



**HAL**  
open science

# De la ruralité à la féralité : dynamique de recomposition des facettes taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés d'espèces lors des processus de reboisement spontanés

Loïs Morel

## ► To cite this version:

Loïs Morel. De la ruralité à la féralité : dynamique de recomposition des facettes taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés d'espèces lors des processus de reboisement spontanés. Biodiversité et Ecologie. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2018. Français. NNT : 2018MNHN0032 . tel-03529900

**HAL Id: tel-03529900**

**<https://theses.hal.science/tel-03529900>**

Submitted on 17 Jan 2022

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

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



# MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2018

N°attribué par la bibliothèque

|\_|\_|\_|\_|\_|\_|\_|\_|\_|\_|\_|\_|\_|\_|\_|\_|

## THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Ecologie

Présentée et soutenue publiquement par

**Loïs Morel**

Le 02 mars 2018

---

***De la ruralité à la féralité : Dynamique de recomposition des facettes taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés d'espèces lors des processus de reboisement spontanés***

---

Sous la direction de : **Monsieur Ysnel Frédéric, Maître de Conférence (HDR), directeur et Madame Annik Schnitzler, Professeure, co-directrice.**

### JURY :

M. Deconchat Marc	Directeur de Recherche, UMR 1201 DYNAFOR, INRA, Castanet-Tolosan	Rapporteur
M. Garnier Eric	Directeur de Recherche, UMR 5175 CEFE, CNRS, Montpellier	Rapporteur
M. Julliard Romain	Professeur, UMR 7204 CESCO, MNHN-CNRS-UPMC, Paris	Examineur
Mme Mony Cendrine	Maître de Conférences (HDR), UMR 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Rennes	Examinatrice
M. Ysnel Frédéric	Maître de Conférences (HDR), EA 7462 GTUBE, Université de Rennes 1, Rennes	Directeur de Thèse
Mme Schnitzler Annik	Professeure, UMR 7360 LIEC, Université de Lorraine, Metz	Co-directrice
M. Clément Bernard	Maître de Conférences (HDR), Université de Rennes 1, Rennes	Encadrant (Invité)
M. Jung Vincent	Maître de Conférences, UMR 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Rennes	Encadrant (Invité)



*“ Avant les montagnes étaient des montagnes et les rivières des rivières, puis les montagnes n'étaient plus des montagnes ni les rivières des rivières et enfin, les montagnes sont à nouveau des montagnes et les rivières des rivières ”*

**Jean ROBIN**, école Jean de la Fontaine (CM<sub>2</sub>)





*A mes grands-mères pour m'avoir initié à  
« communier avec la nature par l'estomac »  
(selon l'expression de Robert Hainard),*

*A mes grands-pères pour m'avoir  
accompagné sur les sentiers des mûres et fait  
découvrir la richesse d'un jardin créole,*

*Aux compères pour les vagabondages  
naturalistes, des montagnes aux ours aux  
jardins sauvages en passant par les  
singulières forêts des basses latitudes,*

*A Élo pour cet éloge du quotidien empreint  
d'une nature ordinaire mais omniprésente,*

*Et surtout – surtout – à ma mère pour ce  
premier numéro de Wapiti et à mon père  
pour m'avoir fait grimper dans les forêts  
marronnes de nos racines,*

*Et – enfin – une pensée pour Camille qui me  
fait redécouvrir l'émerveillement de mon  
enfance devant les ailes d'une libellule ou les  
sacs vocaux d'une rainette égarée.*



## Remerciements

C'est probablement la partie de ce manuscrit à laquelle j'ai le plus pensé durant ces 3, 3,5, 5, 4 dernières années ;-).<sup>1</sup> En effet, si mon parcours naturaliste doit un peu au *hasard* (existe-t-il vraiment un déterminisme conditionnant la fascination d'un enfant pour le mutisme d'un hérisson face à ses interminables monologues ?), je dois surtout beaucoup à la *nécessité*. Et cette nécessité, je crois, doit moins aux roches volcaniques et aux cyclones de mon enfance qu'aux relations qu'il m'a été donné de tisser. C'est pourquoi, ayant pris conscience de cet état des choses, je pense régulièrement – très régulièrement – à celles et à ceux qui m'ont permis de découvrir l'univers fascinant de l'écologie scientifique et à celles et ceux qui m'accompagnent – de près ou de loin – dans cette aventure.

