève aujourd'hui à 50 % (incluant les boisements dépourvus d'espèces typiques de landes), ce qui représente une hausse de 47 % au cours des 40 dernières années. Ces changements s'expliquent en grande partie par l'abandon des pratiques agropastorales extensives, qui favorisaient autrefois le maintien de milieux ouverts (Prévosto *et al.*, 2011 ; Webb, 1998). Leur abandon a conduit rapidement à une modification de la structure et des conditions environnementales, ce qui a limité la persistance d'espèces caractéristiques des landes et prairies et a accéléré leur régression (Finderup Nielsen *et al.*, 2021 ; Mitchell *et al.*, 2017 ; Prévosto *et al.*, 2011).

L'abandon des terres est l'un des résultats possibles induit par une combinaison de facteurs sociaux, économiques, politiques et environnementaux, par lequel certaines zones de terres agricoles cessent d'être viables économiquement pour les exploitants agricoles (Burgi *et al.*, 2017 ; Keenleyside & Tucker, 2010). L'abandon des terres concerne principalement les terres situées sur sols pauvres ou soumises à des contraintes biophysiques fortes (Visconti *et al.*, 2018 ; Prévosto *et al.*, 2011 ; Baldock *et al.*, 1996). Ces espaces sont délaissés pour des zones plus productives et plus accessibles à la mécanisation (Burel & Baudry, 2005 ; Dalton & Canévet, 1999). Au sein du Massif Armoricain, l'exemple des gorges du Daoulas, en centre Bretagne, illustre bien cette dynamique. Dans l'après-guerre, le déclin démographique, l'exode des jeunes générations et l'enclavement du territoire limitaient l'adoption des nouvelles pratiques agricoles (Bariou, 1974). Ce secteur a alors été qualifié de « *désert humain en devenir* » (Bariou, 1974). Ces facteurs, ajoutés aux contraintes liées au relief du massif, ont rendu obsolètes les pratiques agropastorales traditionnelles qui entretenaient les landes. Leur abandon a favorisé une fermeture rapide des milieux, marquée par l'enfrichement et le boisement progressif. Ces dynamiques locales s'inscrivent dans une tendance plus large à l'échelle européenne, où l'abandon agricole a favorisé l'expansion des forêts et des friches arbustives par succession naturelle. Ce phénomène est particulièrement marqué en Italie, Hongrie, Pologne et Allemagne,

et reste plus modéré en France et en Grèce (Visconti *et al.*, 2018 ; Plieninger *et al.*, 2016 ; Keenleyside & Tucker, 2010).

1.3. Artificialisation des landes et des prairies

Le déclin du nombre de landes et de prairies s'explique également par l'artificialisation des milieux agropastoraux. L'artificialisation se traduit par la transformation progressive des espaces naturels et semi-naturels en milieux fortement influencés par les humains, tels que les zones urbaines, les grandes cultures ou les infrastructures énergétiques et récréatives. Cette notion repose sur le concept d'intégrité biophysique et de degré d'artificialisation, permettant de distinguer les habitats encore partiellement naturels des milieux fortement modifiés (Encadré 7 ; Guetté *et al.*, 2018).

Encadré 7 : Naturalité et notion d'intégrité biophysique

La naturalité est considérée comme une « notion qui reflète le degré d'influence d'un milieu par l'homme, et donc son caractère plus ou moins 'sauvage' » (Guetté *et al.*, 2018). La naturalité peut notamment être quantifiée à travers l'intégrité biophysique, qui mesure dans quelle mesure les structures et processus écologiques caractéristiques d'un milieu sont maintenus (Figure 6.3). L'intégrité biophysique constitue ainsi l'une des trois grandes facettes de la naturalité proposée par Guetté *et al.* (2018), aux côtés de la spontanéité et des continuités spatio-temporelles (Figure 6.3).

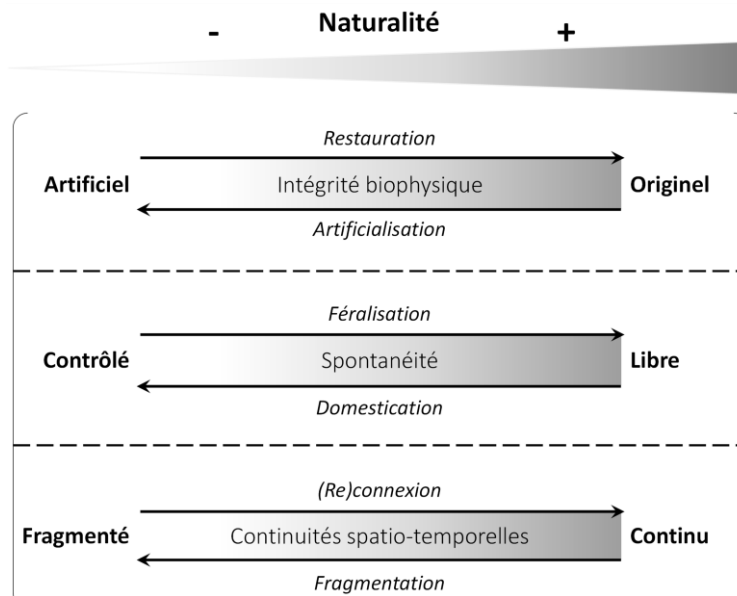


Figure 6.2: Gradients et processus des trois facettes de naturalité (*i.e.* intégrité biophysique, spontanéité, continuités spatio-temporelles). Tiré de Guetté *et al.*, 2018.

Au-delà d'une opposition binaire entre « naturel » et « artificiel », cette approche permet de nuancer les analyses en tenant compte des trajectoires écologiques, plutôt que d'assimiler indistinctement tous les espaces non urbanisés à des milieux naturels prioritaires pour la conservation.

Ainsi dans le cas des habitats agropastoraux, il est possible d'identifier un gradient d'artificialisation. Un premier niveau correspond à la conversion des prairies permanentes en prairies temporaires ou artificielles ou en plantations forestières pour les landes. Les espèces caractéristiques du milieu originel peuvent encore persister. Par contre la conversion de ces espaces en grandes cultures ou encore en zones urbanisées les éloignent de leur état initial. Ces transformations peuvent être accompagnées d'ensemencements et d'un travail répété du sol. Le pool d'espèces spécifique à l'habitat peut s'épuiser ce qui entraîne à long terme un appauvrissement de la biodiversité (Pärtel *et al.*, 2025 ; Lindemeyer *et al.*, 2023).

La diminution des surfaces naturelles au profit de milieux anthropisés (aires urbaines, surfaces artificialisées, grandes cultures) réduit l'espace disponible pour les habitats semi-naturels (Figure 6.3). Le développement démographique et technologique a particulièrement contribué à cette conversion, qu'il s'agisse de zones pavillonnaires, d'infrastructures énergétiques (*e.g.* éoliennes, parcs photovoltaïques) ou d'espaces dédiés à l'extraction de

matériaux (*e.g.* carrières). Les usages récréatifs et touristiques participent également à cette artificialisation. Par exemple, l'attrait touristique de certains sites a conduit à la dégradation puis à la mise en place de mesure de conservation des milieux naturels notamment des landes (*e.g.* alignements mégalithiques de Carnac, rochers de Ploumanac'h, etc. ; Sheppard *et al.*, 2016).

Un autre cas de figure correspond au développement de l'urbanisation et d'activités récréatives, dans un territoire où le littoral est devenu très attractif. Parmi les milieux urbanisés, près de 75% des relevés historiques aujourd'hui urbanisés sont situés en zone côtière, ce qui représente près de 10% des parcelles littorales (essentiellement des landes). Un exemple est le développement des parcours de golf sur le littoral, en particulier dans les années 1980-1990 (Meur-Férec *et al.*, 1991). Lors de la réenquête, une lande historique n'a d'ailleurs pas pu être rééchantillonnée en raison de cette réaffectation des terres (Figure 6.3).



Figure 6.3 : A) Photographie aérienne de 1965-1980 et de 2025 du golf de Ploemeur (Morbihan). Le cas du golf de Ploemeur (Morbihan) illustre la dynamique d'artificialisation des milieux naturels pour un usage récréatif : la lande mésophile présente en 1974 (polygone noir pointillé) a aujourd'hui disparu pour le parcours de golf. Sur cette zone, seul le sentier côtier a été préservé et l'aménagement s'est adossé à la présence de la mine de kaolin (Photographies issues de <https://remonterletemps.ign.fr/comparer>, consulté en août 2025 © Géoservices-IGN France, montage M. Dano). B) Photographie actuelle de l'emplacement de la lande mésophile historiquement échantillonnée par Gloaguen en 1974 (© M. Dano). La végétation de landes est retrouvée sur les marges de l'aménagement (arrière-fond).

Face à ces impacts, la loi Littoral (n° 86-2 du 3 janvier 1986) et son décret d'application (1989) ont marqué un tournant en fixant un cadre juridique limitant l'implantation de grands aménagements sur les espaces naturels côtiers, renforçant ainsi la protection de ces milieux.

Un autre processus d'artificialisation des milieux naturels concerne les plantations volontaires d'arbres pour répondre à des besoins en production de bois. Ces plantations modifient profondément la structure et la dynamique des habitats. Dans le cas des landes, il s'agit principalement de la plantation de conifères (majoritairement des pins) tandis que les prairies sont davantage converties en peupleraies (Figure 6.4 ; Figure 6.5 ; Samain *et al.*, 2015 ; Ducom, 2003). Ces conversions modifient l'intégrité biophysique des habitats originels (Guetté *et al.*, 2018 ; Lindemayer *et al.*, 2023), tout en conservant encore une part de naturalité³⁶ (Encadré 7 ; Guetté *et al.*, 2018). Historiquement, cette dynamique s'amorce dès le XIX^e siècle avec l'expansion des plantations d'essences ligneuses, qui ont conduit au reboisement de vastes secteurs de landes, notamment dans le massif de Paimpont et les reliefs des landes de Lanvaux (Oillic, 2010 ; Ducom, 2003). Le reboisement volontaire visait alors à revaloriser des terres considérées comme incultes, qu'il s'agisse de landes ou de zones humides (Samain *et al.*, 2015 ; Ducom, 2003). Ainsi, les dynamiques de boisement combinaient processus spontanés et plantations volontaires, ces dernières étant largement orientées par les propriétaires fonciers pour répondre à des objectifs économiques (Figure 6.5, Figure 6.6 ; Oillic, 2010 ; Ducom, 2003).

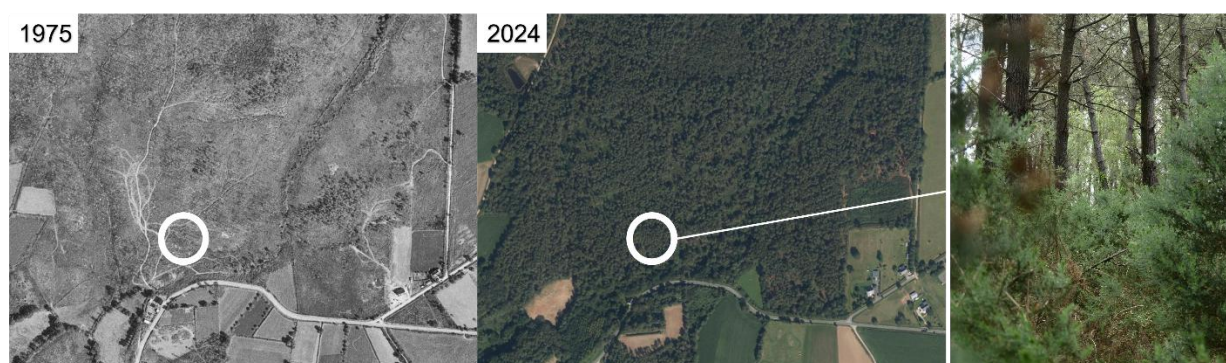


Figure 6.4 : Secteur dans le canton de Questembert, au pont Dréno (commune de Le Cours, Morbihan) où trois relevés historiques ont été relocalisés. A gauche, photographies aériennes de 1965-1980 et de 2024, à droite : photographie d'une lande sous pinède, qui était historiquement une lande sèche échantillonnée par Le Thiec en 1974. Cette zone permet d'illustrer le reboisement des landes en plantations de résineux, où la lande peut persister sous le couvert arboré, dans un état dégradé. (Photographies aériennes issues de <https://remonterletemps.ign.fr/comparer>, consulté en septembre 2025 ; © Géoservices-IGN France ; photographie actuelle et montage : ©M. Dano).

³⁶ **Naturalité** : La naturalité désigne soit un état « naturel » opposé à l'artificiel, proche de la *wilderness* (*i.e.* nature sauvage, supposée vierge de toute influence humaine), soit une qualité mesurable le long d'un gradient allant du plus anthropisé au plus naturel (d'après Guetté *et al.*, 2018 ; encadré 7).



Figure 6.5 : Evolution de prairies en Ille-et-Vilaine depuis les années 1970. En haut : secteur près de Bazouges-la-Pérouse en 1965-1980, 2006-2008 et 2025 ; en bas : secteur près de Bruz en 1965-1980 et 2025. Ces différents secteurs permettent d'illustrer les différentes transformations des prairies en 50 ans : (1) boisement en peupleraie d'une ancienne prairie humide échantillonnée en 1981 par De Foucault, (2) enrichissement par abandon avec développement progressif des ligneux, (3) artificialisation d'un ancienne prairie humide échantillonnée en 1983 par De Foucault et (4) conversion en terres arables avec remembrement (*i.e.* agrandissement des parcelles avec arasement des haies et talus). (Photographies aériennes : <https://remonterletemps.ign.fr/comparer>, consulté en juin 2025 ; © Géoservices-IGN France ; montage : M. Dano)

Ces conversions n'entraînent pas toujours une destruction brutale et immédiate : certaines espèces peuvent persister sous forme relictuelle dans les prairies temporaires ou les plantations (Ridding *et al.*, 2020 ; Petit *et al.*, 2019 ; Schott *et al.*, 2018). Il serait d'ailleurs pertinent de distinguer les prairies temporaires, des prairies permanentes dans cette étude afin d'avoir des informations sur la gestion de ces prairies. Toutefois, la répétition des perturbations favorise une homogénéisation de la flore et limite la capacité de régénération de ces milieux. Il convient

néanmoins de rappeler que les milieux agropastoraux eux-mêmes, et en particulier les landes, ont historiquement une origine anthropique liée aux pratiques de défrichement et de pastoralisme. Pärtel *et al.* (2005) soulignent ainsi que ces habitats semi-naturels conservent une part de naturalité malgré leur origine humaine. La distinction réside donc dans le degré d'artificialisation : alors que les agrosystèmes intensifs ou les plantations forestières homogènes relèvent clairement des milieux anthropogéniques, les milieux agropastoraux traditionnels se situent dans un état intermédiaire où subsistent des structures, des processus et une biodiversité, proches de conditions naturelles. Ainsi, l'évaluation des priorités de conservation devrait s'appuyer sur un gradient continu de naturalité, permettant de mesurer quantitativement le degré d'emprise humaine et d'identifier les sites offrant le plus grand potentiel de maintien ou de restauration des caractéristiques écologiques naturelles (Guetté *et al.*, 2018).

II. Evolution des paramètres des communautés végétales

2.1. Synthèse des principaux résultats obtenus

La richesse spécifique a diminué dans les landes et les prairies, avec en particulier une perte importante d'espèces rares et typiques. Au cours des dernières décennies, nous avons pu mettre en évidence une dégradation de l'état de conservation de la végétation des milieux agropastoraux étudiés, ainsi qu'un déclin de la diversité (richesse et abondance) en espèces de plantes exclusivement pollinisées par les insectes (Figure 6.6). Dans le cas de l'ensemble des landes historiques, nous avons observé une diminution de la valeur indicatrice d'Ellenberg (abrégée EIV) relatif à la disponibilité de la lumière et à la température ainsi qu'une augmentation de l'EIV de la disponibilité en nutriments et de l'EIV pour le pH. Plus spécifiquement, dans les landes à bruyère résiduelles, une hausse de l'EIV pour le pH et une baisse de l'EIV liée à la lumière ont été mises en évidence. Ces changements s'expliquent principalement par les dynamiques de reboisement et par l'embroussaillage des landes. Concernant les prairies, une augmentation marquée de l'EIV associée à la teneur en nutriments du sol est constatée dans les deux types de prairies étudiés (prairies humides et mésiques), tandis que l'EIV liée à l'humidité édaphique diminue uniquement dans les prairies humides, et que l'EIV relative à la disponibilité lumineuse n'augmente que dans les prairies mésiques.

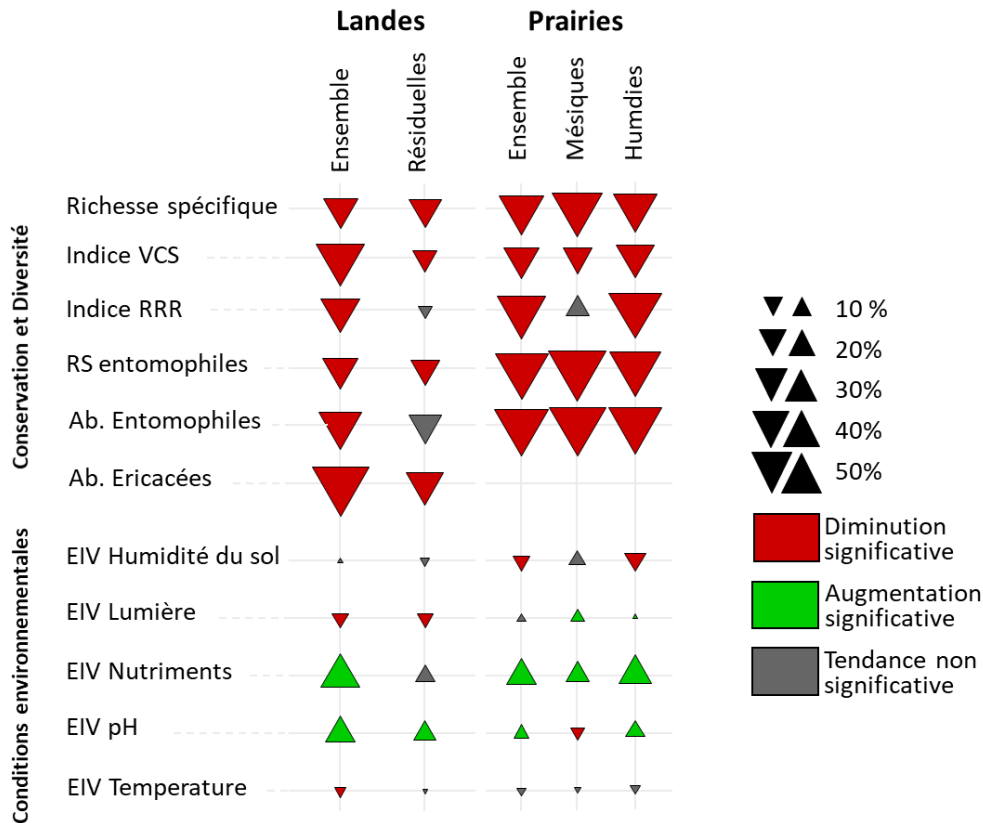


Figure 6.6 : Synthèse des réponses des paramètres des communautés de landes et de prairies dont les résultats sont présentés dans les chapitres 3 et 4 pour chaque métrique entre les époques pour les différents ensembles de données testés : l'ensemble des landes historiques (N=429), les landes à *Erica* résiduelles (N=132), l'ensemble des prairies résiduelles (N=194) et la décomposition en mésiques (N=50) et humides (N=144). Les différentes métriques sont la richesse spécifique, l'indice d'état de conservation de la végétation (indice VCS), l'indice de rareté (indice RRR), la richesse et l'abondance en espèces de plantes exclusivement pollinisées par les insectes (RS et Ab. Entomophiles) ainsi que l'abondance en espèces de la famille Éricacées dans le cas des landes (Ab. Éricacées). L'évolution des conditions environnementales est approximée par les valeurs indicatrices d'Ellenberg (EIV) pour l'humidité du sol, la disponibilité de la lumière, la disponibilité en nutriments dans le sol, la réaction du sol (pH) et la température. La taille et l'orientation des triangles indiquent la tendance trouvée (rouge : diminution significative, vert : augmentation significative, gris tendance non significative).

2.2. Dégradation de l'état de conservation et déclin de la diversité

Les habitats agropastoraux du Massif Armoricain ont été particulièrement dégradés au cours des quarante dernières années. Ces milieux ont subi une perte importante d'espèces, notamment des espèces typiques et rares, entraînant une diminution de leur rôle de support de biodiversité. Ces tendances affectent à la fois les habitats transformés (*i.e.* ayant évolué vers un autre type d'habitat ; Figure 6.1) et les milieux ayant conservé leur identité de landes ou de prairies (Figure 6.6). Ces déclinés généralisés soulignent l'ampleur des changements survenus au sein du territoire au cours des dernières décennies. Cette dégradation affecte également les

espèces à pollinisation exclusivement entomophile, comme cela a pu être constaté dans d'autres pays européens dans les forêts ou les prairies (Pan *et al.*, 2024 ; Wesche *et al.*, 2012). La ressource florale apparaît réduite, tant en diversité qu'en abondance. Ces déclin entraînent des conséquences négatives pour les organismes dépendants de ces habitats (Moquet *et al.*, 2017). Par ailleurs, l'ensemble des milieux étudiés présente une dégradation de l'état de conservation de la végétation. Dans les landes et les prairies qui se sont maintenues, cette dégradation se manifeste par une diminution significative de la richesse en espèces typiques (–15 % et –38 % respectivement) et une augmentation significative de l'abondance des espèces non typiques. Ainsi les espèces typiques deviennent moins diversifiées, tandis que les espèces non typiques, indicatrices de dégradation ou de changement d'état, voient leur abondance augmenter (Jung *et al.*, 2021). Ces résultats, en accord avec d'autres études menées sur ces habitats, soulignent la gravité de la situation (Kindermann *et al.*, 2024 ; Diaz *et al.*, 2013 ; Rose *et al.*, 2000). Cette diminution de la valeur de conservation des milieux agropastoraux est un enjeu majeur en Europe (Olmeda *et al.*, 2020 ; Boch *et al.*, 2020 ; Maes *et al.*, 2013). Il est donc primordial de mettre en place à large échelle des actions de restauration et de conservation.

2.3. Modifications des communautés végétales des landes et prairies

Pour les deux habitats étudiés, une tendance à la baisse de l'humidité des sols a été observée. En effet, le drainage des terres, destiné à accroître leur valeur agricole, a débuté très tôt en Europe, dès le XII^e siècle, et s'est institutionnalisé en France entre le XVII^e et le XIX^e siècle à travers des politiques d'assèchement (Derex, 2001). Au XX^e siècle, ces pratiques se sont intensifiées et modernisées : les agriculteurs ont ainsi remplacé les drains artisanaux (bois, tuiles, nécessitant un entretien régulier) par des systèmes modernes de drainage (Derex, 2001). Le développement de la mécanisation, le remembrement et l'intensification agricole ont ainsi accentué l'impact de ces changements sur les milieux, et ce même à l'échelle mondiale (Fluet-Chouinard *et al.*, 2023). Ces évolutions ont particulièrement affecté les zones les plus humides (*e.g.* littorales, prairies alluviales, mais aussi les landes et les prairies humides) dont une partie a été asséchée. Ainsi, la diminution de l'humidité des sols observée aujourd'hui résulte probablement d'un processus hérité des aménagements agricoles. Il serait ainsi intéressant d'étudier plus finement l'effet du drainage agricole sur ces milieux en utilisant par exemple les superficies drainées des recensements agricoles afin de comparer des secteurs plus ou moins exposés à cette altération (Agreste, 2020).

De plus, une eutrophisation importante des milieux a été constatée. Bien qu'elle soit attribuée à la succession naturelle dans les landes (chapitre 3), l'augmentation de la valeur indicatrice d'Ellenberg de la disponibilité en nutriment dans les prairies résulte davantage de l'intensification agricole. En effet, l'intensification du système agricole a consisté en l'augmentation de la fertilisation (azote, phosphore) pour améliorer la productivité. Cet enrichissement a également été amplifié par les dépôts atmosphériques liés aux émissions industrielles et agricoles, dont le pic a été atteint dans les années 1980 avant de diminuer sous l'effet des politiques de réduction des émissions atmosphériques (Engardt *et al.*, 2017 ; Bobbink *et al.*, 2010). Cette diminution pourrait permettre un retour progressif de la diversité végétale, sans toutefois restaurer la composition originelle des communautés de prairies (Berendse *et al.*, 2021 ; Isbell *et al.*, 2013). En effet, une exposition prolongée à de fortes concentrations d'azote entraîne une récupération lente de la diversité, et la composition initiale des prairies reste généralement altérée (Berendse *et al.*, 2021 ; Isbell *et al.*, 2013).

Les communautés végétales actuelles, déjà façonnées par les usages des terres et l'eutrophisation, se trouvent aujourd'hui confrontées aux changements globaux, notamment au réchauffement climatique. Dans notre étude, bien qu'une hausse des températures de la région d'étude ait été rapportée depuis le siècle dernier (+1°C), nous n'avons pas observé de remplacement d'espèces adaptées à des températures plus fraîches par des espèces plus thermophiles. Il est possible que ces communautés présentent un temps de latence, avec un crédit de colonisation pour certaines espèces favorisées et une dette d'extinction pour d'autres, retardant ainsi la réponse observable au changement climatique. Les communautés végétales actuelles sont davantage sensibles à d'autres facteurs de changements (changements d'usages des terres, eutrophisation). En effet, une modification de la composition floristique en faveur d'espèces mieux adaptées aux températures élevées a été documentée notamment dans les zones alpines ou subalpines où les changements de température imposent rapidement de nouvelles conditions environnementales (Kiebacher *et al.*, 2023). Ce changement dépend également du type de milieux étudiés et de l'usage des terres : les milieux alpins étant plus sensibles que les milieux collinéens (Kiebacher *et al.*, 2023 ; Britton *et al.*, 2017). Ainsi bien que nos travaux n'aient pas détecté un tel phénomène, nos résultats n'excluent pas la possibilité que de telles altérations apparaissent à l'avenir. Les changements climatiques affectent déjà la phénologie, la germination, la mortalité des espèces ainsi que la productivité et les services

écosystémiques des habitats agropastoraux dans d'autres régions (Liu *et al.*, 2021 ; Joyce *et al.*, 2016).

III. Modifications de la composition des communautés

3.1. Synthèse des résultats obtenus

La fréquence de la majorité des espèces (60%) est restée stable entre les deux périodes d'échantillonnage. Cependant, il apparaît que la fréquence de 31% des espèces décline, alors que certaines espèces sont typiques des milieux étudiés (*e.g. Agrostis canina, Calluna vulgaris, Succisa pratensis*). A l'inverse, la fréquence de 10 % des espèces est en augmentation. Il s'agit principalement d'espèces communes et nitrophiles (*e.g. Dactylis glomerata, Senecio vulgaris*). Les prairies présentent une plus forte proportion d'espèces perdantes que les landes (Figure 6.8).

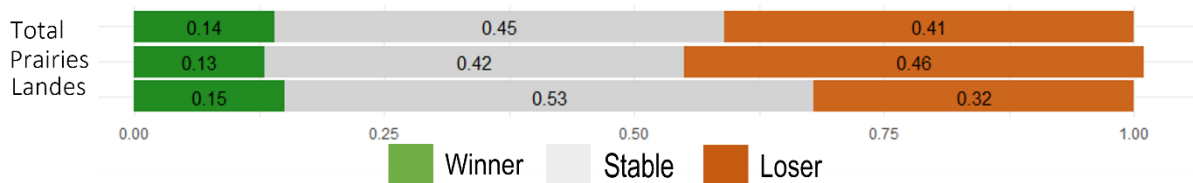


Figure 6.7 : Synthèse du nombre d'espèces perdantes (en rouge), stables (en gris) ou gagnantes (en vert) au sein des prairies résiduelles (N = 180 espèces) et des landes (N = 78 espèces).

Les analyses de diversité beta temporelle indiquent une dissimilarité principalement due à la perte d'espèces plutôt qu'à un gain d'espèces, et ce pour l'ensemble des types d'habitats étudiés. Dans le cas des prairies, une convergence significative des deux types de prairies (mésiques et humides) est constatée. En revanche, dans les landes, le gradient d'humidité est conservé, malgré une perte d'espèces.

3.2. Espèces perdantes vs espèces gagnantes : effets et causes de la perte

La prédominance des espèces perdantes face aux espèces gagnantes a également été constatée dans d'autres habitats agropastoraux en Europe (Prévosto *et al.*, 2011) et à plus large échelle (*e.g. Allemagne, République Tchèque, Klinkovská et al.*, 2025 ; Jandt *et al.*, 2022). Ces résultats tendent à indiquer une banalisation de la flore, marquée par déclin des espèces rares et en parallèle le développement des espèces plus communes (comme montré dans les sous-bois européens ; Staudé *et al.*, 2020). Ce processus de banalisation de la flore conduit

également au phénomène d'homogénéisation biotique, c'est-à-dire le constat que la biosphère devient plus homogène avec une diversité plus faible à l'échelle mondiale (McCune & Vellend, 2013 ; McKinney & Lockwood 1999).

De plus, cette simplification taxonomique s'accompagne souvent d'une perte de diversité fonctionnelle et de redondance écologique, limitant la capacité des écosystèmes à maintenir leurs fonctions face aux perturbations et réduisant leur résilience (Saar *et al.*, 2012 ; Piessens & Hermy, 2006). En effet, certaines espèces jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes, et leur déclin accroît la vulnérabilité de ces derniers (*e.g. Calluna vulgaris* dans les landes ; Liu *et al.*, 2021 ; Belinchon *et al.*, 2020). Ces tendances ont d'ailleurs été retrouvées dans l'analyse préliminaire menée sur l'évolution de la diversité fonctionnelle sur les prairies (Chapitre 4).

Enfin, la fragmentation accrue et la réduction de la taille des habitats accentuent ce phénomène de perte d'espèces (MacArthur & Wilson, 1967). Elles conduisent à une dette d'extinction, c'est-à-dire à des disparitions différées dans le temps (Jackson et Sax, 2010 ; Kuussari *et al.*, 2009 ; Tilman *et al.*, 1994). Ces processus de perte de diversité et de fragmentation se traduisent par le déclin d'espèces caractéristiques des prairies et des landes.



On peut citer l'exemple de *Succisa pratensis*, espèce caractéristique des prairies (photo ci-contre ©Dano). Longévive mais à dispersion limitée, elle dépend de vecteurs externes – animaux ou pratiques pastorales – pour se maintenir dans les anciens pâturages (Milden *et al.*, 2006). Ainsi, la combinaison de la fragmentation des paysages ruraux et de l'abandon des pratiques traditionnelles pourrait expliquer la diminution de sa fréquence. Cette raréfaction, comme celle d'autres espèces prairiales, se traduit par une baisse de la diversité végétale et une réduction des ressources florales disponibles. Ces changements ont des répercussions directes sur les communautés d'insectes pollinisateurs. La raréfaction des plantes entomophiles réduit les ressources florales disponibles et fragilise les populations d'insectes qui en dépendent, tandis que le déclin des pollinisateurs compromet à son tour la reproduction de ces plantes, accentuant ainsi un cercle vicieux d'érosion simultanée de la flore et de la faune

(Pan *et al.*, 2024 ; Moquet *et al.*, 2017 ; Wesche *et al.*, 2012 ; Goulson & Darvill, 2008). Ainsi, la perte importante d'espèces floristiques affecte non seulement la structure des communautés végétales, mais aussi les services écosystémiques qu'elles assurent.

Nos résultats ne présentent que deux instantanés dans le temps et peuvent occulter les dynamiques en cours, que seules des séries temporelles fournies permettraient de documenter avec précision (Dornelas *et al.*, 2023).

3.3. Homogénéisation des communautés

Alors que les différents types d'habitats se distinguaient historiquement, leur différenciation tend désormais à s'atténuer, ce qui traduit un processus d'homogénéisation biotique (McKinney & Lockwood, 1999). Ce phénomène a été largement documenté, notamment dans les landes et les prairies, mais aussi d'autres écosystèmes (Bråthen *et al.*, 2024 ; Rolls *et al.*, 2023 ; Gossner *et al.*, 2016 ; Diaz *et al.*, 2013). Les changements d'usage des terres et les perturbations liées aux activités humaines sont les principales causes de cette homogénéisation observée à l'échelle mondiale (Newbold *et al.*, 2012).

De plus, les études montrent que les processus d'homogénéisation et de différenciation biotique coexistent souvent et peuvent se contrebalancer (Blowes *et al.*, 2024). L'homogénéisation est fréquente lorsque les changements d'usage des sols réduisent la diversité bêta, par exemple lors de l'intensification agricole ou de l'urbanisation (Rolls *et al.*, 2023). Cependant, même dans les systèmes intensifs, une hétérogénéisation locale peut apparaître si les populations d'espèces déclinent de manière inégale ou selon la variabilité de gestion (Rolls *et al.*, 2023). Dans le cas des prairies, cette dynamique pourrait résulter de la coexistence de sites intensivement gérés et de sites extensifs ou abandonnés (Diekmann *et al.*, 2019 ; Mitchell *et al.*, 2017). Ainsi, les résultats relatifs à l'évolution de la diversité bêta temporelle doivent être interprétés au regard des changements spatiaux, afin de mieux comprendre les schémas d'homogénéisation ou de différenciation observés (Heino *et al.*, 2024 ; Rolls *et al.*, 2023). Dans cette thèse, les développements utilisés restent donc limités pour détecter, décrire et expliquer pleinement ces tendances. Il serait donc intéressant de poursuivre les analyses afin de décrire plus précisément le renouvellement temporel et plus largement l'évolution de la diversité bêta au sein de ces milieux naturels (Heino *et al.*, 2024 ; Dornelas *et al.*, 2023).

IV. Applications à la conservation des landes et des prairies

4.1. Maintien des habitats et évaluation du potentiel écologique

Afin de préserver ces milieux, il convient de conserver les habitats déjà existants. Par exemple, il a été montré que les landes restaurées étaient moins fonctionnelles que les landes historiques (*e.g.* stockage de carbone, Duddigan *et al.*, 2024). De la même façon, la gestion intensive des landes peut avoir des impacts négatifs sur d'autres taxons (Hansen *et al.*, 2020). Il est donc nécessaire de maintenir des stades matures de landes (dominées par des Ericacées notamment *Calluna vulgaris*) afin de maintenir la diversité des biotopes et des fonctions. Comme montré dans notre étude, la simple localisation des milieux dans des aires protégées ne suffit pas à garantir un bon état de conservation ; ces habitats ne peuvent se soustraire à une gestion efficace. En ce sens, rétablir une faible intensité de gestion permettra de rétablir l'habitat de landes (Walmsley *et al.*, 2021). Pour les prairies, la conservation des milieux résiduels est essentielle, car l'établissement des espèces dépend des semences locales et de la connectivité avec les prairies voisines (Kapás *et al.*, 2024). Maintenir des réseaux de prairies connectées permet ainsi d'assurer la régénération, la persistance des espèces et la restauration fonctionnelle des habitats.

De plus, l'étude des communautés végétales à travers différentes dimensions de la diversité permet d'aborder de manière plus holistique l'évolution des communautés et leurs réponses aux facteurs de changement. Le développement de l'écologie théorique permet d'approfondir les connaissances sur les milieux et ainsi permettre d'améliorer leur conservation (Wainwright *et al.*, 2018). En intégrant les traits fonctionnels des espèces – liés au recrutement, à la dispersion ou à la tolérance aux perturbations – il devient possible d'apporter un nouveau regard sur la conservation, en identifiant non seulement quelles espèces sont présentes, mais aussi quelles fonctions écologiques sont maintenues ou menacées dans un habitat (Belinchon *et al.*, 2020). Dans ce contexte, la diversité sombre apparaît particulièrement pertinente dans le cadre de la conservation (Lewis *et al.*, 2017). Elle permet de mesurer la complétude taxonomique et fonctionnelle, ainsi que du potentiel de restauration des communautés. Ce concept constitue ainsi un outil précieux pour guider la priorisation des actions de conservation et mieux comprendre les mécanismes écologiques sous-jacents aux dynamiques communautaires.

4.2. Dynamiques naturelles et évolutions des communautés

La conservation des habitats naturels s'appuie souvent sur une vision relativement figée des milieux, ce qui peut poser question lorsque l'on cherche à protéger des systèmes écologiques intrinsèquement dynamiques. Par exemple, dans le cas extrême des habitats pionniers, destinés à évoluer rapidement vers des stades successionnels plus avancés, illustrent la difficulté d'appliquer une protection stricte à des écosystèmes, qui sont par définition, transitoires. En revanche, évaluer l'état de conservation de ces habitats peut permettre non seulement de suivre leur évolution, mais également d'évaluer le bon fonctionnement des processus écologiques à l'origine de leur création (Maciejewski *et al.*, 2015). Par exemple, les pelouses alluviales, bien que temporaires, peuvent témoigner d'une dynamique fluviale active et de conditions environnementales favorables à la diversité spécifique de ces milieux (Garofano-Gomez *et al.*, 2017). La détermination du pool d'espèces spécifique à l'habitat, ciblé dans le but d'évaluer l'état de conservation en est ici un exemple. Cette méthode est cependant utile pour fournir des outils pratiques aux gestionnaires d'espaces naturels par exemple, pour conserver un habitat.

Ensuite, la pertinence de viser un « retour » à un état passé peut être critiquée car cela peut occulter l'évolution naturelle des communautés et leur dynamique (*e.g.* succession naturelle). Lorsqu'un habitat s'éloigne de son état historique, il peut se recomposer en intégrant de nouvelles espèces, entraînant des gains fonctionnels ou une augmentation de la richesse spécifique, mais sous la forme d'un habitat alternatif (Bush *et al.*, 2019 ; Török & Helm, 2017). De la même façon, si la fermeture des habitats ouverts peut poser des problèmes pour la conservation des milieux d'intérêt communautaire, elle peut parallèlement être bénéfique à certaines espèces forestières et contribuer au stockage accru de carbone (Leal Filho, 2020 ; Van der Zanden *et al.*, 2017 ; Kasari-Toussaint *et al.*, 2016). Cela souligne l'importance de prendre en compte non seulement les fonctions écologiques et les services écosystémiques, mais aussi le degré de naturalité des milieux (Guetté *et al.*, 2018 ; Kasari-Toussaint *et al.*, 2016). Comme le note Corlett (2016), l'abandon des terres agricoles ouvre la possibilité de créer de nouveaux écosystèmes, et s'appuyer uniquement sur des références historiques peut être inadapté dans un contexte de changements environnementaux rapides. Ainsi, la conservation devrait intégrer les trajectoires possibles des habitats, leur naturalité et les interventions humaines souhaitables, sans chercher à restaurer un état historique unique.

L'intégration des landes et des prairies dans des politiques de préservation pour leurs services écosystémiques (*e.g.* valeur utilitaire, intérêt touristique, fonctions écologiques, etc.) illustre cette requalification. La question du maintien de ces habitats agropastoraux au fil du temps renvoie ainsi moins à leur productivité directe qu'à la reconnaissance de leurs valeurs culturelles, patrimoniales et environnementales, qui justifient leur protection dans les territoires ruraux. Les milieux agropastoraux restent donc prioritaires pour la conservation. L'effort de gestion doit cependant être proportionné et stratégiquement orienté pour maximiser l'efficacité des actions tout en tenant compte des dynamiques naturelles et des objectifs de conservation.

4.3. Atouts et limites des réenquêtes à long terme

Au vu de la dynamique des écosystèmes et des espèces, s'appuyer uniquement sur deux instantanés dans le temps peut être critiquable (Dornelas *et al.*, 2023 ; De Bello *et al.*, 2020 ; Kuussaari *et al.*, 2009 ; Diamond, 1972). Les réenquêtes à long terme reposent sur un objet d'étude parfois limité pour documenter certains changements. En effet, des mesures complémentaires de traits fonctionnels ou de facteurs abiotiques auraient permis d'affiner la compréhension des changements observés.

Cependant, les communautés végétales sont considérées comme des proxys des conditions abiotiques et offrent une lecture indirecte mais efficace de l'ampleur des changements survenus. Les réenquêtes de végétation constituent donc un outil unique pour quantifier les transformations à l'échelle de plusieurs décennies ou siècles, en fournissant des résultats robustes et pertinents pour comprendre l'évolution des écosystèmes. Elles apparaissent ainsi indispensables, dans la mesure où (1) les facteurs environnementaux opèrent sur le long terme, (2) que la réponse de la végétation peut être retardée et (3) que les effets de la gestion laissent souvent des traces persistantes (de Bello *et al.*, 2020 ; Kuussaari *et al.*, 2009). Bien que des méthodes plus précises dans le temps et l'espace puissent exister, les données historiques restent rares (Bernhardt-Römermann *et al.*, 2015). Ainsi l'ensemble des données historiques localisables disponibles sont des alternatives utiles et précieuses pour améliorer notre compréhension de l'évolution des milieux naturels (Bernhardt-Römermann *et al.*, 2015). Dans ce cadre, elles ne documentent pas seulement la perte ou la dégradation, mais aussi l'état ancien de ces milieux et leur capacité de résilience dans un environnement changeant.

Perspectives

I. Vers une approche multidisciplinaire

Cette thèse s'est appuyée sur une approche écologique pour analyser l'évolution des communautés végétales. Toutefois, comme le souligne Petit-Berghem (2003), l'étude de formations végétales inscrites dans la longue durée des processus évolutifs ne peut se limiter à la seule lecture écologique. L'étude des communautés végétales, bien qu'efficace, tend à négliger et oblitérer des paramètres sociaux et culturels pourtant déterminants dans la configuration des paysages (Petit-Berghem ; 2003). Dès lors, il est nécessaire de coupler l'approche écologique à d'autres approches afin de prendre en compte les usages, les représentations et les héritages culturels qui façonnent également l'évolution de ces milieux (Decocq, 2024 ; Petit-Berghem, 2003).

Dans ce cadre, il est alors possible d'appréhender les milieux semi-naturels comme des « *socio-écosystèmes* » car ils résultent d'interactions entre des facteurs naturels (*e.g.* géologie, flore, climat) et des facteurs anthropiques (*e.g.* aménagement du paysage, gestion, gouvernance ; Decocq, 2024 ; Ostrom *et al.*, 2007). Le cadre du socioécosystème, opérationnel à l'échelle locale, permet d'analyser ces interactions pour orienter la gestion et les politiques publiques (Ostrom *et al.*, 2007). En revanche, la notion « *d'anthroposystème* » introduit une perspective historique et permet de nuancer avec la prise en compte du long-terme des relations « nature-société » (Figure 6.8). En effet, la notion d'anthroposystème insiste sur la dimension historique et les héritages multiples qui façonnent ces milieux : héritages matériels (*e.g.* pratiques agricoles, infrastructures, aménagements), héritages culturels (*e.g.* savoirs, représentations, normes d'usage) et héritages écologiques (espèces, sols, dynamiques naturelles ; Figure 6.8; Ellis, 2015).

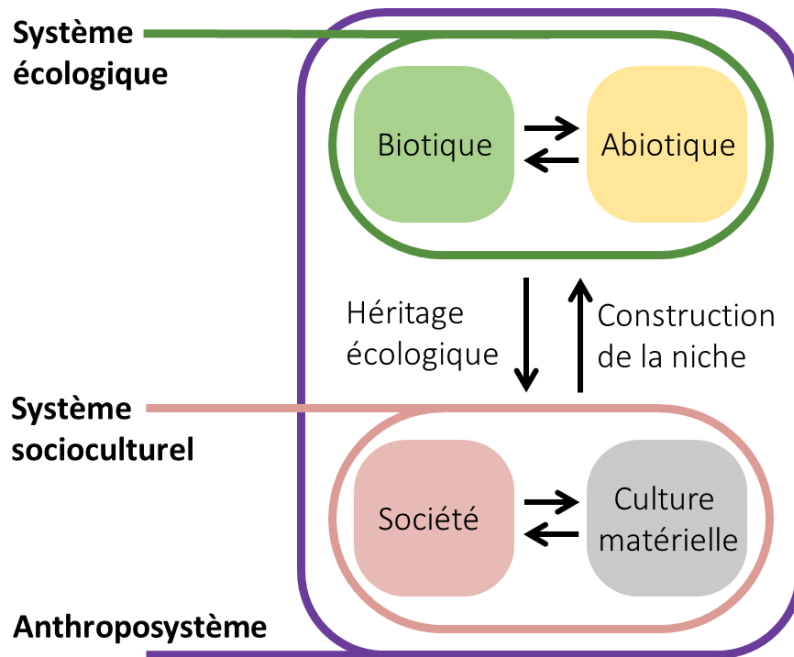


Figure 6.8: Modèle conceptuel d'un anthroposystème combinant des systèmes écologiques et socioculturels par le biais d'interactions héréditaires et dépendantes. Le système écologique est composé du système biotique (interactions entre espèces, héritage génétique, traits d'histoire de vie) et du système abiotique (*i.e.* conditions environnementales). Le système socioculturel est décomposé entre le type de société (*i.e.* chasseurs-cueilleurs, horticulture, agricole, industriel, etc.) et la culture matérielle (*i.e.* matériaux et constructions artificiels produits par les sociétés humaines – routes, bâtiments, polluants). Modifié d'après Ellis, 2015.

Dans cette perspective, les milieux agropastoraux peuvent être appréhendés comme de véritables anthroposystèmes. Leur genèse au Néolithique, leur maintien pendant des siècles par des pratiques agropastorales extensives, puis leur régression récente sous l'effet de l'intensification et de la déprise agricole, témoignent de cette construction progressive de niches socioculturelles. Observer les landes et les prairies à travers ce prisme revient donc à les considérer non seulement comme des habitats écologiques, mais comme des produits historiques de systèmes socioculturels qui se transforment à travers les générations et les époques. Une telle lecture met en évidence la position singulière des milieux agropastoraux : à la fois interface entre milieux préservés et milieux gérés, et terrain privilégié pour explorer les liens entre trajectoires sociales, écologiques et paysagères. Dans ce cadre intégratif, les perspectives de recherches sont nombreuses.

II. Améliorer les connaissances sur le fonctionnement et l'évolution des communautés végétales

L'analyse des milieux agropastoraux pourrait être enrichie par une approche paysagère. Cette piste de recherche permettrait de tenir compte de l'évolution de la fragmentation des habitats, de l'influence de la diversité de paysages environnante et de conditions locales (topographie et héritages historiques), afin de mieux comprendre les processus écologiques en jeu et leurs évolutions depuis le siècle dernier (Decocq *et al.*, 2024).