En tout premier lieu, je tiens à remercier vivement nos financeurs : la région Bretagne, les départements des Côtes d'Armor et d'Ille-et-Vilaine ainsi que la Communauté de communes de Plouha-Lanvollon.

Je remercie également chaleureusement Marc Deconchat, Eric Garnier, Romain Julliard et Cendrine Mony d'avoir accepté d'examiner ce manuscrit, étape indispensable à la formalisation des réflexions qui y sont menées.

Mes pensées vont ensuite à celles et à ceux qui m'ont fait une place sur les bancs de l'Université de Rennes 1 et dans la salle de réunion de l'EA Biodiversité et gestion des territoires (devenue l'EA GTUBE *Géoarchitecture, Territoires, Urbanisation, Biodiversité et Environnement* entre temps). Je pense bien évidemment à Frédéric Ysnel, mon directeur de thèse qui m'a accompagné dans ce travail avec beaucoup de bienveillance. C'est sans conteste à tes côtés que j'ai le plus appris sur le métier de chercheur. Car au-delà de la liberté que tu m'as accordée, nos nombreux et réguliers échanges m'ont amené à me forger une culture scientifique suffisamment robuste pour aller au-delà de l'intuition. Une belle aventure, humaine en tout premier lieu, pour laquelle je te remercie chaleureusement. Un grand merci également à Alain Canard, architecte de la première heure et formidable générateur d'enthousiasme. Merci pour ce projet et pour m'y avoir convié. Merci aussi à Jean-Paul Lechapt, infatigable entomologiste, qui – en

---

<sup>1</sup> Véridique !

plus d'avoir concrètement œuvré à la mise en place du projet – s'est continuellement investi sur le terrain et au laboratoire pour faire une place de choix aux coléoptères carabiques dans ces travaux. Je dois aussi beaucoup à Bernard Clément, mon *maître* – au sens noble du terme – en matière d'écologie végétale et d'expertise naturaliste. Merci pour m'avoir enseigné tous ces savoirs et savoir-faire et pour m'avoir transmis cette vision généreuse de la science. J'ai enfin une pensée particulière pour Maryvonne Charrier qui m'a tout simplement permis d'être ici aujourd'hui en acceptant mon inscription en L3 Biologie des organismes en 2007. Je ne sais que trop bien qu'il est difficile pour les BTS Gestion et Protection de la Nature d'être acceptés en formation universitaire. Pour moi, cela a été une étape décisive.

Rencontres plus récentes mais non moins déterminantes. Annik Schnitzler dont la lecture assidue de ses écrits à donner sens à ce que je vous pouvais ressentir au contact du sauvage sous ses manifestations les plus diverses, depuis les bisons polonais jusqu'aux pâturins déchirant çà et là les morceaux d'asphalte. Je suis très fier que tu aies été ma co-directrice de thèse. Merci pour tes encouragements et tes *lessons*. Un grand merci à Vincent Jung. Au-delà de notre déception réciproque (parce que j'étais finalement beaucoup moins féminin que mon prénom ne le laissait présager et parce que tu venais de beaucoup moins à l'Est que ton nom me le laissait le supposer), ta rencontre aura marqué un tournant décisif de ma thèse en permettant de lui donner une teneur conceptuelle nouvelle. Nos nombreux échanges sur le terrain, au labo et sur nos terrasses les soirs d'été m'ont fait découvrir le plaisir de co-construire un édifice scientifique, depuis les questions jusqu'à la rédaction des articles en passant par le plan d'échantillonnage et l'analyse de données. Sincèrement merci *mec*, pour tout ça et pour les possibles suites à donner. Enfin, je tiens aussi à exprimer ma profonde gratitude à Gabrielle Thiebault pour avoir participé à mes comités de thèse et pour m'avoir suggéré de prolifiques échanges avec le reste de l'univers rennais.

Je tiens à remercier vivement ma directrice Odile Fresneau et mon équipe du CFA de Saint-Aubin-du-Cormier qui se sont montré particulièrement compréhensifs pour me permettre de réaliser ce projet. Sans nommer chacun de mes attachants collègues, je ne peux pas ne pas remercier Sandra (Hosten) pour sa légendaire gentillesse et sa disponibilité ainsi que mes comparses de formation Thierry (Galle), David (Hollécou),

Elaine (Raguenez) et Loïc (Robin). Sans oublier bien sûr les BTS GPN, valeurs sûres d'une vraie coupure et d'un bol de nature authentique.