2.1. Fonctionnement et conditions locales des landes et prairies

Il serait intéressant de compléter l'étude des communautés végétales présentée dans cette thèse par l'étude de paramètres environnementaux à long terme, comme cela peut être réalisé dans les zones ateliers par exemple (Encadré 8). Dans cette étude, bien que les landes littorales étaient mieux conservées que les landes intérieures, le déclin de leur état de conservation est significatif et il a été montré que l'exposition directe aux embruns empêchait la succession naturelle de s'établir sur ces landes (chapitre 3 ; Glemarec & Bioret, 2023 ; Petit-Berghem, 2003). En plus de cette exposition, la nature des sols constitue un autre facteur influençant fortement la composition floristique (Petit-Berghem, 2003 ; Gebhardt, 2000). Certaines roches mères et la profondeur du sol influencent la dynamique de la végétation (*e.g.* production de biomasse plus contraignantes pour les sols minces sur grès que pour les sols profonds sur micaschistes ; Glemarec & Bioret, 2023). Par ailleurs, les fonds de vallée sont particulièrement sensibles à l'eutrophisation. En effet, le ruissellement et l'accumulation de nutriments peut y accélérer la dynamique de succession végétale (*e.g.* Kindermann *et al.*, 2023).

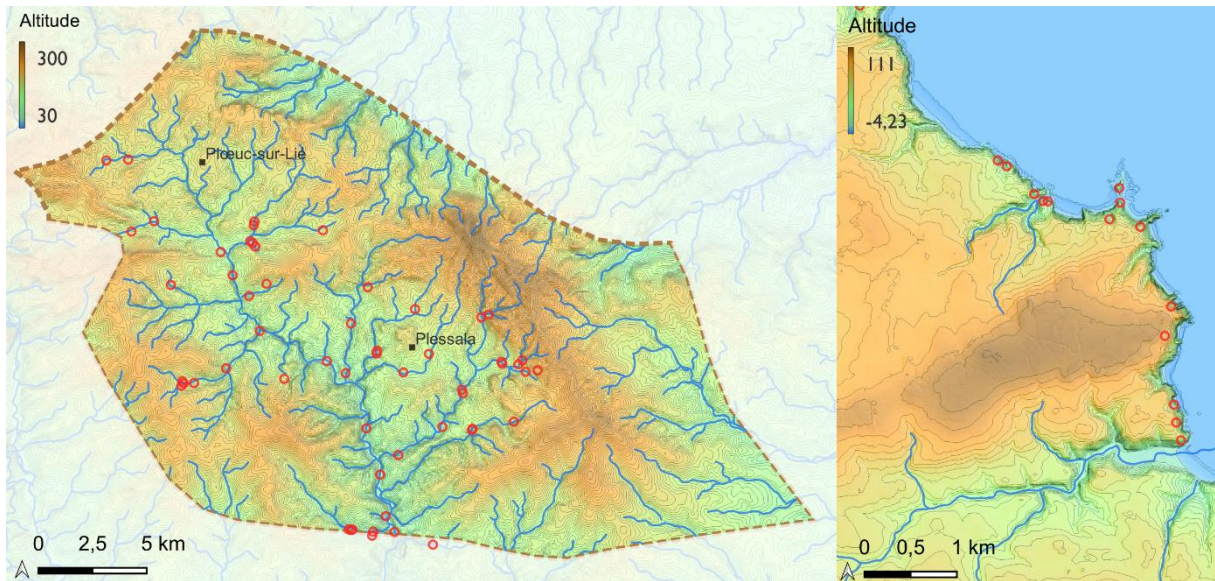


Figure 6.9 : Cartographie de deux secteurs étudiés par des sources historiques : bassin du Lié sur le massif du Mené (Côtes d'Armor) dont les prairies ont été étudiées en 1976 (Glémée, 1976) et les falaises de Plouha (Côtes d'Armor) dont les landes ont été étudiées en 1984 (Gloaguen, 1984). L'échantillonnage de ces secteurs permet l'appréhension de différents facteurs topographiques (élévation, exposition etc.).

Dans les zones humides, des suivis hydrologiques et de la qualité des eaux permettraient d'identifier les potentielles sources de pollutions et d'affiner nos connaissances sur les communautés végétales. De plus, l'analyse paysagère devrait permettre d'évaluer le changement des pratiques agricoles, phénomène qui a priorisé les terres les plus productives et facilement mécanisables, entraînant l'abandon progressif des fonds de vallée, des landes et autres zones marginales (Burel & Baudry, 2005 ; Dalton & Canévet, 1999). Les données historiques disponibles contiennent notamment un secteur où l'échantillonnage des prairies a été réalisé à l'échelle du bassin versant (Glémée, 1976 ; Figure 6.9). Il serait donc intéressant de cibler ce secteur dans le but de préciser ses perspectives. De la même façon, il serait intéressant d'étudier plus en précision les landes littorales afin de mettre en évidence des facteurs plus précis de stabilité ou de dynamique (Figure 6.9).

Encadré 8 : Les Zones Ateliers (ZA)

Les Zones Ateliers (ZA) sont des dispositifs de recherche pluridisciplinaires dédiés à l'étude à long terme des interactions entre sociétés et écosystèmes. En partenariat avec les acteurs locaux, elles permettent d'étudier la dynamique des territoires, des relations avec les activités humaines et le fonctionnement des écosystèmes. Le réseau français des zones ateliers compte aujourd'hui 15 zones ateliers réparties sur des territoires variés (Armorique, Zones de montagnes, Antarctique, Méditerranée, grands fleuves, etc.). Dispositif labellisé par le centre national de la recherche scientifique (CNRS), ces zones ateliers s'inscrivent dans des réseaux européens et internationaux (LTER, ILTER ; <https://www.za-inee.org>).

La zone atelier Armorique (ZAAr) située sur le département d'Ille-et-Vilaine compte plusieurs sites d'étude, dont un qui est suivi depuis 1993 (canton de Pleine-Fougères). Par exemple, dans l'un des sites observatoires (Marais de Sougéal, Pleine-Fougère), les interactions entre usages des sols, climat et qualité des eaux ont pu être suivi pendant huit ans (Thomas *et al.*, 2019). Cette étude combine une approche paysagère (bassins versants, couverture et usage du sol) et des approches à plusieurs échelles sur différents paramètres (*e.g.* végétation, l'eau du sol, chimie des eaux de surface et souterraines). Leurs résultats ont par exemple permis de constater l'influence de l'utilisation des terres sur la qualité des eaux et les différences interannuelles en fonction du climat (Thomas *et al.*, 2019).

Ainsi, l'intégration de paramètres topographiques, géologiques, pédologiques et physico-chimiques devrait permettre de mieux comprendre les trajectoires de succession végétale et les changements de composition floristique dans ces habitats semi-naturels. Comme cela est réalisé dans la Zone Atelier Armorique (ZAAr), il serait intéressant de mener des analyses similaires sur quelques sites en collaboration avec les gestionnaires. Des études approfondies des paramètres abiotiques ou du fonctionnement hydrologique, permettraient alors d'affiner les conclusions de ce travail.

Les ZA restent toutefois limitées à des contextes très spécifiques et à des territoires restreints. Les données de réenquêtes des communautés végétales, issues de cette thèse, pourraient néanmoins permettre d'étendre ce cadre à d'autres territoires. Cette perspective est d'autant plus intéressante que les différents secteurs brièvement étudiés présentent des contextes socio-économiques variés qu'il serait pertinent de relier avec l'évolution des communautés végétales.

2.2. Dynamiques paysagères et héritages historiques

L'écologie du paysage appliquée aux milieux agropastoraux offre un cadre pertinent pour comprendre les processus écologiques et orienter les stratégies de conservation. Par exemple, il a été montré que la connectivité fournie par différents types d'habitats – y compris les prairies temporaires de la Zone Atelier Armorique – et sa dynamique temporelle (intensité et variabilité des changements de connectivité) n'affectaient ni la diversité spécifique ni l'abondance totale des espèces (Uroy, 2020). En revanche, elles influencent la composition et la structure fonctionnelle des communautés végétales (Uroy, 2020). Ces résultats soulignent l'importance de mieux comprendre les mécanismes de dispersion et la perméabilité du paysage, ainsi que leur intégration dans la matrice paysagère, pour prédire les réponses des communautés aux changements environnementaux. Dans cette perspective, il serait particulièrement intéressant de reconstituer la matrice paysagère historique et actuelle dans certains secteurs afin d'évaluer l'effet de l'évolution des connectivités et de la fragmentation sur les dynamiques de colonisation et de persistance des espèces (Schellenberg & Bergmeier, 2020 ; Purschke *et al.*, 2012).

La fragmentation progressive des surfaces agropastorales a entraîné un isolement croissant des tâches et une diminution de leur taille (Hooftman & Bullock, 2012). Les populations isolées sont alors plus vulnérables et peuvent présenter une dette d'extinction (Jackson & Sax, 2010). Au-delà de la taille et de l'isolement des tâches d'habitats, l'environnement paysager peut jouer un rôle majeur dans la composition et le fonctionnement des habitats naturels. La proximité de boisements peut faciliter la dispersion d'espèces forestières vers les prairies, tandis que certains éléments anthropiques du paysage, comme les zones bâties ou les grandes cultures, peuvent constituer des obstacles à la dispersion et limiter la connectivité entre les parcelles (Kindermann *et al.*, 2024 ; Hooftman & Bullock, 2012 ; Piessens *et al.*, 2005). Ainsi il serait intéressant de prendre en compte la fragmentation et la connectivité des milieux agropastoraux ainsi que l'hétérogénéité du paysage dans lequel ils se trouvent, en se focalisant sur plusieurs sites bretons qui se répartissent selon un gradient de naturalité.

Toutefois, l'écologie du paysage ne peut être envisagée uniquement dans l'espace : elle s'inscrit aussi dans le temps. Les communautés végétales ne réagissent pas instantanément aux changements paysagers et les espèces peuvent présenter un délai de réponse (*e.g.* arrêt de l'enrichissement en azote ; Berendse *et al.*, 2021 ; Jackson & Sax, 2010). Ainsi, leur composition actuelle peut encore refléter des structures ou des usages passés du sol (Lindenmayer *et al.*,

2023 ; Kuussaari *et al.*, 2009 ; Petit-Berghem, 2003). La fréquence, l'intensité et le type de changements d'usages des terres exercent une influence durable sur la dynamique et la composition des communautés végétales, conditionnant leur réponse face aux pressions actuelles (Lindenmayer *et al.*, 2023 ; Glemarec & Bioret, 2023). Ce temps de réponse est renforcé par la capacité de certaines espèces à persister localement malgré des conditions défavorables, par la longévité des individus ou la dormance prolongée des propagules (Auffret *et al.*, 2015). Par exemple, dans les prairies calcicoles, il a été mis en évidence que la densité de graines diminue rapidement après l'abandon ou la conversion, rendant la restauration dépendante d'une introduction active de semences (Bossuyt & Hermy, 2003). À l'inverse, certaines espèces de landes, comme *Calluna vulgaris*, présentent une longévité plus élevée et peuvent persister plusieurs décennies (Thompson & Band, 1997). Cependant, la conversion en terres arables accélère la disparition des graines et favorise la compétition d'espèces rudérales, limitant le potentiel de restauration (Bossuyt & Hermy, 2003). Ainsi, la banque de graines peut conserver la trace d'anciennes communautés végétales, jouant un rôle de mémoire écologique du paysage et influençant les trajectoires de succession (Bossuyt & Hermy, 2003). De fait son étude est pertinente dans ce contexte.

III. Prise en compte du système socioculturel

3.1. Perspectives sociologiques

Une perspective complémentaire consisterait à explorer les dimensions sociologiques et historiques, en recherchant la manière dont les acteurs et usagers perçoivent³⁷, interprètent et influencent l'évolution de ces paysages.

3.1.1. Importance des perceptions sociales sur les milieux naturels

Les différentes perceptions de l'environnement peuvent conduire à d'importants changements et aménagements paysagers suivant la considération qu'on alloue à ces espaces (Bédard, 2016). Par exemple, l'attachement à la beauté et aux valeurs culturelles de certains paysages a pu motiver leur préservation (*e.g.* artistes-peintres en faveur de la forêt de Fontainebleau en 1861 ou des rochers de Ploumanac'h en 1901). Au contraire, la mauvaise image de certains milieux a entraîné leur déclin comme ce fut le cas des zones humides par exemple. Entre les XVII^{ème} et XIX^{ème} siècles, leur assèchement était motivé par la volonté d'« assainir et mettre en valeur » des terres perçues comme insalubres et vectrices de maladies (*e.g.* « Histoire des marais, et des maladies causées par les émanations des eaux stagnantes », traité de Monfalcon, 1824 ; Kalaora, 2010 ; Derex, 2001). Toutefois, cette perception n'était pas unanime : les sociétés rurales défendaient déjà ces zones humides pour leurs usages (*e.g.* pêche, chasse, pâturage, vannerie, extraction de tourbe, etc. ; Kalaora, 2010 ; Derex, 2001).

A l'instar des zones humides, les milieux agropastoraux du Massif Armoricaïn, et plus particulièrement les landes, étaient perçues comme des espaces disponibles à transformer (Derex, 2001³⁸). Longtemps intégrées au système agricole et centrales pour les masses paysannes, elles fournissaient pacages, litières et ressources diverses (Sée, 1925). Toutefois, à partir du XVIII^{ème} siècle, un autre regard émerge : celui des « améliorateurs » et des érudits voyageurs, qui qualifiaient ces terres d'incultes, froides et improductives. Ainsi, tandis que les paysans continuaient de leur attribuer une valeur utilitariste et défendaient la lande, les

³⁷ La notion de perception n'a pas de définition consensus dans la littérature sociologique (Bédard, 2017). Elle est ici abordée pour désigner notre lien avec les milieux naturels et plus précisément les valeurs (*e.g.* utilité, esthétique, héritage, écologique, etc.) auxquelles nous les rattachons.

³⁸ Une lecture du paysage héritée du XVIII^{ème} siècle a conduit à réduire zones humides et communaux (principalement des landes) à des terres à conquérir et exploiter. Cela explique que grandes synthèses régionales d'Histoire abordent presque toujours les dessèchements en même temps que les défrichements (Derex, 2001).

observateurs extérieurs en avaient une perception négative, annonciatrice de projets de transformation des terres (Encadré 9).

Les perceptions de ces milieux étaient contrastées : vues comme des « *terres froides* » par les acteurs extérieurs, elles constituaient au contraire « *une affaire à défendre* » pour les usagers locaux (Encadré 9). Cela illustre combien les relations entre populations et milieux naturels ont, de longue date, suscité divergences et conflits autour de leur gestion. Aujourd'hui, les prairies et les landes ont progressivement acquis une valeur patrimoniale, paysagère et récréative, révélant l'évolution du regard porté sur ces espaces. De la même manière, aujourd'hui, bien que l'importance des milieux naturels et semi-naturels pour la biodiversité et les services écosystémiques soit largement reconnue par la communauté scientifique, les perceptions, représentations et priorités des différents acteurs du territoire continuent de peser fortement sur les choix de conservation et de gestion.

De la même façon, certains paysages tendent également à disparaître de la mémoire collective. Par exemple, les prairies sont certes des milieux ouverts mais historiquement, le système prairial pouvait être établi sous un couvert arborescent tels que des vergers comme en Ille-et-Vilaine ou dans l'Orne (« pré-verger ») et font partie intégrante du système agraire (voir Chaussat, 2017).

Ainsi, pour que les connaissances historiques soient réellement utiles à l'écologie de la conservation, il est crucial de considérer les processus sociaux passés comme des forces écologiques actives, capables d'orienter l'évolution des écosystèmes et d'avoir un impact direct sur leur état actuel (Szabo & Hèdl, 2011 ; Gebhardt, 2000).

Encadré 9 : Cas du massif des landes de Lanvaux

Le massif des landes de Lanvaux (Morbihan), vaste affleurement rocheux favorable à la lande et aujourd'hui largement enrésiné, illustre bien cette mutation (Ducom, 2003). Au début du XIX^{ème} siècle, dans le contexte des politiques d'amélioration des terres, le maire de Saint-Guyomard rappelait que « *toutes ces landes ne peuvent être changées de nature attendu que le fond est tout à fait ingrat [...]. En outre, toutes ces landes sont une affaire pour l'engrais de la terre qui est en labour et pour la nourriture des bestiaux* » (questionnaire relatif à l'agriculture et au défrichement, 6 février 1818 cité dans Ducom, 2003). Malgré la résistance locale, les pressions politiques conduisirent, à partir des années 1860, au partage des communs et aux premières campagnes d'enrésinement (Ducom, 2003). Cependant, ces initiatives restèrent longtemps limitées à l'échelle d'un espace qui demeurait encore immense et largement ouvert. En 1900, Paul Gruyer pouvait ainsi écrire : « *Il n'est pas de plus terrible décor pour la mélancolie humaine que la lande de Lanvaux* » et les écrits des voyages en Bretagne relatent la misère et l'âpreté de la région (Geffroy, 1904 ; Fig. 6.11). Ce témoignage montre qu'au tournant du XX^e siècle, malgré les efforts d'enrésinement, la lande persistait comme paysage dominant, vaste et quasi désertique, où subsistaient encore des usages traditionnels. Ce n'est qu'avec l'essor des plantations massives de pins au cours du XX^e siècle, combiné à l'exode rural des années 1940, que les landes furent progressivement délaissées, colonisées naturellement ou transformées en forêts. Aujourd'hui, les pins, principalement maritimes, couvrent près de 60 000 hectares dans le massif de Lanvaux (Ducom, 2003). La lande n'y subsiste plus qu'à l'état relictuelle, et le toponyme « Landes de Lanvaux » ne fait désormais référence qu'à un paysage en grande partie disparu (Ducom, 2003 ; Figure 6.11).

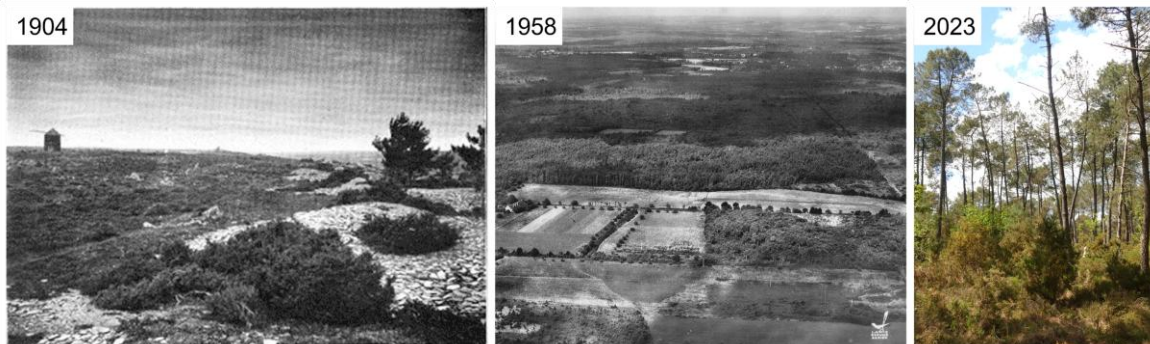


Figure 6.10: Photographie des landes de Lanvaux en 1900 (à gauche, © gallica.bnf.fr / Bibliothèque nationale de France), en 1958 (au centre, © éditions LAPIE) et en 2023 (à droite, © M. Dano). La première photographie par Paul Gruyer a servi à illustrer l'article « La Bretagne Sud » de Gustave Geffroy publié dans l'hebdomadaire 'Le tour du monde, journal des voyages et voyageurs' (nouvelle série, volume 10, janvier 1904). La seconde photographie a été réalisée par les éditions LAPIE et montre un secteur près de Saint-Guyomard, avec une exploitation avec landes et prairies entourées de plantations de pins. La dernière photographie est un des relevés floristiques de l'étude de rééchantillonnage et montre une lande relictuelle sous des pins.

3.1.2. Cadre sociologique

Parmi les concepts sociologiques proposés afin de décrire l'évolution des relations entre Humain et Nature, trois peuvent être intéressants dans notre contexte : le syndrome de la référence changeante (Pauly, 1995), l'amnésie environnementale générationnelle (Kahn, 2002) et le syndrome d'extinction de l'expérience (Pyle, 1978 ; Miller, 2005). Le syndrome de la référence changeante ("*shifting baseline syndrome*") décrit un changement progressif des normes acceptées pour l'état de l'environnement naturel en raison d'un manque d'expérience des conditions passées (Soga & Gaston, 2018). Par la suite, l'oubli progressif de génération en génération de l'état de référence est apparenté à une amnésie générationnelle environnementale (Kahn, 2002). L'extinction de l'expérience correspond à une déconnexion croissante des humains vis-à-vis des environnements naturels, ce qui réduit l'expérience de la nature (Pyle, 1978 ; Miller, 2005).

Ces concepts utilisent des termes différents pour parler du même effet psychologique : un fossé grandissant entre humains et la nature. Ce phénomène peut avoir de graves conséquences en termes d'émotions, de valeurs et d'attitudes des humains envers la nature. *In fine*, la perte de l'expérience de nature peut constituer un frein à la prise en compte des enjeux environnementaux et à la protection des paysages naturels (Soga & Gaston, 2016).

*« L'ignorance collective conduit à l'indifférence collective. » Robert Pyle
2002*

Le lien entre répondants et milieux peut être évalué à partir de leur degré de connaissance sur ces milieux, la fréquence de la fréquentation de ces espaces et leur niveau d'appréciation de la naturalité³⁹ du milieu observé. Par exemple, une étude menée au Japon a mesuré ces phénomènes à partir des connaissances sur la flore commune (Soga *et al.*, 2018). Il apparaît que les générations plus âgées rapportent davantage d'expériences directes avec les plantes à fleurs et en connaissent un plus grand nombre que les plus jeunes (Soga *et al.*, 2018). Ce déclin de l'expérience peut alors avoir de graves conséquences pour la conservation de la biodiversité.

Globalement, bien que de nombreux types d'expérience de Nature semblent en déclin à l'échelle mondiale, les preuves d'une extinction de l'expérience restent limitées (Cazalis *et al.*,

³⁹ Ici au sens de la qualité écologique, de l'état de conservation du milieu naturel.

2023). Il est donc nécessaire de développer des approches sociologiques à différentes échelles spatiales et sur divers sujets, afin de renseigner le lien entre Humain et Nature (Cazalis *et al.*, 2023). Comprendre le contexte social est un pas pour reconnecter les humains à leur environnement et orienter des actions de conservation adaptées au contexte social (Soga *et al.*, 2020 ; Miller, 2005).

3.1.3. Etude des perceptions des landes et des prairies du Massif Armoricaïn

Pour relier ces questionnements à cette thèse, il serait pertinent de prendre en compte les aspects sociaux associés à l'étude des paysages et des milieux naturels, (*e.g.* questionnaires, entretiens semi-directifs auprès des habitants, usagers et acteurs locaux – citoyens, gestionnaires, agriculteurs, élus).

Ces enquêtes sociologiques pourraient, d'une part, évaluer la relation que les répondants entretiennent avec les habitats agropastoraux et, d'autres part, examiner dans quelle mesure les différents acteurs du territoire sont affectés par le syndrome de la référence changeante, c'est-à-dire leur capacité (ou incapacité) à percevoir les transformations écologiques survenues au cours des cinquante dernières années. Il est en effet probable que tous les répondants n'aient pas pleinement conscience de l'ampleur de ces changements, que ce soit en termes de diversité des habitats ou de richesse floristique. Comme cela a été mis en évidence au Royaume-Uni et au Japon, on peut s'attendre à ce que ces différences de perception soient modulées par plusieurs facteurs, tels que l'âge, l'expérience professionnelle, le degré d'implication dans les pratiques agricoles ou encore la proximité avec les milieux étudiés (Soga *et al.*, 2018 ; Soga & Gaston, 2016). Ce type d'étude a, par exemple, déjà été initié par l'Observatoire de l'Environnement en Bretagne (OEB ; encadré 10).

Encadré 10 : Projet Enquête régionale "bien-être et paysages bretons" : participez !

Lancée par l'Observatoire de l'environnement en Bretagne (OEB), cette enquête vise à comprendre la perception des paysages quotidiens par les habitants, élus et professionnels du paysage. L'objectif est de comprendre le ressenti et les impacts du paysage sur les usagers du territoire. Cette enquête a pris la forme d'un questionnaire en ligne accessible durant la période automne-hiver 2022-2023 et sera réitérée en 2032-2033 pour mesurer l'évolution de ces perceptions (OEB, 2023).

Un des volets de l'enquête a été intitulée « les paysages bretons » et visait à questionner sur les paysages naturels, leur état de conservation et les menaces afin de caractériser les relations entretenues avec la faune et la flore (exemple de question : *Selon vous, quels sont les paysages les plus fragilisés en Bretagne ?*).

Afin de renforcer l'approche sociologique, il serait pertinent de concentrer l'étude sur un territoire précis ou même un type d'habitat particulier. Ce recentrage permettrait d'ancrer l'analyse dans un contexte localisé, rendant l'observation plus fine et la comparaison plus aisée. La sélection du site cible peut se baser suivant l'ampleur des changements de biodiversité trouvés, ainsi qu'en fonction de son contexte socio-économique. Dans le Massif Armoricain, le littoral nord, par exemple, illustre ce décalage : les relevés floristiques montrent un déclin notable de l'état de conservation, de la richesse spécifique et de la diversité, alors que le site reste apprécié pour ses landes et falaises littorales (Figure 6.11). Ce contraste entre perception et état réel souligne l'intérêt d'étudier la perception des changements écologiques. De la même façon, est-il envisageable qu'un massif aujourd'hui largement forestier ait pu être, il y a deux siècles, un paysage ouvert dominé par les landes et les affleurements rocheux à perte de vue ? Les gorges du Daoulas illustrent bien ce basculement (Figure 6.11). Aujourd'hui classé espace naturel sensible pour ses landes, cet espace était au XIX^e siècle un lieu d'usages agropastoraux, progressivement abandonnés avec l'exode rural. Cette évolution interroge : dans quelle mesure ces transformations sont-elles encore présentes dans la mémoire collective des habitants et des acteurs locaux ? Ont-ils conscience de ce passé paysager, et comment cette mémoire — ou son effacement — influence-t-elle aujourd'hui la perception, la gestion et la valorisation de ces milieux ? C'est précisément dans cet écart entre réalité écologique et perception sociale qu'intervient la notion « d'acceptabilité sociale ». En effet, un paysage peut être jugé satisfaisant et valorisé culturellement, même si son état écologique est dégradé, ce qui complexifie les choix de gestion.

Quantifier et qualifier ces perceptions permet non seulement de mesurer le degré d'acceptabilité des changements, mais aussi d'anticiper les réactions face à de nouvelles mesures de conservation ou de restauration (Blouin *et al.*, 2025 ; Henle *et al.*, 2008). Cette approche intégrée permettrait d'évaluer finement les représentations collectives liées à l'évolution des milieux naturels et mettre en évidence de nouveaux leviers potentiels pour renforcer leur conservation et favoriser les interactions entre les différents acteurs (*e.g.* OGAF dans les monts d'Arée, Henle *et al.*, 2008).

« OGAF » : l'opération Locale Agri-Environnementale Landes et Prairies humides des Monts d'Arrée

Un exemple illustratif en Bretagne concerne la conservation des landes des monts d'Arrée. Utilisées autrefois en pâturages collectifs pour les moutons, certaines parcelles furent partagées, encloses ou cultivées au XIX^e siècle. Avec l'intensification agricole récente, les landes moins productives se sont enrichies, en raison de l'abandon des pratiques agropastorales. Depuis 1995, la politique de protection L'OGAF associe les agriculteurs à l'entretien et à la restauration des milieux via différents contrats, faisant des exploitants les « jardiniers » d'un paysage patrimonial (Flatrès & Flatrès, 1997).

Cette opération locale agro-environnementale remporte un vif succès auprès des exploitants des Monts d'Arrée : elle permet depuis près de vingt ans à 1500–2500 ha de milieux naturels de bénéficier d'indemnités compensatoires, avec près de 100 exploitants engagés en 2012.

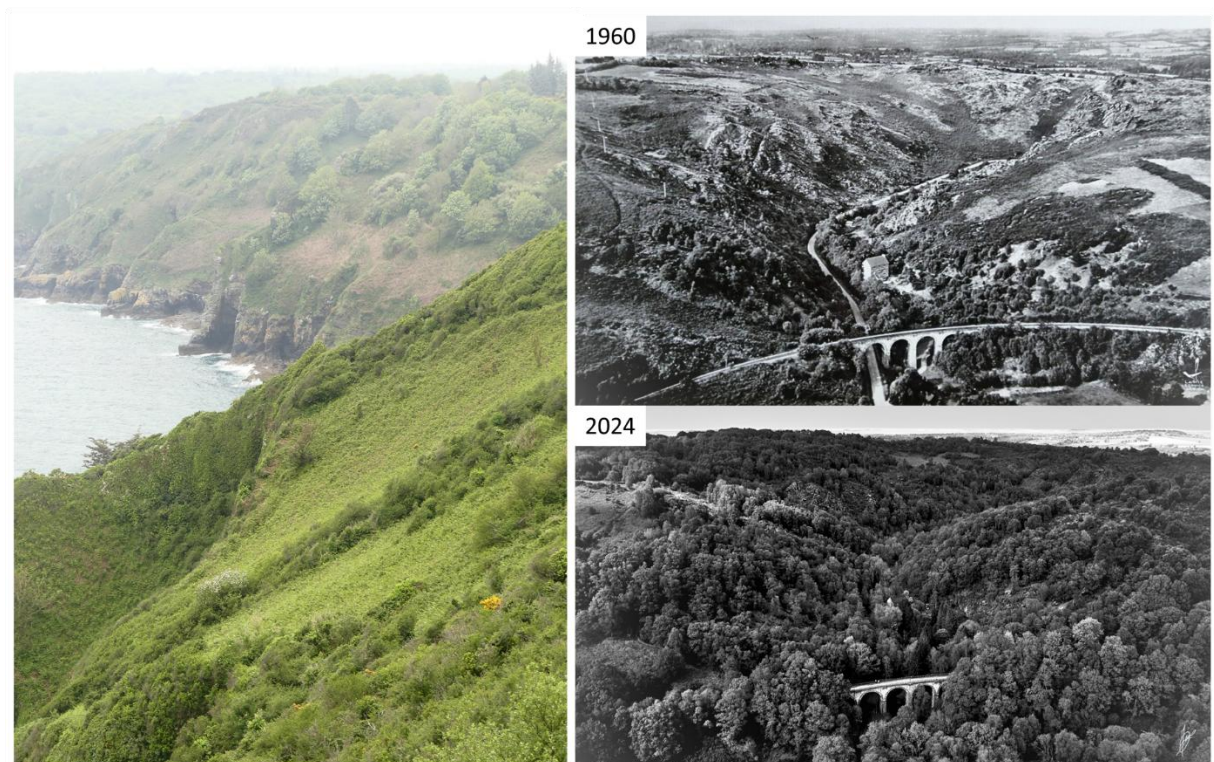


Figure 6.11 : A) Photographies du littoral nord près de Plouha (Côtes-d'Armor, © M. Dano) où l'envahissement de la fougère-aigle (*Pteridium aquilinum*) et du prunellier (*Prunus spinosa*) a supplanté la lande. B) Photographie aérienne ancienne du viaduc des gorges du Daoulas et de l'espace naturel des landes de Liscuis (Bon Repos sur Blavet, Côtes d'Armor) vers les années 1960 (© éditions LAPIE, en haut) et en 2024 (© M. Dano & B. Duhamel, en bas).

3.2. Perspectives artistiques

Une perspective complémentaire pourrait consister à aborder les landes et les prairies sous le prisme artistique.

L'étude de l'évolution des écosystèmes, ainsi que celle de notre perception de ceux-ci, peut également être abordée sous le prisme artistique. En effet, les représentations artistiques traduisent souvent les perceptions, les usages et les valeurs associés aux paysages, comme cela a pu être montré pour les milieux marins (*e.g.* Le Dû-Blayo, 2018 ; Petit-Berghem & Deheul, 2018). Dans ce cadre, les landes et les prairies constituent des paysages culturels qui ont fait l'objet de représentations variées, aussi bien picturales que littéraires. Ces représentations ne sont pas de simples illustrations : elles participent à la construction de notre compréhension de ces écosystèmes à travers un processus « *d'artialisation in visu* » (Roger, 1997), c'est-à-dire la transformation d'un espace naturel en paysage par le regard et la médiation artistique (Petit-Berghem & Deheul, 2018). L'analyse et la mise en relation d'œuvres picturales représentant les habitats agropastoraux offrent ainsi une voie pertinente pour explorer la manière dont ces milieux ont été perçus, valorisés et intégrés dans l'imaginaire collectif.

Bien que l'art soit une interprétation subjective, parfois idéalisée, il constitue néanmoins un matériau précieux pour comprendre la transformation du regard porté sur les milieux. L'émergence du genre pictural du paysage à partir du XVI^e siècle marque une étape importante : le paysage devient objet d'art, et non plus simple décor (Gagnon, 2020). C'est ce processus qu'Alain Roger (1997) désigne par le terme d'artialisation : la nature ne devient paysage qu'à travers une médiation culturelle. Cependant, cette approche a été critiquée, notamment par Béthemont (1998), qui souligne que « le paysage » (au sens de Roger, 1997) n'existerait alors que « pour une certaine élite, excluant les paysans — pourtant les principaux producteurs de paysages ». Cette critique invite à nuancer la perspective. Si les œuvres picturales et littéraires traduisent bien une perception extérieure des paysages, souvent marquée par des jugements négatifs (*e.g.* lande perçue comme « terres froides »), elles ne rendent pas toujours compte de la valeur accordée par les populations locales (*e.g.* lande considérée comme essentielle à leur société). Il est donc nécessaire de croiser les représentations artistiques avec d'autres sources (*e.g.* archives, témoignages, écrits agricoles ou historiques) pour restituer à la fois la perception « extérieure » (celle des voyageurs, artistes, élites) et celle « intérieure » (celle des habitants et

usagers). Cette distinction permet d'éviter une vision unique potentiellement biaisée et de rendre compte de la pluralité des regards.

Les landes, les prairies et plus largement les paysages ruraux font aussi l'objet d'une esthétisation et ces paysages jugés pittoresques fascinent. On peut citer par exemple plusieurs artistes paysagistes⁴⁰ inspirés par les milieux agropastoraux armoricains : Alexandre Ségé (1819-1885), Camille Bernier (1823-1902), Auguste de Penguern (1856-1945), Henri Rivière (1864-1951), Yvonne Jean-Haffen (1895-1993) ou Lucien Pouëdras (1937-...). Leurs œuvres témoignent de l'agencement du territoire et des usages par exemple.

Par la suite, au fil des siècles, les représentations picturales peuvent témoigner de l'évolution des paysages. Par exemple, les œuvres du 19^{ème} siècle représentent des paysages de landes où les pins jouent un rôle graphique important (*e.g.* Henri Rivière, Alexandre Ségé, etc. ; Illustration 6.1). Cette période coïncide avec les plantations massives de résineux en Bretagne, utilisées pour « valoriser » les terres incultes de landes mais où les usages des landes persistent encore (Illustration 3-1; Illustration 6.1). Ce croisement entre sources artistiques, données historiques ou scientifiques illustre l'intérêt d'une approche pluridisciplinaire. Ainsi, l'analyse des œuvres picturales représentant les landes et prairies armoricaines peut ouvrir une piste pluridisciplinaire et collaborative pour l'étude de ces milieux. L'analyse des représentations artistiques offrirait une médiation visuelle de l'évolution des landes et prairies, capable de sensibiliser le public et de motiver leur restauration et conservation en tant que paysages culturels. Elle amène également à interroger la manière dont ces paysages ont été perçus et esthétisés au cours du temps : comment la perception des paysages culturels armoricains a-t-elle évolué dans les œuvres picturales ? Quels choix esthétiques ont été privilégiés pour représenter ces milieux ? Poser ces questions permet de mieux comprendre la construction culturelle des paysages de landes et de prairies.

⁴⁰ Liste non exhaustive. *Nota bene* : les artistes cités appartiennent au 19^{ème} ou 20^{ème} siècle mais des œuvres représentant les landes et prairies peuvent être trouvées à des périodes antérieures, notamment des gravures du Moyen-Âge. Une recherche complète devra bien sûr être réalisée.



Illustration 6-1 : Quelques exemples de représentations picturales avec A) « Paysage breton » par Georges Lacombe (1868-1916), fusain, 1894 (© Collections du Musée des beaux-arts de Rennes) ; B) « La lande bordée de pins » par Henri Rivière (1864-1951), gravure, 1906 (© Collections du Petit palais, musée des Beaux-arts de la Ville de Paris) ; C) « Petit bois du Béret à Douarnenez » par H. Rivière, estampe, 1892 (© Collections du Musée des beaux-arts de Rennes) ; D) « La lande Sainte-Anne » par Camille Bernier (1823-1902), détail, peinture à l'huile, 1878 (© Collections du musée des beaux-arts de Quimper) ; E) « La lande de Kerennic » par Léon Gaucherel (1816-1886), détail, gravure d'après un tableau de C. Bernier, 1880 ca. Les différentes représentations permettent d'identifier des éléments du paysage, de la végétation et d'usages agropastoraux.

Conclusion générale

Les landes et les prairies, riches en biodiversité et services écosystémiques, connaissent aujourd'hui un déclin marqué. Leur surface et leur nombre diminuent et l'état de conservation de leur végétation se détériore. Ces milieux sont soumis à des pressions anthropiques croissantes (eutrophisation, changements d'usages des terres) pouvant se traduire par une altération des milieux, une intensification des usages ou au contraire un abandon progressif. Les changements de diversité végétale recensés dans ce document suivent une tendance européenne voire même mondiale. Ces altérations affectent à la fois les habitats, les communautés végétales et les conditions environnementales. Cette thèse met en évidence les changements survenus dans les milieux agropastoraux au cours des dernières décennies ainsi que l'ampleur des déclinés observés dans les communautés végétales. Face à ces milieux en étiolement, il est primordial d'apporter une approche transdisciplinaire pour mieux comprendre ces socio-écosystèmes, leur évolution et la perception qu'en ont nos sociétés.

Poursuivre ce travail collaboratif apparaît essentiel si l'on souhaite éviter que ces habitats ne deviennent qu'un vestige historique plutôt qu'un héritage vivant.



[Agrandissement de la Figure 6.11B en couleurs pour la vue de 2024. *Photographie aérienne ancienne du viaduc des gorges du Daoulas et de l'espace naturel des landes de Liscuis (Bon Repos sur Blavet, Côtes d'Armor) vers les années 1960 (© éditions LAPIE, en haut) et en 2024 (© M. Dano & B. Duhamel, en bas).*

BIBLIOGRAPHIE GENERALE



- Abbayes H. (des), Claustres G., Corillion R., Dupont P, 1971, Flore et végétation du Massif Armoricaïn – Tome 1, Flore Vasculaire, Presses universitaires de Bretagne, 1226 pp
- Acot, P., Drouin, J.-M., 1997. L'introduction en France des idées de l'écologie scientifique américaine dans l'entre-deux-guerres. *Revue d'histoire des sciences* 50, 461–479.
- Adamo, M., Sousa, R., Wipf, S., Correia, R.A., Lumia, A., Mucciarelli, M., Mammola, S., 2022. Dimension and impact of biases in funding for species and habitat conservation. *Biological Conservation* 272, 109636. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109636>
- Agreste, 2024. Chiffres & Données. Statistique agricole annuelle 2024 9, 1-62. <https://agreste.agriculture.gouv.fr/agreste-web>
- Alard, D., Chabrierie, O., Dutoit, T., Roche, P., Langlois, E., 2005. Patterns of secondary succession in calcareous grasslands: can we distinguish the influence of former land uses from present vegetation data? *Basic and Applied Ecology* 6, 161–173. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.01.010>
- Alignier, A., 2018. Two decades of change in a field margin vegetation metacommunity as a result of field margin structure and management practice changes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 251, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.013>
- Alignier, A., Baudry, J., 2015. Changes in management practices over time explain most variation in vegetation of field margins in Brittany, France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 211, 164–172. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.06.008>
- Amiaud, B.B., Carrère, P.P., 2012. La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques 12.
- Amiot, L., Dubreuil, V., Bonnardot, V., 2023. Le changement climatique en Bretagne : cartographie sur la période observée (1951-2020) et future (2031-2100). *Noréis* 266, 7–25.
- Anselin, L., 1988. *Spatial Econometrics: Methods and Models*, Studies in Operational Regional Science. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7799-1>
- Antoine, A., 2001. La fabrication de l'inculte. Landes et friches en Bretagne avant la modernisation agricole du XIXe siècle. *Mémoires de la Société d'Histoire et d'archéologie de Bretagne* LXXIX, 205.
- Aquilina, L., Vergnaud-Ayraud, V., Labasque, T., Bour, O., Molénat, J., Ruiz, L., de Montety, V., De Ridder, J., Roques, C., Longuevergne, L., 2012. Nitrate dynamics in agricultural catchments deduced from groundwater dating and long-term nitrate monitoring in surface- and groundwaters. *Science of The Total Environment* 435–436, 167–178. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.06.028>
- Aquilina, L., Vergnaud-Ayraud, V., Les Landes, A.A., Pauwels, H., Davy, P., Pételet-Giraud, E., Labasque, T., Roques, C., Chatton, E., Bour, O., Ben Maamar, S., Dufresne, A., Khaska, M., La Salle, C.L.G., Barbecot, F., 2015. Impact of climate changes during the last 5 million years on groundwater in basement aquifers. *Sci Rep* 5, 14132. <https://doi.org/10.1038/srep14132>

- Arnold, S., Savolainen, V., Chittka, L., 2008. FReD: The floral reflectance spectra database. *Nature Precedings*. <https://doi.org/10.1038/npre.2008.1846.1>
- Aronson, J., Goodwin, N., Orlando, L., Eisenberg, C., Cross, A.T., 2020. A world of possibilities: six restoration strategies to support the United Nation's Decade on Ecosystem Restoration. *Restoration Ecology* 28, 730–736. <https://doi.org/10.1111/rec.13170>
- Auffret, A.G., Plue, J., Cousins, S.A.O., 2015. The spatial and temporal components of functional connectivity in fragmented landscapes. *AMBIO* 44, 51–59. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0588-6>
- Bakker, J.P., Berendse, F., 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 63–68. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01544-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01544-4)
- Baldock, D., Institute for European Environmental Policy, Landbouw-Economisch Instituut (Eds.), 1996. *Farming at the margins: abandonment or redeployment of agricultural land in Europe*; Tabellen, Project rural areas and Europe. IEEP, London The Hague.
- Ballevre, M., Bosse, V., Dabard, M.-P., Ducassou, C., Fourcade, S., Paquette, J.-L., Peucat, J.-J., Pitra, P., 2014. *Histoire Géologique du massif Armoricaïn: Actualité de la recherche*.
- Bariou, R., 1974. Dépeuplement, exode, dépopulation en Bretagne centrale : l'exemple de la Haute-Cornouaille. <https://doi.org/10.3406/noroi.1974.3402>
- Bartoń, K., 2024. MuMIn: Multi-Model Inference.
- Bédard, M., 2017. Réflexion sur les perceptions, conceptions, représentations et affections, ou la quadrature des approches qualitatives en géographie 1. *cgq* 60, 531–549. <https://doi.org/10.7202/1041221ar>
- Beechie, T., Pess, G., Roni, P., Giannico, G., 2008. Setting River Restoration Priorities: A Review of Approaches and a General Protocol for Identifying and Prioritizing Actions. *North American Journal of Fisheries Management* 28, 891–905. <https://doi.org/10.1577/M06-174.1>
- Belinchón, R., Hemrová, L., Münzbergová, Z., 2020. Functional traits determine why species belong to the dark diversity in a dry grassland fragmented landscape. *Oikos* 129, 1468–1480. <https://doi.org/10.1111/oik.07308>
- Bellini, G., Erfmeier, A., Schrieber, K., 2022. No Support for the Neolithic Plant Invasion Hypothesis: Invasive Species From Eurasia Do Not Perform Better Under Agropastoral Disturbance in Early Life Stages Than Invaders From Other Continents. *Front. Plant Sci.* 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.801750>
- Bengtsson, J., Bullock, J.M., Egoh, B., Everson, C., Everson, T., O'Connor, T., O'Farrell, P.J., Smith, H.G., Lindborg, R., 2019. Grasslands—more important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere* 10, e02582. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2582>
- Bennett, J.A., Riibak, K., Kook, E., Reier, Ü., Tamme, R., Guillermo Bueno, C., Pärtel, M., 2016. Species pools, community completeness and invasion: disentangling diversity effects on

- the establishment of native and alien species. *Ecology Letters* 19, 1496–1505. <https://doi.org/10.1111/ele.12702>
- Bensettiti F., Puissauve R., Lepareur F., Touroult J. et Maciejewski L., février 2012. Évaluation de l'état de conservation des habitats et des espèces d'intérêt communautaire – Guide méthodologique – DHFF article 17, 2007-2012, version 1. Rapport SPN 2012-27, 79 p. [<https://inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/rapportage-directives-nature>]
- Bensettiti F., V. Bouillet, C. Chavaudret-Laborie & J. Deniaud, 2005. Cahiers d'habitats Natura 2000 : Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire, Tome 4 : Habitats agropastoraux, La Documentation française, Paris, 932p.
- Bensettiti, F., Gaudillat, V., Haury, J., 2002. « Cahiers d'habitats » Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 2 - Habitats côtiers.
- Berendse, F., Geerts, R.H.E.M., Elberse, W.Th., Bezemer, T.M., Goedhart, P.W., Xue, W., Noor-dijk, E., ter Braak, C.J.F., Korevaar, H., 2021. A matter of time: Recovery of plant species diversity in wild plant communities at declining nitrogen deposition. *Diversity and Distributions* 27, 1180–1193. <https://doi.org/10.1111/ddi.13266>
- Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Craven, D., De Frenne, P., Hédli, R., Lenoir, J., Bert, D., Brunet, J., Chudomelová, M., Decocq, G., Dierschke, H., Dirnböck, T., Dörfler, I., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jaroszewicz, B., Keczyński, A., Kelly, D.L., Kirby, K.J., Kopecký, M., Macek, M., Máliš, F., Mirtl, M., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petřík, P., Schmidt, W., Standovár, T., Tóth, Z., Calster, H.V., Verstraeten, G., Vladovič, J., Vild, O., Wulf, M., Verheyen, K., 2015. Drivers of temporal changes in temperate forest plant diversity vary across spatial scales. *Glob Change Biol* 21, 3726–3737. <https://doi.org/10.1111/gcb.12993>
- Béthemont, J., 1998. Roger A, Court traité du paysage.
- Signal, E., McCracken, D., 2000. The conservation value of European traditional framing systems. *Environmental Reviews* 8, 149–171. <https://doi.org/10.1139/er-8-3-149>
- Binkenstein, J., Renoult, J.P., Schaefer, H.M., 2013. Increasing land-use intensity decreases floral colour diversity of plant communities in temperate grasslands. *Oecologia* 173, 461–471. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2627-6>
- Bioret, F., Chalumeau, A., 2013. Méthodologie de cartographie phytosociologique en Europe : approches symphytosociologique et géosymphytosociologique. Synthèse bibliographique. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2398.0249>
- Bivand, R., Altman, M., Anselin, L., Assunção, R., Bera, A., Berke, O., Blanchet, F.G., Carvalho, M., Christensen, B., Chun, Y., Dormann, C., Dray, S., Dunnington, D., Gómez-Rubio, V., Koley, M., Krainski, E., Legendre, P., Lewin-Koh, N., Li, A., Millo, G., Mueller, W., Ono, H., Parry, J., Peres-Neto, P., Piras, G., Reder, M., Sauer, J., Tiefelsdorf, M., Westerholt, R., Wolf, L., Yu, D., 2024a. spdep: Spatial Dependence: Weighting Schemes, Statistics.