J'ai pris l'habitude de dire que la recherche en écologie des communautés est bien moins complexe que ce que l'on pourrait croire depuis l'extérieur (peut-être aussi parce que je n'ai jamais rien trouvé d'aussi difficile que le sujet de maths du bac...). Les communautés *c'est relativement* concret et la difficulté réside plus dans l'édification d'une carte heuristique englobant l'ensemble des concepts que dans la maîtrise des théories *per se*. Et dans cet apprentissage, nombreux ont été ceux qui ont jalonné ma *course aux armements*. Pour ça – aussi – la science *c'est cool* : lorsque nos aînés ou nos pairs se prêtent au jeu de la transmission, le mimétisme se met à l'œuvre et la savoir s'enrange (étonnamment !) rapidement. Je remercie ainsi vivement Sébastien Villéger pour avoir accepté de me prendre sous son aile, *via* le télégraphe 2.0, et de m'avoir accompagné dans mon apprentissage de la diversité fonctionnelle multivariée. Ces outils sont incroyables et – grâce à toi – ils ont désormais une place de choix dans ma bibliothèque méthodo. Boris Leroy. Merci pour ta disponibilité, tes conseils lumineux sur la recherche et sur l'apprentissage du métier de chercheur. A tes côtés j'ai appris à apprendre à la *Bruce lee* : le grand écart (entre les stats et la conservation par ex) a du bon, du très bon même. Merci. Merci à Nico (Dubos), véritable génie de la formule, du sens comique et de l'innovation burlesque. Merci pour ça. Mais merci surtout pour ce partage d'hier et de demain, d'envie, de compétences, de savoir. Je remercie aussi chaleureusement Julien Pétilion pour nos discussions stimulantes sur l'écologie des invertébrés et ses nombreux conseils pour accoster agréablement sur le continent *statistique*. Merci à Maxime Hervé pour sa disponibilité et sa réactivité ainsi que pour la valeur de ses conseils en analyse de données. Merci à Régis Gallon, Laurent Godet et Grégory Sonnier pour leurs appuis techniques et ces lignes de codes si efficaces. Merci à Sandrine Pavoine et Simon Verron pour m'avoir initié à la diversité phylogénétique. À Anne Atlan et Frédéric Bioret pour m'avoir permis de participer à ces colloques passionnants. Et aux passeurs de savoirs rencontrés de chaque côté de la toile : Daniel Chicouène, Simon Chollet, Gilles Clément, Bernard Le Garff, Jean-Claude Génot, Pierre-Henri Gouyon, Jacques Tassin, Mark Vellend.

Je tiens aussi à remercier les nombreux partenaires qui nous ont accompagnés dans ce projet et ont répondu positivement à nos sollicitations pour la sélection des sites

d'études et/ou l'acquisition de données existantes. Ainsi un grand merci à : Alexandra Baudart et à l'administration du Camp militaire de Saint-Cyr-Coetquidan, à Sébastien Gautier (ONCFS) pour son aide pour intégrer Coëtquidan dans notre dispositif, à Thomas Le Campion (GMB), à Nicolas Le Deuff (forêt de la Perche), Guy Le Reste (ONF) et David Rolland (FDC 22) pour les sites forestiers des Côtes d'Armor, et à Marion Hardegen et Emmanuel Quere (CBNB) pour les données botaniques à l'échelle régionale. J'ai aussi une pensée pour Gwénola Pérez et Didier Michot pour notre tentative avortée de travail commun autour des aspects pédologiques. Un grand merci pour ces idées prometteuses et l'accueil chaleureux au sein de l'agrocampus.

Merci à l'équipe de l'école doctorale du MNHN, en particulier à Mahjouba Fassa, Nathalie Machon, Anaïs Ranera et Bruno de Reviere pour leurs conseils et leur accompagnement efficace.

Je remercie aussi vivement mes collègues et amis du fourmillant bâtiment 25 pour leurs aides multiples et les nombreux moments conviviaux que nous avons passés ensemble : mes collègues thésards Nadège Bélouard, Rémi Chambon et El-Aziz Djoudi ; nos chers amis du Gretia, Géraldine Dubourg, Mathieu Lagarde, Lionel Picard, Mael Garrin et Cyril Courtial à qui je dois beaucoup concernant le volet arachno ; à Pierre Devogel à qui je dois le reste du volet arachno ;-); à Frédéric Fonteneau, Jean-Marc Paillisson et Loïc Valéry, toujours disponibles pour partager une réflexion et prendre le temps – parfois – de bâtir ensemble quelques hypothèses. Et enfin à Timothée Besse, Alexandre Carpentier, Sébastien Dugravot, Maryline Steinhart, Loïc Marion, Jean-François Mboumba et Adrien Oger. Un grand merci à Véronique Becquet pour son éternelle disponibilité et son habileté légendaire pour faciliter les acrobaties administratives des doctorants du labo.

Merci aux stagiaire(e)s et aux artisans du terrain qui ont (ap)porté avec enthousiasme et intelligence de singulières réflexions sur les forêts sauvages Bretonnes. Merci à Céline Le Briand pour ces virées d'anthologie avec l'amie Gaëlle (Richard) à la recherche des suceurs de sèves et des bistrotts ouverts les jours de pluie. Merci aux dyptiques Margot (Morin) – Manon (Vasseur) et Manon (Vasseur) – Melaine (Roullaud) pour ces journées étonnantes à peser la litière des sous-bois sous les yeux ébahis d'apprentis soldats camouflés dans les ronciers de Coëtquidan. Merci – de nouveau – à

toi Manon pour ton investissement, ta bonne humeur et ton sérieux. Merci à Benoît Dujol, stagiaire 2.0 et ami (version beta). Je crois que mes neurones ont gagné en dextérité depuis nos fugaces réflexions sur la diversité  $\beta$ , les métacommunautés, la dark-diversity et leurs traductions respectives dans un langage  $S$  étendu. Merci aussi à Manon Simonneau et à Jean-Yves Guillouet pour leurs aides sur le terrain ainsi qu'à Monique Launay.

Merci à tous ceux de mes amis avec qui je partage un goût immodéré pour les interminables discussions autour de la philosophie environnementale et de la Nature. Depuis les montagnes Espagnoles aux bistrots Rennais en passant par les friches urbaines, l'évocation des grands noms de la protection de la Nature ont toujours été une intarissable et puissante source d'inspiration. Et de plaisir. A quand la brasserie Robert Hainard et ses bières arômatisées aux poils d'ours ? Bref, une *pensée chaleureuse* pour Macha (Bardin), Fabien (Chiron), Sylvain (Deveau), Quentin (Dillasser), Sylvain (Ducruet), Laetitia (Félicité), Arnaud (Le Houedec), Mickaël (Monvoisin), Régis (Morel), Loïc (Robin), Marine (Pouvreau). À tous ces projets et aux lendemains. Et une pensée particulière à Loïc pour son aide précieuse des derniers jours.

Et au-delà de ces intrusions du champ professionnel dans le quotidien, il y a les vieux pirates, les compagnons de toujours. Ceux avec qui la nature prend une autre esthétique ; une partie de pêche, une quête fongique, une errance buissonnière sans autre ambition que d'être ensemble. Merci à vous, les *dalons*, qui resteront ici anonymes.

Enfin, merci aux miens, à mes parents surtout. Pour tout. Très sincèrement. À mes artistes de sœurs, pour les coups de mains, les nuits parisiennes et la passion. A mes oncles Jean-Pierre Forestier et Jean-Yves Morel ainsi que la beldoch' – Marie Sayer - pour leurs encouragements des premiers temps. À Élo, en particulier, pour continuer de porter une oreille attentive à mes curiosités écologiques et d'avoir eu cette légendaire patience. Et à Camille qui a su – dès la naissance – témoigner de cette sagesse propre aux *marmailles* en me laissant *m'amuser* le temps des premières années avec – probablement derrière – l'idée de « au moins, ce sera fait ». Le temps est devant nous.



Nuage de mots générés à partir de l'analyse des textes inclus dans le manuscrit.