- Bivand, R., Piras, G., Anselin, L., Bernat, A., Blankmeyer, E., Chun, Y., Gómez-Rubio, V., Griffith, D., Gubri, M., Halbersma, R., LeSage, J., Li, A., Li, H., Ma, J., Mallik, A., Millo, G., Pace, K., Parry, J., Peres-Neto, P., Rüttenauer, T., Sarrias, M., Sayago, J., Tiefelsdorf, M., 2024b. spatialreg: Spatial Regression Analysis.
- Blanchet, F.G., Cazelles, K., Gravel, D., 2020. Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters* 23, 1050–1063. <https://doi.org/10.1111/ele.13525>
- Blouin, D., Gosselin-Tapp, J., Bissonnette, J.-F., Poulin, M., 2025. Clarifying social acceptability for ecological restoration. *Restoration Ecology* 33, e70105. <https://doi.org/10.1111/rec.70105>
- Blowes, S.A., McGill, B., Brambilla, V., Chow, C.F.Y., Engel, T., Fontrodona-Eslava, A., Martins, I.S., McGlenn, D., Moyes, F., Sagouis, A., Shimadzu, H., van Klink, R., Xu, W.-B., Gotelli, N.J., Magurran, A., Dornelas, M., Chase, J.M., 2024. Synthesis reveals approximately balanced biotic differentiation and homogenization. *Science Advances* 10, eadj9395. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adj9395>
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E., Dentener, F., Emmett, B., Erisman, J.-W., Fenn, M., Gilliam, F., Nordin, A., Pardo, L., De Vries, W., 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20, 30–59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>
- Boch, S., Biurrun, I., Rodwell, J., 2020. Grasslands of Western Europe, in: *Encyclopedia of the World's Biomes*. Elsevier, pp. 678–688. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12095-0>
- Bohner, A., Karrer, J., Walcher, R., Brandl, D., Michel, K., Arnberger, A., Frank, T., Zaller, J.G., 2019. Ecological responses of semi-natural grasslands to abandonment: case studies in three mountain regions in the Eastern Alps. *Folia Geobot* 54, 211–225. <https://doi.org/10.1007/s12224-019-09355-2>
- Bonari, G., Fantinato, E., Lazzaro, L., Sperandii, M.G., Acosta, A.T.R., Allegrezza, M., Assini, S., Caccianiga, M., Cecco, V.D., Frattaroli, A., Gigante, D., Riviaccio, G., Tesei, G., Valle, B., Viciani, D., Rocchetti, G.A., Angiolini, C., Badalamenti, E., Barberis, D., Barcella, M., Bazan, G., Bertacchi, A., Bolpagni, R., Bonini, F., Bricca, A., Buffa, G., Calbi, M., Cannucci, S., Pinna, L.C., Caria, M.C., Carli, E., Cascone, S., Casti, M., Cerabolini, B.E.L., Copiz, R., Cutini, M., Simone, L.D., Toma, A.D., Fratte, M.D., Martino, L.D., Pietro, R.D., Filesi, L., Foggi, B., Fortini, P., Gennaio, R., Gheza, G., Lonati, M., Mainetti, A., Malavasi, M., Marcenò, C., Micheli, C., Minuzzo, C., Mugnai, M., Musarella, C.M., Napoleone, F., Nota, G., Piga, G., Pittarello, M., Pozzi, I., Praleskouskaya, S., Rota, F., Santini, G., Sarmati, S., Selvaggi, A., Spampinato, G., Stinca, A., Tozzi, F.P., Venanzoni, R., Villani, M., Zanatta, K., Zanzottera, M., Bagella, S., 2021. Shedding light on typical species: implications for habitat monitoring. *Plant Sociology* 58, 157–166. <https://doi.org/10.3897/pls2020581/08>
- Bossuyt, B., Hermy, M., 2003. The Potential of Soil Seedbanks in the Ecological Restoration of Grassland and Heathland Communities. *Belgian Journal of Botany* 136, 23–34.

- Bourget, É., Dû-Blayo, L. le, 2010. Définition d'unités paysagères par télédétection en Bretagne : méthodes et critiques. *Norois. Environnement, aménagement, société* 69–83. <https://doi.org/10.4000/norois.3399>
- Bourlet, Y., 1980. Les landes de Bretagne septentrionale. *Etudes de biogéographie végétale*. <https://doi.org/10.3406/noroi.1980.3903>
- Bowler, D.E., Bjorkman, A.D., Dornelas, M., Myers-Smith, I.H., Navarro, L.M., Niamir, A., Supp, S.R., Waldock, C., Winter, M., Vellend, M., Blowes, S.A., Böhning-Gaese, K., Bruelheide, H., Elahi, R., Antão, L.H., Hines, J., Isbell, F., Jones, H.P., Magurran, A.E., Cabral, J.S., Bates, A.E., 2020. Mapping human pressures on biodiversity across the planet uncovers anthropogenic threat complexes. *People and Nature* 2, 380–394. <https://doi.org/10.1002/pan3.10071>
- Bråthen, K.A., Tuomi, M., Kapfer, J., Böhner, H., Maliniemi, T., 2024. Changing species dominance patterns of Boreal-Arctic heathlands: evidence of biotic homogenization. *Ecography* 2024, e07116. <https://doi.org/10.1111/ecog.07116>
- Braun-Blanquet, J., Fuller, G.D. (George D., Conard, H.S., 1932. *Plant sociology; the study of plant communities*; New York and London, McGraw-Hill book company, inc.
- Britton, A.J., Fisher, J.M., 2007. Interactive effects of nitrogen deposition, fire and grazing on diversity and composition of low-alpine prostrate *Calluna vulgaris* heathland. *Journal of Applied Ecology* 44, 125–135. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01251.x>
- Britton, A.J., Hester, A.J., Hewison, R.L., Potts, J.M., Ross, L.C., 2017. Climate, pollution and grazing drive long-term change in moorland habitats. *Applied Vegetation Science* 20, 194–203. <https://doi.org/10.1111/avsc.12260>
- Bruelheide, H., Jiménez-Alfaro, B., Jandt, U., Sabatini, F.M., 2020. Deriving site-specific species pools from large databases. *Ecography* 43, 1215–1228. <https://doi.org/10.1111/ecog.05172>
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 119–125. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9)
- Buisson, E., Archibald, S., Fidelis, A., Suding, K.N., 2022. Ancient grasslands guide ambitious goals in grassland restoration. *Science* 377, 594–598. <https://doi.org/10.1126/science.abo4605>
- Burel, F., Baudry, J., 2005. Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: The role of land use systems at various scales in time. *Ecological Indicators, Functional and Structural Indicators: Upscaling and Downscaling problems* 5, 305–313. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.04.002>
- Bürgi, M., Bieling, C., von Hackwitz, K., Kizos, T., Lieskovský, J., Martín, M.G., McCarthy, S., Müller, M., Palang, H., Plieninger, T., Printsman, A., 2017. Processes and driving forces in changing cultural landscapes across Europe. *Landscape Ecol* 32, 2097–2112. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0513-z>

- Burnham, K.P., Anderson, D.R. (Eds.), 2004. Model Selection and Multimodel Inference. Springer, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/b97636>
- Busch, V., Klaus, V.H., Schäfer, D., Prati, D., Boch, S., Müller, J., Chisté, M., Mody, K., Blüthgen, N., Fischer, M., Hölzel, N., Kleinebecker, T., 2019. Will I stay or will I go? Plant species-specific response and tolerance to high land-use intensity in temperate grassland ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 30, 674–686. <https://doi.org/10.1111/jvs.12749>
- Canévet, C., 1981. Le recensement général de l’agriculture de 1980. Concentration et spécialisation croissantes dans l’agriculture bretonne. <https://doi.org/10.3406/noroi.1981.3981>
- Canévet, C., 1992. Le modèle agricole breton : histoire et géographie d’une révolution agro-alimentaire, Des Sociétés. Presses universitaires de Rennes, Rennes.
- Carmona, C.P., Pärtel, M., 2021. Estimating probabilistic site-specific species pools and dark diversity from co-occurrence data. *Global Ecol. Biogeogr.* 30, 316–326. <https://doi.org/10.1111/geb.13203>
- Cazalis, V., Loreau, M., Barragan-Jason, G., 2023. A global synthesis of trends in human experience of nature. *Frontiers in Ecology and the Environment* n/a. <https://doi.org/10.1002/fee.2540>
- Cazzolla Gatti, R., Zannini, P., Piovesan, G., Alessi, N., Basset, A., Beierkuhnlein, C., Di Musciano, M., Field, R., Halley, J.M., Hoffmann, S., Iaria, J., Kallimanis, A., Lövei, G.L., Morera, A., Provenzale, A., Rocchini, D., Vetaas, O.R., Chiarucci, A., 2023. Analysing the distribution of strictly protected areas toward the EU2030 target. *Biodivers Conserv* 32, 3157–3174. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02644-5>
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1, e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chabal, L., 1997. Chapitre 2. Pratiques humaines et déforestation, in: Forêts et sociétés en Languedoc (Néolithique final’ Antiquité tardive) : L’anthracologie, méthode et paléoécologie, Documents d’archéologie française. Éditions de la Maison des sciences de l’homme, Paris, p. 75-87. <https://doi.org/10.4000/books.editionsmsmh.43460>
- Chaboussou, L., 2016. Transformations menées sur le bocage breton depuis 1950: trois exemples en Basse-Bretagne.
- Chalumeau, A., 2018. Typologie, cartographie et évaluation des impacts anthropiques des séries de végétation forestière du Massif armoricain.
- Chang, C.C., Turner, B.L., 2019. Ecological succession in a changing world. *Journal of Ecology* 107, 503–509. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13132>
- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2003. Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226101811.001.0001>

- Chaussat A-G, Les populations du Massif armoricain au crible du sarrasin. Etude d'un marqueur culturel du Bocage normand (XVI-XX siècle). Histoire. Normandie Université, 2017.
- Chevalier, Aug., 1923. Rapports entre la végétation de la Normandie et du Massif Breton et celle de la Grande-Bretagne. Bulletin de la Société Botanique de France 70, 598–623. <https://doi.org/10.1080/00378941.1923.10836881>
- Chollet, S., Dano, M., Thiébaud, G., Jung, V., 2025. Dark diversity and habitat conservation status: Two sides of the same coin for conservation and restoration? Ecological Indicators 170, 112990. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.112990>
- Chytrý, M., Schaminée, J.H.J., Schwabe, A., 2011. Vegetation survey: a new focus for Applied Vegetation Science. Applied Vegetation Science 14, 435–439. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01154.x>
- Chytrý, M., Tichý, L., Hennekens, S.M., Schaminée, J.H.J., 2014. Assessing vegetation change using vegetation-plot databases: a risky business. Applied Vegetation Science 17, 32–41. <https://doi.org/10.1111/avsc.12050>
- Clement, B., Touffet, J., 1990. Plant strategies and secondary succession on Brittany heathlands after severe fire. Journal of Vegetation Science 1, 195–202. <https://doi.org/10.2307/3235658>
- Clements, F. E., 1916. Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation. Carnegie Institution of Washington, Washington
- Cliquet, A., Decler, K., 2017. Halting and Restoring Species Loss: Incorporating the Concepts of Extinction Debt, Ecological Trap and Dark Diversity into Conservation and Restoration Law Special Issue: Ecological Restoration and the Law: Recovering Nature's Past for the Future. Griffith L. Rev. 26, 178–201.
- Corillion, R., 1971. Notice détaillée des feuilles armoricaines: phytogéographie et végétation du Massif armoricain. Centre National de la Recherche Scientifique.
- Corlett, R.T., 2016. Restoration, Reintroduction, and Rewilding in a Changing World. Trends in Ecology & Evolution 31, 453–462. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.017>
- Cornell, H.V., Harrison, S.P., 2014. What Are Species Pools and When Are They Important? Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 45, 45–67. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091759>
- Cotrufo, M.F., Ranalli, M.G., Haddix, M.L., Six, J., Lugato, E., 2019. Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. Nat. Geosci. 12, 989–994. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0484-6>
- Cousins, S.A.O., 2009. Landscape history and soil properties affect grassland decline and plant species richness in rural landscapes. Biological Conservation 142, 2752–2758. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.07.001>

- Cousins, S.A.O., Eriksson, O., 2008. After the hotspots are gone: Land use history and grassland plant species diversity in a strongly transformed agricultural landscape. *Applied Vegetation Science* 11, 365–374. <https://doi.org/10.3170/2008-7-18480>
- Cowie, R.H., Bouchet, P., Fontaine, B., 2022. The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation? *Biological Reviews* 97, 640–663. <https://doi.org/10.1111/brv.12816>
- Crutzen, P., Stoermer, E.F., Steffen, W., 2000. “The ‘Anthropocene’” (2000).
- Cruz, P., Duru, M., Therond, O., Theau, J.P., Ducourtieux, C., Jouany, C., Khaled, R.A.H., Ansquer, P., 2002. Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d’usage 16.
- Curt, T., Prévosto, B., Kluszczewski, M., Lepart, J., 2003. Post-grazing Scots pine colonization of mid-elevation heathlands: population structure, impact on vegetation composition and diversity. *Annals of Forest Science* 60, 711–724. <https://doi.org/10.1051/forest:2003065>
- Dalle Fratte, M., Caccianiga, M., Ricotta, C., Cerabolini, B.E.L., 2022. Identifying typical and early warning species by the combination of functional-based diagnostic species and dark diversity. *Biodivers Conserv* 31, 1735–1753. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02427-4>
- Dalle Fratte, M., Cerabolini, B.E.L., 2023. Extending the interpretation of Natura 2000 habitat types beyond their definition can bias their conservation status assessment: An example with species-rich *Nardus* grasslands (6230*). *Ecological Indicators* 156, 111113. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.111113>
- Dalton, R., Canévet, C., 1999. Brittany: A Case Study in Rural Transformation. *Geography* 84, 1–10.
- Damgaard, C., Bak, J.L., Strandberg, M., Hansen, R.R., 2024. The resilience of heathland ecosystems: A working hypothesis. *Acta Oecologica* 125, 104037. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2024.104037>
- Damgaard, C., Nielsen, K.E., Strandberg, M., 2017. The effect of nitrogen deposition on the vegetation of wet heathlands. *Plant Ecology* 218, 373–383.
- Dano, M., Jung, V., Thiébaud, G., Chollet, S., 2025. Fifty years of regional-scale vegetation change on Atlantic heathlands. *Biological Conservation* 308, 111210. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111210>
- Daucé, P., Léon, Y., 1982. L’évolution de l’agriculture bretonne depuis 1850 : quelques données. *Sciences Agronomiques Rennes* 96 p.
- Daucé, P., Léon, Y., Guerrier, C., 1979. L’évolution des systèmes de culture et d’élevage en Bretagne de 1850 à nos jours (Research Report). INRA Station d’Economie et Sociologie rurales.
- David, R., 2014. Modélisation de la végétation holocène du Nord-Ouest de la France : reconstruction de la chronologie et de l’évolution du couvert végétal du Bassin parisien et du Massif armoricain (phdthesis). Université de Rennes.

- de Bello, F., Fibich, P., Zelený, D., Kopecký, M., Mudrák, O., Chytrý, M., Pyšek, P., Wild, J., Michalcová, D., Sádlo, J., Šmilauer, P., Lepš, J., Pärtel, M., 2016. Measuring size and composition of species pools: a comparison of dark diversity estimates. *Ecol Evol* 6, 4088–4101. <https://doi.org/10.1002/ece3.2169>
- de Bello, F., Lavorel, S., Gerhold, P., Reier, Ü., Pärtel, M., 2010. A biodiversity monitoring framework for practical conservation of grasslands and shrublands. *Biological Conservation* 143, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.04.022>
- de Bello, F., Valencia, E., Ward, D., Hallett, L., 2020. Why we still need permanent plots for vegetation science. *Journal of Vegetation Science* 31, 679–685. <https://doi.org/10.1111/jvs.12928>
- De Cáceres, M., Legendre, P., 2008. Beals smoothing revisited. *Oecologia* 156, 657–669. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1017-y>
- De Graaf, M.C.C., Bobbink, R., Smits, N.A.C., Van Diggelen, R., Roelofs, Jan.G.M., 2009. Biodiversity, vegetation gradients and key biogeochemical processes in the heathland landscape. *Biological Conservation* 142, 2191–2201. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.04.020>
- Decker, O., Muller, J., Uhler, J., Redlich, S., Chao, A., Steffan-Dewenter, I., Tobisch, C., Ewald, J., Englmeier, J., Fricke, U., Ganuza, C., Haensel, M., Morinière, J., Zhang, J., 2024. Distance decay reveals contrasting effects of land-use types on arthropod community homogenization. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4522164/v1>
- Decocq, G., 2024. *Écologie historique*. ISTE Group.
- Décret n° 2022-527 du 12 avril 2022 pris en application de l'article L. 110-4 du code de l'environnement et définissant la notion de protection forte et les modalités de la mise en œuvre de cette protection forte - Légifrance [WWW Document], n.d. URL <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000045551000> (accessed 10.5.25).
- Dengler, J., Biurrun, I., Boch, S., Dembicz, I., Török, P., 2020. Grasslands of the Palaeartic Biogeographic Realm: Introduction and Synthesis, in: *Encyclopedia of the World's Biomes*. Elsevier, pp. 617–637. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12432-7>
- Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C., 2014. Biodiversity of Palaeartic grasslands: a synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment, Biodiversity of Palaeartic grasslands: processes, patterns and conservation* 182, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.015>
- Derex, J.-M., 2001. Pour une histoire des zones humides en France (xviiie-xixe siècle): Des paysages oubliés, une histoire à écrire. *Histoire & Sociétés Rurales* 15, 11–36. <https://doi.org/10.3917/hsr.015.36>
- Derex, J.-M., 2004. 13. Le dessèchement des étangs et des marais dans le débat politique et social français du milieu du xviiiie siècle à la révolution, in: Ciriaco, S. (Ed.), *Eau et développement dans l'Europe moderne*, Colloquium. Éditions de la Maison des sciences de l'homme, Paris, pp. 231–247. <https://doi.org/10.4000/books.editionsmsh.1354>

- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., Mouquet, N., 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47, 15–25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x>
- Diamond, J.M., 1975a. Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds. Cody, M.L. & Diamond, J.M.). Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 342–444.
- Diamond, J.M., 1975b. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7, 129–146. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(75\)90052-X](https://doi.org/10.1016/0006-3207(75)90052-X)
- Diard, L., 2005. Atlas de la flore d'Ille-et-Vilaine. Siloë, Nantes.
- Diaz, A., Keith, S.A., Bullock, J.M., Hooftman, D.A.P., Newton, A.C., 2013a. Conservation implications of long-term changes detected in a lowland heath plant metacommunity. *Biological Conservation* 167, 325–333. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.08.018>
- Diaz, A., Keith, S.A., Bullock, J.M., Hooftman, D.A.P., Newton, A.C., 2013b. Conservation implications of long-term changes detected in a lowland heath plant metacommunity. *Biological Conservation* 167, 325–333. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.08.018>
- Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E.S., Ngo, H.T., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K.A., Butchart, S.H.M., Chan, K.M.A., Garibaldi, L.A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S.M., Midgley, G.F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razzaque, J., Reyers, B., Chowdhury, R.R., Shin, Y.-J., Visseren-Hamakers, I., Willis, K.J., Zayas, C.N., 2019. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science* 366, eaax3100. <https://doi.org/10.1126/science.aax3100>
- Diekmann, M., Andres, C., Becker, T., Bennie, J., Blüml, V., Bullock, J.M., Culmsee, H., Fanigliulo, M., Hahn, A., Heinken, T., Leuschner, C., Luka, S., Meißner, J., Müller, J., Newton, A., Peppler-Lisbach, C., Rosenthal, G., van den Berg, L.J.L., Vergeer, P., Wesche, K., 2019. Patterns of long-term vegetation change vary between different types of semi-natural grasslands in Western and Central Europe. *Journal of Vegetation Science* 30, 187–202. <https://doi.org/10.1111/jvs.12727>
- Diemont, W.H., 1996. Survival of Dutch heathlands.
- Diemont, W.H., Homan, H.D.M.L., 1989. Re-Establishment of Dominance by Dwarf Shrubs on Grass Heaths. *Vegetatio* 85, 13–19.
- Diemont, W.H., Jansen, J.J., 1998. A cultural view on European heathlands.
- 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. <https://doi.org/10.1111/jbi.12381>

- Doležal, J., Altman, J., Jandová, V., Chytrý, M., Conti, L., Méndez-Castro, F.E., Klimešová, J., Zelený, D., Ottaviani, G., 2022. Climate warming and extended droughts drive establishment and growth dynamics in temperate grassland plants. *Agricultural and Forest Meteorology* 313, 108762. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108762>
- Dornelas, M., Chase, J.M., Gotelli, N.J., Magurran, A.E., McGill, B.J., Antão, L.H., Blowes, S.A., Daskalova, G.N., Leung, B., Martins, I.S., Moyes, F., Myers-Smith, I.H., Thomas, C.D., Velend, M., 2023. Looking back on biodiversity change: lessons for the road ahead. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 378, 20220199. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0199>
- Dornelas, M., Gotelli, N.J., Shimadzu, H., Moyes, F., Magurran, A.E., McGill, B.J., 2019. A balance of winners and losers in the Anthropocene. *Ecology Letters* 22, 847–854. <https://doi.org/10.1111/ele.13242>
- Ducom, E., 2003. La dynamique spatiale d'un « vide » breton : les landes de Lanvaux depuis la fin du XIXe siècle. *mappe* 71, 19–24. <https://doi.org/10.3406/mappe.2003.2079>
- Duddigan, S., Hales-Henao, A., Bruce, M., Diaz, A., Tibbett, M., 2024. Restored lowland heathlands store substantially less carbon than undisturbed lowland heath. *Commun Earth Environ* 5, 1–12. <https://doi.org/10.1038/s43247-023-01176-8>
- DUPIAS, G., REY, P., DUPIAS, G., 1985. Document pour un zonage des régions phyto-écologiques. CNRS - Centre d'Ecologie des Ressources renouvelables, Toulouse.
- EEA, 2020. The European environment — state and outlook 2020 [WWW Document]. URL <https://www.eea.europa.eu/en/analysis/publications/soer-2020> (accessed 9.24.25).
- Ellenberg, H., 1974. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. *Scr. Geobot* 9, 1–166.
- Ellis, E.C., 2015. Ecology in an anthropogenic biosphere. *Ecological Monographs* 85, 287–331. <https://doi.org/10.1890/14-2274.1>
- Ellis, E.C., 2021. Land Use and Ecological Change: A 12,000-Year History. *Annual Review of Environment and Resources* 46, 1–33. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-012220-010822>
- Ellis, E.C., Gauthier, N., Klein Goldewijk, K., Bliege Bird, R., Boivin, N., Díaz, S., Fuller, D.Q., Gill, J.L., Kaplan, J.O., Kingston, N., Locke, H., McMichael, C.N.H., Ranco, D., Rick, T.C., Shaw, M.R., Stephens, L., Svenning, J.-C., Watson, J.E.M., 2021. People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118, e2023483118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023483118>
- Ellis, E.C., Ramankutty, N., 2008. Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6, 439–447. <https://doi.org/10.1890/070062>
- Elton, C.S., 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.

- Engardt, M., Simpson, D., Schwikowski, M., Granat, L., 2017. Deposition of sulphur and nitrogen in Europe 1900–2050. Model calculations and comparison to historical observations. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology* 69.
- Eriksson, O., 1993. The Species-Pool Hypothesis and Plant Community Diversity. *Oikos* 68, 371–374. <https://doi.org/10.2307/3544854>
- Eriksson, O., 2013. Species pools in cultural landscapes – niche construction, ecological opportunity and niche shifts. *Ecography* 36, 403–413. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07913.x>
- Evju, M., Hagen, D., Kyrkjeeide, M.O., Köhler, B., 2020. Learning from scientific literature: Can indicators for measuring success be standardized in “on the ground” restoration? *Restoration Ecology* 28, 519–531. <https://doi.org/10.1111/rec.13149>
- Ewald, J., 2002. A probabilistic approach to estimating species pools from large compositional matrices. *Journal of Vegetation Science* 13, 191–198. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02039.x>
- Ewald, J., 2003. The sensitivity of Ellenberg indicator values to the completeness of vegetation relevés. *Basic and Applied Ecology* 4, 507–513. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00155>
- Fagúndez, J., 2013. Heathlands confronting global change: drivers of biodiversity loss from past to future scenarios. *Ann Bot* 111, 151–172. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs257>
- Feurdean, A., Ruprecht, E., Molnár, Z., Hutchinson, S.M., Hickler, T., 2018. Biodiversity-rich European grasslands: Ancient, forgotten ecosystems. *Biological Conservation* 228, 224–232. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.022>
- Field, C.D., Dise, N.B., Payne, R.J., Britton, A.J., Emmett, B.A., Helliwell, R.C., Hughes, S., Jones, L., Lees, S., Leake, J.R., Leith, I.D., Phoenix, G.K., Power, S.A., Sheppard, L.J., Southon, G.E., Stevens, C.J., Caporn, S.J.M., 2014. The Role of Nitrogen Deposition in Widespread Plant Community Change Across Semi-natural Habitats. *Ecosystems* 17, 864–877. <https://doi.org/10.1007/s10021-014-9765-5>
- Finderup Nielsen, T., Sand-Jensen, K., Bruun, H.H., 2021. Drier, darker and more fertile: 140 years of plant habitat change driven by land-use intensification. *Journal of Vegetation Science* 32, e13066. <https://doi.org/10.1111/jvs.13066>
- Finderup Nielsen, T., Sand-Jensen, K., Dornelas, M., Bruun, H.H., 2019. More is less: net gain in species richness, but biotic homogenization over 140 years. *Ecology Letters* 22, 1650–1657. <https://doi.org/10.1111/ele.13361>
- Flatrès, H., Flatrès, P., 1997. Mutations agricoles et transformations des paysages en Europe. <https://doi.org/10.3406/noroi.1997.6779>
- Flatrès, P., 1979. L'évolution des bocages : la région Bretagne. <https://doi.org/10.3406/noroi.1979.3784>

- Fleishman, E., Noss, R.F., Noon, B.R., 2006. Utility and limitations of species richness metrics for conservation planning. *Ecological Indicators* 6, 543–553. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.07.005>
- Fletcher Jr., R.J., Green, R.E., Bladon, E.K., Atkinson, P.W., Phalan, B.T., Williams, D., Visconti, P., Balmford, A., 2025. Beyond Species Richness for Biological Conservation. *Conservation Letters* 18, e13124. <https://doi.org/10.1111/conl.13124>
- Fløjgaard, C., Valdez, J.W., Dalby, L., Moeslund, J.E., Clausen, K.K., Ejrnæs, R., Pärtel, M., Brunbjerg, A.K., 2020. Dark diversity reveals importance of biotic resources and competition for plant diversity across habitats. *Ecology and Evolution* 10, 6078–6088. <https://doi.org/10.1002/ece3.6351>
- Fluet-Chouinard, E., Stocker, B.D., Zhang, Z., Malhotra, A., Melton, J.R., Poulter, B., Kaplan, J.O., Goldewijk, K.K., Siebert, S., Minayeva, T., Hugelius, G., Joosten, H., Barthelmes, A., Prigent, C., Aires, F., Hoyt, A.M., Davidson, N., Finlayson, C.M., Lehner, B., Jackson, R.B., McIntyre, P.B., 2023. Extensive global wetland loss over the past three centuries. *Nature* 614, 281–286. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05572-6>
- Frioux, S., 2022. Introduction. Écrire l’histoire environnementale au xxie siècle : enjeux et perspectives, in: Bécot, R. (Ed.), *Écrire l’histoire environnementale au xxie siècle : Sources, méthodes, pratiques, Histoire*. Presses universitaires de Rennes, Rennes, pp. 9–20. <https://doi.org/10.4000/books.pur.164631>
- Fukami, T., 2015. Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340>
- Gagnon, D., n.d. Le paysage et ses rapports avec l’art, la nature et l’environnement.
- Gall, L., 2017. Une amnésie collective : refoulement et régression des savoirs populaires botaniques en centre Bretagne, in: Oghina-Pavie, C., Taïbi, A.-N., Trivisani-Moreau, I. (Eds.), *Traces du végétal, Nouvelles Recherches sur l’Imaginaire*. Presses universitaires de Rennes, Rennes, pp. 73–82. <https://doi.org/10.4000/books.pur.42259>
- Gallet, S., Rozé, F., 2002. Long-term effects of trampling on Atlantic Heathland in Brittany (France): resilience and tolerance in relation to season and meteorological conditions. *Biological Conservation* 103, 267–275. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00137-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00137-9)
- Gaston, K.J., 1997. What is rarity?, in: Kunin, W.E., Gaston, K.J. (Eds.), *The Biology of Rarity: Causes and Consequences of Rare—Common Differences*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 30–47. https://doi.org/10.1007/978-94-011-5874-9_3
- Garófano-Gómez, V., Metz, M., Egger, G., Díaz-Redondo, M., Hortobágyi, B., Geerling, G., Corenblit, D., Steiger, J., 2017. Vegetation succession processes and fluvial dynamics of a mobile temperate riparian ecosystem: the lower Allier River (France). *Géomorphologie : relief, processus, environnement* 23, 187–202. <https://doi.org/10.4000/geomorphologie.11805>

- Gaudnik, C., Corcket, E., Clément, B., Delmas, C.E.L., Gombert-Courvoisier, S., Muller, S., Stevens, C.J., Alard, D., 2011. Detecting the footprint of changing atmospheric nitrogen deposition loads on acid grasslands in the context of climate change. *Global Change Biology* 17, 3351–3365. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02463.x>
- Gause, G.F., 1934. *The struggle for existence*. The Williams & Wilkins company, Baltimore. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4489>
- Gebhardt, A., 2000. Anthropisation, agricultures anciennes et formation des paysages ruraux : le rôle de la micromorphologie des sols. *Études rurales* 153–154, 139.
- Geffroy, B., Lamarche, H., 1978. Utilisations sociales et conflictuelles des landes bretonnes : l'exemple de Lanvaux. <https://doi.org/10.3406/rural.1978.2430>
- Giarrizzo, E., Burrascano, S., Chiti, T., de Bello, F., Lepš, J., Zavatiero, L., Blasi, C., 2017. Re-visiting historical semi-natural grasslands in the Apennines to assess patterns of changes in species composition and functional traits. *Applied Vegetation Science* 20, 247–258. <https://doi.org/10.1111/avsc.12288>
- Gijbels, P., Adriaens, D., Honnay, O., 2012. An orchid colonization credit in restored calcareous grasslands. *Écoscience* 19, 21–28.
- Gimingham, C.H., 1972. *Ecology of Heathlands*. Chapman and Hall.
- Gleason, H.A., 1927. Further Views on the Succession-Concept. *Ecology* 8, 299–326. <https://doi.org/10.2307/1929332>
- Glemarec, E., Bioret, F., 2023. Assessment of the dynamic trajectories and maritime character of Armorican cliff-top coastal heathlands. *Plant Sociology* 60, 1–24. <https://doi.org/10.3897/pls2023602/01>
- Gloaguen, J.-C., Rozé, F., Touffet, J., Clément, B., Forgeard, F., 1994. Etude des successions après abandon des pratiques culturelles en Bretagne. *Acta Botanica Gallica* 141, 691–706. <https://doi.org/10.1080/12538078.1994.10515230>
- Gossner, M.M., Lewinsohn, T.M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., Birkhofer, K., Renner, S.C., Sikorski, J., Wubet, T., Arndt, H., Baumgartner, V., Blaser, S., Blüthgen, N., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Jorge, L.R., Jung, K., Keyel, A.C., Klein, A.-M., Klemmer, S., Krauss, J., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Pašalić, E., Penone, C., Perović, D.J., Purschke, O., Schall, P., Socher, S.A., Sonnemann, I., Tschapka, M., Tschardtke, T., Türke, M., Venter, P.C., Weiner, C.N., Werner, M., Wolters, V., Wurst, S., Westphal, C., Fischer, M., Weisser, W.W., Allan, E., 2016. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature* 540, 266–269. <https://doi.org/10.1038/nature20575>
- Götzenberger, L., Bello, F., Bråthen, K., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Leps, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., Zobel, M., 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87, 111–127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>

- Goulson, D., Lye, G.C., Darvill, B., 2008. Decline and conservation of bumble bees. *Annu Rev Entomol* 53, 191–208. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093454>
- Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17, 255–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x>
- Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34, 427–433.
- Guette, A., Carruthers-Jones, J., Godet, L., Robin, M., 2018. « Naturalité » : concepts et méthodes appliqués à la conservation de la nature. *Cybergeo: European Journal of Geography*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.29140>
- Guillemot, V., 2023. Flore du Massif armoricain et ses marges : Bretagne, Basse-Normandie, Pays de la Loire, Deux-Sèvres. *Biotope éd., Mèze*.
- Guillocheau, F., Brault, N., Thomas, E., Barbarand, J., Bonnet, S., Bourquin, S., Estéoule-Choux J., Guennoc P., Menier, D., Néraudeau, D., Proust, J.N., Wyns R. (2003). Histoire géologique du Massif Armoricain depuis 140 Ma (Crétacé-Actuel). *Association des Géologues du Bassin de Paris*, 40, 1, 13-28.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0537-x>
- Halada, L., Evans, D., Romão, C., Petersen, J.-E., 2011. Which habitats of European importance depend on agricultural practices? *Biodivers Conserv* 20, 2365–2378. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-9989-z>
- Hansen, R.R., Nielsen, K.E., Offenbergh, J., Damgaard, C., Byriel, D.B., Schmidt, I.K., Sørensen, P.B., Kjær, C., Strandberg, M.T., 2020. Implications of heathland management for ant species composition and diversity – Is heathland management causing biotic homogenization? *Biological Conservation* 242, 108422. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108422>
- Harper, D.M., n.d. cf notes.
- Hautekète, N.-C., Frachon, L., Luczak, C., Toussaint, B., Van Landuyt, W., Van Rossum, F., Piquot, Y., 2015. Habitat type shapes long-term plant biodiversity budgets in two densely populated regions in north-western Europe. *Diversity and Distributions* 21, 631–642. <https://doi.org/10.1111/ddi.12287>
- 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. <https://doi.org/10.1126/science.aaa1788>
- Hédil, R., Bernhardt-Römermann, M., Grytnes, J.-A., Jurasinski, G., Ewald, J., 2017. Resurvey of historical vegetation plots: a tool for understanding long-term dynamics of plant communities. *Applied Vegetation Science* 20, 161–163. <https://doi.org/10.1111/avsc.12307>

- Heino, J., Bini, L.M., García-Girón, J., Lansac-Tôha, F.M., Lindholm, M., Rolls, R.J., 2024. Navigating the spatial and temporal aspects of beta diversity to facilitate understanding biodiversity change. *Global Ecology and Conservation* 56, e03343. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03343>
- Heinrichs, S., Schmidt, W., 2017. Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 years. *Applied Vegetation Science* 20, 271–281. <https://doi.org/10.1111/avsc.12255>
- Helm, A., Zobel, M., Moles, A.T., Szava-Kovats, R., Pärtel, M., 2015. Characteristic and derived diversity: implementing the species pool concept to quantify conservation condition of habitats. *Diversity and Distributions* 21, 711–721. <https://doi.org/10.1111/ddi.12285>
- Henle, K., Alard, D., Clitherow, J., Cobb, P., Firbank, L., Kull, T., McCracken, D., Moritz, R.F.A., Niemelä, J., Rebane, M., Wascher, D., Watt, A., Young, J., 2008. Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe—A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment, Special Section: Problems and Prospects of Grassland Agroecosystems in Western China* 124, 60–71. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.09.005>
- Henning, K., von Oheimb, G., Härdtle, W., Fichtner, A., Tischew, S., 2017. The reproductive potential and importance of key management aspects for successful *Calluna vulgaris* rejuvenation on abandoned Continental heaths. *Ecol Evol* 7, 2091–2100. <https://doi.org/10.1002/ece3.2816>
- Hill, M.O., Preston, C.D., Roy, D.B., 2004. PLANTATT - attributes of British and Irish plants: status, size, life history, geography and habitats. Centre for Ecology & Hydrology, Abbots Ripton.
- Hillebrand, H., Blasius, B., Borer, E.T., Chase, J.M., Downing, J.A., Eriksson, B.K., Filstrup, C.T., Harpole, W.S., Hodapp, D., Larsen, S., Lewandowska, A.M., Seabloom, E.W., Van de Waal, D.B., Ryabov, A.B., 2018. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology* 55, 169–184. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12959>
- Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H., Roberts, C., 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8, 23–29. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00686.x>
- Hooftman, D.A.P., Bullock, J.M., 2012. Mapping to inform conservation: A case study of changes in semi-natural habitats and their connectivity over 70years. *Biological Conservation* 145, 30–38. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.09.015>
- Hostens, L., Van Meerbeek, K., Wiegmans, D., Larson, K., Lenoir, J., Clavel, J., Wedegärtner, R., Pirée, A., Nijs, I., Jonas, J., L., 2023. The drivers of dark diversity in the Scandinavian tundra are metric-dependent (preprint). *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/2023.02.17.528269>
- Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32). Princeton University Press.

- Hubbell, S.P., 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19, 166–172. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x>
- Humboldt, A. von, 1807. Essai sur la géographie des plantes, accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales, fondé sur des mesures exécutées, depuis le dixième degré de latitude boréale jusqu'au dixième degré de latitude australe, pendant les années 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803. Fr. Schoell.
- Huston, M., Smith, T., 1987. *Plant Succession: Life History and Competition*. Faculty Publications-Biology 130. <https://doi.org/10.1086/284704>
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, 22, 415-427.
- IPBES (2018): The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia. Rounsevell, M., Fischer, M., Torre-Marín Rando, A. and Mader, A. (eds.). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany. 892 pages. Wainwright, C.E., Staples, T.L., Charles, L.S., Flanagan, T.C., Lai, H.R., Loy, X., Reynolds, V.A., Mayfield, M.M., 2018. Links between community ecology theory and ecological restoration are on the rise. *Journal of Applied Ecology* 55, 570–581. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12975>
- Isbell, F., Tilman, D., Polasky, S., Binder, S., Hawthorne, P., 2013. Low biodiversity state persists two decades after cessation of nutrient enrichment. *Ecol Lett* 16, 454–460. <https://doi.org/10.1111/ele.12066>
- IUCN, 2024. IUCN 2024 : International Union for Conservation of Nature annual report [WWW Document]. URL <https://iucn.org/resources/annual-reports/iucn-2024-international-union-conservation-nature-annual-report> (accessed 9.24.25).
- Ivanova, N., 2024. Global Overview of the Application of the Braun-Blanquet Approach in Research. *Forests* 15, 937. <https://doi.org/10.3390/f15060937>
- Jackson, S.T., Sax, D.F., 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 153–160. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.001>
- Jandt, U., Bruehlheide, H., Jansen, F., Bonn, A., Grescho, V., Klenke, R.A., Sabatini, F.M., Bernhard-Römermann, M., Blüml, V., Dengler, J., Diekmann, M., Doerfler, I., Döring, U., Dullinger, S., Haider, S., Heinken, T., Horchler, P., Kuhn, G., Lindner, M., Metzger, K., Müller, N., Naaf, T., Peppeler-Lisbach, C., Poschlod, P., Roscher, C., Rosenthal, G., Rumpf, S.B., Schmidt, W., Schrautzer, J., Schwabe, A., Schwartz, P., Sperle, T., Stanik, N., Storm, C., Voigt, W., Wegener, U., Wesche, K., Wittig, B., Wulf, M., 2022. More losses than gains during one century of plant biodiversity change in Germany. *Nature* 611, 512–518. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05320-w>
- Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemers, M., Bowler, D.E., Coscieme, L., Golden, A.S., Guerra, C.A., Jacob, U., Takahashi, Y., Settele, J., Díaz, S., Molnár, Z., Purvis, A., 2022. The direct drivers

- of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science Advances* 8, eabm9982. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abm9982>
- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailhes, J., Hilal, M., Wavresky, P., 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo: European Journal of Geography*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.23155>
- Joyce, C.B., Simpson, M., Casanova, M., 2016. Future wet grasslands: ecological implications of climate change. *Ecosystem Health and Sustainability* 2, e01240. <https://doi.org/10.1002/ehs2.1240>
- Julve, P., 1998. baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France. Version [7.15.2024]. Programme Catminat. URL <https://www.tela-botanica.org/projets/phytosociologie/porte-documents/>
- Jung, V., Morel, L., Bonthoux, S., Chollet, S., 2021. Integrating species pools and abundance distribution in habitat conservation status assessment: A new index. *Ecological Indicators* 121, 107183. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107183>
- Just, A., Gourvil, J., Millet, J., Boulet, V., Milon, T., Mandon, I., Dutrève, B., 2015. SIFlore, a dataset of geographical distribution of vascular plants covering five centuries of knowledge in France: Results of a collaborative project coordinated by the Federation of the National Botanical Conservatories. *PhytoKeys* 47. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.56.5723>
- Kahn Jr., P.H., 2002. Children's affiliations with nature: Structure, development, and the problem of environmental generational amnesia, in: *Children and Nature: Psychological, Sociocultural, and Evolutionary Investigations*. MIT Press, Cambridge, MA, US, pp. 93–116.
- Kalaora, B., 2010. Les zones humides et le Conservatoire du littoral: perceptions et cadre d'expérience. *L'Espace géographique* 39, 361–374.
- Kapás, R.E., Kimberley, A., Cousins, S.A.O., 2024. The role of seed rain, seed bank, and clonal growth in plant colonization of ancient and restored grasslands. *Ecology and Evolution* 14, e11611. <https://doi.org/10.1002/ece3.11611>
- Kapfer, J., Hédli, R., Jurasinski, G., Kopecký, M., Schei, F.H., Grytnes, J.-A., 2017. Resurveying historical vegetation data – opportunities and challenges. *Applied Vegetation Science* 20, 164–171. <https://doi.org/10.1111/avsc.12269>
- Kasari-Toussaint, L., Saar, L., Bello, F., Takkis, K., Helm, A., 2016. Hybrid ecosystems can contribute to local biodiversity conservation. *Biodiversity and Conservation* 25. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1218-3>
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Keenleyside, C., Tucker, G., 2010. Farmland Abandonment in the EU: An Assessment of Trends and Prospects. Report Prepared for WWF.