## Résumé

L'expansion récente des friches et des espaces agricoles délaissés s'est traduite ces dernières décennies par une accélération du redéploiement des surfaces forestières et le développement de boisements féraux. Ces mutations paysagères des territoires de l'Europe de l'Ouest soulèvent d'intéressantes questions fondamentales mais également d'ordre socio-économique, notamment concernant la prise en compte de ces espaces en déshérence dans les politiques de gestion des territoires et des stratégies élaborées pour la conservation de la biodiversité. Cependant, l'intégration des processus successionnels spontanés dans le champ disciplinaire de la biologie de la conservation nécessite une meilleure compréhension des mécanismes de réassemblage des communautés dans le cadre des dynamiques successionales. C'est dans ce contexte thématique et dans l'objectif général d'étudier les processus écologiques impliqués dans les dynamiques de reconquête boisée que les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse ont été mis en œuvre. Notre travail se propose ainsi de (i) décrire les changements de structure et de composition taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique de plusieurs assemblages (végétation, arthropodes) au cours d'une succession de déprise agricole et du gradient d'ancienneté de l'état boisé pour (ii) en inférer les mécanismes dynamiques à travers la théorie des règles d'assemblages et (iii) évaluer les conséquences de ces différents processus sur les trajectoires de ces écosystèmes émergents. Ces travaux s'appuient sur 2 dispositifs d'études complémentaires : (i) une chronoséquence définie au sein d'un site restreint et homogène couvrant 70 ans de déprise agricole et (ii) un réseau de 16 massifs forestiers distribués sur l'ensemble de la Bretagne destiné à évaluer le rôle de l'ancienneté des massifs (i.e. continuité temporelle de l'état forestier) sur la structuration des assemblages. En illustrant l'étendue des changements de diversité fonctionnelle des communautés de carabiques et d'araignées le long du gradient successional, nos travaux ont permis de mettre en évidence l'intérêt de croiser les différentes facettes (i.e. taxonomique et fonctionnelle) et composante (e.g. richesse, originalité) de la diversité biologique pour appréhender les mécanismes de recomposition des communautés. Ainsi, en mettant en évidence que les niveaux d'originalité et de spécialisation fonctionnelle de ces communautés peuvent se maintenir – ou augmenter – malgré un fort déclin des richesses taxonomiques et fonctionnelles, nos résultats

illustrent que l'installation spontanée de boisements n'est pas systématiquement synonyme d'une homogénéisation biotique.

En parallèle, l'étude des trajectoires successionales des communautés végétales à travers le prisme des règles d'assemblages a mis en évidence le rôle prépondérant des processus stochastiques et neutralistes dans la structuration des assemblages le long d'une succession secondaire. Nos résultats suggèrent que les changements de règles d'assemblages caractéristiques des gradients successionnels peuvent entraîner une augmentation de la dissimilarité des communautés au sein d'un même stade et ainsi influencer la trajectoire des écosystèmes.

Enfin, l'analyse des variations écologiques liées à l'ancienneté de l'état forestier a souligné l'étendue des différences de composition des assemblages entre les boisements féraux et les forêts anciennes n'ayant pas connu d'interruption de l'état forestier. Toutefois, si nos résultats illustrent de forts changements taxonomiques, il semble qu'ils n'entraînent pas de modifications majeures de la composition fonctionnelle. Même, concernant la structure des communautés, les boisements féraux présentent des niveaux de richesse et/ou de rareté (taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique) étonnamment proches de ceux des forêts anciennes, suggérant ainsi que leurs valeurs conservatoires et leurs capacités des résiliences sont comparables. La mise en perspective de ces résultats – largement expliqués par l'histoire des massifs et les contingences historiques – a permis de mettre en évidence (i) la grande valeur conservatoire des forêts anciennes, (ii) la richesse et les potentialités des friches et des boisements féraux et (iii) l'intérêt de croiser les regards (e.g. taxas, facettes et composantes de la biodiversité) pour enrichir notre compréhension de la dynamique des écosystèmes.

## Valorisation scientifique & pédagogique

### Publications scientifiques

---

#### Article 1

**Morel L.**, Jung V., Leroy B., Villéger S., Clément B., Schnitzler A. and Ysnel F. *Changes in community assembly processes during succession increase biodiversity and affect plant community trajectories*. Article revu par *Ecology Letters* et à resoumettre à un nouveau journal après intégration des commentaires.

#### Article 2

**Morel L.**, Jung V., Villéger S., Canard A., Clément B., Lechapt J.P., Schnitzler A. and Ysnel F. *Loss of species richness coupled to shifts in functional diversity of ground-living arthropod communities during secondary succession*. En préparation (*Journal of Animal Ecology*).

#### Article 3

**Morel L.**, Dujol B., Courtial C., Vasseur M., Leroy B. and Ysnel F. *Spontaneous recovery of functional diversity and rarity of ground-living spiders shed light on the conservation importance of feral woodlands*. Article en révision (*Biodiversity and Conservation*).

---

15

#### Article 4

**Morel L.**, Jung V., Clément B., Schnitzler A. and Ysnel F. *Secondary rewilded woodlands conserve high taxonomic, functional and phylogenetic diversity of understory plants forest communities*. En préparation (*Journal of Applied Ecology*).