- Kiebacher, T., Meier, M., Kipfer, T., Roth, T., 2023. Thermophilisation of communities differs between land plant lineages, land use types and elevation. *Sci Rep* 13, 11395. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-38195-6>
- Kindermann, E., Ebner, M., Hölzel, N., Bonari, G., Wassen, M.J., Wellstein, C., 2024. Resurveying inner-alpine dry grasslands after 70 years calls for integrative conservation efforts. *Biological Conservation* 289, 110393. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110393>
- Kindermann, E., Hölzel, N., Wellstein, C., 2023. Combining historical aerial photography with machine learning to map landscape change impacts on dry grasslands in the Central Alps. *Landsc Ecol* 38, 2121–2143. <https://doi.org/10.1007/s10980-023-01684-0>
- Klimešová, J., Danihelka, J., Chrtěk, J., de Bello, F., Herben, T., 2017. CLO-PLA: a database of clonal and bud-bank traits of the Central European flora. *Ecology* 98, 1179–1179. <https://doi.org/10.1002/ecy.1745>
- Klimešová, J., Doležal, J., Sammul, M., 2011. Evolutionary and organismic constraints on the relationship between spacer length and environmental conditions in clonal plants. *Oikos* 120, 1110–1120. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19332.x>
- Klimkowska, A., Van Diggelen, R., Bakker, J.P., Grootjans, A.P., 2007. Wet meadow restoration in Western Europe: A quantitative assessment of the effectiveness of several techniques. *Biological Conservation* 140, 318–328. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.08.024>
- Klinkovská, K., Sperandii, M.G., Knollová, I., Danihelka, J., Hájek, M., Hájková, P., Hroudová, Z., Jiroušek, M., Lepš, J., Navrátilová, J., Peterka, T., Petřík, P., Prach, K., Řehouňková, K., Rohel, J., Sobotka, V., Vávra, M., Bruelheide, H., Chytrý, M., 2025. Half a Century of Temperate Non-Forest Vegetation Changes: No Net Loss in Species Richness, but Considerable Shifts in Taxonomic and Functional Composition. *Global Change Biology* 31, e70030. <https://doi.org/10.1111/gcb.70030>
- Knollová, I., Chytrý, M., Bruelheide, H., Dullinger, S., Jandt, U., Bernhardt-Römermann, M., Biurrun, I., de Bello, F., Glaser, M., Hennekens, S., Jansen, F., Jiménez-Alfaro, B., Kadaš, D., Kaplan, E., Klinkovská, K., Lenzner, B., Pauli, H., Sperandii, M.G., Verheyen, K., Winkler, M., Abdaladze, O., Acíć, S., Acosta, A.T.R., Alignier, A., Andrews, C., Arlettaz, R., Attorre, F., Axmanová, I., Babbì, M., Baeten, L., Baran, J., Barni, E., Benito-Alonso, J.-L., Berg, C., Bergamini, A., Berki, I., Boch, S., Bock, B., Bode, F., Bonari, G., Boublík, K., Britton, A.J., Brunet, J., Bruzzaniti, V., Buholzer, S., Burrascano, S., Campos, J.A., Carlsson, B.-G., Carranza, M.L., Černý, T., Charmillot, K., Chiarucci, A., Choler, P., Chytrý, K., Corcket, E., Cseceserits, A., Cutini, M., Czarniecka-Wiera, M., Danihelka, J., de Francesco, M.C., De Frenne, P., Di Musciano, M., De Sanctis, M., Deák, B., Decocq, G., Dembicz, I., Dengler, J., Di Cecco, V., Dick, J., Diekmann, M., Dierschke, H., Dirnböck, T., Doerfler, I., Doležal, J., Döring, U., Durak, T., Dwyer, C., Ejrnæs, R., Ermakova, I., Erschbamer, B., Fanelli, G., Fernández-Calzado, M.-R., Fickert, T., Fischer, A., Fischer, M., Foremnik, K., Frouz, J., García-González, R., García-Magro, D., García-Mijangos, I., Gavilán, R.G., Germ, M., Ghosn, D., Gigauri, K., Gizela, J., Golob, A., Golub, V., Gómez-García, D., Gowing, D., Grytnes, J.-A., Güler, B., Gutiérrez-Girón, A., Haase, P., Haider, S., Hájek, M., Halassy, M., Harásek, M., Härdtle, W., Heinken, T., Hester,

- A., Humbert, J.-Y., Ibáñez, R., Illa, E., Jaroszewicz, B., Jensen, K., Jentsch, A., Jiroušek, M., Kalníková, V., Kanka, R., Kapfer, J., Kazakis, G., Kermavnar, J., Kesting, S., Khanina, L., Kindermann, E., Kotřík, M., Koutecký, T., Kozub, Ł., Kuhn, G., Kutnar, L., La Montagna, D., Lamprecht, A., Lenoir, J., Lepš, J., Leuschner, C., Lorite, J., Madsen, B., Ugarte, R.M., Malicki, M., Maliniemi, T., Máliš, F., Maringer, A., Marrs, R., Matesanz, S., Metze, K., Meyer, S., Millett, J., Mitchell, R.J., Moeslund, J.E., Moiseev, P., di Cella, U.M., Mudrák, O., Müller, F., Müller, N., Naaf, T., Nagy, L., Napoleone, F., Nascimbene, J., Navrátilová, J., Ninot, J.M., Niu, Y., Normand, S., Ogaya, R., Onipchenko, V., Orczewska, A., Ortmann-Ajkai, A., Pakeman, R.J., Pardo, I., Pätsch, R., Peet, R.K., Penuelas, J., Peppler-Lisbach, C., Pérez-Hernández, J., Pérez-Haase, A., Petraglia, A., Petřík, P., Pielech, R., Piórkowski, H., Pladevall-Izard, E., Poschlod, P., Prach, K., Praleskouskaya, S., Prokhorov, V., Provoost, S., Puşcaş, M., Pustková, Š., Randin, C.F., Rašomavičius, V., Reczyńska, K., Rédei, T., Řehounková, K., Richner, N., Risch, A.C., Rixen, C., Rosbakh, S., Roscher, C., Rosenthal, G., Rossi, G., Rötzer, H., Roux, C., Rumpf, S.B., Ruprecht, E., Rūsiņa, S., Sanz-Zubizarreta, I., Schindler, M., Schmidt, W., Schories, D., Schrautzer, J., Schubert, H., Schuetz, M., Schwabe, A., Schwaiger, H., Schwartze, P., Šebesta, J., Seiler, H., Šilc, U., Silva, V., Šmilauer, P., Šmilauerová, M., Sperle, T., Stachurska-Swakoń, A., Stanik, N., Stanisci, A., Steffen, K., Storm, C., Stroh, H.G., Sugorkina, N., Świerkosz, K., Świerszcz, S., Szymura, M., Teleki, B., Thébaud, G., Theurillat, J.-P., Tichý, L., Treier, U.A., Turtureanu, P.D., Ujházy, K., Ujházyová, M., Ursu, T.M., Uziębło, A.K., Valkó, O., Van Calster, H., Van Meerbeek, K., Vandevoorde, B., Vandvik, V., Varricchione, M., Vassilev, K., Villar, L., Virtanen, R., Vittoz, P., Voigt, W., von Hessberg, A., von Oheimb, G., Wagner, E., Walther, G.-R., Wellstein, C., Wesche, K., Wilhelm, M., Willner, W., Wipf, S., Wittig, B., Wohlgemuth, T., Woodcock, B.A., Wulf, M., Essl, F., 2024. ReSurveyEurope: A database of resurveyed vegetation plots in Europe. *Journal of Vegetation Science* 35, e13235. <https://doi.org/10.1111/jvs.13235>
- 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. *Functional Ecology* 29, 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Krause, B., Culmsee, H., Wesche, K., Bergmeier, E., Leuschner, C., 2011. Habitat loss of floodplain meadows in north Germany since the 1950s. *Biodivers Conserv* 20, 2347–2364. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-9988-0>
- Kudrnovsky, H., Ellmauer, T., Goetzl, M., Paternoster, D., Sonderegger, G., Schwaiger, E., Erhard, M., 2020. Report for a list of Annex I habitat types important for Pollinators. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.11017.67689>
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 564–571. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.011>
- Laliberté, E., Norton, D.A., Scott, D., 2013. Contrasting effects of productivity and disturbance on plant functional diversity at local and metacommunity scales. *Journal of Vegetation Science* 24, 834–842. <https://doi.org/10.1111/jvs.12044>

- Lamb, E.G., Bayne, E., Holloway, G., Schieck, J., Boutin, S., Herbers, J., Haughland, D.L., 2009. Indices for monitoring biodiversity change: Are some more effective than others? *Ecological Indicators* 9, 432–444. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.06.001>
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Le Bihan, J., Ollivro, J., 1999. Un siècle et demi d'évolution de la population communale bretonne : 1851-1999. <https://doi.org/10.3406/noroi.1999.6977>
- Le Corre, C., Auvray, B., Ballèvre, M., Robardet, M., 1991. Le Massif Armoricaïn / The Armorican Massif. <https://doi.org/10.3406/sgeol.1991.1865>
- LE DU-BLAYO L., 2018, Hergé et le monde sous-marin, in *Les géographies de Tintin* (Dir. Paul Arnoud), CNRS Editions, p.101-116.
- Le Guillou, A., Niculescu, S., 2025. Detection and pre-localization of coastal wetlands in Brittany, France using topographical indices from altimetric and remote sensing data. *Front. Remote Sens.* 6, 1566144. <https://doi.org/10.3389/frsen.2025.1566144>
- Leal Filho, W., Mandel, M., Al-Amin, A.Q., Feher, A., Chiappetta Jabbour, C.J., 2017. An assessment of the causes and consequences of agricultural land abandonment in Europe. *International Journal of Sustainable Development & World Ecology* 24, 554–560. <https://doi.org/10.1080/13504509.2016.1240113>
- Leclère, D., Obersteiner, M., Barrett, M., Butchart, S.H.M., Chaudhary, A., De Palma, A., Declerck, F.A.J., Di Marco, M., Doelman, J.C., Dürauer, M., Freeman, R., Harfoot, M., Hasegawa, T., Hellweg, S., Hilbers, J.P., Hill, S.L.L., Humpenöder, F., Jennings, N., Krisztin, T., Mace, G.M., Ohashi, H., Popp, A., Purvis, A., Schipper, A.M., Tabeau, A., Valin, H., van Meijl, H., van Zeist, W.-J., Visconti, P., Alkemade, R., Almond, R., Bunting, G., Burgess, N.D., Cornell, S.E., Di Fulvio, F., Ferrier, S., Fritz, S., Fujimori, S., Grooten, M., Harwood, T., Havlík, P., Herrero, M., Hoskins, A.J., Jung, M., Kram, T., Lotze-Campen, H., Matsui, T., Meyer, C., Nel, D., Newbold, T., Schmidt-Traub, G., Stehfest, E., Strassburg, B.B.N., van Vuuren, D.P., Ware, C., Watson, J.E.M., Wu, W., Young, L., 2020. Bending the curve of terrestrial biodiversity needs an integrated strategy. *Nature* 585, 551–556. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2705-y>
- Legendre, P., 2019. A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space–time surveys. *Ecology and Evolution* 9, 3500–3514. <https://doi.org/10.1002/ece3.4984>
- Legendre, P., Gauthier, O., 2014. Statistical methods for temporal and space–time analysis of community composition data. *Proc. R. Soc. B.* 281, 20132728. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2728>
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7, 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>

- Lepart, J., Escarre, J., 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bulletin d'écologie* 133–178.
- Lepš, J., de Bello, F., n.d. Differences in trait–environment relationships: Implications for community weighted means tests. *Journal of Ecology* n/a. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14172>
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15, 237–240
- Lewis, R.J., de Bello, F., Bennett, J.A., Fibich, P., Finerty, G.E., Götzenberger, L., Hiiesalu, I., Kasari, L., Lepš, J., Májeková, M., Mudrák, O., Riibak, K., Ronk, A., Rychtecká, T., Vitová, A., Pärtel, M., 2017. Applying the dark diversity concept to nature conservation: Dark Diversity and Nature Conservation. *Conservation Biology* 31, 40–47. <https://doi.org/10.1111/cobi.12723>
- Lewis, R.J., Pärtel, M., 2016. What is Dark Diversity? *Methods Blog*. URL <https://methodsblog.com/2016/05/22/dark-diversity/> (accessed 3.7.23).
- Lewis, R.J., Szava-Kovats, R., Pärtel, M., 2016. Estimating dark diversity and species pools: an empirical assessment of two methods. *Methods Ecol Evol* 7, 104–113. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12443>
- Lewis, S.L., Maslin, M.A., 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519, 171–180. <https://doi.org/10.1038/nature14258>
- Lindenmayer, D., Scheele, B.C., Lavery, T., Likens, G.E., 2023. Biodiversity response to rapid successive land cover conversions in human-dominated landscapes. *Global Ecology and Conservation* 45, e02510. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02510>
- Liu, C., Van Meerbeek, K., 2024. Predicting the responses of European grassland communities to climate and land cover change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 379, 20230335. <https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0335>
- Liu, D., Chang, P.-H.S., Power, S.A., Bell, J.N.B., Manning, P., 2021. Changes in plant species abundance alter the multifunctionality and functional space of heathland ecosystems. *New Phytologist* 232, 1238–1249. <https://doi.org/10.1111/nph.17667>
- Loidi, J., de Blust, G., Campos, J.A., Haveman, R., Janssen, J., 2020. Heathlands of Temperate and Boreal Europe, in: *Encyclopedia of the World's Biomes*. Elsevier, pp. 656–668. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12078-0>
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433–438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Lososová, Z., Axmanová, I., Chytrý, M., Midolo, G., Abdulhak, S., Karger, D.N., Renaud, J., Van Es, J., Vittoz, P., Thuiller, W., 2023. Seed dispersal distance classes and dispersal modes for the European flora. *Global Ecol Biogeogr* 32, 1485–1494. <https://doi.org/10.1111/geb.13712>

- Løvschal, M., Damgaard, C., 2022. Mapping the ecological resilience of Atlantic postglacial heathlands. *Journal of Applied Ecology* 59. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14278>
- Macarthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*, REV-Revised. ed. Princeton University Press.
- MACIEJEWSKI L., SEYTRE L., VAN ES J., DUPONT P., 2015. État de conservation des habitats agropastoraux d'intérêt communautaire, Méthode d'évaluation à l'échelle du site. Guide d'application. Version 3. Avril 2015. Rapport SPN 2015 - 43, Service du patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 194 pp
- Maes, J., 2013. A model for the assessment of habitat conservation status in the EU [WWW Document]. JRC Publications Repository. <https://doi.org/10.2788/27866>
- Maes, J., Teller, A., Erhard, M., Conde, S., Vallecillo, R.S., Barredo, C.J.I., Paracchini, M.-L., Abdul, M.D., Trombetti, M., Vigiak, O., Zulian, G., Addamo, A., Grizzetti, B., Somma, F., Hagyo, A., Vogt, P., Polce, C., Jones, A., Marin, A., Ivits, E., Mauri, A., Rega, C., Czucz, B., Ceccherini, G., Pisoni, E., Ceglar, A., De, P.P., Cerrani, I., Meroni, M., Caudullo, G., Lugato, E., Vogt, J., Spinoni, J., Cammalleri, C., Bastrup-Birk, A., San-Miguel-Ayanz, J., San, R.S., Kristensen, P., Christiansen, T., Zal, N., De, R.A., De, J.C.A., Pistocchi, A., Del, B.A.I., Tsiamis, K., Gervasini, E., Deriu, I., La, N.A., Abad, V.R., Vizzarri, M., Camia, A., Robert, N., Kakoulaki, G., Garcia, B.E., Panagos, P., Ballabio, C., Scarpa, S., Montanarella, L., Orgiazzi, A., Fernandez, U.O., Santos-Martín, F., 2020. Mapping and Assessment of Ecosystems and their Services: An EU ecosystem assessment [WWW Document]. JRC Publications Repository. <https://doi.org/10.2760/757183>
- Magurran, A.E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Dick, J.M., Elston, D.A., Scott, E.M., Smith, R.I., Somerfield, P.J., Watt, A.D., 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 574–582. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.06.016>
- Magurran, A.E., Dornelas, M., Moyes, F., Henderson, P.A., 2019. Temporal β diversity—A macroecological perspective. *Global Ecol Biogeogr* 28, 1949–1960. <https://doi.org/10.1111/geb.13026>
- Mahaut, L., Choler, P., Denelle, P., Garnier, E., Thuiller, W., Kattge, J., Lemauviel-Lavenant, S., Lavorel, S., Munoz, F., Renard, D., Serra-Diaz, J.M., Viovy, N., Violle, C., 2023. Trade-offs and synergies between ecosystem productivity and stability in temperate grasslands. *Global Ecology and Biogeography* 32, 561–572. <https://doi.org/10.1111/geb.13645>
- Marrs, R.H., Watt, A.S., 2006. Biological Flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology* 94, 1272–1321. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01177.x>
- Martin, N., Nota, K., Aumont, C., Marchand, G., Marguerie, D., 2024. Anthropogenic and climatic impacts on biodiversity during the Mesolithic-Neolithic transition in North-Western France. *Quaternary International* 714, 109586. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2024.11.004>

- Martinez Arbizu, P., 2020. pairwiseAdonis : Comparaison multiniveaux par paires avec Adonis. Version du package R 0.4.
- Maskell, L.C., Smart, S.M., Bullock, J.M., Thompson, K., Stevens, C.J., 2010. Nitrogen deposition causes widespread loss of species richness in British habitats. *Global Change Biology* 16, 671–679. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02022.x>
- Matagne, P., 2003. Aux origines de l'écologie. *Innovations* 18, 27–42. <https://doi.org/10.3917/inno.018.0027>
- Mather, A.S., Fairbairn, J., Needle, C.L., 1999. The course and drivers of the forest transition: The case of France. *Journal of Rural Studies* 15, 65–90. [https://doi.org/10.1016/S0743-0167\(98\)00023-0](https://doi.org/10.1016/S0743-0167(98)00023-0)
- Mauchamp, L., Gillet, F., Mouly, A., Badot, P.-M., 2012. Les prairies : biodiversité et services écosystémiques.
- Maxwell, S.L., Fuller, R.A., Brooks, T.M., Watson, J.E.M., 2016. Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 536, 143–145. <https://doi.org/10.1038/536143a>
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M., 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093.
- McCune, J.L., Vellend, M., 2013. Gains in native species promote biotic homogenization over four decades in a human-dominated landscape. *Journal of Ecology* 101, 1542–1551. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12156>
- McKinney, M.L., Lockwood, J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 450–453. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)
- McNemar, Q., 1947. Note on the sampling error of the difference between correlated proportions or percentages. *Psychometrika* 12, 153–157. <https://doi.org/10.1007/BF02295996>
- Messant, A., Chafchafi, A., Ducommun, C., Jalabert, S., Lagacherie, P., Lehmann, S., Lemercier, B., Moulin, J., Mure, J.-P., Noraz, A., Laroche, B., Sauter, J., 2019. Les sols dominants en France métropolitaine 46 p.
- Meur-Férec, C., Desse, R.-P., Goasguen, P., 1991. Gestion environnementale et conflits d'utilisation de l'espace littoral : les golfs en Bretagne. <https://doi.org/10.3406/noroi.1991.6384>
- Meynier, A., 1946. Le relief du Massif Armoricaïn. <https://doi.org/10.3406/ingeo.1946.5152>
- Mildén, M., Münzbergová, Z., Herben, T., Ehrlén, J., 2006. Dynamique des métapopulations d'une plante pérenne, *Succisa pratensis*, dans un paysage agricole. *Ecological Modelling, Pattern and Processes of Dynamic Mosaic Landscapes -- Modelling, Simulation, and Implications* 199, 464–475. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.11.047>
- Miller, J.R., 2005. Biodiversity conservation and the extinction of experience. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 430–434. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.013>

- Mitchell, R.J., Hewison, R.L., Britton, A.J., Brooker, R.W., Cummins, R.P., Fielding, D.A., Fisher, J.M., Gilbert, D.J., Hester, A.J., Hurskainen, S., Pakeman, R.J., Potts, J.M., Riach, D., 2017. Forty years of change in Scottish grassland vegetation: Increased richness, decreased diversity and increased dominance. *Biological Conservation* 212, 327–336. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.027>
- Mitchell, R.J., Marrs, R.H., Le Duc, M.G., Auld, M.H.D., 1997. A Study of Succession on Lowland Heaths in Dorset, Southern England: Changes in Vegetation and Soil Chemical Properties. *Journal of Applied Ecology* 34, 1426–1444. <https://doi.org/10.2307/2405259>
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., 2015. Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology & Evolution* 30, 241–247. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.02.008>
- Moeck, I.S., 2014. Catalog of geothermal play types based on geologic controls. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* 37, 867–882. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2014.05.032>
- Moeslund, J.E., Brunbjerg, A.K., Clausen, K.K., Dalby, L., Fløjgaard, C., Juel, A., Lenoir, J., 2017. Using dark diversity and plant characteristics to guide conservation and restoration. *J Appl Ecol* 54, 1730–1741. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12867>
- Mokany, K., Paini, D., 2011. Dark diversity: Adding the grey. *Trends in ecology & evolution* 26, 264–5; author reply 265. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.009>
- Moquet, L., Vanderplanck, M., Moerman, R., Quinet, M., Roger, N., Michez, D., Jacquemart, A.-L., 2017. Bumblebees depend on ericaceous species to survive in temperate heathlands. *Insect Conservation and Diversity* 10, 78–93. <https://doi.org/10.1111/icad.12201>
- Morán-Ordóñez, A., Bugter, R., Suárez-Seoane, S., de Luis, E., Calvo, L., 2013. Temporal Changes in Socio-Ecological Systems and Their Impact on Ecosystem Services at Different Governance Scales: A Case Study of Heathlands. *Ecosystems* 16, 765–782. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9649-0>
- Morel, L., Jung, V., Chollet, S., Ysnel, F., Barbe, L., 2022. From taxonomic to functional dark diversity: Exploring the causes of potential biodiversity and its implications for conservation. *Journal of Applied Ecology* 59, 103–116. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14033>
- Morel, L., Jung, V., Chollet, S., Ysnel, F., Barbe, L., 2022. From taxonomic to functional dark diversity: Exploring the causes of potential biodiversity and its implications for conservation. *Journal of Applied Ecology* 59, 103–116. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14033>
- Mougin, B., Allier, D., Blanchin, R., Carn, A., Courtois, N., Gateau, C., Putot, E., 2008. Étude réalisée dans le cadre des projets de Service public du BRGM 2007 EAU I23.
- Myers, J.A., Harms, K.E., 2009. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters* 12, 1250–1260. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01373.x>

- Napoleone, F., Giarrizzo, E., Burrascano, S., 2021. Habitat conservation state and plant diversity respond to different drivers in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 32, e13055. <https://doi.org/10.1111/jvs.13055>
- Newbold, T., Hudson, L.N., Contu, S., Hill, S.L.L., Beck, J., Liu, Y., Meyer, C., Phillips, H.R.P., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2018. Widespread winners and narrow-ranged losers: Land use homogenizes biodiversity in local assemblages worldwide. *PLOS Biology* 16, e2006841. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2006841>
- Nières, C., 2004. Les villes de Bretagne au XVIIIe siècle, Les villes de Bretagne au XVIIIe siècle, Histoire. Presses universitaires de Rennes, Rennes.
- Noreika, N., Pärtel, M., Öckinger, E., 2020. Community completeness as a measure of restoration success: multiple-study comparisons across ecosystems and ecological groups. *Biodivers Conserv* 29, 3807–3827. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02050-1>
- OEB, 2023. Enquête régionale « Bien-être et paysages bretons » [WWW Document]. URL <https://data.bretagne-environnement.fr/datasets/undefined> (accessed 4.23.25).
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M.D., Durand, S., Evangelista, H.B.A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M.O., Lahti, L., Martino, C., McGlinn, D., Ouellette, M.-H., Cunha, E.R., Smith, T., Stier, A., 2025. vegan: Community Ecology Package.
- Olmeda, C., ŠeffEROVÁ, V., Underwood, E., Millan, L., Gil, T., Naumann, S., 2020. EU Action plan to maintain and restore to favourable conservation status the habitat type 4030 European dry heaths. European Commission.
- Ombashi, H., Løvschal, M., 2023. Anthropogenic Heathlands in Prehistoric Atlantic Europe: Review and Future Prospects. *European Journal of Archaeology* 26, 341–358. <https://doi.org/10.1017/eea.2022.42>
- Padullés Cubino, J., Axmanová, I., Lososová, Z., Večeřa, M., Bergamini, A., Bruelheide, H., Dengler, J., Jandt, U., Jansen, F., Pätsch, R., Chytrý, M., 2022. The effect of niche filtering on plant species abundance in temperate grassland communities. *Functional Ecology* 36, 962–973. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13994>
- Padullés Cubino, J., Lenoir, J., Li, D., Montaño-Centellas, F.A., Retana, J., Baeten, L., Bernhardt-Römermann, M., Chudomelová, M., Closset, D., Decocq, G., De Frenne, P., Diekmann, M., Dirnböck, T., Durak, T., Hédli, R., Heinken, T., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Macek, M., Máliš, F., Naaf, T., Orczewska, A., Petřík, P., Pielech, R., Reczyńska, K., Schmidt, W., Standovár, T., Świerkosz, K., Teleki, B., Verheyen, K., Vild, O., Waller, D., Wulf, M., Chytrý, M., 2024. Evaluating plant lineage losses and gains in temperate forest understories: a phylogenetic perspective on climate change and nitrogen deposition. *New Phytologist* 241, 2287–2299. <https://doi.org/10.1111/nph.19477>

- Paganeli, B., Fujinuma, J., Trindade, D.P.F., Carmona, C.P., Pärtel, M., 2024. A roadmap to carefully select methods for dark-diversity studies. *Journal of Vegetation Science* 35, e13264. <https://doi.org/10.1111/jvs.13264>
- Paganeli, B., Fujinuma, J., Trindade, D.P.F., Carmona, C.P., Pärtel, M., 2024. A roadmap to carefully select methods for dark-diversity studies. *Journal of Vegetation Science* 35, e13264. <https://doi.org/10.1111/jvs.13264>
- Pakeman, R.J., Hewison, R.L., Riach, D., Fisher, J.M., Hurskainen, S., Fielding, D.A., Mitchell, R.J., 2017. Long-term functional structure and functional diversity changes in Scottish grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 247, 352–362. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.033>
- Pan, K., Marshall, L., de Snoo, G.R., Biesmeijer, J.C., 2024. Dutch landscapes have lost insect-pollinated plants over the past 87 years. *Journal of Applied Ecology* 1365-2664.14649. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14649>
- Parsons, R., Daniel, T.C., 2002. Good looking: in defense of scenic landscape aesthetics. *Landscape and Urban Planning* 60, 43–56. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00051-8](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00051-8)
- Pärtel, M., 2014. Community ecology of absent species: hidden and dark diversity. *Journal of Vegetation Science* 25, 1154–1159. <https://doi.org/10.1111/jvs.12169>
- Pärtel, M., Bruun, H.H., Sammuli, M., 2005. Biodiversity in temperate European grasslands: origin and conservation. *Grassland Science in Europe* 10, 1–14.
- Pärtel, M., Szava-Kovats, R., Zobel, M., 2011. Discerning the niche of dark diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 265–266. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.012>
- Pärtel, M., Szava-Kovats, R., Zobel, M., 2013. Community Completeness: Linking Local and Dark Diversity within the Species Pool Concept. *Folia Geobot* 48, 307–317. <https://doi.org/10.1007/s12224-013-9169-x>
- Pärtel, M., Tamme, R., Carmona, C.P., Riibak, K., Moora, M., Bennett, J.A., Chiarucci, A., Chytrý, M., de Bello, F., Eriksson, O., Harrison, S., Lewis, R.J., Moles, A.T., Öpik, M., Price, J.N., Amputu, V., Askarizadeh, D., Atashgahi, Z., Aubin, I., Azcárate, F.M., Barrett, M.D., Bashirzadeh, M., Bátori, Z., Beenaerts, N., Bergholz, K., Birkeli, K., Biurrun, I., Blanco-Moreno, J.M., Bloodworth, K.J., Boisvert-Marsh, L., Boldgiv, B., Brancalion, P.H.S., Brearley, F.Q., Brown, C., Bueno, C.G., Buffa, G., Cahill, J.F., Campos, J.A., Cangelmi, G., Carbognani, M., Carcaillet, C., Cerabolini, B.E.L., Chevalier, R., Clavel, J.S., Costa, J.M., Cousins, S.A.O., Čuda, J., Dairel, M., Dalle Fratte, M., Danilova, A., Davison, J., Deák, B., Del Vecchio, S., Dembiczy, I., Dengler, J., Dolezal, J., Domene, X., Dvorsky, M., Ejtehadi, H., Enrico, L., Epikhin, D., Eskelinen, A., Essl, F., Fan, G., Fantinato, E., Fazlioglu, F., Fernández-Pascual, E., Ferrara, A., Fidelis, A., Fischer, M., Flagmeier, M., Forte, T.G.W., Fraser, L.H., Fujinuma, J., Furquim, F.F., Garris, B., Garris, H.W., Giorgis, M.A., Giusso del Galdo, G., González-Robles, A., Good, M.K., Guaridiola, M., Guarino, R., Guerrero, I., Guillemot, J., Güler, B., Guo, Y., Haesen, S., Hejda, M., Heleno, R.H., Høye, T.T., Hrivnák, R., Huang, Y., Hunter, J.T., Iakushenko, D., Ibáñez, R., Ingerpuu, N., Irl, S.D.H., Janíková, E., Jansen, F., Jeltsch, F., Jentsch, A., Jiménez-Alfaro, B.,

- Jöks, M., Jouri, M.H., Karami, S., Katal, N., Kelemen, A., Khairullin, B.I., Khuroo, A.A., Komatsu, K.J., Konečná, M., Kook, E., Korell, L., Koroleva, N., Korznikov, K.A., Kozhevnikova, M.V., Kozub, Ł., Laanisto, L., Lager, H., Lanta, V., Lasagno, R.G., Lembrechts, J.J., Li, L., Lisner, A., Liu, H., Liu, K., Liu, X., Lucas-Borja, M.E., Ludewig, K., Lukács, K., Luther-Mosebach, J., Macek, P., Marignani, M., Michalet, R., Migléc, T., Moeslund, J.E., Moeys, K., Montesinos, D., Moreno-Jiménez, E., Moysiyenko, I., Mucina, L., Muñoz-Rojas, M., Murillo, R.A., Nambahu, S.M., Neuenkamp, L., Normand, S., Nowak, A., Nuچه, P., Oja, T., Onipchenko, V.G., Pachedjjeva, K.L., Paganeli, B., Peco, B., Peralta, A.M.L., Pérez-Haase, A., Peri, P.L., Petraglia, A., Peyre, G., Plaza-Álvarez, P.A., Plue, J., Prentice, H.C., Prokhorov, V.E., Radujković, D., Rahmanian, S., Reitalu, T., Ristow, M., Robin, A.A., Robles, A.B., Rodríguez Ginart, D.A., Román, R., Roos, R.E., Rosati, L., Sádlo, J., Salimbayeva, K., Sánchez de Dios, R., Sanchir, K., Sattler, C., Scasta, J.D., Schmiedel, U., Schrader, J., Schultz, N.L., Sellan, G., Serra-Diaz, J.M., Silan, G., Skálová, H., Skobel, N., Sonkoly, J., Štajerová, K., Svitková, I., Świerszcz, S., Tanentzap, A.J., Tanentzap, F.M., Tarifa, R., Tejero, P., Tekeev, D.K., Tholin, M., Thormodsaeter, R.S., Tian, Y., Tokaryuk, A., Tölgyesi, C., Tomaselli, M., Tordoni, E., Török, P., Tóthmérész, B., Toussaint, A., Touzard, B., Trindade, D.P.F., Tsakalos, J.L., Türkis, S., Valencia, E., Valerio, M., Valkó, O., Van Meerbeek, K., Vandvik, V., Villellas, J., Virtanen, R., Vítková, M., Vojík, M., von Hessberg, A., von Oppen, J., Wagner, V., Wan, J.-Z., Wang, C.-J., Wani, S.A., Weiss, L., Wevill, T., Xiao, S., Zárte Martínez, O., Zobel, M., 2025. Global impoverishment of natural vegetation revealed by dark diversity. *Nature* 641, 917–924. <https://doi.org/10.1038/s41586-025-08814-5>
- Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K., van der Maarel, E., 1996. The Species Pool and Its Relation to Species Richness: Evidence from Estonian Plant Communities. *Oikos* 75, 111–117. <https://doi.org/10.2307/3546327>
- Pauchard, L., Madeline, P., Marie, M., 2016. L'échange parcellaire : une nouvelle étape dans l'aménagement foncier de l'Ouest français. *Norois. Environnement, aménagement, société* 7–24. <https://doi.org/10.4000/norois.5928>
- Pauly, D., 1995. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 430. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89171-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89171-5)
- Peeters, 2014. EGF_paper_Grassland_term_definition_and_classification_2014_NNL.pdf [WWW Document]. URL https://pure.ilvo.be/ws/portalfiles/portal/3312876/EGF_paper_Grassland_term_definition_and_classification_2014_NNL.pdf (accessed 6.18.25).
- Pereira, H.M., Navarro, L.M., Martins, I.S., 2012. Global Biodiversity Change: The Bad, the Good, and the Unknown. *Annual Review of Environment and Resources* 37, 25–50. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-042911-093511>
- Perrin, G., Rapinel, S., Choynet, G., Clément, B., Bouzillé, J.-B., Hubert-Moy, L., 2023. La démarche Ellenberg : une alternative simple et robuste à la démarche réglementaire pour la délimitation des zones humides en France métropolitaine. *Sciences Eaux & Territoires* 37. <https://doi.org/10.20870/Revue-SET.2023.43.7506>

- Petit, T., Martel, G., Vertès, F., Couvreur, S., 2019. Long-term maintenance of grasslands on dairy farms is associated with redesign and hybridisation of practices, motivated by farmers' perceptions. *Agricultural Systems* 173, 435–448. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2019.02.012>
- Petit-Berghem, Y., 2003. Le déterminisme des landes atlantiques : quelle réalité ? *Cybergeo: European Journal of Geography*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.4167>
- Petit-Berghem, Y., Deheul, T., 2018a. Artialisation [WWW Document]. *Géoconfluences*. URL <https://geoconfluences.ens-lyon.fr/glossaire/artialisation> (accessed 9.1.25).
- Petit-Berghem, Y., Deheul, T., 2018b. Le paysage sous-marin existe-t-il ? De la connaissance à la reconnaissance d'un concept émergent [WWW Document]. *Géoconfluences*. URL <https://geoconfluences.ens-lyon.fr/informations-scientifiques/dossiers-thematiques/changement-global/articles-scientifiques/paysage-sous-marin> (accessed 8.19.25).
- Piessens, K., Hermy, M., 2006. Does the heathland flora in north-western Belgium show an extinction debt? *Biological Conservation* 132, 382–394. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.032>
- Piessens, K., Honnay, O., Hermy, M., 2005. The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. *Biological Conservation* 122, 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.05.023>
- Piessens, K., Honnay, O., Nackaerts, K., Hermy, M., 2004. Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect? *Journal of Biogeography* 31, 1683–1692. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01056.x>
- Plieninger, T., Draux, H., Fagerholm, N., Bieling, C., Bürgi, M., Kizos, T., Kuemmerle, T., Primdahl, J., Verburg, P.H., 2016. The driving forces of landscape change in Europe: A systematic review of the evidence. *Land Use Policy* 57, 204–214. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2016.04.040>
- Poorter, L., Amissah, L., Bongers, F., Hordijk, I., Kok, J., Laurance, S., Lohbeck, M., Martinez-Ramos, M., Matsuo, T., Meave, J., Muñoz, R., Peña-Claros, M., van der Sande, M., 2023. Successional theories. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 98, 2049–2077. <https://doi.org/10.1111/brv.12995>
- Poschlod, P., Bakker, J.P., Kahmen, S., 2005. Changing land use and its impact on biodiversity. *Basic and Applied Ecology* 6, 93–98. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.12.001>
- Prévosto, B., Kuiters, L., Bernhardt-Römermann, M., Dölle, M., Schmidt, W., Hoffmann, M., Van Uytvanck, J., Bohner, A., Kreiner, D., Stadler, J., Klotz, S., Brandl, R., 2011. Impacts of Land Abandonment on Vegetation: Successional Pathways in European Habitats. *Folia Geobot* 46, 303–325. <https://doi.org/10.1007/s12224-010-9096-z>
- Pulsford, S.A., Lindenmayer, D.B., Driscoll, D.A., 2016. A succession of theories: purging redundancy from disturbance theory. *Biological Reviews* 91, 148–167. <https://doi.org/10.1111/brv.12163>

- Purschke, O., Sykes, M.T., Reitalu, T., Poschlod, P., Prentice, H.C., 2012. Linking landscape history and dispersal traits in grassland plant communities. *Oecologia* 168, 773–783. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2142-6>
- Pyle, R. M. (1978): The extinction of experience. – *Horticulture* 56: 64–67, Cincinnati, OH.
- Renoult, J.P., Blüthgen, N., Binkenstein, J., Weiner, C.N., Werner, M., Schaefer, H.M., 2015. The relative importance of color signaling for plant generalization in pollination networks. *Oikos* 124, 347–354. <https://doi.org/10.1111/oik.01361>
- Ridding, L.E., Watson, S.C.L., Newton, A.C., Rowland, C.S., Bullock, J.M., 2020. Ongoing, but slowing, habitat loss in a rural landscape over 85 years. *Landscape Ecol* 35, 257–273. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00944-2>
- Riibak, K., Reitalu, T., Tamme, R., Helm, A., Gerhold, P., Znamenskiy, S., Bengtsson, K., Rosén, E., Prentice, H.C., Pärtel, M., 2015. Dark diversity in dry calcareous grasslands is determined by dispersal ability and stress-tolerance. *Ecography* 38, 713–721. <https://doi.org/10.1111/ecog.01312>
- Riva, F., Mammola, S., 2021. Rarity facets of biodiversity: Integrating Zeta diversity and Dark diversity to understand the nature of commonness and rarity. *Ecology and Evolution* 11, 13912–13919. <https://doi.org/10.1002/ece3.8096>
- Rodríguez-Rojo, M.P., Font, X., García-Mijangos, I., Crespo, G., Fernández-González, F., 2020. An expert system as an applied tool for the conservation of semi-natural grasslands on the Iberian Peninsula. *Biodivers Conserv* 29, 1977–1992. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-01963-1>
- Roger, A., 1997. Nature et culture. La double artialisation. <https://doi.org/10.3406/inter.1997.1091>
- Rolls, R.J., Deane, D.C., Johnson, S.E., Heino, J., Anderson, M.J., Ellingsen, K.E., 2023. Biotic homogenisation and differentiation as directional change in beta diversity: synthesising driver–response relationships to develop conceptual models across ecosystems. *Biological Reviews* 98, 1388–1423. <https://doi.org/10.1111/brv.12958>
- Ronk, A., Szava-Kovats, R., Pärtel, M., 2015. Applying the dark diversity concept to plants at the European scale. *Ecography* 38, 1015–1025. <https://doi.org/10.1111/ecog.01236>
- Ronk, A., Szava-Kovats, R., Zobel, M., Pärtel, M., 2017. Observed and dark diversity of alien plant species in Europe: estimating future invasion risk. *Biodivers Conserv* 26, 899–916. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1278-4>
- Rose, R.J., Webb, N.R., Clarke, R.T., Traynor, C.H., 2000. Changes on the heathlands in Dorset, England, between 1987 and 1996. *Biological Conservation* 93, 117–125. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00047-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00047-6)
- Ross, L.C., Woodin, S.J., Hester, A.J., Thompson, D.B.A., Birks, H.J.B., 2012. Biotic homogenization of upland vegetation: patterns and drivers at multiple spatial scales over five decades.

- Journal of Vegetation Science 23, 755–770. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01390.x>
- Roux, I., Leroi-Gourhan, A., 1964. Les défrichements de la période atlantique. <https://doi.org/10.3406/bspf.1964.3989>
- Rykiel Jr, E.J., 1985. Towards a definition of ecological disturbance. Australian Journal of Ecology 10, 361–365. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1985.tb00897.x>
- Saar, L., de Bello, F., Pärtel, M., Helm, A., 2017. Trait assembly in grasslands depends on habitat history and spatial scale. Oecologia 184, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3812-9>
- Saar, L., Takkis, K., Pärtel, M., Helm, A., 2012. Which plant traits predict species loss in calcareous grasslands with extinction debt? Diversity and Distributions 18, 808–817. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00885.x>
- Samain, P.V., Pauchet, C., 2015. Le développement de la peupleraie en France.
- Samsel, F., 2018. Art, Affect and Color: Creating Engaging Expressive Scientific Visualization.
- Scarre, C., 2001. Modeling Prehistoric Populations: The Case of Neolithic Brittany. Journal of Anthropological Archaeology 20, 285–313. <https://doi.org/10.1006/jaar.2001.0382>
- Schellenberg, J., Bergmeier, E., 2020. Heathland plant species composition and vegetation structures reflect soil-related paths of development and site history. Applied Vegetation Science 23, 386–405. <https://doi.org/10.1111/avsc.12489>
- Schils, R.L.M., Bufer, C., Rhymer, C.M., Francksen, R.M., Klaus, V.H., Abdalla, M., Milazzo, F., Lelley-Kovács, E., Berge, H. ten, Bertora, C., Chodkiewicz, A., Dămățîrcă, C., Feigenwinter, I., Fernández-Rebollo, P., Ghiasi, S., Hejduk, S., Hiron, M., Janicka, M., Pellaton, R., Smith, K.E., Thorman, R., Vanwallegem, T., Williams, J., Zavattaro, L., Kampen, J., Derkx, R., Smith, P., Whittingham, M.J., Buchmann, N., Price, J.P.N., 2022. Permanent grasslands in Europe: Land use change and intensification decrease their multifunctionality. Agriculture, Ecosystems & Environment 330, 107891. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107891>
- Schirmel, J., Mantilla-Contreras, J., Blindow, I., Fartmann, T., 2011. Impacts of succession and grass encroachment on heathland Orthoptera. J Insect Conserv 15, 633–642. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9362-7>
- Schott, C., Thomas, P., Mignolet, C., 2018. Dynamics of agricultural systems in France: Farms and regions have become more specialised since the 1970s. Fourrages 2018, 153–161.
- Sée, H. (1864-1936) A. du texte, 1925. La France économique et sociale au XVIIIe siècle
- Seid, M.A., Kuhn, N.J., Fikre, T.Z., 2016. The role of pastoralism in regulating ecosystem services: -EN- -FR- Le rôle du pastoralisme dans la réglementation des services écosystémiques -ES- La función del pastoreo en la regulación de los servicios ecosistémicos. Rev. Sci. Tech. OIE 35, 435–444. <https://doi.org/10.20506/rst.35.2.2534>

- Shackelford, N., Hobbs, R.J., Burgar, J.M., Erickson, T.E., Fontaine, J.B., Laliberté, E., Ramalho, C.E., Perring, M.P., Standish, R.J., 2013. Primed for Change: Developing Ecological Restoration for the 21st Century. *Restoration Ecology* 21, 297–304. <https://doi.org/10.1111/rec.12012>
- Shepherd-Walwyn, E., Bhagwat, S.A., 2018. Maintaining standing stones benefits biodiversity in lowland heathland. *Oryx* 52, 240–249. <https://doi.org/10.1017/S0030605317001442>
- Shimadzu, H., Dornelas, M., Magurran, A.E., 2015. Measuring temporal turnover in ecological communities. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 1384–1394. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12438>
- Silva-Monteiro, M., Pehlak, H., Fokker, C., Kingma, D., Kleijn, D., 2021. Habitats supporting wader communities in Europe and relations between agricultural land use and breeding densities: A review. *Global Ecology and Conservation* 28, e01657. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01657>
- Sjoberg, D., 2024. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.103001>
- Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E., Edwards, D.P., 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology & Evolution* 31, 67–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Soga, M., Evans, M.J., Yamanoi, T., Fukano, Y., Tsuchiya, K., Koyanagi, T.F., Kanai, T., 2020. How can we mitigate against increasing biophobia among children during the extinction of experience? *Biological Conservation* 242, 108420. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108420>
- Soga, M., Gaston, K.J., 2016. Extinction of experience: the loss of human-nature interactions. *Front Ecol Environ* 14, 94–101. <https://doi.org/10.1002/fee.1225>
- Soga, M., Gaston, K.J., 2018. Shifting baseline syndrome: causes, consequences, and implications. *Frontiers in Ecol & Environ* 16, 222–230. <https://doi.org/10.1002/fee.1794>
- Soga, M., Gaston, K.J., Kubo, T., 2018. Cross-generational decline in childhood experiences of neighborhood flowering plants in Japan. *Landscape and Urban Planning* 174, 55–62. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.02.009>
- Soulé, M.E., 1985. What Is Conservation Biology? *BioScience* 35, 727–734. <https://doi.org/10.2307/1310054>
- Stade, I.R., Pereira, H.M., Daskalova, G.N., Bernhardt-Römermann, M., Diekmann, M., Pauli, H., Van Calster, H., Vellend, M., Bjorkman, A.D., Brunet, J., De Frenne, P., Hédli, R., Jandt, U., Lenoir, J., Myers-Smith, I.H., Verheyen, K., Wipf, S., Wulf, M., Andrews, C., Barančok, P., Barni, E., Benito-Alonso, J., Bennie, J., Berki, I., Blüml, V., Chudomelová, M., Decocq, G., Dick, J., Dirnböck, T., Durak, T., Eriksson, O., Erschbamer, B., Graae, B.J., Heinken, T., Schej, F.H., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Kudernatsch, T., Macek, M., Malicki, M., Máliš, F., Michelsen, O., Naaf, T., Nagel, T.A., Newton, A.C., Nicklas, L., Oddi, L., Ortmann-Ajkai, A., Palaj, A., Petraglia, A., Petřík, P., Pielech, R., Porro, F., Puşcaş, M., Reczyńska, K., Rixen, C.,

- Schmidt, W., Standovár, T., Steinbauer, K., Świerkosz, K., Teleki, B., Theurillat, J., Turtureanu, P.D., Ursu, T., Vanneste, T., Vergeer, P., Vild, O., Villar, L., Vittoz, P., Winkler, M., Baeten, L., 2022. Directional turnover towards larger-ranged plants over time and across habitats. *Ecology Letters* 25, 466–482. <https://doi.org/10.1111/ele.13937>
- Staute, I.R., Segar, J., Temperton, V.M., Andrade, B.O., de Sá Dechoum, M., Weidlich, E.W.A., Overbeck, G.E., 2023. Prioritize grassland restoration to bend the curve of biodiversity loss. *Restoration Ecology* 31, e13931. <https://doi.org/10.1111/rec.13931>
- Staute, I.R., Waller, D.M., Bernhardt-Römermann, M., Bjorkman, A.D., Brunet, J., De Frenne, P., Hédli, R., Jandt, U., Lenoir, J., Máliš, F., Verheyen, K., Wulf, M., Pereira, H.M., Vangansbeke, P., Ortmann-Ajkai, A., Pielech, R., Berki, I., Chudomelová, M., Decocq, G., Dirnböck, T., Durak, T., Heinken, T., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Macek, M., Malicki, M., Naaf, T., Nagel, T.A., Petřík, P., Reczyńska, K., Schei, F.H., Schmidt, W., Standovár, T., Świerkosz, K., Teleki, B., Van Calster, H., Vild, O., Baeten, L., 2020. Replacements of small- by large-ranged species scale up to diversity loss in Europe's temperate forest biome. *Nat Ecol Evol* 4, 802–808. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1176-8>
- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., McNeill, J., 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. A* 369, 842–867. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0327>
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzog, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *Journal of Environmental Management* 91, 22–46. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.07.005>
- Stuble, K.L., Bewick, S., Fisher, M., Forister, M.L., Harrison, S.P., Shapiro, A.M., Latimer, A.M., Fox, L.R., 2021. The promise and the perils of resurveying to understand global change impacts. *Ecological Monographs* 91, e01435. <https://doi.org/10.1002/ecm.1435>
- Suding, K.N., 2011. Toward an Era of Restoration in Ecology: Successes, Failures, and Opportunities Ahead. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42, 465–487. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145115>
- Szabó, P., Hédli, R., 2011. Advancing the Integration of History and Ecology for Conservation. *Conservation Biology* 25, 680–687. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01710.x>
- Tansley, A.G., 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology* 16, 284–307. <https://doi.org/10.2307/1930070>
- Thomas, Z., Rousseau-Gueutin, P., Abbott, B.W., Kolbe, T., Le Lay, H., Marçais, J., Rouault, F., Petton, C., Pichelin, P., Le Hennaff, G., Squidant, H., Labasque, T., de Dreuzy, J.-R., Aquilina, L., Baudry, J., Pinay, G., 2019. Long-term ecological observatories needed to understand ecohydrological systems in the Anthropocene: a catchment-scale case study in Brittany, France. *Reg Environ Change* 19, 363–377. <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1444-1>

- Thompson, K., Band, S.R., 1997. Survival of a lowland heathland seed bank after a 33-year burial. *Seed Science Research* 7, 409–411. <https://doi.org/10.1017/S0960258500003822>
- Tichý, L., Axmanová, I., Dengler, J., Guarino, R., Jansen, F., Midolo, G., Nobis, M.P., Van Meerbeek, K., Ačić, S., Attorre, F., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bonari, G., Bruelheide, H., Campos, J.A., Čarni, A., Chiarucci, A., Čuk, M., Čušterevska, R., Didukh, Y., Dítě, D., Dítě, Z., Dziuba, T., Fanelli, G., Fernández-Pascual, E., Garbolino, E., Gavilán, R.G., Gégout, J.-C., Graf, U., Güler, B., Hájek, M., Hennekens, S.M., Jandt, U., Jašková, A., Jiménez-Alfaro, B., Julve, P., Kambach, S., Karger, D.N., Karrer, G., Kavgacı, A., Knollová, I., Kuzemko, A., Kůzmič, F., Landucci, F., Lengyel, A., Lenoir, J., Marcenò, C., Moeslund, J.E., Novák, P., Pérez-Haase, A., Peterka, T., Pielech, R., Pignatti, A., Rašomavičius, V., Rūsiņa, S., Saatkamp, A., Šilc, U., Škvorc, Ž., Theurillat, J.-P., Wohlgemuth, T., Chytrý, M., 2023. Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species. *Journal of Vegetation Science* 34, e13168. <https://doi.org/10.1111/jvs.13168>
- Tiley, G.E.D., 2010. Biological Flora of the British Isles: *Cirsium arvense* (L.) Scop. *Journal of Ecology* 98, 938–983. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01678.x>
- Tilman, D., Lehman, C.L., Thomson, K.T., 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 1857–1861. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.5.1857>
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65–66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C., 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294, 843–845. <https://doi.org/10.1126/science.1060391>
- Timmermann, A., Damgaard, C., Strandberg, M.T., Svenning, J.-C., 2015. Pervasive early 21st-century vegetation changes across Danish semi-natural ecosystems: more losers than winners and a shift towards competitive, tall-growing species. *Journal of Applied Ecology* 52, 21–30. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12374>
- Török, P., Brudvig, L.A., Kollmann, J., N. Price, J., Tóthmérész, B., 2021. The present and future of grassland restoration. *Restoration Ecology* 29, e13378. <https://doi.org/10.1111/rec.13378>
- Török, P., Helm, A., 2017. Ecological theory provides strong support for habitat restoration. *Biological Conservation* 206, 85–91. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.024>
- Trindade, D.P.F., Carmona, C.P., Pärtel, M., 2020. Temporal lags in observed and dark diversity in the Anthropocene. *Global Change Biology* 26, 3193–3201. <https://doi.org/10.1111/gcb.15093>
- Tuomisto, H., 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33, 2–22. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x>

- Valdez, J.W., Callaghan, C.T., Junker, J., Purvis, A., Hill, S.L.L., Pereira, H.M., 2023. The undetectability of global biodiversity trends using local species richness. *Ecography* 2023, e06604. <https://doi.org/10.1111/ecog.06604>
- van der Zanden, E.H., Verburg, P.H., Schulp, C.J.E., Verkerk, P.J., 2017. Trade-offs of European agricultural abandonment. *Land Use Policy* 62, 290–301. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.01.003>
- Veech, J.A., 2013. A probabilistic model for analysing species co-occurrence. *Global Ecology and Biogeography* 22, 252–260. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00789.x>
- Vellend, M., Baeten, L., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Beauséjour, R., Brown, C.D., De Frenne, P., Verheyen, K., Wipf, S., 2013. Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 110, 19456–19459. <https://doi.org/10.1073/pnas.1312779110>
- Verheyen, K., Bažány, M., Chečko, E., Chudomelová, M., Closset-Kopp, D., Czortek, P., Decocq, G., De Frenne, P., De Keersmaecker, L., Enríquez García, C., Fabšičová, M., Grytnes, J.-A., Hederová, L., Hédli, R., Heinken, T., Schei, F.H., Horváth, S., Jaroszewicz, B., Jermakowicz, E., Klinerová, T., Kolk, J., Kopecký, M., Kuras, I., Lenoir, J., Macek, M., Máliš, F., Martinessen, T.C., Naaf, T., Papp, L., Papp-Szakály, Á., Pech, P., Petřík, P., Prach, J., Reczyńska, K., Sætersdal, M., Spicher, F., Standovár, T., Świerkosz, K., Szczeniak, E., Tóth, Z., Ujházy, K., Ujházyová, M., Vangansbeke, P., Vild, O., Wołkowycki, D., Wulf, M., Baeten, L., 2018. Observer and relocation errors matter in resurveys of historical vegetation plots. *Journal of Vegetation Science* 29, 812–823. <https://doi.org/10.1111/jvs.12673>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the Concept of Trait Be Functional! *Oikos* 116, 882–892.
- Visconti, P., Elias, V., Sousa Pinto, I., Fischer, M., Ali-Zade, V., Báldi, A., Brucet, S., Bukvareva, E., Byrne, K., Caplat, P., Feest, A., Guerra, C., Gozlan, R., Jelić, D., Kikvidze, Z., Lavrillier, A., Le Roux, X., Lipka, O., Petřík, P., Schatz, B., Smelansky, I. and Viard, F. Chapter 3: Status, trends and future dynamics of biodiversity and ecosystems underpinning nature's contributions to people. In IPBES (2018): The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia. Rounsevell, M., Fischer, M., Torre-Marín Rando, A. and Mader, A. (eds.). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany, pp.187-382.
- Walmsley, D.C., Delory, B.M., Alonso, I., Temperton, V.M., Härdtle, W., 2021. Ensuring the Long-Term Provision of Heathland Ecosystem Services—The Importance of a Functional Perspective in Management Decision Frameworks. *Front. Ecol. Evol.* 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.791364>
- Webb, N. r., 1998. The traditional management of European heathlands. *Journal of Applied Ecology* 35, 987–990. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.1998.tb00020.x>

- Wesche, K., Krause, B., Culmsee, H., Leuschner, C., 2012. Fifty years of change in Central European grassland vegetation: Large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biological Conservation* 150, 76–85. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.02.015>
- Whittaker, R.H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. In: M.K. Hecht, W.C. Streere and B. Wallace (eds.). *Evolutionary Biology*, Vol. 10, Plenum, New York, pp 1-67.
- Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279–338. <https://doi.org/10.2307/1943563>
- Whittaker, R.H., 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. *TAXON* 21, 213–251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Pedersen, T.L., Takahashi, K., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H., Dunnington, D., Brand, T. van den, Posit, PBC, 2025. *ggplot2: Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics*.
- Williams, P., Gibbons, D., Margules, C., Rebelo, A., Humphries, C., Pressey, R., 1996. A Comparison of Richness Hotspots, Rarity Hotspots, and Complementary Areas for Conserving Diversity of British Birds. *Conservation Biology* 10, 155–174.
- Wilson, J.B., Peet, R.K., Dengler, J., Pärtel, M., 2012. Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science* 23, 796–802. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01400.x>
- Zerbe, S., 2023. Lowland and Mountain Heaths, in: Zerbe, S. (Ed.), *Restoration of Ecosystems – Bridging Nature and Humans: A Transdisciplinary Approach*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 315–341. https://doi.org/10.1007/978-3-662-65658-7_14
- Zimmermann, A., Britz, W., 2016. European farms' participation in agri-environmental measures. *Land Use Policy* 50, 214–228. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2015.09.019>
- Zobel, M., 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12, 266–269. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01096-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01096-3)
- Zobel, M., 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *J Vegetation Science* 27, 8–18. <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>
- Zobel, M., van der Maarel, E., Dupré, C., 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science* 1, 55–66. <https://doi.org/10.2307/1479085>
- Zolotova, E., Ivanova, N., Ivanova, S., 2023. Global Overview of Modern Research Based on Ellenberg Indicator Values. *Diversity* 15, 14. <https://doi.org/10.3390/d15010014>

ANNEXES



S.1. Matériel supplémentaire Chapitre 3 : Evolution des landes

Ci-après se trouvent les annexes de la publication « *Fifty years of regional-scale vegetation change on heathlands* » publiée dans le journal *Biological Conservation*.

Appendix A: Supplementary Material about the dataset

Text A.1. Description and sources of historical dataset.

The historical records were derived from studies conducted in the Armorican Massif. Additionally, we were able to catalogue and relocate opportunistic surveys conducted by botanists from the ECOBIO laboratory (UMR 6553). The following studies were utilized in our resurvey approach :

Colombet M., 1989 - Guide simplifié pour l'identification des stations et le choix des essences forestières dans les Landes de Lanvaux. Rennes : Centre régional de la propriété forestière de Bretagne, 60 p.

Colombet M., 1993. Guide simplifié des stations de l'Argoat : Etude des stations de Bretagne du Centre-Ouest (Monts d'Arrée – Montagnes noires). CRPF.

Clément B., 1978. Contribution à l'étude phytoécologique des monts d'Arrée : organisation et cartographie des biocénoses, évolution et productivité des landes. Thèse d'État en sciences, Université de Rennes, 262 p.

Clément B. & Touffet J., 1979. Contribution à l'étude des groupements forestiers issus des landes méso-hygrophiles, des tourbières et des prairies marécageuses de Bretagne. Colloques phytosociologiques. (II Les landes Lille) Laboratoire d'Ecologie Végétale, Université de Rennes. Pages 230-239.

Forgeard F., 1977. L'écosystème lande dans la région de Paimpont. Étude du cycle de la matière organique et des éléments minéraux. Thèse de 3e cycle, université de Rennes I, 220 p.

Gloaguen J.-C., 1984. Contribution à l'étude phytoécologique des landes bretonnes. Thèse d'État en sciences, Université de Rennes I, 353 p.

Gloaguen J.-C. & Touffet J., 1973. La végétation des landes des monts d'Arrée. Colloques phytosociologiques. (II Les landes Lille) Laboratoire de Cryptogamie et Ecologie, Complexe scientifique, Université de Rennes. Pages 225-236.

Guéguen A., Forgeard F., Lefeuvre J.-C., 1977 - Répartition d'un peuplement orthoptérologique en fonction des unités de végétation dans une séquence de lande. *Botanica rhedonica. Série A*, **15** : 11-18.

Le Normand M., 1964. Etude phytosociologique et phytoécologique des landes entre Laniscat et Gouarec (Côtes-du-Nord). Mémoire, Faculté des sciences de Rennes, 114p.

Van der Berghen C., 1958. Etude sur la végétation des dunes et des landes de la Bretagne. *Vegetatio*, 8 (5): 193-208.

Rozé F., 1986- Cycle de l'azote dans les landes bretonnes. Thèse de doctorat : Ecologie. Rennes : Université de Rennes. UER des sciences biologiques, 292 p.

Touffet J., 1969 - Les éléments de la bryoflore armoricaine et leur intérêt phytogéographique. *Botanica rhedonica. Série A*, 7 : 29-72.

Touffet J., 1969- Les sphaignes du Massif Armoricain. Recherches phytogéographiques et écologiques. *Bulletin de la Société scientifique de Bretagne*, **44** (1-2) : 79-81.

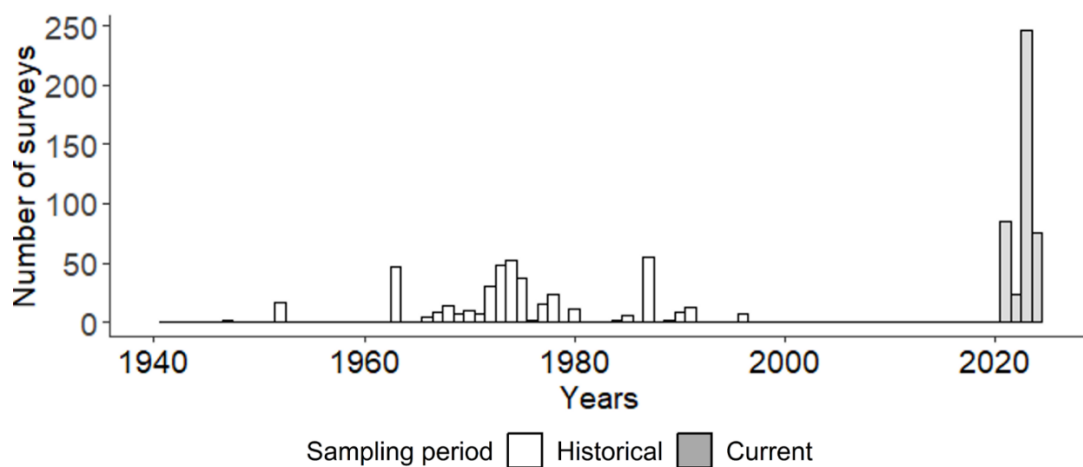


Figure A.1: Number of surveys by sampling year since 1947. The historical period is shown in white and the sampling period for the new survey is shown in grey.

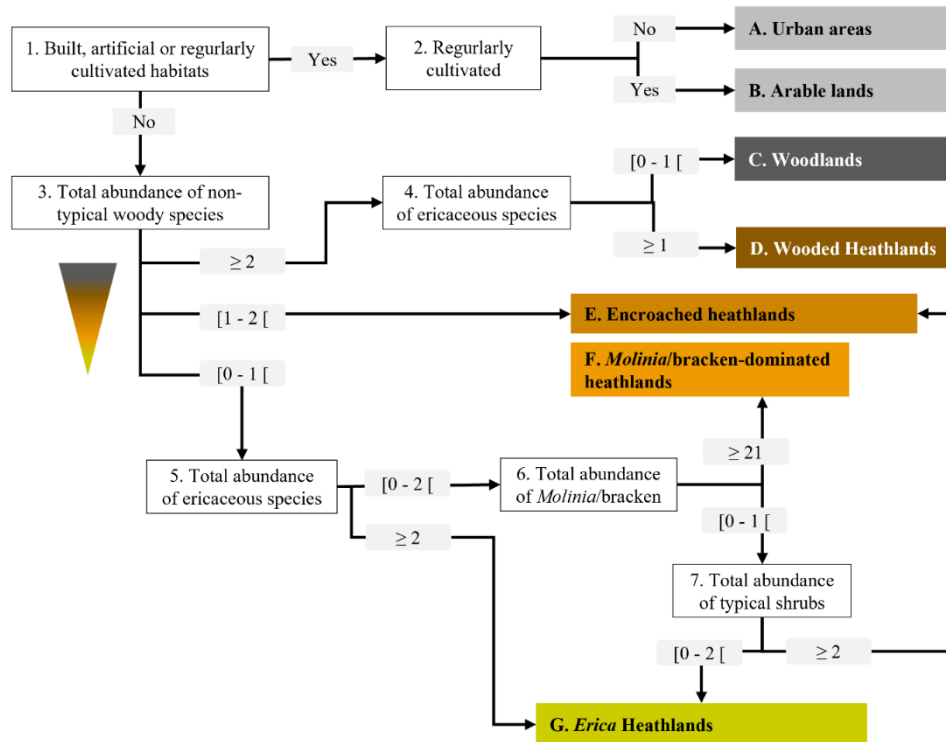


Figure A.2: Key for determining habitat types. The thresholds correspond to the sum of the Braun-Blanquet coefficients (1932) in a given community. Non-typical woody species are forest trees (e.g. genus *Quercus*, *Pinus*, *Betula*, etc.). Ericaceous species belong to the Ericaceae family (i.e. *Erica tetralix*, *E. ciliaris*, *E. cinerea*, *Calluna vulgaris*). The species designated as typical shrubs are the characteristic woody plants of heathlands (e.g. *Ulex minor*, *U. europaeus*, *U. gallii*, *Cystisus scoparius*, *Myrica gale*, *Frangula alnus*, *Salix repens*). Molinia/bracken dominated heathlands are communities dominated by *Molinia caerulea* and/or *Pteridium aquilinum*.

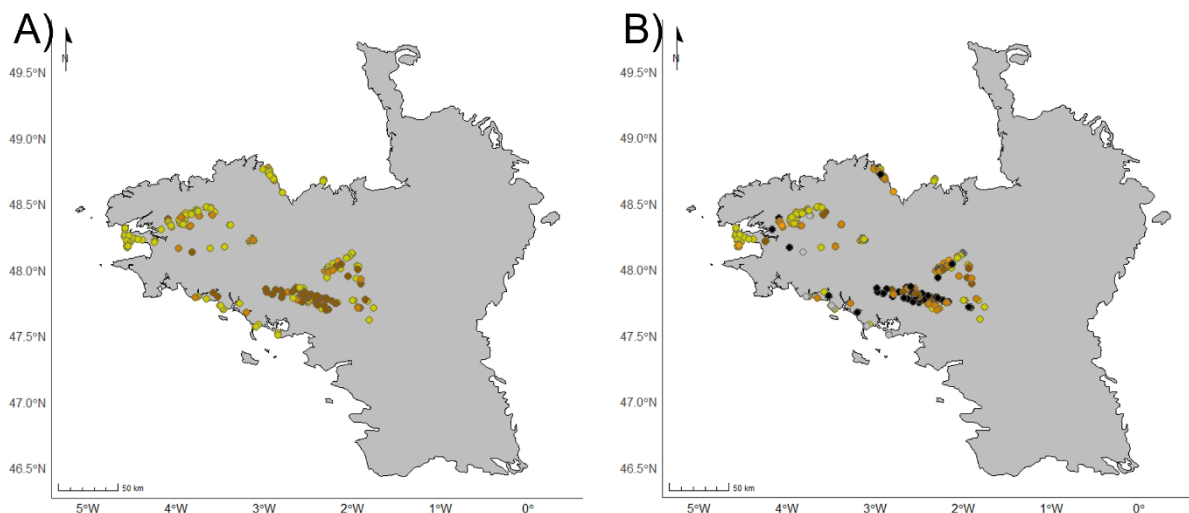


Figure A.3: Location of the habitat type of the 'All historic Heathlands' dataset (AHH) for A) the historical habitat type and B) the current habitat type. Points are coloured by the habitat types obtained by the classification elaborated for this study: Erica heathlands (green), Molinia-bracken-dominated heathlands (in orange), encroached heathlands (in light brown), wooded heathlands (in dark brown), woodlands (in black), urban areas and croplands (in light grey).

Table A.1. Number of surveys located in coastal zones and/or protected areas for the ‘All Historic Heathlands’ dataset (AHH, N=429) and the ‘Remnant Erica Heathlands’ dataset (REH, N=132). The French protected areas concerned are classified sites, regional and national nature reserves, biotope protection orders, sites managed by the Conservatoire du littoral sites and sensitive natural areas (French Ministry of Ecological Transition).

	All Historic Heathlands	Remnant <i>Erica</i> Heathlands
Coastal zone	82	33
Inland area	347	99
Protected area	181	79
Unprotected area	248	53

Table A.2. List of species categorization with the belonging of the heathland habitat species pool (typical T, non-typical NT and neutral N) and the obligately insect-pollinated mode (bold with an asterisk).

Species	Typicity	Species	Typicity	Species	Typicity
<i>Agrostis capillaris</i>	T	<i>Carex arenaria</i>	NT	<i>Pericaria maculosa</i>	NT
<i>Agrostis curtisii</i>	T	<i>Carex caryophylla</i>	NT	<i>Peucedanum officinale</i> *	NT
<i>Aira caryophylla</i>	T	<i>Carex demissa</i>	NT	<i>Picea abies</i>	NT
<i>Aira praecox</i>	T	<i>Carex echinata</i>	NT	<i>Picea sitchensis</i>	NT
<i>Anthoxanthum aristatum</i>	T	<i>Carex flacca</i>	NT	<i>Pinus pinaster</i>	NT
<i>Anthyllis vulneraria</i> *	T	<i>Carex leporina</i>	NT	<i>Pinus sp</i>	NT
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	T	<i>Carex sylvatica</i>	NT	<i>Pinus strobus</i>	NT
<i>Armeria maritima</i> *	T	<i>Carex vesicaria</i>	NT	<i>Pinus sylvestris</i>	NT
<i>Arnoseria minima</i> *	T	<i>Carpinus betulus</i>	NT	<i>Plantago lanceolata</i>	NT
<i>Asphodelus albus</i> *	T	<i>Castanea sativa</i>	NT	<i>Plantago media</i>	NT
<i>Asphodelus macrocarpus</i> *	T	<i>Centaurea decipiens</i>	NT	<i>Poa annua</i>	NT
<i>Brachypodium pinnatum</i>	T	<i>Centaurium erythraea</i>	NT	<i>Poa trivialis</i>	NT
<i>Calluna vulgaris</i>	T	<i>Cerastium fontanum</i> *	NT	<i>Polygonatum multiflorum</i>	NT
<i>Carex binervis</i>	T	<i>Cerastium glomeratum</i>	NT	<i>Polygonum aviculare</i>	NT
<i>Carex pilulifera</i>	T	<i>Ceratocarpus claviculata</i>	NT	<i>Polypodium sp</i>	NT
<i>Carex pulicaris</i>	T	<i>Chamaemelum nobile</i>	NT	<i>Polypodium vulgare</i>	NT
<i>Carlina vulgaris</i>	T	<i>Cirsium arvense</i>	NT	<i>Polystichum setiferum</i>	NT
<i>Cicendia filiformis</i>	T	<i>Cirsium dissectum</i>	NT	<i>Populus tremula</i>	NT
<i>Cistus umbellatus</i> *	T	<i>Cirsium filipendulum</i>	NT	<i>Potamogeton sp</i>	NT
<i>Cochlearia danica</i>	T	<i>Cirsium palustre</i>	NT	<i>Potentilla anglica</i> *	NT
<i>Cuscuta epithymum</i>	T	<i>Cirsium vulgare</i>	NT	<i>Potentilla reptans</i>	NT
<i>Cytisus scoparius</i> *	T	<i>Conopodium majus</i> *	NT	<i>Potentilla sp</i>	NT
<i>Danthonia decumbens</i>	T	<i>Convolvulus arvensis</i>	NT	<i>Poterium sanguisorba</i>	NT
<i>Daucus carota ssp gummifer</i>	T	<i>Convolvulus sepium</i>	NT	<i>Primula vulgaris</i>	NT

<i>Drosera rotundifolia</i>	T	<i>Corylus avellana</i>	NT	<i>Prunella vulgaris</i> *	NT
<i>Eleocharis multicaulis</i>	T	<i>Cotoneaster sp</i> *	NT	<i>Prunus avium</i> *	NT
<i>Erica ciliaris</i> *	T	<i>Crataegus monogyna</i> *	NT	<i>Prunus domestica</i> *	NT
<i>Erica cinerea</i>	T	<i>Crepis capillaris</i>	NT	<i>Prunus laurocerasus</i> *	NT
<i>Erica tetralix</i>	T	<i>Crepis sp</i>	NT	<i>Prunus spinosa</i> *	NT
<i>Eriophorum angustifolium</i>	T	<i>Crepis vesicaria</i>	NT	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	NT
<i>Eryngium maritimum</i> *	T	<i>Dactylis glomerata</i>	NT	<i>Pteridium aquilinum</i>	NT
<i>Euphorbia segetalis</i> *	T	<i>Deschampsia cespitosa</i>	NT	<i>Pyrus communis</i> *	NT
<i>Euphorbia segetalis ssp portlandica</i>	T	<i>Digitalis purpurea</i> *	NT	<i>Pyrus cordata</i> *	NT
<i>Festuca filiformis</i>	T	<i>Dioscorea communis</i> *	NT	<i>Quercus petraea</i>	NT
<i>Festuca ovina</i>	T	<i>Draba verna</i>	NT	<i>Quercus robur</i>	NT
<i>Festuca rubra</i>	T	<i>Dryopteris affinis</i>	NT	<i>Quercus rubra</i>	NT
<i>Festuca rubra ssp pruinosa</i>	T	<i>Dryopteris carthusiana</i>	NT	<i>Quercus sp</i>	NT
<i>Frangula alnus</i> *	T	<i>Dryopteris dilatata</i>	NT	<i>Ranunculus bulbosus</i> *	NT
<i>Galium saxatile</i> *	T	<i>Dryopteris filixmas</i>	NT	<i>Ranunculus flammula</i>	NT
<i>Genista anglica</i> *	T	<i>Dryopteris sp</i>	NT	<i>Ranunculus repens</i> *	NT
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	T	<i>Eleocharis palustris</i>	NT	<i>Raphanus raphanistrum</i> *	NT
<i>Gladiolus illyricus</i> *	T	<i>Elytrigia repens</i>	NT	<i>Rhinanthus minor</i>	NT
<i>Glandora prostrata</i> *	T	<i>Epilobium montanum</i>	NT	<i>Rhynchospora alba</i>	NT
<i>Hieracium umbellatum</i>	T	<i>Epilobium tetragonum</i>	NT	<i>Rosa canina</i>	NT
<i>Hyacinthoides non-scripta</i> *	T	<i>Erigeron canadensis</i> *	NT	<i>Rubus sp</i>	NT
<i>Hypericum linariifolium</i> *	T	<i>Ervilia hirsuta</i>	NT	<i>Rumex acetosa</i>	NT
<i>Hypochaeris glabra</i>	T	<i>Eryngium campestre</i>	NT	<i>Rumex obtusifolius</i>	NT
<i>Jasione montana</i>	T	<i>Eupatorium cannabinum</i>	NT	<i>Ruscus aculeatus</i> *	NT
<i>Juncus squarrosus</i>	T	<i>Euphorbia amygdaloides</i> *	NT	<i>Sagina procumbens</i>	NT
<i>Knautia arvensis</i> *	T	<i>Euphorbia helioscopia</i> *	NT	<i>Salix alba</i>	NT
<i>Logfia minima</i>	T	<i>Euphorbia paralias</i> *	NT	<i>Salix atrocinerea</i>	NT
<i>Lycopodiella inundata</i>	T	<i>Euphrasia nemorosa</i>	NT	<i>Salix aurita</i>	NT
<i>Lysimachia tenella</i>	T	<i>Fagopyrum tataricum</i> *	NT	<i>Salix cinerea</i>	NT
<i>Mibora minima</i>	T	<i>Fagus sylvatica</i>	NT	<i>Salix viminalis</i>	NT
<i>Micropyrum tenellum</i>	T	<i>Festuca arundinacea</i>	NT	<i>Sambucus nigra</i> *	NT
<i>Molinia caerulea</i>	T	<i>Filipendula ulmaria</i>	NT	<i>Scorzoneroideis autumnalis</i>	NT
<i>Myrica gale</i>	T	<i>Fragaria vesca</i> *	NT	<i>Scrophularia nodosa</i> *	NT
<i>Nardus stricta</i>	T	<i>Fraxinus excelsior</i>	NT	<i>Scutellaria minor</i> *	NT
<i>Narthecium ossifragum</i>	T	<i>Galium aparine</i>	NT	<i>Senecio sylvaticus</i>	NT
<i>Ornithopus perpusillus</i>	T	<i>Galium mollugo</i>	NT	<i>Senecio vulgaris</i>	NT
<i>Pedicularis sylvatica</i> *	T	<i>Galium neglectum</i> *	NT	<i>Silene nutans</i> *	NT
<i>Pinguicula lusitanica</i>	T	<i>Galium palustre</i> *	NT	<i>Silene uniflora</i> *	NT
<i>Plantago coronopus</i>	T	<i>Galium uliginosum</i> *	NT	<i>Solanum dulcamara</i> *	NT
<i>Polygala serpyllifolia</i> *	T	<i>Geranium dissectum</i>	NT	<i>Sonchus arvensis</i>	NT

<i>Polygala vulgaris</i> *	T	<i>Geranium robertianum</i>	NT	<i>Sonchus asper</i> *	NT
<i>Potentilla erecta</i> *	T	<i>Geranium robertianum</i>	NT	<i>Sonchus oleraceus</i> *	NT
<i>Prospero autumnale</i> *	T	<i>Geum urbanum</i>	NT	<i>Sonchus sp</i>	NT
<i>Pseudarrhenatherum longifolium</i>	T	<i>Glechoma hederacea</i> *	NT	<i>Sorbus aucuparia</i> *	NT
<i>Radiola linoides</i> *	T	<i>Hedera helix</i> *	NT	<i>Sorbus torminalis</i> *	NT
<i>Ranunculus paludosus</i>	T	<i>Helminthotheca echioides</i>	NT	<i>Spergula rubra</i>	NT
<i>Rosa spinosissima</i> *	T	<i>Heracleum sphondylium</i> *	NT	<i>Stellaria graminea</i> *	NT
<i>Rubia peregrina</i> *	T	<i>Holcus lanatus</i>	NT	<i>Stellaria holostea</i> *	NT
<i>Rumex acetosella</i>	T	<i>Holcus mollis</i>	NT	<i>Stellaria media</i> *	NT
<i>Salix repens</i>	T	<i>Humulus lupulus</i>	NT	<i>Struthiopteris spicant</i>	NT
<i>Scleranthus perennis</i>	T	<i>Hypericum humifusum</i>	NT	<i>Succisa pratensis</i> *	NT
<i>Scorzonera humilis</i> *	T	<i>Hypericum perforatum</i>	NT	<i>Taraxacum sp</i>	NT
<i>Sedum anglicum</i>	T	<i>Hypericum pulchrum</i>	NT	<i>Taxus baccata</i>	NT
<i>Sedum rupestre</i> *	T	<i>Hypochaeris radicata</i> *	NT	<i>Thesium humifusum</i> *	NT
<i>Serratula tinctoria</i>	T	<i>Ilex aquifolium</i> *	NT	<i>Thuja plicata</i>	NT
<i>Silene uniflora ssp uniflora</i>	T	<i>Iris foetidissima</i> *	NT	<i>Thyselinum lancifolium</i> *	NT
<i>Simethis mattiazzii</i> *	T	<i>Jacobaea vulgaris</i>	NT	<i>Trifolium dubium</i>	NT
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	T	<i>Juncus acutiflorus</i>	NT	<i>Trifolium repens</i> *	NT
<i>Teucrium scorodonia</i> *	T	<i>Juncus articulatus</i>	NT	<i>Tripleurospermum inodorum</i>	NT
<i>Thymus serpyllum</i> *	T	<i>Juncus bufonius</i>	NT	<i>Trochardis verticillatum</i> *	NT
<i>Tractema verna</i> *	T	<i>Juncus bulbosus</i>	NT	<i>Urtica dioica</i>	NT
<i>Trichophorum cespitosum</i>	T	<i>Juncus conglomeratus</i>	NT	<i>Veronica agrestis</i>	NT
<i>Tuberaria guttata</i>	T	<i>Juncus effusus</i>	NT	<i>Veronica arvensis</i>	NT
<i>Ulex europaeus</i> *	T	<i>Juncus pygmaeus</i>	NT	<i>Vicia sativa</i>	NT
<i>Ulex gallii</i> *	T	<i>Juniperus communis</i>	NT	<i>Vinca major</i> *	NT
<i>Ulex minor</i> *	T	<i>Lactuca serriola</i>	NT	<i>Wahlenbergia hederacea</i>	NT
<i>Ulex sp</i> *	T	<i>Laurus nobilis</i> *	NT	<i>Zea mays</i>	NT
<i>Umbilicus rupestris</i>	T	<i>Leontodon hispidus</i>	NT	<i>Agrostis sp</i>	N
<i>Vaccinium myrtillus</i>	T	<i>Leontodon saxatilis</i> *	NT	<i>Anemone nemorosa</i>	N
<i>Veronica officinalis</i> *	T	<i>Lepidium heterophyllum</i>	NT	<i>Avenella flexuosa</i>	N
<i>Viola canina</i>	T	<i>Leucanthemum vulgare</i>	NT	<i>Carex laevigata</i>	N
<i>Viola lactea</i>	T	<i>Ligustrum vulgare</i> *	NT	<i>Carex nigra</i>	N
<i>Viola tricolor</i>	T	<i>Linaria pelisseriana</i> *	NT	<i>Carex panicea</i>	N
<i>Vulpia bromoides</i>	T	<i>Linaria repens</i> *	NT	<i>Carex praecox</i>	N
<i>Abies alba</i>	NT	<i>Linaria vulgaris</i> *	NT	<i>Carex sp</i>	N
<i>Acer campestre</i>	NT	<i>Linum usitatissimum</i> *	NT	<i>Cerastium semidecandrum</i>	N
<i>Acer pseudoplatanus</i>	NT	<i>Lobelia urens</i> *	NT	<i>Cirsium sp</i>	N
<i>Achillea millefolium</i> *	NT	<i>Lolium multiflorum</i>	NT	<i>Dactylorhiza maculata</i> *	N
<i>Adiantum nigrum</i>	NT	<i>Lolium perenne</i>	NT	<i>Daucus carota</i> *	N
<i>Agrostis canina</i>	NT	<i>Lonicera japonica</i>	NT	<i>Epilobium angustifolium</i> *	N

<i>Agrostis stolonifera</i>	NT	<i>Lonicera periclymenum</i>	NT	<i>Festuca nigrescens</i>	N
<i>Alnus glutinosa</i>	NT	<i>Lonicera xylosteum</i>	NT	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	N
<i>Alopecurus geniculatus</i>	NT	<i>Lotus corniculatus</i> *	NT	<i>Hypericum elodes</i>	N
<i>Anacamptis morio</i> *	NT	<i>Lotus pedunculatus</i> *	NT	<i>Isolepis fluitans</i>	N
<i>Angelica sylvestris</i> *	NT	<i>Luzula campestris</i>	NT	<i>Juncus sp</i>	N
<i>Anisantha sterilis</i>	NT	<i>Luzula multiflora</i>	NT	<i>Lycopodium clavatum</i>	N
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	NT	<i>Luzula sylvatica</i>	NT	<i>Pilosella officinarum</i>	N
<i>Aphanes arvensis</i>	NT	<i>Lycopus europaeus</i> *	NT	<i>Scabiosa sp</i> *	N
<i>Arrhenatherum elatius</i>	NT	<i>Lysimachia arvensis</i>	NT	<i>Scirpus sp</i>	N
<i>Arum italicum</i> *	NT	<i>Lysimachia vulgaris</i> *	NT	<i>Silene sp</i> *	N
<i>Arum maculatum</i> *	NT	<i>Malus domestica</i> *	NT	<i>Solidago virgaurea</i>	N
<i>Asplenium adiantumnigrum</i>	NT	<i>Malus sylvestris</i> *	NT	<i>Trifolium subterraneum</i>	N
<i>Asplenium scolopendrium</i>	NT	<i>Medicago lupulina</i> *	NT	<i>Viola palustris</i>	N
<i>Athyrium filixfemina</i>	NT	<i>Mercurialis perennis</i> *	NT	<i>Viola riviniana</i>	N
<i>Avena sativa</i>	NT	<i>Moenchia erecta</i> *	NT	<i>Viola sp</i>	N
<i>Bellis perennis</i>	NT	<i>Monotropa hypopitys</i> *	NT		
<i>Betonica officinalis</i> *	NT	<i>Montia minor</i>	NT		
<i>Betula pendula</i>	NT	<i>Myosotis arvensis</i>	NT		
<i>Betula pubescens</i>	NT	<i>Myosotis discolor</i>	NT		
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	NT	<i>Myosotis laxa</i> *	NT		
<i>Bromus hordeaceus</i>	NT	<i>Oenanthe crocata</i> *	NT		
<i>Bromus racemosus</i>	NT	<i>Oenanthe fistulosa</i> *	NT		
<i>Bryonia dioica</i> *	NT	<i>Osmunda regalis</i>	NT		
<i>Callitriche sp</i>	NT	<i>Oxalis articulata</i> *	NT		
<i>Cardamine hirsuta</i>	NT	<i>Pedicularis palustris</i> *	NT		

Appendix B: Supporting information about data analysis

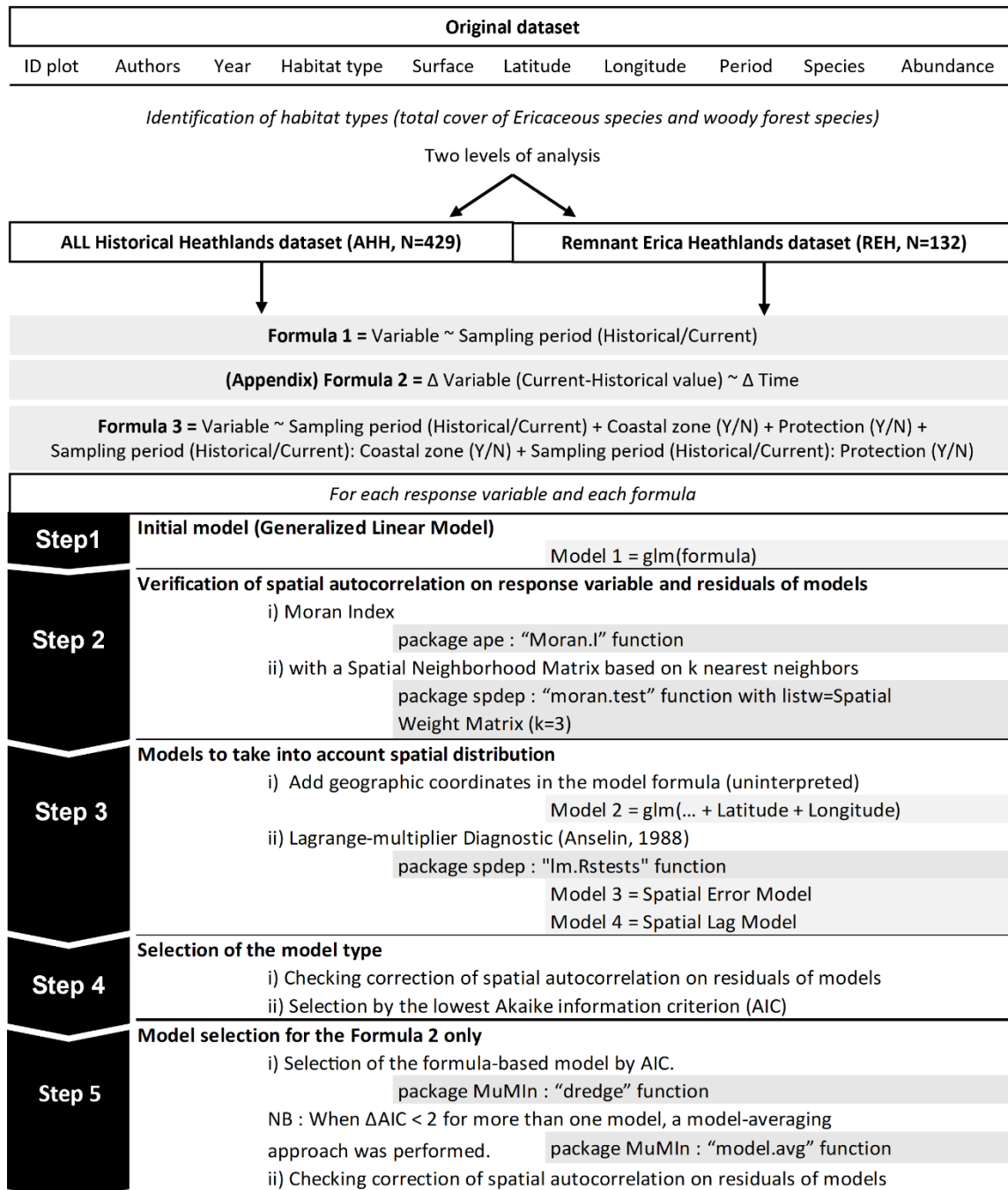


Figure B.1. Workflow used to perform the analysis in this study, with description of the dataset, description of the formulas used in the models and the steps for the statistical analyses. The R packages used have been specified.

Text B.1. Additional information about the workflow used to take into account spatial autocorrelation issue.

For each variable and for each dataset, the methodology outlined in Figure B.1 was followed. Spatial autocorrelation checks were performed graphically using correlogram splines in addition to Moran indices. These verifications were carried out on model variables and residuals with geographic coordinate matrices and spatial weighting matrices. The appropriate neighborhood criterion was determined by plotting spline (cross-) correlograms (package *ncf* v1.3-2, “spline correlog function”; Bjornstad & Cai, 2022) and modelling the neighborhoods geographically. The *k*-nearest neighbor method provided a spatial matrix with greater resolution than the known biogeographical sectors of the region (Dupias & Rey, 1985). The biogeographical units of the Armorican Massif are obtained from the classification proposed by Dupias & Rey (1985). This classification established the major French phyto-ecological units based on a number of factors, including the type of land-use, geology, pedology, dominant vegetation and climate. We have tested generalized linear mixed-effect models (GLMMs) with the biogeographical sector as a random factor. This analysis did not yield a satisfactory correction for spatial autocorrelation. We therefore used the geographical coordinates of the points and their proximity to account for possible spatial autocorrelation in model residuals and not to be redundant with the geographical attributes tested (coastal zone and protected zone).

Table B.1. Summary of selected model type by variable and by formula for both level of analysis. Autoregressive models are adapted to the spatial autocorrelation problem (spatial lag model and spatial error model) and are selected following a Lagrange-multiplier diagnostic.

Formula	Response variable	All Historic Heathlands	Remnant <i>Erica</i> Heathlands
Formula 1= . ~ Sampling Period	Species richness	Spatial Error model	Spatial Error model
	Species richness of insect-pollinated plants	Spatial Error model	Spatial Error model
	Abundance of insect-pollinated plants	Spatial Error model	Spatial Lag model
	VCS index	Spatial Error model	Spatial Error model
	Abundance of ericaceous species	Spatial Error model	Spatial Error model
	RRR index	Spatial Error model	Spatial Error model
	CWM Moisture	Spatial Error model	Spatial Error model
	CWM Light	Spatial Lag model	Spatial Lag model
	CWM Nutrient	Spatial Error model	Spatial Error model
	CWM Reaction	Spatial Lag model	Spatial Lag model

	CWM Temperature	Spatial Error model	Spatial Lag model
Formula 2 = . ~ Δ Time	Δ Species richness	Spatial Error model	Spatial Error model
	Δ Species richness of insect-pollinated plants	Spatial Lag model	Spatial Error model
	Δ Abundance of insect-pollinated plants	Spatial Error model	Generalized linear model
	Δ VCS index	Spatial Lag model	Spatial Lag model
	Δ Abundance of ericaceous species	Spatial Lag model	Spatial Lag model
	Δ RRR index	Spatial Lag model	Generalized linear model
	Δ CWM Moisture	Spatial Error model	Spatial Lag model
	Δ CWM Light	Generalized linear model	Generalized linear model
	Δ CWM Nutrient	Spatial Error model	Generalized linear model
	Δ CWM Reaction	Generalized linear model	Generalized linear model
	Δ CWM Temperature	Spatial Lag model	Spatial Error model
Formula 3= . ~ Sampling Period (Costal+Protection)	Species richness	Spatial Error model	Spatial Error model
	Species richness of insect-pollinated plants	Spatial Lag model	Spatial Error model
	Abundance of insect-pollinated plants	Spatial Lag model	Spatial Lag model
	VCS index	Spatial Lag model	Spatial Lag model
	Abundance of ericaceous species	Spatial Lag model	Spatial Lag model
	RRR index	Spatial Lag model	Spatial Lag model
	CWM Moisture	Spatial Error model	Spatial Error model
	CWM Light	Spatial Lag model	Spatial Lag model
	CWM Nutrient	Spatial Error model	Spatial Error model
	CWM Reaction	Spatial Error model	Spatial Lag model
	CWM Temperature	Spatial Error model	Spatial Error model

NB: The interpretation of autoregressive models is analogous to that of generalized linear models (z-value and p-value). Autoregressive models also provide estimators for the spatial parameter, which reflects the spatial dependence of the data. Spatial error models have a spatial dependence parameter Lambda, whereas spatial lag models have the parameter Rho. Spatial lag models were interpreted using an impact matrix, and only the model results are shown in the appendices.

Table B.2. Results of models for the effects of time interval between sampling period on the evolution of the plant community parameters for the ‘all historic heathlands’ dataset (AHH, N=429). The parameters *Rho* and *Lambda* are spatial parameters accounting for spatial autocorrelation, respectively of the spatial lag effect in the dependent variable and the spatial error in the model residuals.

Response variable	Term	Coefficient (Estimate +/- SE)	Z-value	P-value
Δ Species richness	(Intercept)	1.818 +/- 0.486	3.74	0 ***
	Time interval	-0.049 +/- 0.01	-5.001	0 ***
	Lambda	0.284 +/- 0.041	6.892	0 ***
Δ Species richness of insect-pollinated plants	(Intercept)	1.944 +/- 0.745	2.608	0.009 **
	Time interval	-0.054 +/- 0.015	-3.536	0 ***
	Rho	0.24 +/- 0.042	5.685	0 ***
Δ Abundance of insect-pollinated plants	(Intercept)	2.883 +/- 12.491	0.231	0.817 ns
	Time interval	-0.377 +/- 0.254	-1.483	0.138 ns
	Lambda	0.173 +/- 0.044	3.922	0 ***
Δ VCS index	(Intercept)	-0.06 +/- 0.068	-0.88	0.379 ns
	Time interval	-0.002 +/- 0.001	-1.391	0.164 ns
	Rho	0.132 +/- 0.045	2.938	0.003 **
Δ Abundance of ericaceous species	(Intercept)	1.136 +/- 2.363	0.481	0.631 ns
	Time interval	-0.127 +/- 0.048	-2.62	0.009 **
	Rho	0.11 +/- 0.045	2.415	0.016 *
Δ RRR index	(Intercept)	0 +/- 0	-2.964	0.003 **
	Time interval	0 +/- 0	1.754	0.08 ns
	Rho	0.131 +/- 0.045	2.919	0.004 **
Δ CWM Moisture	(Intercept)	0.242 +/- 0.223	1.084	0.278 ns
	Time interval	-0.005 +/- 0.005	-1.025	0.305 ns
	Lambda	0.09 +/- 0.046	1.975	0.048 *
Δ CWM Light	(Intercept)	-0.118 +/- 0.215	-0.55	0.583 ns
	Time interval	-0.003 +/- 0.004	-0.656	0.512 ns
Δ CWM Nutrient	(Intercept)	0.541 +/- 0.273	1.98	0.048 *
	Time interval	0.002 +/- 0.006	0.371	0.711 ns
	Lambda	0.11 +/- 0.045	2.429	0.015 *
Δ CWM Reaction	(Intercept)	0.38 +/- 0.253	1.503	0.134 ns
	Time interval	0.002 +/- 0.005	0.368	0.713 ns
Δ CWM Temperature	(Intercept)	-0.075 +/- 0.12	-0.629	0.529 ns
	Time interval	0 +/- 0.002	-0.077	0.938 ns
	Rho	0.155 +/- 0.045	3.468	0.001 ***

Note: Stars indicates significance effects at the 0.05 alpha threshold. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, Ns = not significant.

Table B.3. Results of models for the effects of duration between sampling period on the evolution of the plant community parameters for the 'remnant *Erica* heathlands' dataset (REH, N=132). The parameters *Rho* and *Lambda* are spatial parameters accounting for spatial autocorrelation, respectively of the spatial lag effect in the dependent variable and the spatial error in the model residuals.

Response variable	Term	Coefficient (Estimate +/- SE)	Z-value	P-value
Δ Species richness	(Intercept)	1.101 +/- 0.833	1.321	0.187 ns
	Time interval	-0.03 +/- 0.016	-1.927	0.054 ns
	Lambda	0.352 +/- 0.089	3.964	0 ***
Δ Species richness of insect-pollinated plants	(Intercept)	1.154 +/- 1.505	0.767	0.443 ns
	Time interval	-0.033 +/- 0.029	-1.147	0.251 ns
	Lambda	0.223 +/- 0.1	2.217	0.027 *
Δ Abundance of insect-pollinated plants	(Intercept)	10.001 +/- 19.161	0.522	0.603 ns
	Time interval	-0.347 +/- 0.367	-0.944	0.347 ns
Δ VCS index	(Intercept)	0.076 +/- 0.099	0.766	0.443 ns
	Time interval	-0.002 +/- 0.002	-1.175	0.24 ns
	Rho	0.222 +/- 0.1	2.212	0.027 *
Δ Abundance of ericaceous species	(Intercept)	0.232 +/- 18.704	0.012	0.99 ns
	Time interval	-0.224 +/- 0.354	-0.633	0.527 ns
	Lambda	0.303 +/- 0.093	3.246	0.001 **
Δ RRR index	(Intercept)	-0.001 +/- 0	-2.53	0.013 *
	Time interval	0 +/- 0	2.499	0.014 *
Δ CWM Moisture	(Intercept)	0.371 +/- 0.396	0.936	0.349 ns
	Time interval	-0.008 +/- 0.008	-1.061	0.289 ns
	Rho	0.216 +/- 0.101	2.144	0.032 *
Δ CWM Light	(Intercept)	-0.253 +/- 0.456	-0.556	0.579 ns
	Time interval	0 +/- 0.009	0.004	0.997 ns
Δ CWM Nutrient	(Intercept)	0.16 +/- 0.306	0.521	0.603 ns
	Time interval	-0.001 +/- 0.006	-0.091	0.928 ns
Δ CWM Reaction	(Intercept)	0.838 +/- 0.517	1.623	0.107 ns
	Time interval	-0.012 +/- 0.01	-1.165	0.246 ns
Δ CWM Temperature	(Intercept)	-0.078 +/- 0.281	-0.277	0.782 ns
	Time interval	0.001 +/- 0.005	0.274	0.784 ns
	Lambda	0.457 +/- 0.078	5.873	0 ***

Note: Stars indicates significance effects at the 0.05 alpha threshold. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, Ns = not significant.

Table B4. Results of models for the evolution of the plant community parameters between sampling period for the ‘all historic heathlands’ dataset (AHH, N=429). The parameters *Rho* and *Lambda* are spatial parameters accounting for spatial autocorrelation, respectively of the spatial lag effect in the dependent variable and the spatial error in the model residuals.

Response variable	Term	Coefficient (Estimate +/- SE)	Z-value	P-value
Species richness	(Intercept)	2,394 +/- 0,026	93,352	0 ***
	Sampling period	-0,247 +/- 0,027	-9,101	0 ***
	Lambda	0,05 +/- 0,007	6,996	0 ***
Species richness of insect-pollinated plants	(Intercept)	2,011 +/- 0,035	57,331	0 ***
	Sampling period	-0,235 +/- 0,037	-6,377	0 ***
	Lambda	0,05 +/- 0,007	7,140	0 ***
Abundance of insect-pollinated plants	(Intercept)	6,447 +/- 0,19	33,963	0 ***
	Sampling period	-1,323 +/- 0,183	-7,240	0 ***
	Lambda	0,06 +/- 0,006	9,248	0 ***
VCS index	(Intercept)	0,444 +/- 0,017	25,816	0 ***
	Sampling period	-0,175 +/- 0,014	-12,314	0 ***
	Lambda	0,073 +/- 0,006	13,088	0 ***
Abundance of ericaceous species	(Intercept)	5.408 +/- 0.221	24.540	0***
	Sampling period	-2.550 +/- 0.198	-12.85	0***
	Lambda	0.066 +/- 0.006	10.9	0***
RRR index	(Intercept)	9.5e-4 +/- 3.4e-5	28,226	0 ***
	Sampling period	-2,33e-4 +/- 3,3e-5	-7,174	0 ***
	Lambda	0,060 +/- 0,006	9,398	0 ***
CWM Moisture	(Intercept)	1,273 +/- 0,019	67,743	0 ***
	Sampling period	0,005 +/- 0,012	0,372	0,71
	Lambda	0,089 +/- 0,004	20,070	0 ***
CWM Light	(Intercept)	2,433 +/- 0,427	5,696	0 ***
	Sampling period	-0,281 +/- 0,05	-5,675	0 ***
	Rho	0,095 +/- 0,009	10,514	0 ***
CWM Nutrient	(Intercept)	0,946 +/- 0,017	55,003	0 ***
	Sampling period	0,195 +/- 0,015	12,847	0 ***
	Lambda	0,068 +/- 0,006	11,360	0 ***
CWM Reaction	(Intercept)	1,948 +/- 0,237	8,217	0 ***
	Sampling period	0,127 +/- 0,014	9,251	0 ***
	Rho	-0,089 +/- 0,027	-3,309	0,001 ***
CWM Temperature	(Intercept)	1,394 +/- 0,006	235,581	0 ***
	Sampling period	-0,025 +/- 0,006	-4,004	0 ***
	Lambda	0,049 +/- 0,007	6,983	0 ***

Note: Stars indicates significance effects at the 0.05 alpha threshold. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, Ns = not significant.

Table B5. Results of models for the evolution of the plant community parameters between sampling period for the 'remnant *Erica* heathlands' dataset (REH, N=132). The parameters *Rho* and *Lambda* are spatial parameters accounting for spatial autocorrelation, respectively of the spatial lag effect in the dependent variable and the spatial error in the model residuals.

Response Variable	Term	Coefficient (Estimate +/- SE)	Z-value	P-value
Specific richness	(Intercept)	2,335 +/- 0,044	53,058	0 ***
	Sampling period	-0,215 +/- 0,048	-4,500	0 ***
	Lambda	0,046 +/- 0,013	3,485	0 ***
Species richness of insect-pollinated plants	(Intercept)	1,981 +/- 0,061	32,568	0 ***
	Sampling period	-0,159 +/- 0,062	-2,541	0,011 *
	Lambda	0,053 +/- 0,012	4,238	0 ***
Abundance of insect-pollinated plants	Rho	-0,104 +/- 0,043	-2,417	0,016 *
	(Intercept)	10,01 +/- 1,824	5,488	0 ***
	Sampling period	-0,512 +/- 0,27	-1,894	0,058
VCS index	(Intercept)	0,562 +/- 0,021	26,474	0 ***
	Sampling period	-0,052 +/- 0,021	-2,488	0,013 *
	Lambda	0,057 +/- 0,012	4,693	0 ***
Abundance of ericaceous species	(Intercept)	5.964 +/- 0.516	11.560	0****
	Sampling period	-0.705 +/- 0.311	-2.2644	0.024*
	Lambda	0.093 +/- 0.007	12.459	0 ***
RRR index	(Intercept)	-6,857 +/- 0,041	-168,310	0 ***
	Sampling period	-0,061 +/- 0,049	-1,263	0.207
	Lambda	0,033 +/- 0,015	2,267	0,023
CWM Moisture	(Intercept)	2,226 +/- 0,033	68,024	0 ***
	Sampling period	-0,012 +/- 0,021	-0,573	0,567
	Lambda	0,09 +/- 0,008	11,436	0 ***
CWM Light	Rho	0,106 +/- 0,009	11,255	0 ***
	(Intercept)	0,468 +/- 0,112	4,162	0 ***
	Sampling period	-0,07 +/- 0,025	-2,769	0,006 **
CWM Nutrient	(Intercept)	0,87 +/- 0,022	39,287	0 ***
	Sampling period	0,041 +/- 0,021	1,954	0,051
	Lambda	0,061 +/- 0,012	5,242	0 ***
CWM Reaction	Rho	0,112 +/- 0,008	13,798	0 ***
	(Intercept)	0,206 +/- 0,068	3,022	0,003 **
	Sampling period	0,082 +/- 0,032	2,535	0,011 *
CWM Temperature	Rho	0,106 +/- 0,01	10,631	0 ***
	(Intercept)	0,358 +/- 0,097	3,690	0 ***
	Sampling period	-0,003 +/- 0,013	-0,199	0,842

Note: Stars indicates significance effects at the 0.05 alpha threshold. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, Ns = not significant.

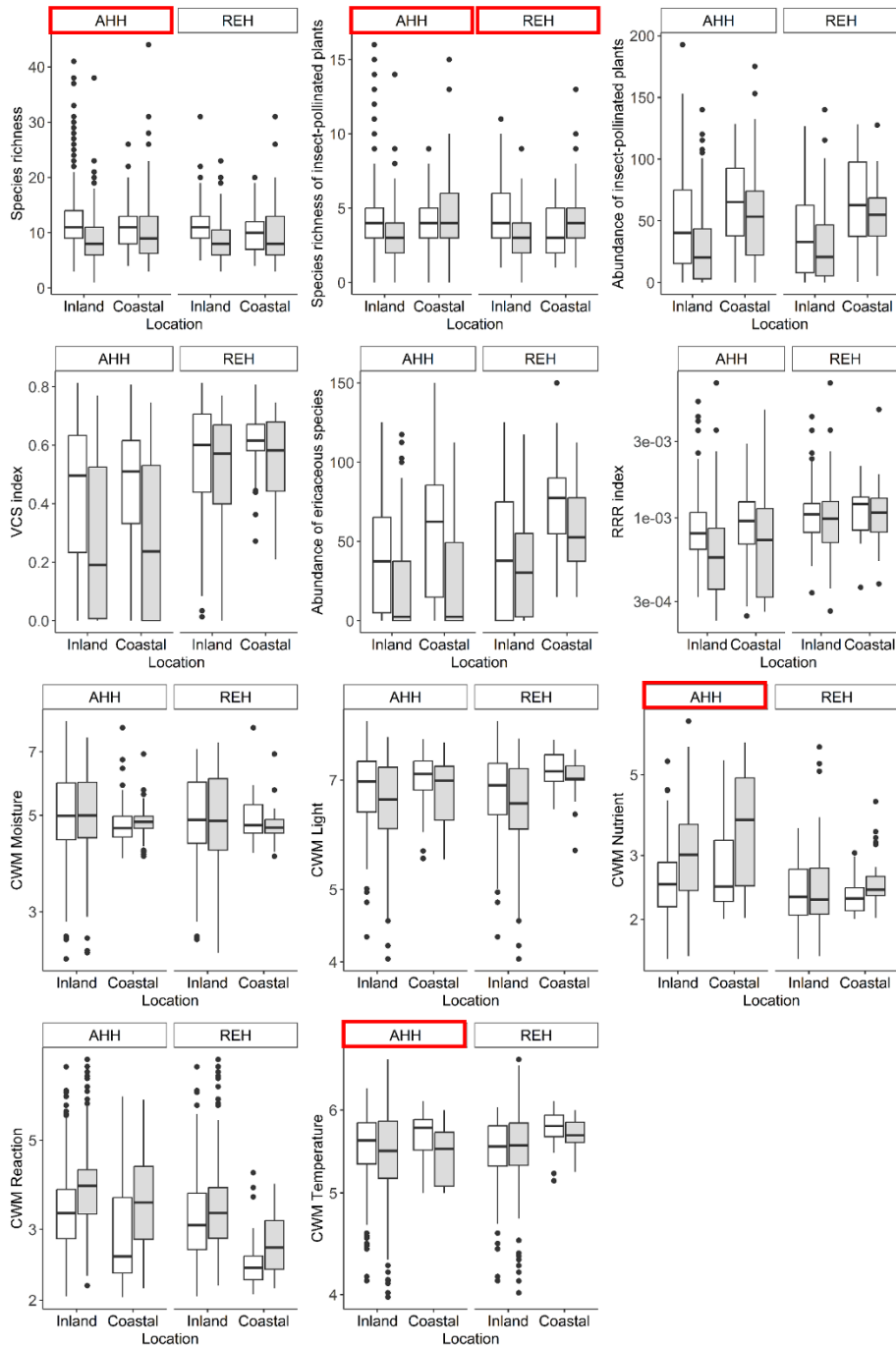


Figure B.1. Boxplots showing plant community parameters evolution between the location of each survey in the inland or in coastal zone for the two survey periods (historical in white, current in grey) for the ‘all historical heathlands’ dataset (AHH, N=429) and the ‘Remnant *Erica* Heathlands’ dataset (REH, N=132). The plant community parameters are species richness, insect-pollinated plants richness and abundance, vegetation conservation status (VCS index), abundance of ericaceous species, range-rarity richness (RRR index) and community-weighted means of the Ellenberg indicators values of soil moisture, light availability, soil nutrient availability, soil reaction and temperature. The red color indicates cases where a significant period*location interaction was found, *i.e.* where the response of the community parameter between the historical and the current periods depended on the coastal or inland location.

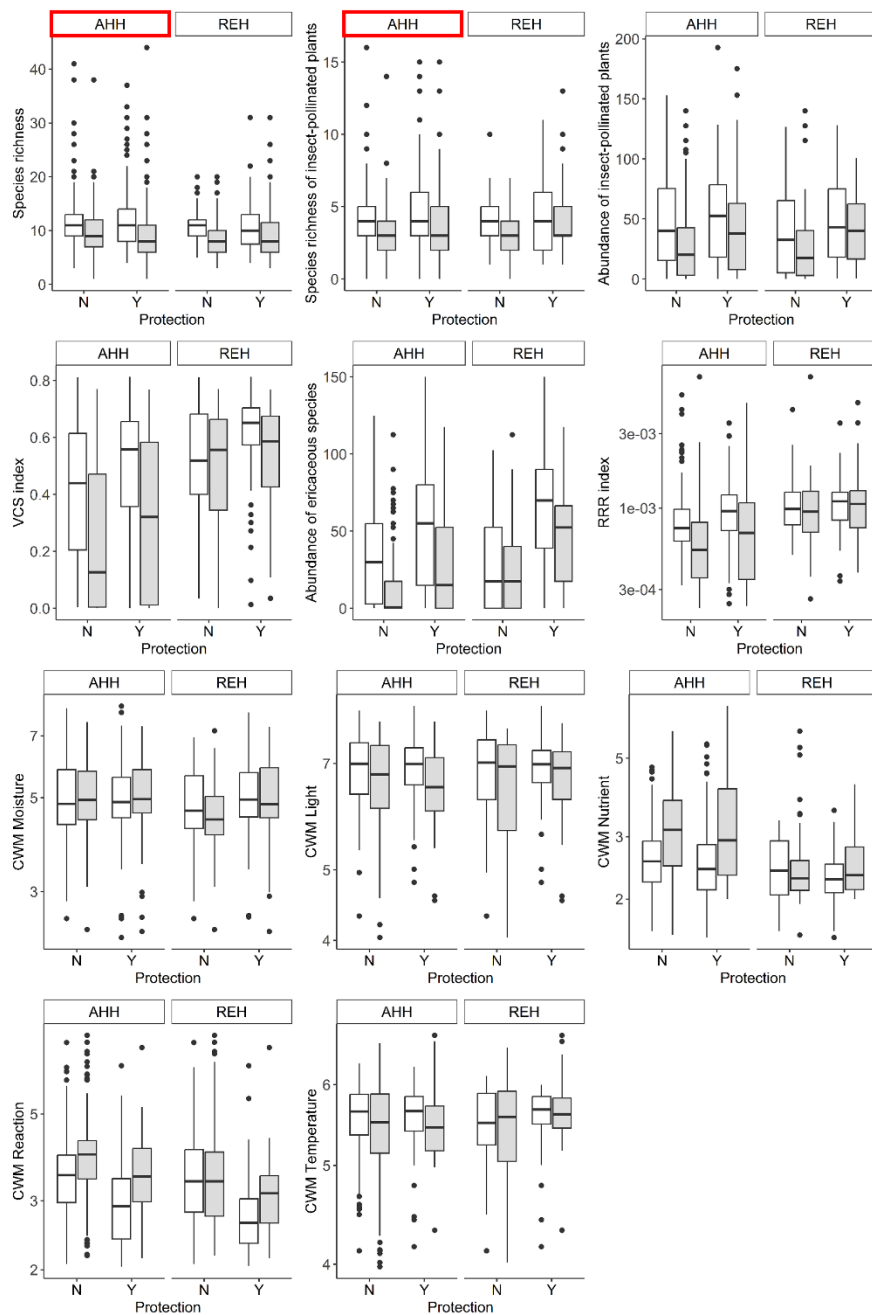


Figure B.2. Boxplots showing plant community parameters evolution between the protection status (N = unprotected, Y = protected) for the two survey periods (historical in white, current in grey) for the 'all historical heathlands' dataset (AHH, N=429) and the 'remnant *Erica* heathlands' dataset (REH, N=132). The plant community parameters are species richness, insect-pollinated plants richness and abundance, vegetation conservation status (VCS index), abundance of ericaceous species, range-rarity richness (RRR index) and community-weighted means of the Ellenberg indicators values of soil moisture, light availability, soil nutrient availability, soil reaction and temperature. The red color indicates cases where a significant period*protection interaction was found, *i.e.* where the response of the community parameter between the historical and the current periods depended on the protection status.

References Appendix B

- Anselin, L., 1988. *Spatial Econometrics: Methods and Models*, Studies in Operational Regional Science. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7799-1>
- Bivand, R., Altman, M., Anselin, L., Assunção, R., Bera, A., Berke, O., Blanchet, F.G., Carvalho, M., Christensen, B., Chun, Y., Dormann, C., Dray, S., Dunnington, D., Gómez-Rubio, V., Koley, M., Krainski, E., Legendre, P., Lewin-Koh, N., Li, A., Millo, G., Mueller, W., Ono, H., Parry, J., Peres-Neto, P., Piras, G., Reeder, M., Sauer, J., Tiefelsdorf, M., Westerholt, R., Wolf, L., Yu, D., 2024. *spdep: Spatial Dependence: Weighting Schemes*, Statistics. <https://CRAN.R-project.org/package=spdep>
- Bjornstad, O.N., Cai, J., 2022. *ncf: Spatial Covariance Functions*. <https://cran.r-project.org/web/packages/ncf/index.html>
- Dupias G., Rey P., 1985, Document pour un zonage des régions phyto-écologiques, Rapport technique, Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables, Toulouse, 1985. 2 cartes.
- Paradis E, Schliep K (2019). "ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R." *Bioinformatics*, 35, 526-528. [10.1093/bioinformatics/bty633](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633).

Appendix C : Matériel supplémentaire à propos des analyses complémentaires

Table C.1.: Changes in occurrences of species of the dataset of heathland communities that remain heathlands between the two-sampling period (N=132). n indicates the total number of plots where species were present. Δn indicates the change in number of plots occupied between the two-sampling period (historical and current). 1,0 indicates the number of plots where species were historically present but currently absent; 0,1 the number of plots where species were currently present but historically absent; 0,0 the number of plots where species were absent in both sampling-period; 1,1 the number of plots where species were present in both sampling-period. χ^2 and P-value are results of McNemar's tests. Only species occurring in more than five plots are considered (n=78).

Species	n Hist.	n Curr.	Δn	1,0	0,1	0,0	1,1	χ^2	P value	Category
<i>Agrostis capillaris</i>	42	37	-5	23	18	72	19	0,61	0,435	No change
<i>Agrostis curtisii</i>	70	50	-20	32	12	50	38	9,091	0,003	Loss
<i>Aira praecox</i>	17	15	-2	12	10	105	5	0,182	0,67	No change
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	8	10	2	5	7	117	3	0,333	0,564	No change
<i>Aphanes arvensis</i>	5	2	-3	4	1	126	1	1,8	0,18	No change
<i>Arnoseris minima</i>	3	5	2	3	5	124	0	0,5	0,48	No change
<i>Betonica officinalis</i>	7	2	-5	7	2	123	0	2,778	0,096	No change
<i>Calluna vulgaris</i>	83	62	-21	31	10	39	52	10,756	0,001	Loss
<i>Carex binervis</i>	6	3	-3	4	1	125	2	1,8	0,18	No change
<i>Carex panicea</i>	12	1	-11	12	1	119	0	9,308	0,002	Loss
<i>Carex pilulifera</i>	5	14	9	4	13	114	1	4,765	0,029	Gain
<i>Ceratocarpus claviculata</i>	0	15	15	0	15	117	0	15	0	Gain
<i>Cirsium dissectum</i>	9	2	-7	8	1	122	1	5,444	0,02	Loss
<i>Cirsium filipendulum</i>	5	3	-2	3	1	126	2	1	0,317	No change
<i>Cuscuta epithymum</i>	12	9	-3	10	7	113	2	0,529	0,467	No change
<i>Cytisus scoparius</i>	8	13	5	6	11	113	2	1,471	0,225	No change
<i>Dactylis glomerata</i>	3	3	0	3	3	126	0	0	1	No change
<i>Dactylorhiza maculata</i>	24	5	-19	20	1	107	4	17,19	0	Loss
<i>Danthonia decumbens</i>	41	8	-33	34	1	90	7	31,114	0	Loss
<i>Digitalis purpurea</i>	6	10	4	5	9	117	1	1,143	0,285	No change
<i>Erica ciliaris</i>	55	50	-5	14	9	68	41	1,087	0,297	No change
<i>Erica cinerea</i>	82	90	8	11	19	31	71	2,133	0,144	No change
<i>Erica tetralix</i>	26	22	-4	9	5	101	17	1,143	0,285	No change
<i>Festuca filiformis</i>	11	0	-11	11	0	121	0	11	0,001	Loss
<i>Festuca ovina</i>	29	29	0	10	10	93	19	0	1	No change
<i>Festuca rubra</i>	0	7	7	0	7	125	0	7	0,008	Gain
<i>Frangula alnus</i>	8	23	15	3	18	106	5	10,714	0,001	Gain
<i>Galium saxatile</i>	8	2	-6	7	1	123	1	4,5	0,034	Loss
<i>Hedera helix</i>	3	15	12	2	14	115	1	9	0,003	Gain
<i>Holcus lanatus</i>	2	4	2	2	4	126	0	0,667	0,414	No change
<i>Hyacinthoides nonscripta</i>	5	18	13	2	15	112	3	9,941	0,002	Gain
<i>Hypericum linariifolium</i>	21	19	-2	12	10	101	9	0,182	0,67	No change
<i>Hypericum pulchrum</i>	14	1	-13	14	1	117	0	11,267	0,001	Loss
<i>Hypochaeris radicata</i>	29	21	-8	22	14	89	7	1,778	0,182	No change
<i>Jasione montana</i>	11	11	0	8	8	113	3	0	1	No change
<i>Juncus bufonius</i>	7	4	-3	6	3	122	1	1	0,317	No change
<i>Logfia minima</i>	8	6	-2	7	5	119	1	0,333	0,564	No change
<i>Lonicera periclymenum</i>	5	9	4	3	7	120	2	1,6	0,206	No change
<i>Micropyrum tenellum</i>	0	7	7	0	7	125	0	7	0,008	Gain
<i>Molinia caerulea</i>	59	58	-1	13	12	61	46	0,04	0,841	No change
<i>Ornithopus perpusillus</i>	19	12	-7	14	7	106	5	2,333	0,127	No change
<i>Pedicularis sylvatica</i>	10	5	-5	10	5	117	0	1,667	0,197	No change
<i>Pilosella officinarum</i>	9	2	-7	8	1	122	1	5,444	0,02	Loss
<i>Pinus pinaster</i>	6	2	-4	6	2	124	0	2	0,157	No change
<i>Plantago coronopus</i>	5	4	-1	3	2	125	2	0,2	0,655	No change
<i>Plantago lanceolata</i>	11	1	-10	11	1	120	0	8,333	0,004	Loss
<i>Polygala serpyllifolia</i>	26	25	-1	19	18	88	7	0,027	0,869	No change
<i>Polypodium vulgare</i>	6	10	4	4	8	118	2	1,333	0,248	No change
<i>Potentilla erecta</i>	58	22	-36	40	4	70	18	29,455	0	Loss

<i>Prospero autumnale</i>	9	16	7	2	9	114	7	4,455	0,035	Gain
<i>Prunus spinosa</i>	1	5	4	1	5	126	0	2,667	0,102	No change
<i>Pteridium aquilinum</i>	32	21	-11	21	10	90	11	3,903	0,048	Loss
<i>Quercus robur</i>	11	3	-8	9	1	120	2	6,4	0,011	Loss
<i>Ranunculus paludosus</i>	6	0	-6	6	0	126	0	6	0,014	Loss
<i>Rubus sp</i>	13	27	14	4	18	101	9	8,909	0,003	Gain
<i>Rumex acetosella</i>	12	12	0	9	9	111	3	0	1	No change
<i>Salix atrocinerea</i>	3	6	3	2	5	124	1	1,286	0,257	No change
<i>Salix repens</i>	9	7	-2	7	5	118	2	0,333	0,564	No change
<i>Scorzonera humilis</i>	30	9	-21	26	5	97	4	14,226	0	Loss
<i>Sedum anglicum</i>	32	35	3	11	14	86	21	0,36	0,549	No change
<i>Senecio vulgaris</i>	1	9	8	1	9	122	0	6,4	0,011	Gain
<i>Serratula tinctoria</i>	6	0	-6	6	0	126	0	6	0,014	Loss
<i>Silene uniflora</i>	13	13	0	7	7	112	6	0	1	No change
<i>Simethis mattiazzii</i>	9	5	-4	5	1	122	4	2,667	0,102	No change
<i>Solidago virgaurea</i>	9	0	-9	9	0	123	0	9	0,003	Loss
<i>Succisa pratensis</i>	14	0	-14	14	0	118	0	14	0	Loss
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	12	10	-2	10	8	112	2	0,222	0,637	No change
<i>Teucrium scorodonia</i>	15	19	4	11	15	102	4	0,615	0,433	No change
<i>Thymus serpyllum</i>	5	1	-4	4	0	127	1	4	0,046	Loss
<i>Trocdaris verticillatum</i>	7	0	-7	7	0	125	0	7	0,008	Loss
<i>Ulex europaeus</i>	46	65	19	12	31	55	34	8,395	0,004	Gain
<i>Ulex gallii</i>	68	48	-20	23	3	61	45	15,385	0	Loss
<i>Ulex minor</i>	14	9	-5	12	7	111	2	1,316	0,251	No change
<i>Umbilicus rupestris</i>	2	11	9	2	11	119	0	6,231	0,013	Gain
<i>Vaccinium myrtillus</i>	4	4	0	1	1	127	3	0	1	No change
<i>Viola canina</i>	11	1	-10	11	1	120	0	8,333	0,004	Loss
<i>Viola lactea</i>	9	1	-8	9	1	122	0	6,4	0,011	Loss
<i>Vulpia bromoides</i>	8	2	-6	7	1	123	1	4,5	0,034	Loss

S.2. Matériel supplémentaire Chapitre 4 : Evolution des prairies

Ci-après se trouvent les annexes de la publication « *Long-term vegetation change in semi-natural grasslands at a regional scale* », article en préparation.

Appendix A: Supplementary Material about the dataset

Text A.1. Description and sources of historical dataset.

The historical records were derived from studies conducted in the Armorican Massif. Additionally, we were able to catalogue and relocate opportunistic surveys conducted by botanists from the ECOBIO laboratory (UMR 6553). The following studies were utilized in our resurvey approach:

Clément B., 1980. Compte-rendu de la session de l'amicale internationale de phytosociologie en Bretagne du 22 au 29 juillet 1979. *Documents phytosociologiques*, **V** : 467-502.

De Foucault B., 1981. Les prairies permanentes du bocage Virois (Basse-Normandie, France). Typologie phytosociologique et essai de reconstitution des séries évolutives herbagères. *Documents Phytosociologiques*, **V** : 5-109.

De Foucault B., F. Rozé & J. Touffet, 1982. Contribution à l'étude de la végétation de Brière : l'analyse phytosociologique. *Botanica rhedonica*, Série A, **17** : 106-148.

De Foucault B., 1984. Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. Thèse d'État en sciences, Université de Rouen, 675p. + tableaux.

Donal L., 1976. Quelques aspects économiques et écologiques liés à l'agriculture dans l'aménagement des Monts d'Arée – Les prairies. Mémoire de fin d'étude, Ecole National Supérieure Agronomique de Rennes, 71p.

Glémée M-T., 1976. La végétation des prairies et cultures du bassin du Lié (Côtes-du-Nord). Mémoire de DEA, Université de Rennes, laboratoire d'écologie végétale, 88p.

Touffet J., 1969 - Les sphaignes du Massif Armoricaïn. Recherches phytogéographiques et écologiques. *Bulletin de la Société scientifique de Bretagne*, **44** (1-2) : 79-81.

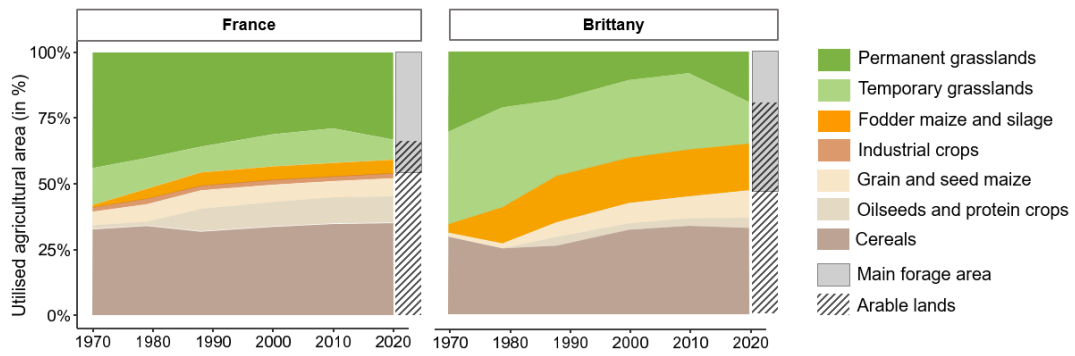


Figure A.1. Changes in agricultural land use in France and in the main region located on the Armorican Massif (Brittany) between 1970 and 2020 (as a percentage of utilised agricultural area). Adapted from Preux, 2019. Data from the 1970-2020 agricultural censuses are available on AGRESTE; URL: www.agreste.agriculture.gouv.fr.

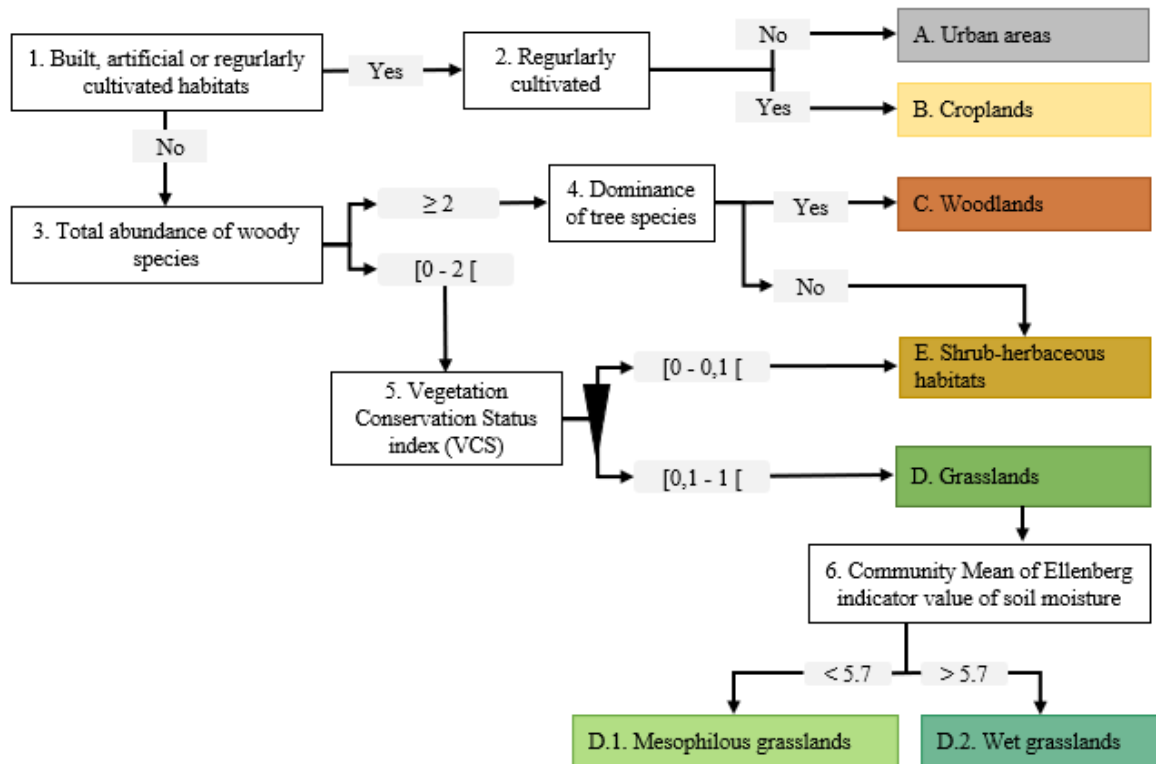


Figure A.2. Key for determining habitat types in our dataset of grasslands. The thresholds correspond to the sum of the Braun-Blanquet coefficients (1932) in a given community. Woody species are forest trees (*e.g.* genus *Quercus*, *Pinus*, *Betula*, etc.) or shrubs (*i.e.* *Salix spp.*, *Prunus spp.*, etc.). The vegetation conservation status (VCS) is used here to drastically exclude non-grassland herbaceous habitat, mainly megaphorbia (*i.e.* dominated by *Phalaris arundinacea*, *Glyceria maxima*, *Urtica dioica*) and bracken-dominated communities (*i.e.* dominated by *Pteridium aquilinum*). The threshold of “5.7” for the Community-Mean of Ellenberg indicator value for soil moisture is given by Perrin *et al.*, 2023, to distinguish wetlands from non-wetlands in mainland France.

Table A.1. List of species categorization with the belonging of the grassland habitat species pool (SP) as typical (T), non-typical (NT) or neutral (N). Species that are obligately insect-pollinated mode are indicated in bold and marked with an asterisk.

<i>Species</i>	<i>SP</i>	<i>Species</i>	<i>SP</i>	<i>Species</i>	<i>SP</i>
<i>Achillea millefolium</i> *	T	<i>Potentilla erecta</i> *	T	<i>Montia minor</i>	NT
<i>Achillea ptarmica</i> *	T	<i>Potentilla reptans</i> *	T	<i>Myosotis discolor</i>	NT
<i>Agrostis canina</i>	T	<i>Prunella vulgaris</i> *	T	<i>Oenanthe crocata</i> *	NT
<i>Agrostis capillaris</i>	T	<i>Pulicaria dysenterica</i>	T	<i>Persicaria hydropiper</i>	NT
<i>Agrostis curtisii</i>	T	<i>Ranunculus acris</i> *	T	<i>Persicaria maculosa</i>	NT
<i>Agrostis stolonifera</i>	T	<i>Ranunculus bulbosus</i> *	T	<i>Phalaris arundinacea</i>	NT
<i>Agrostis x murbeckii</i>	T	<i>Ranunculus flammula</i>	T	<i>Phragmites australis</i>	NT
<i>Ajuga reptans</i>	T	<i>Ranunculus repens</i> *	T	<i>Plantago coronopus</i>	NT
<i>Alopecurus bulbosus</i>	T	<i>Rhinanthus minor</i>	T	<i>Plantago major</i>	NT
<i>Alopecurus pratensis</i>	T	<i>Rumex acetosa</i>	T	<i>Poa annua</i>	NT
<i>Anacamptis laxiflora</i> *	T	<i>Rumex conglomeratus</i>	T	<i>Polygonum aviculare</i>	NT
<i>Anacamptis morio</i> *	T	<i>Scorzonera humilis</i> *	T	<i>Populus nigra</i>	NT
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	T	<i>Scorzoneroides autumnalis</i>	T	<i>Prunus spinosa</i> *	NT
<i>Aristavena setacea</i>	T	<i>Scutellaria minor</i> *	T	<i>Pteridium aquilinum</i>	NT
<i>Arrhenatherum elatius</i>	T	<i>Serratula tinctoria</i>	T	<i>Quercus petraea</i>	NT
<i>Baldellia ranunculoides</i> *	T	<i>Silaum silaus</i> *	T	<i>Quercus robur</i>	NT
<i>Betonica officinalis</i> *	T	<i>Stellaria graminea</i> *	T	<i>Quercus sp</i>	NT
<i>Bistorta officinalis</i> *	T	<i>Stellaria palustris</i> *	T	<i>Ranunculus ophioglossifolius</i> *	NT
<i>Briza media</i>	T	<i>Succisa pratensis</i> *	T	<i>Ranunculus sardous</i> *	NT
<i>Bromus hordeaceus</i>	T	<i>Thysselinum lancifolium</i> *	T	<i>Raphanus raphanistrum</i> *	NT
<i>Bromus racemosus</i>	T	<i>Trifolium dubium</i>	T	<i>Rorippa amphibia</i>	NT
<i>Caltha palustris</i>	T	<i>Trifolium fragiferum</i> *	T	<i>Rosa arvensis</i>	NT
<i>Cardamine pratensis</i> *	T	<i>Trifolium hybridum</i> *	T	<i>Rosa sp</i>	NT
<i>Carex disticha</i>	T	<i>Trifolium incarnatum</i>	T	<i>Rubus gr fruticosus</i>	NT
<i>Carex divisa</i>	T	<i>Trifolium michelianum</i> *	T	<i>Rumex acetosella</i>	NT
<i>Carex echinata</i>	T	<i>Trifolium micranthum</i>	T	<i>Rumex crispus</i>	NT
<i>Carex flacca</i>	T	<i>Trifolium ochroleucon</i> *	T	<i>Rumex obtusifolius</i>	NT
<i>Carex hirta</i>	T	<i>Trifolium ornithopodioides</i> *	T	<i>Rumex x pratensis</i>	NT
<i>Carex hostiana</i>	T	<i>Trifolium pratense</i> *	T	<i>Sagina apetala</i>	NT
<i>Carex laevigata</i>	T	<i>Trifolium repens</i>	T	<i>Sagina procumbens</i>	NT
<i>Carex lasiocarpa</i>	T	<i>Trifolium resupinatum</i> *	T	<i>Salix atrocinerea</i>	NT
<i>Carex leporina</i>	T	<i>Trifolium squamosum</i> *	T	<i>Salix aurita</i>	NT
<i>Carex otrubae</i>	T	<i>Trifolium striatum</i> *	T	<i>Salix repens</i>	NT
<i>Carex panicea</i>	T	<i>Triglochin maritima</i>	T	<i>Saponaria officinalis</i> *	NT
<i>Carex pulicaris</i>	T	<i>Trocdaris verticillatum</i> *	T	<i>Scleranthus annuus</i>	NT
<i>Centaurea decipiens</i>	T	<i>Veronica chamaedrys</i> *	T	<i>Scrophularia nodosa</i> *	NT
<i>Cerastium fontanum</i> *	T	<i>Veronica scutellata</i>	T	<i>Senecio vulgaris</i>	NT
<i>Cirsium dissectum</i>	T	<i>Veronica serpyllifolia</i> *	T	<i>Sherardia arvensis</i>	NT
<i>Colchicum autumnale</i>	T	<i>Vicia angustifolia</i>	T	<i>Solanum dulcamara</i> *	NT
<i>Comarum palustre</i> *	T	<i>Wahlenbergia hederacea</i>	T	<i>Sonchus arvensis</i>	NT
<i>Crepis biennis</i>	T	<i>Agrimonia eupatoria</i>	NT	<i>Sonchus asper</i> *	NT
<i>Crepis capillaris</i>	T	<i>Aira caryophyllea</i>	NT	<i>Spergula arvensis</i>	NT
<i>Cynosurus cristatus</i>	T	<i>Alnus glutinosa</i>	NT	<i>Stachys palustris</i> *	NT

<i>Dactylis glomerata</i>	T	<i>Althaea officinalis</i>	NT	<i>Stachys sylvatica*</i>	NT
<i>Dactylorhiza maculata*</i>	T	<i>Anemone nemorosa</i>	NT	<i>Stellaria holostea*</i>	NT
<i>Dactylorhiza praetermissa*</i>	T	<i>Angelica sylvestris*</i>	NT	<i>Stellaria media*</i>	NT
<i>Dactylorhiza viridis*</i>	T	<i>Anisantha sterilis</i>	NT	<i>Trifolium subterraneum</i>	NT
<i>Danthonia decumbens</i>	T	<i>Aphanes australis</i>	NT	<i>Tripleurospermum inodorum</i>	NT
<i>Daucus carota*</i>	T	<i>Avena fatua</i>	NT	<i>Typha angustifolia</i>	NT
<i>Deschampsia cespitosa</i>	T	<i>Barbarea intermedia*</i>	NT	<i>Typha latifolia</i>	NT
<i>Eleocharis multicaulis</i>	T	<i>Betula pubescens</i>	NT	<i>Ulex europaeus*</i>	NT
<i>Eleocharis palustris</i>	T	<i>Bidens frondosa</i>	NT	<i>Ulex gallii*</i>	NT
<i>Eleocharis uniglumis</i>	T	<i>Callitriche stagnalis</i>	NT	<i>Ulmus minor</i>	NT
<i>Epilobium palustre</i>	T	<i>Capsella bursapastoris</i>	NT	<i>Urtica dioica</i>	NT
<i>Equisetum fluviatile</i>	T	<i>Cardamine flexuosa*</i>	NT	<i>Vicia sepium*</i>	NT
<i>Festuca rubra</i>	T	<i>Cardamine hirsuta</i>	NT	<i>Vulpia myuros</i>	NT
<i>Galium debile*</i>	T	<i>Carex sylvatica</i>	NT	<i>Allium vineale</i>	N
<i>Galium mollugo</i>	T	<i>Carpinus betulus</i>	NT	<i>Alopecurus geniculatus</i>	N
<i>Galium palustre*</i>	T	<i>Cerastium glomeratum</i>	NT	<i>Argentina anserina</i>	N
<i>Galium saxatile*</i>	T	<i>Chamaemelum nobile</i>	NT	<i>Bellis perennis</i>	N
<i>Gaudinia fragilis</i>	T	<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>	NT	<i>Bromus secalinus</i>	N
<i>Geranium dissectum</i>	T	<i>Cirsium arvense</i>	NT	<i>Carex acuta</i>	N
<i>Glyceria declinata</i>	T	<i>Cirsium palustre</i>	NT	<i>Carex demissa</i>	N
<i>Holcus lanatus</i>	T	<i>Cirsium vulgare</i>	NT	<i>Carex nigra</i>	N
<i>Hordeum secalinum</i>	T	<i>Conopodium majus*</i>	NT	<i>Carex paniculata</i>	N
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	T	<i>Convolvulus arvensis</i>	NT	<i>Carex pilulifera</i>	N
<i>Hypericum elodes</i>	T	<i>Convolvulus sepium*</i>	NT	<i>Carex rostrata</i>	N
<i>Hypericum linariifolium*</i>	T	<i>Crataegus monogyna*</i>	NT	<i>Carex sp</i>	N
<i>Hypochoeris radicata*</i>	T	<i>Cruciata laevipes*</i>	NT	<i>Carex vesicaria</i>	N
<i>Jacobaea aquatica</i>	T	<i>Cynodon dactylon</i>	NT	<i>Centaurium erythraea</i>	N
<i>Juncus acutiflorus</i>	T	<i>Cytisus scoparius*</i>	NT	<i>Cerastium sp</i>	N
<i>Juncus articulatus</i>	T	<i>Digitalis purpurea*</i>	NT	<i>Cirsium filipendulum</i>	N
<i>Juncus conglomeratus</i>	T	<i>Dipsacus fullonum</i>	NT	<i>Conium maculatum</i>	N
<i>Juncus effusus</i>	T	<i>Dryopteris filixmas</i>	NT	<i>Crepis vesicaria</i>	N
<i>Juncus gerardii</i>	T	<i>Elytrigia repens</i>	NT	<i>Equisetum arvense</i>	N
<i>Juncus inflexus</i>	T	<i>Epilobium hirsutum</i>	NT	<i>Eriophorum angustifolium</i>	N
<i>Juncus subnodulosus</i>	T	<i>Epilobium montanum</i>	NT	<i>Erylia hirsuta</i>	N
<i>Lathyrus linifolius*</i>	T	<i>Epilobium parviflorum</i>	NT	<i>Eryngium campestre</i>	N
<i>Lathyrus nissolia</i>	T	<i>Epilobium sp</i>	NT	<i>Festuca ovina</i>	N
<i>Lathyrus pratensis</i>	T	<i>Epilobium tetragonum</i>	NT	<i>Glyceria fluitans</i>	N
<i>Leontodon hispidus</i>	T	<i>Erica ciliaris*</i>	NT	<i>Hordeum marinum</i>	N
<i>Leucanthemum vulgare</i>	T	<i>Erigeron canadensis*</i>	NT	<i>Hypericum humifusum</i>	N
<i>Linum usitatissimum*</i>	T	<i>Erodium cicutarium</i>	NT	<i>Hypericum tetrapterum</i>	N
<i>Lolium arundinaceum</i>	T	<i>Eryum tetraspermum</i>	NT	<i>Iris pseudacorus*</i>	N
<i>Lolium perenne</i>	T	<i>Eupatorium cannabinum</i>	NT	<i>Isolepis fluitans</i>	N
<i>Lolium pratense</i>	T	<i>Festulolium</i>	NT	<i>Jacobaea vulgaris</i>	N
<i>Lotus corniculatus*</i>	T	<i>Ficaria verna*</i>	NT	<i>Juncus tenageia</i>	N
<i>Lotus pedunculatus*</i>	T	<i>Filipendula ulmaria</i>	NT	<i>Leontodon saxatilis*</i>	N
<i>Luzula campestris</i>	T	<i>Fragaria vesca</i>	NT	<i>Leontodon sp</i>	N
<i>Luzula congesta</i>	T	<i>Frangula alnus*</i>	NT	<i>Lobelia urens*</i>	N
<i>Luzula multiflora</i>	T	<i>Fraxinus excelsior</i>	NT	<i>Moenchia erecta*</i>	N
<i>Luzula sylvatica</i>	T	<i>Galeopsis tetrahit</i>	NT	<i>Myosotis arvensis</i>	N

<i>Lychnis floscuculi*</i>	T	<i>Galium aparine</i>	NT	<i>Myosotis scorpioides*</i>	N
<i>Lysimachia nummularia</i>	T	<i>Genista tinctoria</i>	NT	<i>Myosotis secunda*</i>	N
<i>Lysimachia tenella</i>	T	<i>Geranium molle</i>	NT	<i>Oenanthe sp</i>	N
<i>Medicago lupulina*</i>	T	<i>Glechoma hederacea*</i>	NT	<i>Pilosella officinarum</i>	N
<i>Mentha aquatica*</i>	T	<i>Helminthotheca echioides</i>	NT	<i>Primula vulgaris</i>	N
<i>Mentha arvensis*</i>	T	<i>Heracleum sphondylium*</i>	NT	<i>Rumex sp</i>	N
<i>Molinia caerulea</i>	T	<i>Holcus mollis</i>	NT	<i>Scutellaria galericulata*</i>	N
<i>Myosotis laxa*</i>	T	<i>Hyacinthoides nonscripta*</i>	NT	<i>Silene dioica*</i>	N
<i>Nardus stricta</i>	T	<i>Juncus bufonius</i>	NT	<i>Silene latifolia*</i>	N
<i>Oenanthe fistulosa*</i>	T	<i>Juncus bulbosus</i>	NT	<i>Sparganium erectum</i>	N
<i>Oenanthe peucedanifolia*</i>	T	<i>Juncus tenuis</i>	NT	<i>Stellaria alsine</i>	N
<i>Oenanthe silaifolia*</i>	T	<i>Lapsana communis</i>	NT	<i>Symphytum officinale*</i>	N
<i>Ophioglossum vulgatum</i>	T	<i>Lemna minor</i>	NT	<i>Taraxacum sp</i>	N
<i>Orchis mascula*</i>	T	<i>Lepidium campestre</i>	NT	<i>Valeriana officinalis*</i>	N
<i>Pedicularis palustris*</i>	T	<i>Lolium multiflorum</i>	NT	<i>Veronica arvensis</i>	N
<i>Pedicularis sylvatica*</i>	T	<i>Lycopus europaeus*</i>	NT	<i>Veronica montana*</i>	N
<i>Persicaria amphibia*</i>	T	<i>Lysimachia arvensis</i>	NT	<i>Vicia cracca*</i>	N
<i>Peucedanum officinale*</i>	T	<i>Lysimachia nemorum*</i>	NT	<i>Vicia sativa</i>	N
<i>Phleum pratense</i>	T	<i>Lysimachia vulgaris*</i>	NT	<i>Viola palustris</i>	N
<i>Plantago lanceolata</i>	T	<i>Lythrum salicaria*</i>	NT	<i>Viola riviniana</i>	N
<i>Poa pratensis</i>	T	<i>Malva sylvestris</i>	NT	<i>Viola tricolor</i>	N
<i>Poa trivialis</i>	T	<i>Medicago arabica</i>	NT	<i>Vulpia bromoides</i>	N
<i>Polygala vulgaris*</i>	T	<i>Montia fontana</i>	NT		

Appendix B: Supplementary Material about the results

Text B.1. Additional information about the workflow used to take into account spatial autocorrelation issue.

For each variable and for each dataset, the methodology outlined in Figure B.1 was followed. Spatial autocorrelation checks were performed graphically using correlogram splines in addition to Moran indices. These verifications were carried out on model variables and residuals with geographic coordinate matrices and spatial weighting matrices. The appropriate neighborhood criterion was determined by plotting spline (cross-) correlograms (package `ncf` v1.3-2, “spline correlog function”; Bjornstad & Cai, 2022) and modelling the neighborhoods geographically. The k -nearest neighbor method provided a spatial matrix with greater resolution than the known biogeographical sectors of the region (Dupias & Rey, 1985). The biogeographical units of the Armorican Massif are obtained from the classification proposed by Dupias & Rey (1985). This classification established the major French phyto-ecological units based on a number of factors, including the type of land-use, geology, pedology, dominant vegetation and climate. We have tested generalized linear mixed-effect models (GLMMs) with the biogeographical sector as a random factor. This analyze did not yield a satisfactory correction for spatial autocorrelation. We therefore used the geographical coordinates of the points and their proximity to account for possible spatial autocorrelation in model residuals.

When no spatial autocorrelation was detected, we fitted a simple linear model. For non-spatial models, post-hoc comparisons of factor levels were conducted using estimated marginal means (EMMs) with the `emmeans` package, with p-values adjusted for multiple comparisons where applicable.

References Appendix B

- Anselin, L., 1988. *Spatial Econometrics: Methods and Models*, Studies in Operational Regional Science. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7799-1>
- Bivand, R., Altman, M., Anselin, L., Assunção, R., Bera, A., Berke, O., Blanchet, F.G., Carvalho, M., Christensen, B., Chun, Y., Dormann, C., Dray, S., Dunnington, D., Gómez-Rubio, V., Koley, M., Krainski, E., Legendre, P., Lewin-Koh, N., Li, A., Millo, G., Mueller, W., Ono, H., Parry, J., Peres-Neto, P., Piras, G., Reder, M., Sauer, J., Tiefelsdorf, M., Westerholt, R., Wolf, L., Yu, D., 2024. `spdep`: Spatial Dependence: Weighting Schemes, Statistics. <https://CRAN.R-project.org/package=spdep>
- Bjornstad, O.N., Cai, J., 2022. `ncf`: Spatial Covariance Functions. <https://cran.r-project.org/web/packages/ncf/index.html>
- Dupias G., Rey P., 1985, Document pour un zonage des régions phyto-écologiques, Rapport technique, Centre d'Écologie des Ressources Renouvelables, Toulouse, 1985. 2 cartes.
- Lenth, R.V., Banfai, B., Bolker, B., Buerkner, P., Giné-Vázquez, I., Herve, M., Jung, M., Love, J., Miguez, F., Piaskowski, J., Riebl, H., Singmann, H., 2025. `emmeans`: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Paradis E, Schliep K (2019). “ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R.” *Bioinformatics*, 35, 526-528. [10.1093/bioinformatics/bty633](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633).

Table B.1. Summary of selected model type by variable and by formula for both level of analysis. Autoregressive models are adapted to the spatial autocorrelation problem (spatial lag model and spatial error model) and are selected following a Lagrange-multiplier diagnostic.

Formula	Response variable	Model type
Formula 1= • ~ Sampling Period * grassland Type	Species richness	Spatial Error model
	Species richness of insect-pollinated plants	Spatial Error model
	Abundance of insect-pollinated plants	Spatial Lag model
	VCS index	Spatial Error model
	RRR index	Spatial Error model
	CWM Moisture	Spatial Lag model
	CWM Light	Spatial Lag model
	CWM Nutrient	Spatial Lag model
	CWM Temperature	Spatial Lag model
Formula 2 = • ~ Δ Time	Δ Species richness	Geographical coordinates
	Δ Species richness of insect-pollinated plants	Geographical coordinates
	Δ Abundance of insect-pollinated plants	Geographical coordinates
	Δ VCS index	Geographical coordinates
	Δ RRR index	Spatial Error model
	Δ CWM Moisture	Generalized linear model
	Δ CWM Light	Geographical coordinates
	Δ CWM Nutrient	Geographical coordinates
	Δ CWM Temperature	Spatial Lag model

NB: The interpretation of autoregressive models is analogous to that of generalized linear models (z-value and p-value). Autoregressive models also provide estimators for the spatial parameter, which reflects the spatial dependence of the data. Spatial error models have a spatial dependence parameter Lambda, whereas spatial lag models have the parameter Rho. Spatial lag models were interpreted using an impact matrix, and only the model results are shown in the appendices.

Table B.2. Results of models for the evolution of the plant community parameters between sampling period and grassland types (mesic, n= 50; wet n=142). The parameters *Rho* and *Lambda* are spatial parameters accounting for spatial autocorrelation, respectively of the spatial lag effect in the dependent variable and the spatial error in the model residuals.

Response variable	Term	Coefficient (Estimate +/- SE)	Z-value	P-value
Species richness	(Intercept)	3,091 +/- 0,058	53,435	0 ***
	Sampling period	-0,597 +/- 0,07	-8,485	0 ***
	Wet G.	-0,023 +/- 0,062	-0,377	0,706 ns
	Sampling period:Wet G.	0,203 +/- 0,082	2,488	0,013 *
	Lambda	0,054 +/- 0,01	5,285	0 ***
Species richness of insect-pollinated plants	(Intercept)	2,978 +/- 0,102	29,225	0 ***
	Sampling period	-1,136 +/- 0,116	-9,749	0 ***
	Wet G.	-0,083 +/- 0,104	-0,8	0,424 ns
	Sampling period:Wet G.	0,337 +/- 0,135	2,493	0,013 *
	Lambda	0,067 +/- 0,009	7,504	0 ***
Abundance of insect-pollinated plants	(Intercept)	2,856 +/- 0,457	6,251	0 ***
	Sampling period	-2,754 +/- 0,502	-5,484	0 ***
	Wet G.	0,226 +/- 0,352	0,642	0,521 ns
	Sampling period:Wet G.	0,186 +/- 0,582	0,32	0,749 ns
	Rho	0,096 +/- 0,011	8,94	0 ***
VCS index	(Intercept)	0,702 +/- 0,027	25,949	0 ***
	Sampling period	-0,094 +/- 0,036	-2,611	0,009 **
	Wet G.	0,055 +/- 0,031	1,806	0,071 ns
	Sampling period:Wet G.	-0,081 +/- 0,042	-1,927	0,054 ns
	Lambda	0,025 +/- 0,013	1,985	0,047 *
RRR index	(Intercept)	0 +/- 0	6,127	0 ***
	Sampling period	0 +/- 0	-0,451	0,652 ns
	Wet G.	0 +/- 0	5,108	0 ***
	Sampling period:Wet G.	0 +/- 0	-4,149	0 ***
	Lambda	0,089 +/- 0,007	13,334	0 ***
CWM Moisture	(Intercept)	0,918 +/- 0,134	6,826	0 ***
	Sampling period	0,056 +/- 0,037	1,535	0,125 ns
	Wet G.	0,334 +/- 0,031	10,736	0 ***
	Sampling period:Wet G.	-0,172 +/- 0,042	-4,058	0 ***
	Rho	0,041 +/- 0,013	3,177	0,001 **
CWM Light	(Intercept)	2,695 +/- 0,348	7,741	0 ***
	Sampling period	0,203 +/- 0,072	2,825	0,005 **
	Wet G.	0,238 +/- 0,059	4,017	0 ***
	Sampling period:Wet G.	-0,188 +/- 0,084	-2,247	0,025 *
	Rho	0,084 +/- 0,007	11,934	0 ***
CWM Nutrient	(Intercept)	2,703 +/- 0,383	7,064	0 ***
	Sampling period	0,076 +/- 0,029	2,608	0,009 **
	Wet G.	-0,177 +/- 0,027	-6,467	0 ***
	Sampling period:Wet G.	0,076 +/- 0,034	2,243	0,025 *
	Rho	-0,093 +/- 0,034	-2,712	0,007 **

CWM Temperature	(Intercept)	0,2 +/- 0,042	4,794	0 ***
	Sampling period	-0,005 +/- 0,012	-0,457	0,648 ns
	Wet G.	0,012 +/- 0,008	1,428	0,153 ns
	Sampling period:Wet G.	-0,011 +/- 0,014	-0,801	0,423 ns
	Rho	0,12 +/- 0,005	25,901	0 ***

Note: Stars indicates significance effects at the 0.05 alpha threshold. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, Ns = not significant.

Table B.3. Results of models for the effects of time interval between sampling period on the evolution of the plant community parameters for all the dataset. The parameters *Rho* and *Lambda* are spatial parameters accounting for spatial autocorrelation, respectively of the spatial lag effect in the dependent variable and the spatial error in the model residuals.

<i>Response variable</i>	<i>Term</i>	<i>Coefficient (Estimate +/- SE)</i>	<i>Z-value</i>	<i>P-value</i>
<i>Δ Species richness</i>	(Intercept)	75,505 +/- 17,338	4,355	0 ***
	Time interval	-0,295 +/- 0,063	-4,67	0 ***
	Latitude	-1,39 +/- 0,359	-3,875	0 ***
	Longitude	-0,833 +/- 0,276	-3,016	0,003 **
<i>Δ Species richness of insect-pollinated plants</i>	(Intercept)	145,772 +/- 33,476	4,355	0 ***
	Time interval	-0,552 +/- 0,122	-4,524	0 ***
	Latitude	-2,724 +/- 0,693	-3,933	0 ***
	Longitude	-1,909 +/- 0,534	-3,577	0 ***
<i>Δ Abundance of insect-pollinated plants</i>	(Intercept)	519,297 +/- 303,384	1,712	0,089 ns
	Time interval	1,368 +/- 1,105	1,238	0,217 ns
	Latitude	-12,998 +/- 6,276	-2,071	0,04 *
	Longitude	-9,15 +/- 4,835	-1,892	0,06 ns
<i>Δ VCS index</i>	(Intercept)	-0,178 +/- 2,42	-0,074	0,941 ns
	Time interval	0 +/- 0,009	-0,001	0,999 ns
	Latitude	-0,004 +/- 0,05	-0,081	0,935 ns
	Longitude	-0,087 +/- 0,039	-2,257	0,025 *
<i>Δ RRR index</i>	(Intercept)	0 +/- 0	-0,52	0,603 ns
	Time interval	0 +/- 0	0,204	0,839 ns
	Lambda	0,516 +/- 0,047	11,005	0 ***
<i>Δ CWM Moisture</i>	(Intercept)	4,269 +/- 8,402	0,508	0,612 ns
	Time interval	0,053 +/- 0,031	1,745	0,083 ns
	Latitude	-0,139 +/- 0,174	-0,8	0,425 ns
	Longitude	0,063 +/- 0,134	0,47	0,639 ns
<i>Δ CWM Light</i>	(Intercept)	0,232 +/- 0,471	0,492	0,623 ns
	Time interval	-0,004 +/- 0,011	-0,368	0,713 ns
<i>Δ CWM Nutrient</i>	(Intercept)	-30,906 +/- 9,204	-3,358	0,001 ***
	Time interval	0,062 +/- 0,034	1,848	0,066 ns
	Latitude	0,623 +/- 0,19	3,271	0,001 **
	Longitude	0,406 +/- 0,147	2,77	0,006 **
<i>Δ CWM Temperature</i>	(Intercept)	0,191 +/- 0,296	0,646	0,519 ns
	Time interval	-0,005 +/- 0,007	-0,77	0,441 ns
	Rho	0,277 +/- 0,061	4,541	0 ***

Note: Stars indicates significance effects at the 0.05 alpha threshold. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, Ns = not significant.

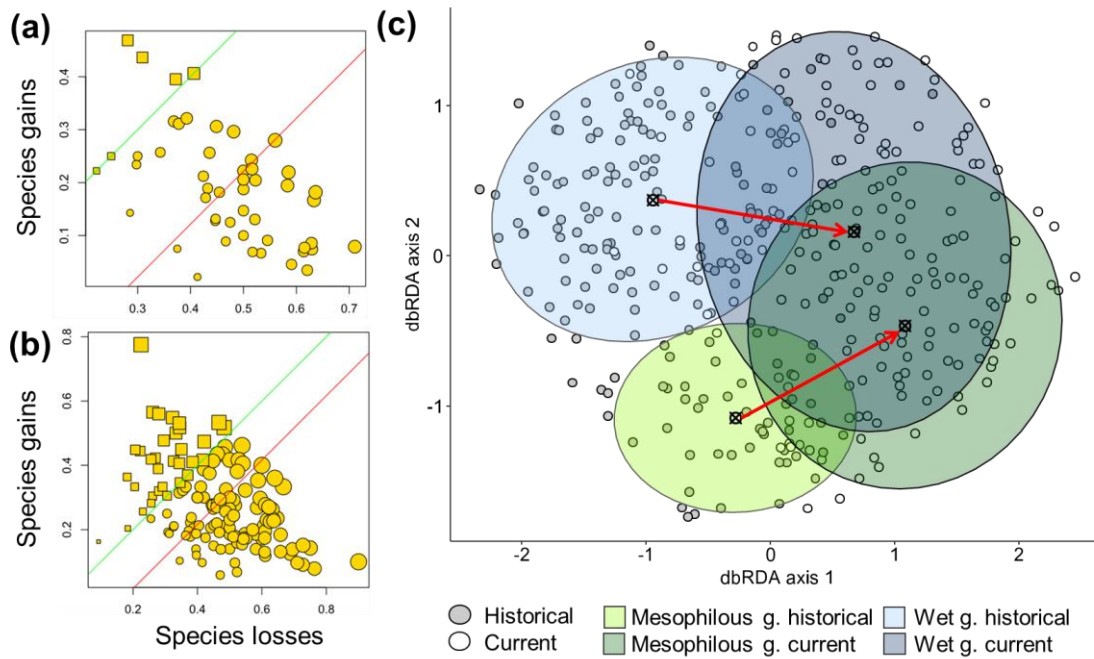


Figure A.2. B-C plots showing relative importance of species losses and species gains between each community of (a) mesophilic grasslands and (b) wet grasslands. The dominance of species losses and gains are respectively represented by circles and squares. The green line represents the theoretical positions of sites where gains would equal losses. The red line, parallel to the green line, indicates the overall tendency by passing through the centroids of all points. (c) Sorensen distance-based redundancy analysis (db-RDA) ordination plot showing changes in community composition constrained by a factor representing the two-sampling period and the historical grasslands types. the sampling period. Points represent individual sites (grey: historical, white current), ellipses indicates 80% confidence interval for groups (historical mesophilous and wet grasslands and their current resampling), and crosses mark group centroids. Red arrows connect centroids to highlight directional changes in community composition over time.

Table B.4.: Changes in occurrences of species of the dataset of grassland communities that remain grasslands between the two-sampling period (N=194). n indicates the total number of plots where species were present. Δn indicates the change in number of plots occupied between the two-sampling period (historical and current). 1,0 indicates the number of plots where species were historically present but currently absent; 0,1 the number of plots where species were currently present but historically absent; 0,0 the number of plots where species were absent in both sampling-period; 1,1 the number of plots where species were present in both sampling-period. χ^2 and P-value are results of McNemar's tests. Only species occurring in more than three plots are considered (n=181).

Species	n Hist.	n Curr.	Δn	1,0	0,1	0,0	1,1	χ^2	P value	Category
<i>Achillea millefolium</i>	21	13	-8	18	10	163	3	2,286	0,13	No change
<i>Achillea ptarmica</i>	4	3	-1	3	2	188	1	0,2	0,65	No change
<i>Agrostis canina</i>	85	10	-75	80	5	104	5	66,176	0	Loss
<i>Agrostis capillaris</i>	33	34	1	25	26	135	8	0,02	0,89	No change
<i>Agrostis stolonifera</i>	54	76	22	25	47	93	29	6,722	0,01	Gain
<i>Agrostis x murbeckii</i>	0	10	10	0	10	184	0	10	0	Gain
<i>Ajuga reptans</i>	49	21	-28	39	11	134	10	15,68	0	Loss
<i>Alopecurus bulbosus</i>	19	4	-15	16	1	174	3	13,235	0	Loss
<i>Alopecurus geniculatus</i>	9	10	1	9	10	175	0	0,053	0,82	No change
<i>Alopecurus pratensis</i>	16	34	18	7	25	153	9	10,125	0	Gain
<i>Anacamptis laxiflora</i>	14	2	-12	14	2	178	0	9	0	Loss
<i>Anacamptis morio</i>	6	0	-6	6	0	188	0	6	0,01	Loss
<i>Angelica sylvestris</i>	22	22	0	16	16	156	6	0	1	No change
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	147	111	-36	64	28	19	83	14,087	0	Loss
<i>Argentina anserina</i>	2	3	1	2	3	189	0	0,2	0,65	No change
<i>Arrhenatherum elatius</i>	7	19	12	7	19	168	0	5,538	0,02	Gain
<i>Bellis perennis</i>	37	5	-32	37	5	152	0	24,381	0	Loss
<i>Betonica officinalis</i>	10	0	-10	10	0	184	0	10	0	Loss
<i>Bistorta officinalis</i>	4	0	-4	4	0	190	0	4	0,05	Loss
<i>Briza media</i>	4	0	-4	4	0	190	0	4	0,05	Loss
<i>Bromus hordeaceus</i>	15	12	-3	14	11	168	1	0,36	0,55	No change
<i>Bromus racemosus</i>	40	22	-18	29	11	143	11	8,1	0	Loss
<i>Cardamine pratensis</i>	75	35	-40	57	17	102	18	21,622	0	Loss
<i>Carex divisa</i>	18	4	-14	15	1	175	3	12,25	0	Loss
<i>Carex echinata</i>	17	2	-15	16	1	176	1	13,235	0	Loss
<i>Carex hirta</i>	2	6	4	2	6	186	0	2	0,16	No change
<i>Carex laevigata</i>	21	3	-18	19	1	172	2	16,2	0	Loss
<i>Carex leporina</i>	62	32	-30	54	24	108	8	11,538	0	Loss
<i>Carex nigra</i>	17	4	-13	16	3	174	1	8,895	0	Loss
<i>Carex panicea</i>	12	2	-10	12	2	180	0	7,143	0,01	Loss
<i>Carex paniculata</i>	6	1	-5	6	1	187	0	3,571	0,06	No change
<i>Carex vesicaria</i>	2	3	1	0	1	191	2	1	0,32	No change
<i>Centaurea decipiens</i>	65	32	-33	52	19	110	13	15,338	0	Loss
<i>Cerastium fontanum</i>	72	38	-34	49	15	107	23	18,063	0	Loss
<i>Cerastium glomeratum</i>	0	16	16	0	16	178	0	16	0	Gain
<i>Cirsium arvense</i>	6	18	12	5	17	171	1	6,545	0,01	Gain
<i>Cirsium dissectum</i>	47	11	-36	44	8	139	3	24,923	0	Loss
<i>Cirsium palustre</i>	33	30	-3	24	21	140	9	0,2	0,65	No change
<i>Cirsium vulgare</i>	2	7	5	1	6	186	1	3,571	0,06	No change
<i>Conopodium majus</i>	20	3	-17	18	1	173	2	15,211	0	Loss
<i>Convolvulus arvensis</i>	1	6	5	0	5	188	1	5	0,03	Gain
<i>Convolvulus sepium</i>	3	26	23	3	26	165	0	18,241	0	Gain
<i>Crepis capillaris</i>	8	0	-8	8	0	186	0	8	0	Loss
<i>Cynosurus cristatus</i>	77	20	-57	67	10	107	10	42,195	0	Loss
<i>Cytisus scoparius</i>	3	3	0	3	3	188	0	0	1	No change
<i>Dactylis glomerata</i>	36	82	46	8	54	104	28	34,129	0	Gain
<i>Dactylorhiza maculata</i>	19	4	-15	19	4	171	0	9,783	0	Loss
<i>Danthonia decumbens</i>	8	2	-6	8	2	184	0	3,6	0,06	No change
<i>Daucus carota</i>	3	10	7	2	9	182	1	4,455	0,03	Gain
<i>Deschampsia cespitosa</i>	2	4	2	1	3	189	1	1	0,32	No change
<i>Eleocharis multicaulis</i>	4	0	-4	4	0	190	0	4	0,05	Loss

<i>Eleocharis palustris</i>	10	1	-9	10	1	183	0	7,364	0,01	Loss
<i>Elytrigia repens</i>	8	9	1	5	6	180	3	0,091	0,76	No change
<i>Epilobium hirsutum</i>	1	4	3	1	4	189	0	1,8	0,18	No change
<i>Epilobium palustre</i>	14	0	-14	14	0	180	0	14	0	Loss
<i>Epilobium tetragonum</i>	14	22	8	10	18	162	4	2,286	0,13	No change
<i>Equisetum arvense</i>	2	2	0	2	2	190	0	0	1	No change
<i>Equisetum fluviatile</i>	5	3	-2	5	3	186	0	0,5	0,48	No change
<i>Ervilia hirsuta</i>	5	10	5	5	10	179	0	1,667	0,2	No change
<i>Festuca ovina</i>	8	0	-8	8	0	186	0	8	0	Loss
<i>Festuca rubra</i>	58	30	-28	48	20	116	10	11,529	0	Loss
<i>Filipendula ulmaria</i>	14	7	-7	10	3	177	4	3,769	0,05	No change
<i>Galium aparine</i>	1	14	13	1	14	179	0	11,267	0	Gain
<i>Galium debile</i>	5	0	-5	5	0	189	0	5	0,03	Loss
<i>Galium mollugo</i>	8	4	-4	8	4	182	0	1,333	0,25	No change
<i>Galium palustre</i>	49	17	-32	43	11	134	6	18,963	0	Loss
<i>Gaudinia fragilis</i>	15	4	-11	13	2	177	2	8,067	0	Loss
<i>Geranium dissectum</i>	5	23	18	5	23	166	0	11,571	0	Gain
<i>Glyceria fluitans</i>	32	10	-22	30	8	154	2	12,737	0	Loss
<i>Heracleum sphondylium</i>	13	10	-3	10	7	174	3	0,529	0,47	No change
<i>Holcus lanatus</i>	170	173	3	20	23	1	150	0,209	0,65	No change
<i>Holcus mollis</i>	20	1	-19	19	0	174	1	19	0	Loss
<i>Hordeum secalinum</i>	16	16	0	5	5	173	11	0	1	No change
<i>Hyacinthoides nonscripta</i>	5	1	-4	5	1	188	0	2,667	0,1	No change
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	28	8	-20	24	4	162	4	14,286	0	Loss
<i>Hypochoeris radicata</i>	44	47	3	23	26	124	21	0,184	0,67	No change
<i>Iris pseudacorus</i>	7	2	-5	6	1	186	1	3,571	0,06	No change
<i>Jacobaea aquatica</i>	15	2	-13	14	1	178	1	11,267	0	Loss
<i>Jacobaea vulgaris</i>	6	7	1	5	6	182	1	0,091	0,76	No change
<i>Juncus acutiflorus</i>	105	67	-38	58	20	69	47	18,513	0	Loss
<i>Juncus bufonius</i>	6	6	0	6	6	182	0	0	1	No change
<i>Juncus conglomeratus</i>	37	25	-12	28	16	141	9	3,273	0,07	No change
<i>Juncus effusus</i>	66	60	-6	31	25	103	35	0,643	0,42	No change
<i>Juncus gerardii</i>	5	2	-3	5	2	187	0	1,286	0,26	No change
<i>Lathyrus nissolia</i>	2	3	1	2	3	189	0	0,2	0,65	No change
<i>Lathyrus pratensis</i>	9	4	-5	8	3	182	1	2,273	0,13	No change
<i>Leontodon hispidus</i>	9	3	-6	9	3	182	0	3	0,08	No change
<i>Leontodon saxatilis</i>	5	0	-5	5	0	189	0	5	0,03	Loss
<i>Leucanthemum vulgare</i>	35	18	-17	29	12	147	6	7,049	0,01	Loss
<i>Lolium arundinaceum</i>	6	50	44	2	46	142	4	40,333	0	Gain
<i>Lolium multiflorum</i>	11	7	-4	9	5	178	2	1,143	0,29	No change
<i>Lolium perenne</i>	61	43	-18	43	25	108	18	4,765	0,03	Loss
<i>Lolium pratense</i>	3	3	0	3	3	188	0	0	1	No change
<i>Lotus corniculatus</i>	18	19	1	14	15	161	4	0,034	0,85	No change
<i>Lotus pedunculatus</i>	112	56	-56	76	20	62	36	32,667	0	Loss
<i>Luzula campestris</i>	30	14	-16	26	10	154	4	7,111	0,01	Loss
<i>Luzula multiflora</i>	15	5	-10	15	5	174	0	5	0,03	Loss
<i>Lychnis flos cuculi</i>	86	37	-49	66	17	91	20	28,928	0	Loss
<i>Lycopus europaeus</i>	7	3	-4	7	3	184	0	1,6	0,21	No change
<i>Lysimachia nummularia</i>	8	3	-5	7	2	184	1	2,778	0,1	No change
<i>Lysimachia tenella</i>	4	0	-4	4	0	190	0	4	0,05	Loss
<i>Lysimachia vulgaris</i>	10	1	-9	10	1	183	0	7,364	0,01	Loss
<i>Lythrum salicaria</i>	5	6	1	5	6	183	0	0,091	0,76	No change
<i>Mentha aquatica</i>	10	8	-2	10	8	176	0	0,222	0,64	No change
<i>Mentha arvensis</i>	3	2	-1	3	2	189	0	0,2	0,65	No change
<i>Molinia caerulea</i>	13	3	-10	10	0	181	3	10	0	Loss
<i>Myosotis discolor</i>	7	1	-6	6	0	187	1	6	0,01	Loss
<i>Myosotis laxa</i>	4	7	3	4	7	183	0	0,818	0,37	No change
<i>Myosotis scorpioides</i>	65	5	-60	60	0	129	5	60	0	Loss
<i>Oenanthe crocata</i>	8	17	9	7	16	170	1	3,522	0,06	No change
<i>Oenanthe fistulosa</i>	9	17	8	6	14	171	3	3,2	0,07	No change
<i>Oenanthe peucedanifolia</i>	2	4	2	2	4	188	0	0,667	0,41	No change
<i>Oenanthe silaifolia</i>	26	7	-19	22	3	165	4	14,44	0	Loss
<i>Pedicularis sylvatica</i>	3	1	-2	3	1	190	0	1	0,32	No change
<i>Persicaria amphibia</i>	3	2	-1	2	1	190	1	0,333	0,56	No change
<i>Persicaria maculosa</i>	0	5	5	0	5	189	0	5	0,03	Gain

<i>Phalaris arundinacea</i>	1	9	8	1	9	184	0	6,4	0,01	Gain
<i>Phragmites australis</i>	3	2	-1	3	2	189	0	0,2	0,65	No change
<i>Pilosella officinarum</i>	3	1	-2	2	0	191	1	2	0,16	No change
<i>Plantago coronopus</i>	5	0	-5	5	0	189	0	5	0,03	Loss
<i>Plantago lanceolata</i>	99	71	-28	62	34	61	37	8,167	0	Loss
<i>Poa annua</i>	6	2	-4	6	2	186	0	2	0,16	No change
<i>Poa pratensis</i>	11	5	-6	10	4	179	1	2,571	0,11	No change
<i>Poa trivialis</i>	122	100	-22	54	32	40	68	5,628	0,02	Loss
<i>Potentilla erecta</i>	39	5	-34	37	3	152	2	28,9	0	Loss
<i>Potentilla reptans</i>	4	16	12	1	13	177	3	10,286	0	Gain
<i>Prunella vulgaris</i>	34	3	-31	34	3	157	0	25,973	0	Loss
<i>Pteridium aquilinum</i>	10	4	-6	10	4	180	0	2,571	0,11	No change
<i>Pulicaria dysenterica</i>	7	5	-2	7	5	182	0	0,333	0,56	No change
<i>Quercus robur</i>	7	21	14	7	21	166	0	7	0,01	Gain
<i>Quercus sp</i>	2	2	0	2	2	190	0	0	1	No change
<i>Ranunculus acris</i>	114	65	-49	67	18	62	47	28,247	0	Loss
<i>Ranunculus bulbosus</i>	3	3	0	3	3	188	0	0	1	No change
<i>Ranunculus flammula</i>	76	29	-47	60	13	105	16	30,26	0	Loss
<i>Ranunculus repens</i>	133	120	-13	38	25	36	95	2,683	0,1	No change
<i>Ranunculus sardous</i>	19	7	-12	16	4	171	3	7,2	0,01	Loss
<i>Rhinanthus minor</i>	19	1	-18	19	1	174	0	16,2	0	Loss
<i>Rubus gr fruticosus</i>	6	10	4	6	10	178	0	1	0,32	No change
<i>Rumex acetosa</i>	117	118	1	35	36	41	82	0,014	0,91	No change
<i>Rumex acetosella</i>	14	1	-13	14	1	179	0	11,267	0	Loss
<i>Rumex conglomeratus</i>	2	4	2	2	4	188	0	0,667	0,41	No change
<i>Rumex crispus</i>	23	54	31	11	42	129	12	18,132	0	Gain
<i>Rumex obtusifolius</i>	11	32	21	8	29	154	3	11,919	0	Gain
<i>Rumex x pratensis</i>	0	9	9	0	9	185	0	9	0	Gain
<i>Salix atrocinerea</i>	5	8	3	5	8	181	0	0,692	0,41	No change
<i>Salix aurita</i>	3	1	-2	3	1	190	0	1	0,32	No change
<i>Scorzonera humilis</i>	66	14	-52	57	5	123	9	43,613	0	Loss
<i>Scorzoneroides autumnalis</i>	14	9	-5	13	8	172	1	1,19	0,28	No change
<i>Scutellaria minor</i>	8	2	-6	8	2	184	0	3,6	0,06	No change
<i>Solanum dulcamara</i>	1	3	2	1	3	190	0	1	0,32	No change
<i>Sonchus asper</i>	4	9	5	4	9	181	0	1,923	0,17	No change
<i>Stellaria alsine</i>	19	6	-13	17	4	171	2	8,048	0	Loss
<i>Stellaria graminea</i>	33	44	11	23	34	127	10	2,123	0,15	No change
<i>Stellaria media</i>	5	0	-5	5	0	189	0	5	0,03	Loss
<i>Succisa pratensis</i>	32	0	-32	32	0	162	0	32	0	Loss
<i>Taraxacum sp</i>	33	51	18	21	39	122	12	5,4	0,02	Gain
<i>Thysselinum lancifolium</i>	13	4	-9	11	2	179	2	6,231	0,01	Loss
<i>Trifolium dubium</i>	53	18	-35	46	11	130	7	21,491	0	Loss
<i>Trifolium fragiferum</i>	9	0	-9	9	0	185	0	9	0	Loss
<i>Trifolium michelianum</i>	13	0	-13	13	0	181	0	13	0	Loss
<i>Trifolium pratense</i>	88	45	-43	67	24	82	21	20,319	0	Loss
<i>Trifolium repens</i>	107	56	-51	69	18	69	38	29,897	0	Loss
<i>Trifolium resupinatum</i>	9	1	-8	9	1	184	0	6,4	0,01	Loss
<i>Trifolium squamosum</i>	16	0	-16	16	0	178	0	16	0	Loss
<i>Triglochin maritima</i>	5	0	-5	5	0	189	0	5	0,03	Loss
<i>Trocdaris verticillatum</i>	58	10	-48	51	3	133	7	42,667	0	Loss
<i>Ulex europaeus</i>	3	1	-2	3	1	190	0	1	0,32	No change
<i>Urtica dioica</i>	2	22	20	2	22	170	0	16,667	0	Gain
<i>Valeriana officinalis</i>	3	1	-2	3	1	190	0	1	0,32	No change
<i>Veronica chamaedrys</i>	37	22	-15	23	8	149	14	7,258	0,01	Loss
<i>Veronica scutellata</i>	8	0	-8	8	0	186	0	8	0	Loss
<i>Veronica serpyllifolia</i>	4	0	-4	4	0	190	0	4	0,05	Loss
<i>Vicia angustifolia</i>	4	0	-4	4	0	190	0	4	0,05	Loss
<i>Vicia cracca</i>	10	4	-6	8	2	182	2	3,6	0,06	No change
<i>Vicia sativa</i>	6	9	3	5	8	180	1	0,692	0,41	No change
<i>Vicia sepium</i>	0	4	4	0	4	190	0	4	0,05	Gain
<i>Viola palustris</i>	7	0	-7	7	0	187	0	7	0,01	Loss
<i>Vulpia bromoides</i>	11	7	-4	11	7	176	0	0,889	0,35	No change
<i>Vulpia myuros</i>	5	0	-5	5	0	189	0	5	0,03	Loss
<i>Wahlenbergia hederacea</i>	7	0	-7	7	0	187	0	7	0,01	Loss

S.3. Matériel supplémentaire Chapitre 5 : Dark Diversity

S3.1. Diversité sombre: développement pratique

1.1. Méthodologies existantes

A. Conditions abiotiques

Description. Le postulat est que les espèces avec les mêmes exigences écologiques ont la capacité de s'établir dans des habitats similaires. Le filtrage du pool d'espèces avec les coefficients d'Ellenberg est utilisé dans la littérature ([Lewis et al., 2016](#) ; [De Bello et al., 2016](#)) comme proxy de la valence écologique des espèces.

Fonctionnement. Cette méthode utilise les coefficients d'Ellenberg ([Pärtel et al., 1996](#) ; [Ewald, 2003](#)) comme paramètres écologiques pour déterminer le pool d'espèces. Les coefficients d'Ellenberg ont récemment été normalisés à l'échelle de l'Europe par [Tichy et al. \(2023\)](#) et sont [téléchargeables ici](#).

Utilisation. Cette méthode considère donc qu'une espèce fait partie de la diversité sombre si l'espèce absente partage des conditions écologiques similaires avec les espèces observées mais elle ne prend pas en compte la capacité d'établissement. Par la suite, elle a donc été utilisée en méthode "témoin" pour valider d'autres stratégies d'identification de la diversité sombre avec des méthodes de co-occurrences (détaillées ci-après, [Lewis et al., 2016](#) ; [De Bello et al., 2016](#)). Elle est plus adaptée aux habitats avec une forte hétérogénéité (e.g. gradients de succession) et est donc efficace sur différents types d'habitats à grandes échelles ([Pärtel, 1996](#)).

B. Ordinations non-contraintes

Description. La méthode dite UNO pour "UNconstrained Ordination" ([Brown et al., 2019](#)) est une approche multivariée développée pour prédire la présence potentielle d'espèces dans la diversité sombre.

Fonctionnement. Cette méthode utilise deux jeux de données, l'un pour la calibration, l'autre pour les prédictions. Il est possible d'utiliser les abondances des espèces et il est par conséquent possible de prédire des abondances.

Utilisation. A petite échelle, cette méthode est plus performante que les autres stratégies et fournit de meilleures prédictions que la méthode de Beals (détaillée dans "méthodes de co-occurrences"). Cette méthode n'est cependant que peu utilisée et citée dans la littérature mais son potentiel a été relevé par d'autres auteurs travaillant sur le développement de techniques pour la diversité sombre ([Carmona & Pärtel, 2021](#)). (Possibilité d'utilisation sur R et sur le logiciel CANOCO).

Avantages. Bien que cette méthode n'ait pas encore été valorisée dans les études de diversité sombre, plusieurs avantages ont d'ores et déjà été soulevés :

Les prédictions sont meilleures qu'avec le lissage de Beals ou sont équivalentes sur des petites échelles,

Cette méthode peut aussi gérer des ensembles de données plus petits que les données nécessaires avec Beals,

UNO a tendance à prédire les espèces moins fréquentes (utiles pour intégrer ou non les espèces rares dans la diversité sombre),

Il est possible d'utiliser les abondances et par conséquent de prédire des abondances,

La méthode prend en compte : l'hétérogénéité présumée de la base de données, la réponse unimodale des espèces le long des axes de variations écologiques ([Legendre & Legendre, 2012](#)) et l'inadéquation de l'analyse des correspondances sans tendance (maximum 4 axes).

III. C- Surveillance régionale

Description. Il s'agit d'une méthode in-situ avec des échantillonnages extensifs des habitats au sein d'une région donnée dans le but de déterminer le pool d'espèces. Cela induit du dire d'experts ([Jimenez-Alfaro et al., 2018](#) ; [Sadlo et al., 2007](#) ; [Dupré, 2000](#)).

Utilisation. Cela fournit une base de données conséquentes et très informatives d'une zone d'étude. Malgré tout, cela est fastidieux et difficilement répliquable lors de l'analyse d'une autre zone.

III. D- Biomodélisation

Description. Les modèles (joint) de distribution des espèces, appelés (J)SDM, font des calculs basés sur la base des exigences environnementales des sites occupés par une espèce. Ce sont donc les conditions environnementales qui déterminent la probabilité de présence de l'espèce ([Guisan & Thuiller, 2005](#) ; [Karger et al., 2016](#)).

Fonctionnement. Cela implique différentes techniques de biomodélisation (GAM, GLM, ...) dont le choix est déterminant ([Guisan & Thuiller, 2005](#) ; [Elith & Leathwick, 2009](#)). Ces méthodes complexes utilisent l'ensemble de la matrice d'incidence et permettent de s'extraire du fonctionnement par paires comme c'est le cas avec les méthodes de co-occurrences. Les prédicteurs utilisés sont des variables telles que les températures mensuelles moyennes, maximales ou minimales, les précipitations, et autres variables climatiques par exemple.

Plusieurs éléments sont à prendre en compte pour faire tourner les modèles ([Guisan & Thuiller, 2005](#)) :

Critères de fitness pour sélectionner les observations d'espèces à utiliser :

- Pour les espèces absentes : observer les différents types d'erreurs pour différencier de la réelle diversité sombre,
- Faire un test correct de détectabilité pour les espèces à faible détectabilité (rares ou peu renseignées),
- Dans le cas des espèces invasives, il est préférable de créer les modèles dans les zones d'origine de l'espèce
- Il est préférable, de façon générale, d'éviter les prédicteurs indirects.

Note. Les occurrences des espèces compétitrices ou facilitatrices d'une espèce absente peuvent être utilisées comme variables prédictives. C'est cela qui a inspiré la loi hypergéométrique (méthode de co-occurrences). Dans le cas d'un échantillonnage aléatoire stratifié, cette méthode s'y prête bien.

III. E- Méthodes de co-occurrences

Les méthodes de co-occurrences ont pour postulat qu'une espèce est dite absente si habituellement elle est co-occurrence avec les espèces observées de la communauté focale. Par conséquent, l'hypothèse sous-jacente est qu'il y a une structuration écologique par l'environnement ou par les communautés.

Méthode	Références
Lissage de Beals	Beals, 1984 ; McCune, 1994 ; De Caceres & Legendre, 2008
Méthode d'adéquation à l'habitat	Munzbergova & Herben, 2004
Correction de Favorabilité	Real et al., 2006 ; Real et al., 2017
Loi hypergéométrique	Veech, 2013 ; Carmona & Pärtel, 2021

NB : Chacune de ces méthodes sera plus détaillée dans leur section correspondante dans la partie suivante "mises en application".

1.2. Mises en applications des méthodes de co-occurrences

3.2.1. 0. Pré-requis

i. Jeu de données

Les calculs de la diversité sombre requièrent différents packages pour leur bon fonctionnement et leurs affichages graphiques prévus dans le présent document :

```
library(DarkDiv)
library(vegan)
library(ggplot2)
```

Pour illustrer les sorties des différentes méthodes et fonctions, un jeu de données prairies a été utilisé, il est constitué de 659 relevés en lignes et de 371 espèces en colonnes (voir extrait ci-dessous). Les valeurs correspondent aux abondances (recouvrements moyens exprimés par les médianes de classes de l'indice Braun-Blanquet ([selon Dufrêne, 1998](#))).

	Achillea millefolium	Achillea ptarmica	Agrostis canina	Agrostis capillaris	Agrostis stolonifera
CT1C-4	0	0	0	0	0.0
19C	0	0	0	0	0.0
GAD161P	0	0	0	0	0.0
P199	0	0	0	0	0.0
CTnew3	0	0	0	0	0.0
Jau_R66	0	0	0	0	2.5

Les méthodes de co-occurrences d'espèces fonctionnent avec les occurrences, il est donc nécessaire de transformer les abondances en occurrences (présence = 1, absence = 0) :

```
data_pa <- vegan::decostand(data, "pa")
```

ii. Package "DarkDiv"

Ce package ne contient qu'une unique fonction s'écrivant comme suit :

```
DarkDiv(x, r = x, method = "Hypergeometric", limit = "min", const = 0.01, removeAbsent = T, wa = F, weights = NULL)
```

Cette fonction prend en charge les méthodes suivantes :

1. Adéquation de l'habitat, soit le lissage de beals corrigé au sens de [Munzbergova & Herben, 2004](#) (`method = "RawBeals"` ou `method = "TresholdBeals"`), dont l'argument `limit = "quantile", "min", "const"` or `"outlier"` détermine la façon d'appliquer le seuil fournit par l'argument `const` (par défaut `const = 0.01`)
2. Correction de Favorabilité (`method= "Favorability"`)
3. Loi hypergéométrique (`method = "Hypergeometric"`).

La fonction fournit une liste comprenant les quatre **matrices** suivantes :

1. `$indication` : matrice "espèces x espèces" avec les valeurs indicatrices des paires d'espèces
2. `$Allprobs` : matrice "sites x espèces" avec la probabilité d'être dans la diversité sombre pour tous les sites (sans prise en compte de l'occurrence de l'espèce dans la communauté).
3. `$Dark` : matrice "sites x espèces" avec la probabilité d'être dans la diversité sombre pour les sites inoccupés (NA pour les sites occupés).
4. `$Pool` : matrice "sites x espèces" avec la probabilité d'être dans la diversité sombre pour les sites inoccupés (1 pour les sites occupés).

NB : pour la méthode `method = "TresholdBeals"`, le seuil d'intégration dans la `DarkDiv` est déjà implémenté donc la fonction renvoi une matrice binaire.

3.2.2. 1- Lissage de Beals ([1984](#))

Description. Le lissage de Beals évalue la probabilité d'occurrence d'une espèce cible sur un site donné, sur la base de ses occurrences conjointes avec les espèces observées dans le jeu de données. Initialement appelé "*Sociological Favorability Index*" par [Beals \(1984\)](#), la méthode a été renommée "*Beals's smoothing*" par [McCune en 1994](#).

Fonctionnement. La formule a été incluse dans le package *vegan* de [Oksanen et al. \(2022\)](#). Elle inclue toutes les espèces dans la sommation et correspond donc à la probabilité d'occurrences des espèces. Elle est souvent utilisée dans le but de déterminer le pool d'espèces. Ce lissage permet de simplifier la structure multivariée du tableau et conduit à une augmentation de la proportion de variance expliquée dans les analyses non canoniques ([McCune, 1994](#)). Il est possible de mettre une communauté focale et d'estimer son pool d'espèces

possibles avec la mise en lien d'un jeu de données de référence telle une base phytosociologique ("*beals smoothing revisited*", [De Caceres & Legendre, 2008](#)). Cette dernière variante permet d'affiner les prédictions qui peuvent différer de l'étalonnage et intègre donc la théorie des métapopulations.

Avantages. Cette transformation des données vise à éliminer les "zéros excessifs" dans les données d'occurrences ([Beals, 1984](#)). Cette méthode s'affranchit du problème des double zéros, il n'est ici pas nécessaire de déterminer s'ils témoignent d'une similarité (symétrique) ou non (asymétrique). Beals est donc efficace sur des données bruitées (bruit dans la structure écologique dû aux lacunes d'espèces à cause des dynamiques spatiales et temporelles).

Inconvénients. Les résultats sont très sensibles à la fréquence des espèces (forte corrélation positive) ce qui a un impact sur les espèces rares (*i.e.* beaucoup d'absences et peu de présences). Les espèces rares peuvent alors avoir les mêmes effets que des espèces aléatoires ([De Bello et al., 2016](#)). La variante avec base de référence est encline au problème soulevé par [Oksanen et al. \(2022\)](#) : trop de régularisation du jeu de données et problème pour les occurrences réelles (*cf.* description de la fonction *beals()*).

Usages. [Carmona & Pärtel \(2021\)](#) indiquent que le lissage de beals est à privilégier pour prédire l'arrivée d'espèces mais [Brown et al. \(2019\)](#) ont montré qu'il y a une limite prédictive liée à la fréquence des espèces. Par conséquent, la méthode est à éviter lorsque les objectifs sont de quantifier et tester la significativité de la variation spatiale et/ou temporelle des communautés ([De Caceres & Legendre, 2008](#)). En termes techniques, il est possible de compenser le "problème" de la structure écologique avec la taille du relevé. Ainsi pour en limiter l'effet, il faut *a minima* 40 relevés et plus de 10 espèces ([Ewald, 2002](#)).

Le lissage de Beals original (1984) ne peut être calculé qu'avec le package *vegan* (pour les paramètres de la fonction, voir : [Oksanen et al., 2022](#)).

NB : il est possible d'utiliser les abondances et un jeu de données de référence dans cette fonction qui prend aussi en charge le lissage de beals adapté (voir méthode "adéquation de l'habitat").

```
library(vegan)
```

```
b84<-vegan::beals(data_pa, type=0, include=T)
```

```
# Le résultat est fourni sous forme de matrice
```

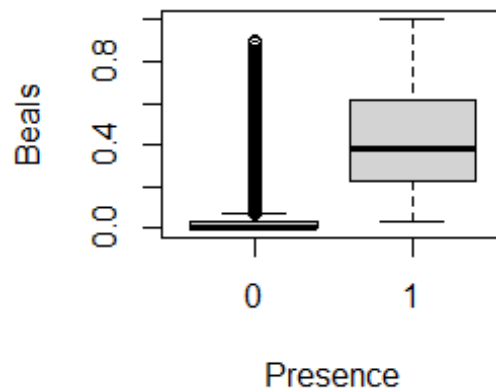
```
# pour l'ensemble des espèces pour chacun des relevés,
```

```
# indépendamment de leur occurrence.
```

	Achillea millefolium	Achillea ptarmica	Agrostis canina	Agrostis capillaris	Agrostis stolonifera
CT1C-4	0.3787214	0.0318879	0.1340778	0.1085107	0.1152241
19C	0.0812414	0.1438768	0.2402285	0.0480166	0.3604295
GAD161P	0.2607720	0.0520544	0.2894980	0.1113906	0.1818790
P199	0.0982705	0.1327018	0.2636249	0.0511003	0.1917836
CTnew3	0.3173574	0.0174951	0.0980949	0.1066474	0.0939423
Jau_R66	0.2096407	0.1112770	0.2668373	0.0790439	0.3526830

```
##possibilité de représentation des probabilités obtenues
```

```
boxplot(as.vector(b84) ~ unlist(data_pa), xlab="Presence", ylab="Beals")
```



Cette représentation initie la démarche du lissage des valeurs selon l'occurrence réelle des espèces amenée ci-après, qui supprime les valeurs de probabilités basses, en deçà d'un seuil adapté à l'occurrence réelle de l'espèce.

3.2.3. 2- Méthode d'adéquation à l'habitat ([Munzbergova & Herben, 2004](#))

Description. Cette méthode permet d'identifier les habitats appropriés mais inoccupés grâce aux patterns de co-occurrences d'espèces.

Fonctionnement. L'équation permet d'inclure toutes les espèces dans la sommation. Cette méthode correspond au lissage de beals (1984) par validation croisée pour les espèces. Pour les sites inoccupés, la probabilité de diversité sombre doit être supérieure au seuil minimal obtenu dans les sites occupés. L'indice de beals fonctionne alors comme un test de validation. Le seuil minimal d'inclusion dans la diversité sombre peut être modulé (souvent supérieur à 5% de la distribution des indices de beals obtenus dans les sites occupés de l'espèce, graphique explicatif in [Lewis et al., 2016](#)). Il y a par conséquent un seuil adapté à chaque espèce.

Avantages. Cette méthode est moins sensible à la fréquence des espèces et permet de faire des prédictions. L'intégration de la présence réelle de l'espèce cible en tant que seuil permet d'identifier les habitats appropriés mais inoccupés de façon plus fiable écologiquement. Cette méthode supprime le biais inhérent aux patterns de co-occurrences (Ulrich & Gotelli, 2007).

Inconvénients. La méthode est certes plus indépendante de la fréquence des espèces que la formule de beals originale mais elle ne fournit pas de probabilité lors de l'utilisation du package "vegan" (plus d'étapes nécessaire pour avoir la probabilité mais l'opération possible avec le package "darkdiv"). Elle tend également à retenir la valeur observée comme prédiction lorsque l'espèce est très peu courante.

Cette méthode peut être approchée par deux packages : vegan et darkdiv. Dans le cas du package vegan, il s'agit de mettre l'argument `include =FALSE`.

```
library(vegan)
b04<-vegan::beals(data_pa, type=0, include=F)
# Le résultat est fourni sous forme de matrice,
# pour l'ensemble des espèces pour chacun des relevés,
# indépendamment de leur occurrence.
```

Avec le package "DarkDiv", sans seuil spécifique :

```
library(DarkDiv)
b04<-DarkDiv(data_pa, method = "RawBeals")
p.b04<-b04$Dark
```

	Achillea millefolium	Achillea ptarmica	Agrostis canina	Agrostis capillaris	Agrostis stolonifera
CT1C-4	0.3787214	0.0318879	0.1340778	0.1085107	0.1152241
19C	0.0812414	0.1438768	0.2402285	0.0480166	0.3604295
GAD161P	0.2607720	0.0520544	0.2894980	0.1113906	0.1818790
P199	0.0982705	0.1327018	0.2636249	0.0511003	0.1917836
CTnew3	0.3173574	0.0174951	0.0980949	0.1066474	0.0939423
Jau_R66	0.2096407	0.1112770	0.2668373	0.0790439	NA

NB : L'utilisation de l'un ou l'autre package fournit les mêmes résultats : `identical(b04, b04$AllProbs) = TRUE`

Avec le package DarkDiv et un seuil de 5% :

```
b04<-DarkDiv::DarkDiv(data_pa, method = "ThresholdBeals", limit="quantile",
const=0.05)
p.05_b04<-as.data.frame(b04$Dark)
```

Par cette méthode, la fonction renvoie une matrice avec des "NA" lorsque l'espèce était réellement présente et **0** ou **1** lorsque, dans les communautés focales où elle est absente, sa probabilité d'appartenir à la diversité sombre est supérieure aux **5%** de la distribution des valeurs obtenues dans les sites occupés.

	Achillea millefolium	Achillea ptarmica	Agrostis canina	Agrostis capillaris	Agrostis stolonifera
CT1C-4	1	0	0	1	0
19C	0	1	1	0	1
GAD161P	0	0	1	1	1
P199	0	1	1	0	1
CTnew3	1	0	0	1	0
Jau_R66	0	0	1	0	NA

Le problème de cette sortie est qu'elle ne fournit pas les probabilités (seulement une valeur binaire d'occurrence dans la diversité sombre). Il est possible d'obtenir cette même matrice en conservant les probabilités d'appartenir à la diversité sombre de manière un peu détournée en utilisant la matrice "\$AllProbs" de la liste de sortie de la fonction DarkDiv (L'appendix R de la publication de Lewis *et al.*, 2016 en a donné les solutions codées).

```
b04<-DarkDiv::DarkDiv(data_pa, method = "RawBeals")
p_b04<-b04$AllProbs

#matrice de proba pour les sites occupés
M_OCC_b04<-data.frame(matrix(NA, ncol = ncol(data_pa), nrow = nrow(data_pa)))
for(i in 1:ncol(M_OCC_b04)){
  M_OCC_b04[,i]<-ifelse(data_pa[,i]> 0, b04$AllProbs[,i], NA)
  names(M_OCC_b04)<-names(data_pa)
  row.names(M_OCC_b04)<-row.names(data_pa)}
#retrait du 5th percentile
T.05_b04=matrix(NA, ncol = ncol(data_pa), nrow=nrow(data_pa))
for(i in 1:ncol(M_OCC_b04)){
  T.05_b04[,i]<-quantile(M_OCC_b04[,i], probs=5/100, na.rm=T)
```

```
names(T.05_b04)<-names(data_pa)}

p.05_b04=data.frame(matrix(NA, ncol = ncol(data_pa), nrow = nrow(data_pa)))
for(i in 1:ncol(b04$Dark)){
  p.05_b04[,i]<-ifelse(b04$Dark[,i]> T.05_b04[,i],p_b04[,i], NA)
  names(p.05_b04)<-names(data_pa)
  row.names(p.05_b04)<-row.names(data_pa)
}
```

	Achillea millefolium	Achillea ptarmica	Agrostis canina	Agrostis capillaris	Agrostis stolonifera
CT1C-4	0.3787214	NA	NA	0.1085107	NA
19C	NA	0.1438768	0.2402285	NA	0.3604295
GAD161P	NA	NA	0.2894980	0.1113906	0.1818790
P199	NA	0.1327018	0.2636249	NA	0.1917836
CTnew3	0.3173574	NA	NA	0.1066474	NA
Jau_R66	NA	NA	0.2668373	NA	NA

3.2.4. 3- Correction de favorabilité ([Real et al., 2006](#))

Description. Cette correction est basée sur des régressions logistiques et est utilisée aussi dans les cas de modèles de distribution d'espèces (SDM) ([Real et al., 2006](#) ; [Real et al., 2017](#)).

Fonctionnement. Cette méthode fournit une fonction de favorabilité environnementale peu affectée par la fréquence des espèces. C'est une alternative inexplorée pour obtenir des indicateurs purs de la distribution des espèces, indépendamment de leurs occurrences dans les jeux de données. La correction appliquée correspond à la transformation des indices de probabilités d'occurrences, hérités du lissage de beals modifié (formule de 2004), en valeurs de favorabilité ([Carmona & Pärtel, 2021](#)).

Avantages. Cette méthode est moins affectée par la fréquence des espèces. La dépendance restante observée résulte de l'intégration du lissage de beals dans la formule. Cette méthode corrige le biais des fréquences, principal problème observé avec le lissage de beals (mais tend à prédire des probabilités faibles pour les espèces avec peu d'informations).

Inconvénients. La méthode attribue une probabilité nulle aux espèces sans pattern de co-occurrences (*i.e.* aucune des espèces échantillonnées ne cohabitent avec elles). Un biais est aussi observé pour les espèces rares (probabilité faible, problème aussi hérité de l'utilisation du lissage de beals).

```
Fav<-DarkDiv::DarkDiv(data_pa, method = "Favorability")
p_Fav<-as.data.frame(Fav$Dark)
```

3.2.5. 4. Loi hypergéométrique (Carmona & Pärtel, 2021)

Description. La loi hypergéométrique donne la probabilité qu'une espèce soit retrouvée dans un site par rapport aux attentes aléatoires (selon un certain de degré de différenciation dit valeur indicatrice) ([Veech, 2013](#)).

Fonctionnement. Cette méthode est basée sur la déviation des modèles de co-occurrences observés par rapport à une attente nulle de co-occurrences aléatoires pour estimer la probabilité d'être dans la diversité sombre (au lieu de corriger la fréquence avec des transformations *post-hoc*). Le fonctionnement point par point est détaillé dans la publication de [Carmona & Pärtel, \(2021\)](#). Les résultats fournis peuvent aussi être graphiquement rendus avec le travail de [Griffith *et al.*, \(2016\)](#).

Avantages. Cette méthode peut être utilisée avec les abondances relatives ([Ulrich & Gotelli, 2010](#)). Sa formule permet de réduire les erreurs de type I ([Ulrich & Gotelli, 2007](#)) car les modèles sans randomisation permettent de réduire les biais ([Veech, 2013](#)). Autre point déterminant, la probabilité donnée à chaque espèce manquante permet de différencier son absence réelle de la communauté focale (probabilité proche de 0) ou bien si il y a un manque d'information à son sujet (probabilité environ égale à 0.5) ([Carmona & Pärtel, 2021](#)).

Inconvénients. [Arita \(2016\)](#) précise que la méthode n'est pas à proprement dit "nouvelle" car elle est identique dans le fonctionnement au test exact de Fisher et plus largement, son approche par paire a déjà été énoncée dans la littérature ([Forbes, 1909](#)). Un problème plus technique réside en l'absence de seuils et d'inclusion dans la diversité sombre (même si certains, ou des méthodes, ont déjà été proposés pour constituer le pool de diversité sombre : [Carmona & Pärtel, 2021](#) ; [Dalle Fratte *et al.*, 2023](#)). Les probabilités extrêmes sont faciles à différencier mais les probabilités moyennes (0,5) sont floues, il y a la nécessité de tester dans des cas plus appliqués.

```
HG<-DarkDiv::DarkDiv(data_pa, method = "Hypergeometric")
p_HG<-as.data.frame(HG$Dark)
ind_HG<-HG$indication
```

Cette méthode peut également fonctionner en prenant en compte les abondances relatives (pondération de la force d'association "Standardized Effect Sizes" par un facteur compris entre 0 et 1, d'où l'utilisation de l'abondance relative).

```
data <- vegan::decostand(data, "total")
ab.HG<-DarkDiv::DarkDiv(data, method = "Hypergeometric")
ab.p_HG<-as.data.frame(ab.HG$Dark)
```

Un second package propose l'étude des patterns de co-occurrence et a été développé pour la méthode hypergéométrique. Les résultats obtenus peuvent être analysés graphiquement avec le package "cooccur" ([Griffith *et al.*, 2016](#)).

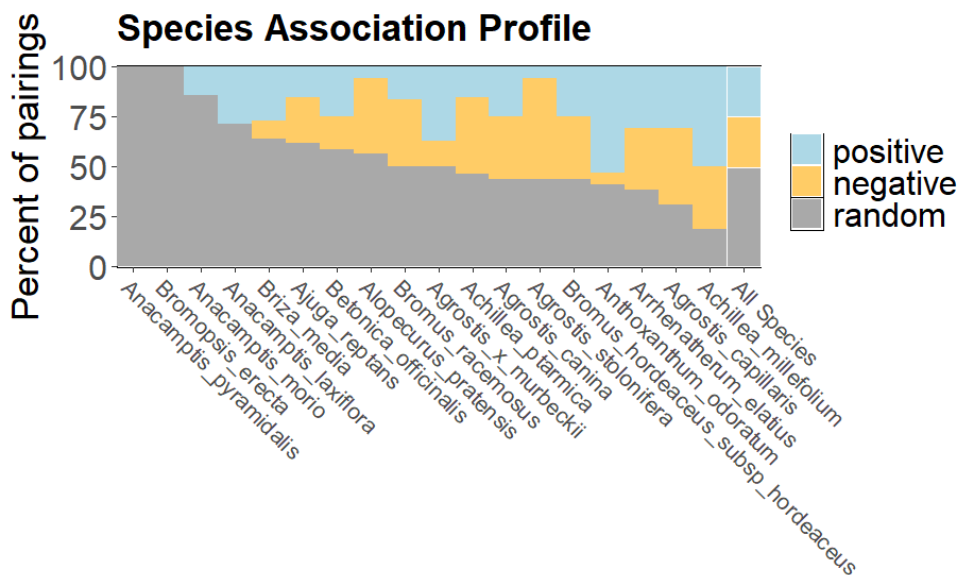
Pour plus de détails sur les arguments à implémenter dans ce package, se référer à sa description sur le [CRAN.R-project](#).

```
library(cooccur)
#intègre les données sous forme d'une matrice :
# sites en colonnes, espèces en lignes
#dans notre cas, il est nécessaire de transformer :
matrix_cooccur<-as.matrix(t(data_pa[,1:20]))
#NB : L'exemple suivant n'a été exécuté que sur les 20 premières colonnes.

cooccur<-cooccur(mat=matrix_cooccur, thresh = TRUE,
  spp_names = TRUE, true_rand_classifier = 0.1,
```

```

prob = "hyper", site_mask = NULL, only_effects = FALSE,
eff_standard = TRUE, eff_matrix = FALSE)
#toutes Les informations obtenues sont quantifiables avec Le résumé :
summary(cooccur)
pair.profile(cooccur)
    
```

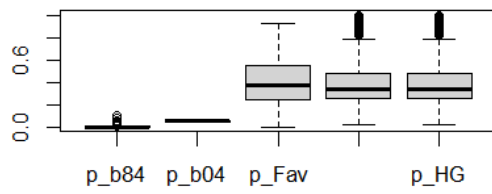
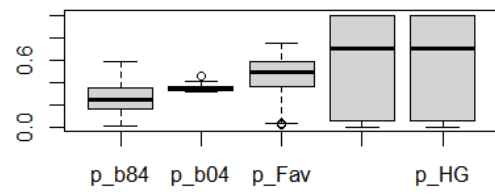
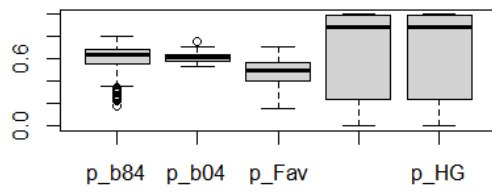
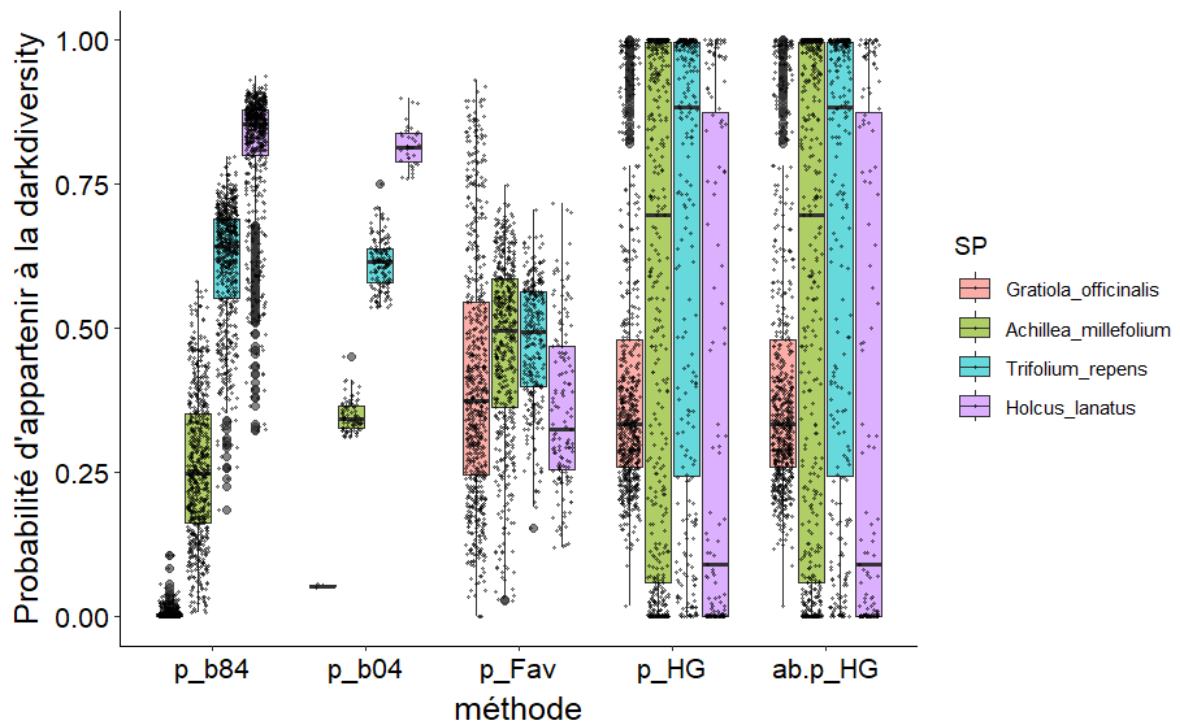
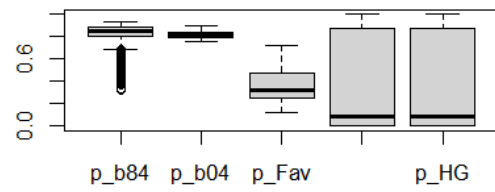


3.2.6. 5- Approches graphiques

Un des points différenciant les différentes méthodes utilisant les patterns de co-occurrences, leur dépendance à la fréquence d’occurrence des espèces apparaît un point phare pour leur développement et originalité technique.

La comparaison graphique sur quatre espèces aux fréquences d’occurrences différentes répertoriées dans le tableau suivant :

Espèces	Fréquence d’occurrence	% d’occ. in the data
<i>Gratiola officinalis</i>	3	0.5%
<i>Achillea millefolium</i>	141	24%
<i>Trifolium repens</i>	362	60%
<i>Holcus lanatus</i>	497	83%

Gratiola_officinalis, nb_occ=3**Achillea_millefolium, nb_occ=141****Trifolium_repens, nb_occ=362****Holcus_lanatus, nb_occ=497**

3.2. Appendix A : Publication.

Ci-après se trouvent les annexes de la publication « *Dark diversity and habitat conservation status: Two sides of the same coin for conservation and restoration?* » publiée dans le journal *Ecological Indicators*.

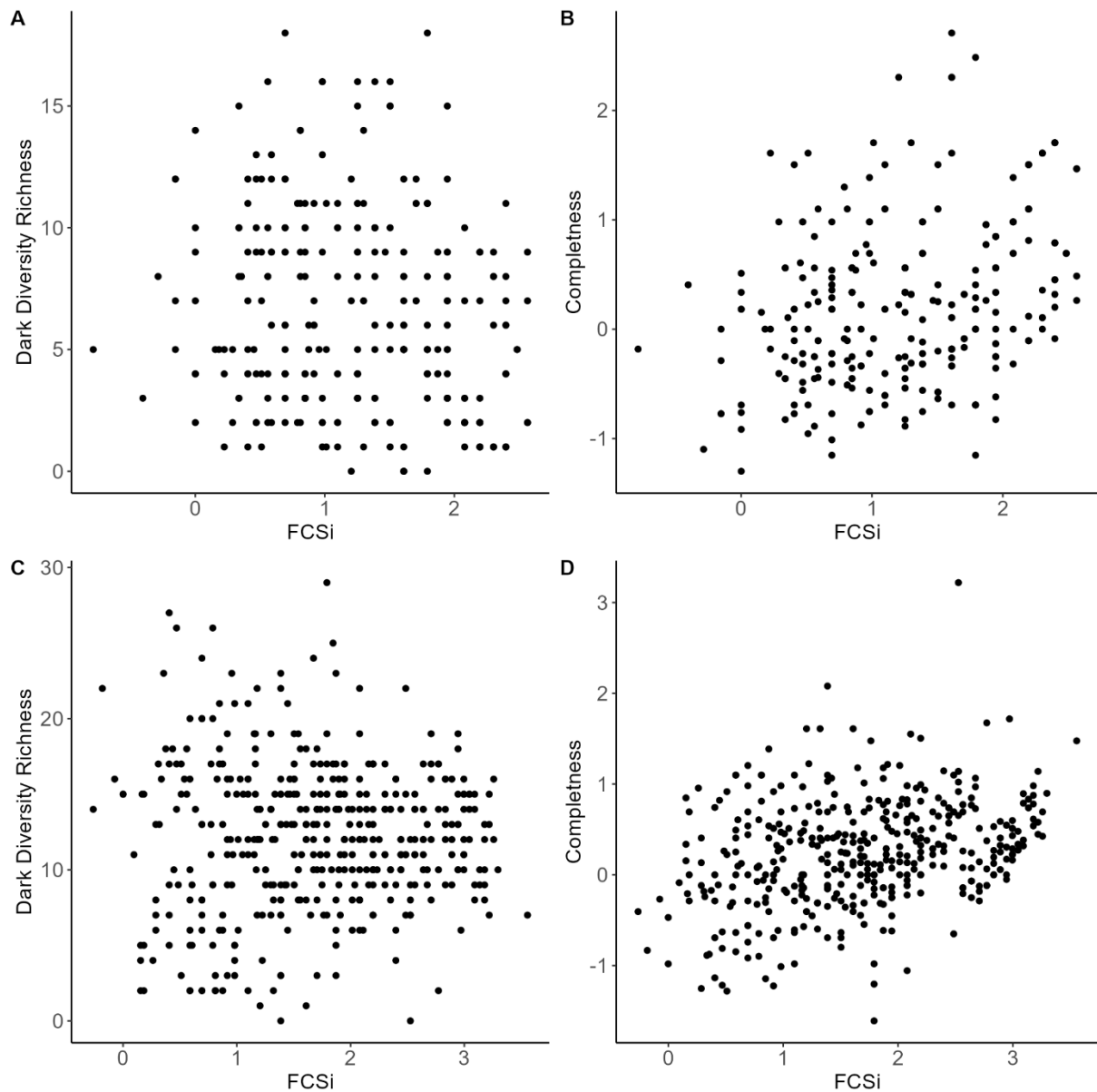


Figure S1- Relationship between the observed conservation status (FCS_i) and dark diversity richness (first column) and completeness (second column) in heathland (first row) and grassland (second row).

S3.3. Appendix B : Compléments d'analyses

- i. Réflexion méthodologique : Quand filtrer les espèces typiques ? Avant ou après le calcul de la diversité sombre ?

Les tests ont montré qu'inclure les espèces non-typiques dans les matrices de cooccurrence affaiblissait la fiabilité des prédictions pour les espèces typiques. Cette observation est l'une des limites de l'usage des patrons de co-occurrences comme indicateur des interactions écologiques (Blanchet *et al.*, 2020). En effet, des interactions multiples entre espèces peuvent affaiblir les forces d'associations (Blanchet *et al.*, 2020).

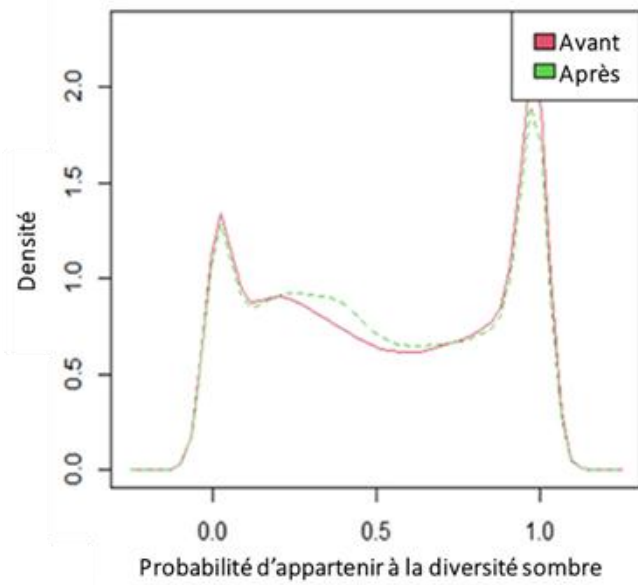


Figure: Densité des probabilités d'appartenir à la diversité sombre des espèces typiques lorsque la filtration par le pool d'espèces spécifique à l'habitat est réalisée en amont (ligne rouge continue) ou après (ligne verte pointillée) le calcul de la diversité sombre avec la méthode hypergéométrique.

Dans notre cas, avec l'inclusion des espèces non-typiques, davantage d'espèces typiques ont une probabilité proche de 0,5 (*i.e.* zone d'incertitude ou d'absence de patterns de co-occurrences ; Figure 5.1). Le filtrage après calcul permet cependant de conserver les informations relatives aux espèces non-typiques (pouvant refléter la dégradation future potentielle de l'habitat par exemple). En revanche, l'exclusion préalable des espèces non-typiques permet d'augmenter le nombre d'espèces typiques prédites dans la diversité sombre (probabilité proche de 1). D'un point de vue de la conservation, cela donne une indication sur le potentiel « maximisé » du site. Il s'agit ici d'un choix pratique qui peut cependant être adapté selon la question posée.

ii. Compléments

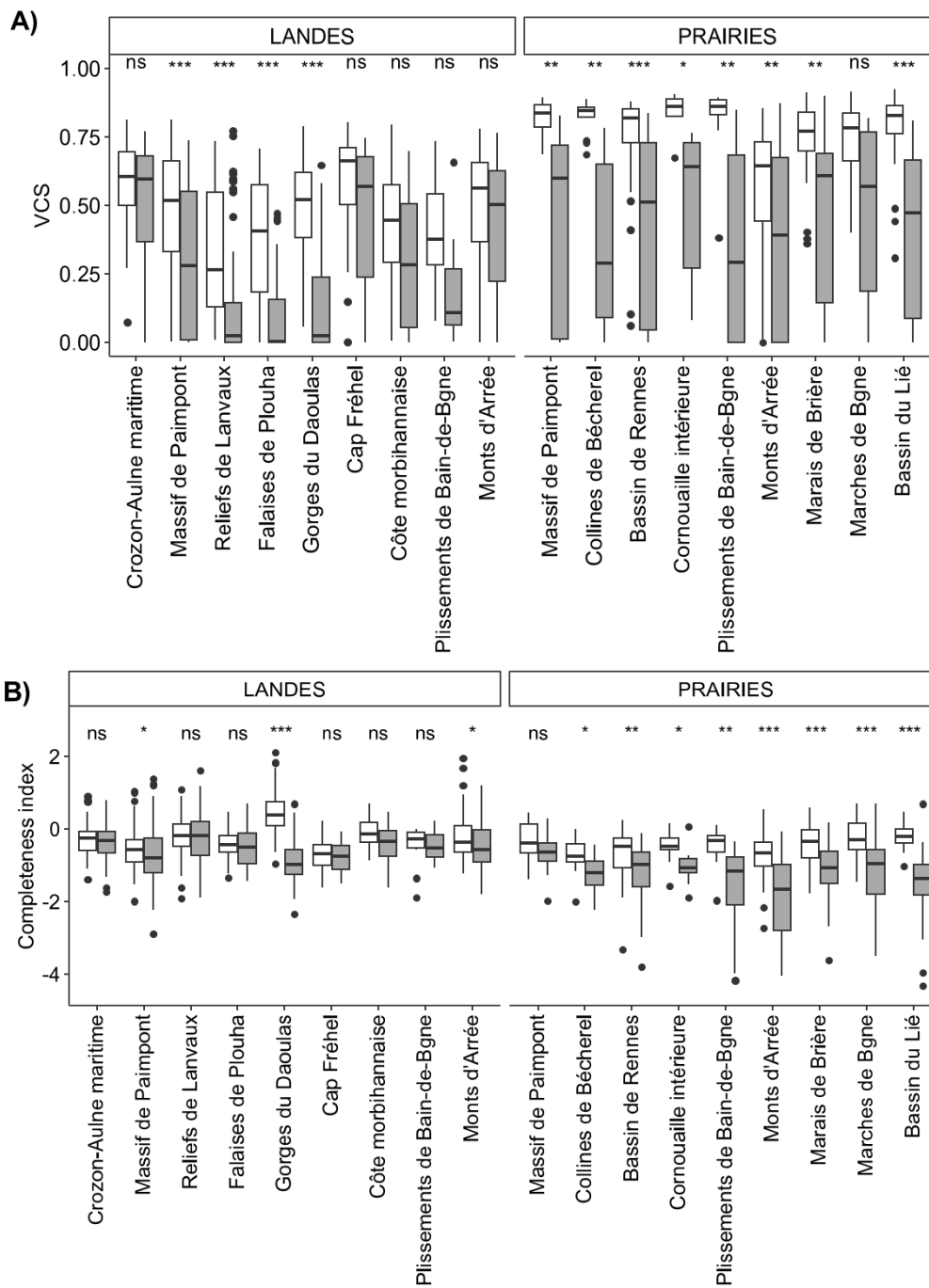


Figure S5.B1 : A) Evolution de l'indice d'état de conservation de la végétation (VCS) et B) de la complétude des communautés végétales, entre les deux périodes d'échantillonnage pour chaque secteur ayant plus de dix relevés en landes ou en prairies. Les différences significatives entre époques pour chaque secteur ont été obtenues avec un test de Wilcoxon apparié avec correction de Bonferroni.

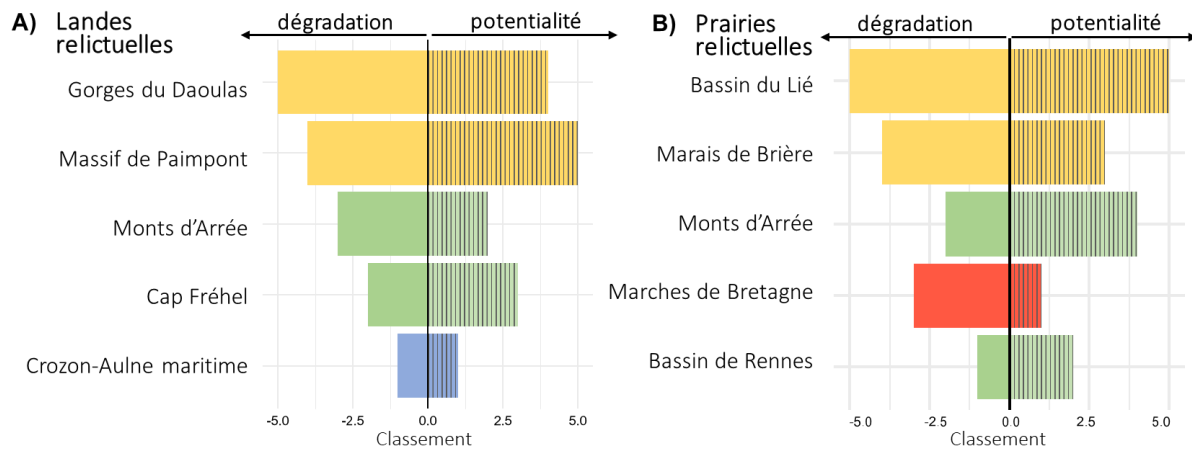


Figure S5.B2 : Classement des sites selon le niveau de dégradation (indice VCS médian, à gauche) et la complétude (CI médiane, à droite, hachuré) de leur végétation. A) Dans le cas des landes résiduelles cinq sites ont été classés : Les gorges du Daoulas (n=28), le massif de Paimpont (n=34), les monts d'Arrée (n=35), le cap Fréhel (n=17), le secteur Crozon-Aulne maritime (n=35). B) Dans le cas des prairies, cinq sites ont été classés : les monts d'Arrée (n=36), le bassin du Lié sur le massif du Mené (n=43), le bassin de Rennes (n=20), les marais de Brière (n=23) et les marches de Bretagne (n=21). Les couleurs sont indicatives de la priorisation suivant le schéma conceptuel figurant en introduction.

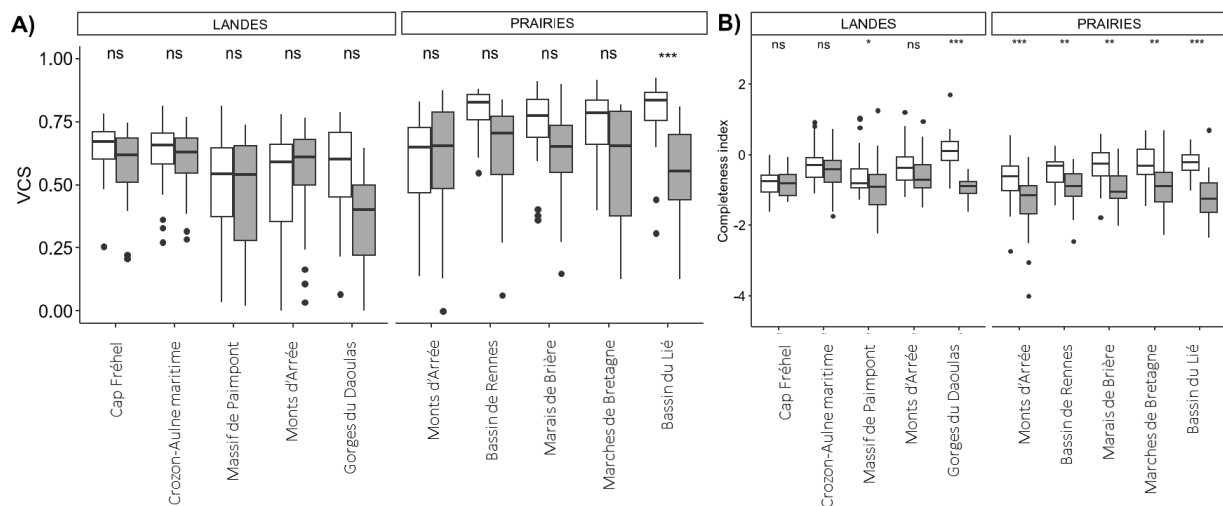


Figure S5.B3 : A) Evolution de l'indice d'état de conservation de la végétation (VCS) et B) de la complétude des communautés végétales, entre les deux périodes d'échantillonnage pour chaque secteur ayant plus de dix relevés qui se sont maintenus aujourd'hui en landes ou en prairies. Les différences significatives entre époques pour chaque secteur ont été obtenues avec un test de Wilcoxon apparié avec correction de Bonferroni.

ANNEXES 'VIE DOCTORALE'



Formations suivies

Catégorie	Intitulé	Hrs
<i>Ethique et intégrité scientifique</i>	Formation à l'éthique de la recherche et à l'intégrité scientifique	15
<i>Pédagogie et pratique enseignante</i>	Vacations d'enseignement (2022-2023 + 2023-2024 + 2024-2025)	31,5
	Ma thèse en 180 secondes	21
	Rédiger un syllabus : concevoir son enseignement	1,5
<i>Management et communication</i>	Participation à l'organisation d'une manifestation scientifique ou animation scientifique récurrente	10
	Investissement dans les instances	5
	Participation à une manifestation de médiation scientifique	5
<i>Projection professionnelle</i>	MOOC Doctorat et poursuite de carrière	12
<i>Développement durable et responsabilité sociétale</i>	La Théorie du donut - Introduction aux enjeux et environnementaux et sociétaux globaux	3
<i>Connaissance de l'entreprenariat</i>	Rédiger son premier article scientifique	3
	Concevoir un poster sur son projet de thèse	6
	Publier un article scientifique : où ? Comment ?	2
<i>Expertise et méthodes scientifiques et technique</i>	Participation à une manifestation scientifique nationale avec présentation orale (Colloque ECOVEG, Amiens, 20-22 mars 2024)	7,5
	Séjour scientifique dans un laboratoire à l'étranger (CIDE)	16,5
	Participation à une manifestation scientifique internationale avec présentation écrite ou orale (congrès SFE ² , 21-25 octobre 2024)	16
	Présentation orale aux Journées scientifiques ED EGAAL 2025	5

Engagement

Représentante des doctorants et doctorantes en Environnement dans les instances de l'Université de Rennes (Commission Recherche, Conseil d'Administration, Commission Transition Ecologique et Développement Durable de l'Université de Rennes). Suppléant : Axel Beringue.

Activités d'enseignement

Vacations d'enseignement réalisées pour les années universitaires 2022-2023 (64 heures eq), 2023-2024 (34h eq.) et 2024-2025 (24h eq.). Au total, 122h ont pu être comptabilisées (voir tableau ci-après).

Niveau Licence	Type d'intervention	Total
<i>L1- Ecologie pratique</i>	TD/Sortie terrain	9h
<i>L2 - Ecologie générale</i>	Sortie terrain	5h
<i>L2 – Structures végétatives et reproductives (plantes et graines)</i>	TP	24h
<i>L3 – Initiation à l'écologie de terrain</i>	TP	12h
<i>L3 – Répartition des populations et des communautés</i>	TP/sortie terrain	31h
<i>L3 – Bases écologiques de la production végétales</i>	TD/TP	8h
<i>L3 – Dynamique de la biodiversité</i>	TP	6h
Total niveau Licence		94h

Niveau Master	Type d'intervention	Total
<i>M1 – Outils statistiques en écologie</i>	TD/TP	15h
<i>M1 – Ecologie</i>	TP	7h
<i>M1- Ecologie de la restauration</i>	TP	6h
Total niveau Master		27h

Encadrement de stagiaires

Tanguy Doaré et Léo Drapier sont deux stagiaires de niveau Master 1 du master « Gestion des habitats et des bassins versants » (sGHBV) qui ont été intégrés au projet de mars à mai 2023 (3 mois). Leurs missions consistaient à faire du terrain et participer au rééchantillonnage de terrain. Ils ont chacun fourni un rapport (l'un sur l'évolution des landes, le second sur l'évolution des prairies).

Activités de communication scientifique

Chroniques radiophoniques dans l'émission "De Culture en Nature"

Avec Olivier Norvez, Nicolas Dubos et l'animateur Loïc Turmel sur Radio Rennes et sur Radio Evasion 35.

Formé à l'initiative de Olivier Norvez, notre petit collectif avait pour objectif de parler de « nature » au sens large en s'appuyant sur des œuvres issues de la culture populaire (e.g. livres, films, exposition, œuvres d'art, etc...). Au travers d'un format assez court (3-5 minutes), nous devions partir d'une référence culturelle et d'en discuter d'un point de vue scientifique, avec des explications accessibles à un public large. J'ai pu faire une dizaine de chroniques radio, diffusées sur Radio Rennes et Radio Evasion 35 en 2023. (Lien de diffusion : [Radio Rennes](#) et [Radio Evasion 35](#)).

Interview Bikini Magazine

Dano M., 2024. Interview : Dossier « Retour vers la nature ». *Bikini Mag – Société & Pop Culture*, n°68, p.19-25. [Lien de lecture de l'article](#)

À quoi ressemblaient nos paysages il y a 50 ans ou 100 ans ? Pour mieux comprendre les évolutions des milieux naturels et leurs impacts sur la biodiversité, des botanistes et naturalistes remontent le temps.

Ma thèse en 180 secondes.



« **Ma thèse en 180 secondes** » est un programme de formation visant à aider les doctorants et doctorantes à vulgariser et exposer le sujet de leur thèse à un large public, principalement lycéen. Cette formation est encadrée par Julien Le Bonheur (médiateur scientifique, Université de Rennes) et Sarah Kitar (responsable communications scientifiques, EHESP)

et est enrichie d'échange avec des lycéens. Ces retours sur nos prestations de trois minutes nous aident à améliorer notre discours, les termes employés et déterminer les points qui peuvent captiver et aider à démocratiser notre sujet.

J'ai pu participer aux qualifications à Rennes (21/02/2024) et me qualifier pour la finale régionale à Brest (19/03/2024). (Lien de diffusion de la finale régionale : [Finale Régionale MT180 2024](#) à 52'35'')

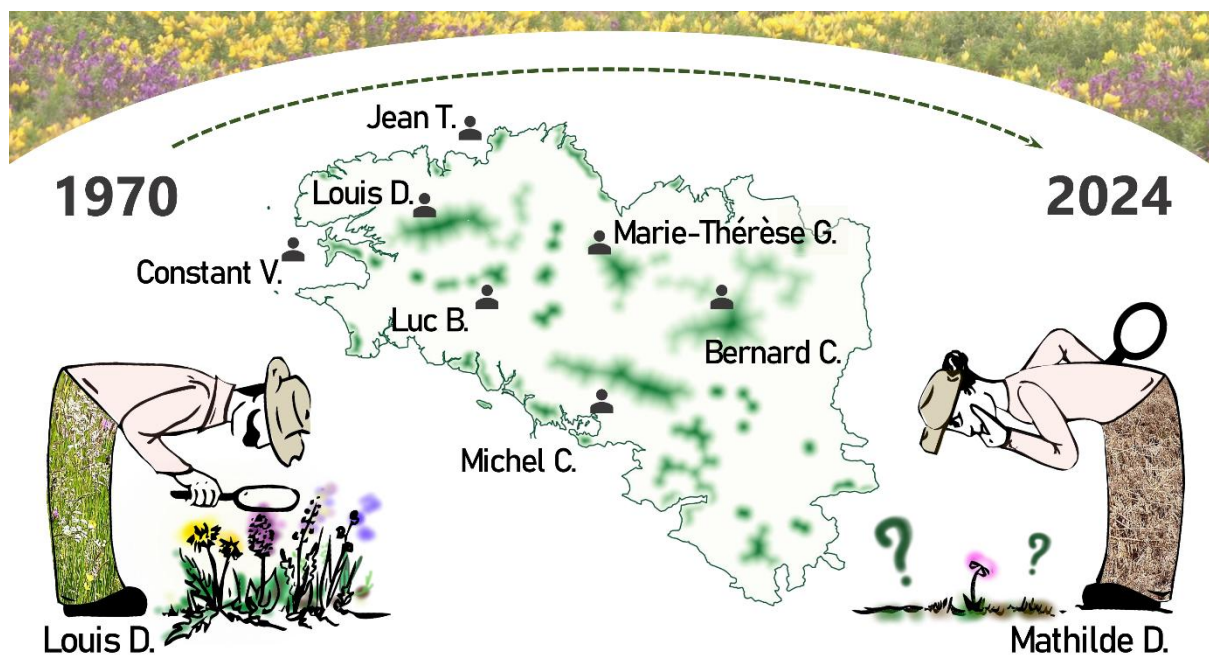


Illustration 6-2 : Visuel utilisé pour la finale régionale de "Ma thèse en 180 secondes" à Brest le 19/03/2024. Dessins et photos : © M.Dano

Interventions « à la découverte de la recherche », niveau collègue

Grâce au programme "A la découverte de la Recherche" en collaboration avec l'académie de Rennes, j'ai pu me rendre dans deux collèges : collège du Querpon à Val d'Anast en 2023 et 2025 et au collège Jean Moulin à Saint-Jacques de la Lande en 2024. Mes interventions se sont déroulées sous la forme d'un quiz découverte de la biodiversité bretonne et de la flore puis j'ai pu exposer mon travail de scientifique, depuis le terrain qu'au laboratoire en expliquant le processus de réflexion : des questions et hypothèses à l'acquisition des données et leurs analyses jusqu'à la communication des résultats. Les élèves pouvaient intervenir et réagir à mes propos, cette construction a permis des échanges diversifiés et intéressants sur les thématiques que j'aborde.

Titre : 40 ans de changement des communautés végétales à l'échelle régionale : cas des landes et des prairies du Massif Armoricain

Mots clés : Changements temporels, Conservation, Ecologie des communautés, Flore, Habitats agropastoraux, Rééchantillonnage

Résumé

Les landes et les prairies sont des habitats agropastoraux particulièrement touchés par les changements d'usages des terres en Europe. Les connaissances sur les facteurs de changements, leurs tendances et les réponses écologiques associées restent insuffisamment documentées. Cette thèse analyse l'évolution des communautés végétales des landes et des prairies du Massif Armoricain (nord-ouest de la France). Cette étude est basée sur le rééchantillonnage de plus de 700 relevés floristiques historiques géolocalisés (1947-1998). Les analyses mobilisent des métriques taxonomiques et fonctionnelles de l'écologie des communautés végétales ainsi que des approches de diversité bêta, de diversité sombre et le concept de pool d'espèces spécifique à l'habitat.

Près de 30 % des landes et prairies historiquement

échantillonnées ont disparu en raison de la déprise agricole, de la conversion en terres arables ou urbanisées. L'analyse diachronique des relevés floristiques met en évidence un déclin important de la diversité et de l'état de conservation des communautés végétales entre les périodes historique et contemporaine. Une proportion plus élevée d'espèces perdantes a été trouvée, principalement des taxons rares et typiques de l'habitat, tandis que les espèces gagnantes étaient principalement tolérantes aux perturbations et communes. Les résultats obtenus ont permis de fournir un diagnostic sur l'ampleur des changements de biodiversité à large échelle spatio-temporelle et de proposer une meilleure prise en compte de la biodiversité à l'échelle régionale aux différents acteurs du territoire.

Title: Forty years of change in plant communities on a regional scale: the case of the heathlands and grasslands of the Armorican massif

Keywords: Agropastoral habitats, Community ecology, Conservation, Flora, Resampling, Temporal changes

Abstract

Heathlands and grasslands are agropastoral habitats that have been particularly affected by land-use changes in Europe. Current knowledge about the factors driving these changes, their trends and the associated ecological responses remains insufficiently documented. This thesis analyses long-term changes in plant communities in heathlands and grasslands of the Armorican Massif (north-western France). The study is based on the resampling of over 700 geolocated historical floristic surveys conducted between 1947 and 1998. Analyses combine taxonomic and functional metrics from plant community ecology, as well as approaches based on beta diversity, dark diversity and the concept of a habitat-specific species pool. Nearly 30% of the historically surveyed heathlands

and grasslands have disappeared due to agricultural abandonment, conversion to arable land or urbanisation. A diachronic analysis of the floristic surveys reveals a significant decline in both the diversity and vegetation conservation status of communities between the historical and contemporary periods. A higher proportion of loser species was found, mainly rare and habitat-typical taxa, whereas winner species were predominantly disturbance-tolerant and common. The results obtained have made it possible to diagnose the extent of changes in biodiversity on a broad spatiotemporal scale, and to propose that the various stakeholders in the region take greater account of biodiversity on a regional scale.