#### Article 5

**Morel L.** *From taxonomic to functional Dark diversity: An application to explore biodiversity responses to ecosystem's temporal continuity*. En préparation.

### Communications scientifiques

---

**1. Morel L.**, Jung V., Leroy B., Villéger S., Clément B., Schnitzler A. et Ysnel F., 2016. Emergence de boisements féraux en Bretagne : vers de nouveaux assemblages ? Dynamique successionnelle et règles d'assemblages. *Colloque international de Phytosociologie "Végétation et conservation de la Nature"*. St-Brieuc (France): 04 au 07 Octobre 2016. Communication orale.

2. Le Briand C., **Morel L.**, Canard A., Clément B., Lechapt J.P. et Ysnel F. – 2013. Arthropodes et territoire en déprise : le retour d'une entomofaune forestière ? *Colloque « Naturalité des eaux et forêts, vers une autre culture »*. Centre de Congrès Le Manège, Chambéry (France) : 17 au 20 septembre 2013. Communication par affiche.

### Valorisation pédagogique

---

#### Encadrement de stages

1. Dujol B. 2017. Evaluation de nouveaux indicateurs pour la définition de priorités de conservation de l'échelle locale à l'échelle du paysage. Master 2 PNB Patrimoine Naturel and Biodiversité. Université de Rennes 1. Co-encadrement avec Chollet S., Jung V. et Le Houedec A.

2. Dujol B. 2016. Structure, composition et valeur conservatoire des assemblages d'araignées des boisements féraux dans l'Ouest de la France. *Comparaison multi-échelle des peuplements épigés de massifs forestiers anciens et de boisements spontanés issus de la déprise agricole*. Master 1 PNB Patrimoine Naturel and Biodiversité. Université de Rennes 1. Co-encadrement avec Ysnel F.

3. Harismendy A. 2015. Forêts et bocages périphériques : une trame verte pour les arthropodes terrestres forestiers. Réponse des araignées et des coléoptères carabiques sur deux départements armoricains. Master 2 Zones Humides continentales et littorales. Université d'Angers. Co-encadrement avec Herbrecht F. et Pétillon J.

4. Vasseur M. 2014. Structure et composition des communautés d'arthropodes de boisements issus de déprise : l'arbre cache-t-il la forêt ? *Etude comparative des peuplements épigés d'aranéidés et de carabidés des boisements spontanés de Kério et de forêts anciennes de Haute-Bretagne (22)*. Master 2 PNB Patrimoine Naturel and Biodiversité. Université de Rennes 1. Co-encadrement avec Ysnel F.

5. Morin M. 2014. Trajectoires des assemblages d'aranéides le long d'une chronoséquence de déprise agricole. Master 1 PNB Patrimoine Naturel and Biodiversité. Université de Rennes 1. Co-encadrement avec Ysnel F.

6. Le Briand C. 2013. Assemblages d'arthropodes (Curculioninoidea and Carabidae ; Coleoptera) and Territoires en déprise: retour d'une entomofaune forestière ? Master 2 E2F Expertise Faune-Flore, MNHN. Co-encadrement avec Le Chapt J.P et Ysnel F.

### **Enseignements en écologie des communautés et biologie de la conservation**

Cours magistraux, TD et TP en BTSA GPN Gestion et Protection de la Nature. CFA de la lande de la Rencontre. Saint-Aubin-du-Cormier (35). 200 heures/an depuis 2013. → Enseignements en expertises naturalistes et écologie de la restauration.

### **Autres valorisations en écologie des communautés et biologie de la conservation**

1. Bardin C. et **Morel L.** 2015. La Réserve de la Balusais, en Ille-et-Vilaine, un territoire d'expérimentation : retour sur 15 ans de gestion conservatoire. *E.R.I.C.A.*, **28** : 75-82.

2. **Morel L.** 2015. La flore et les végétations du Tertre de Brandefer. Une première esquisse des richesses naturelles de l'îlot. Synthèse du rapport de stage (M2). Journée de restitution Contrat Nature, 12 Juin 2015, Plancoët. Communication orale.

3. **Morel L.** et Morel R. 2014. Suivi du peuplement batrachologique d'une mare in LE GARFF *et al.* Atlas des amphibiens et reptiles de Bretagne et de Loire-Atlantique. *Penn ar bed*, 216-2017-218.

4. Leroy B., **Morel L.**, Eybert M.C., Ysnel F. and Georges A. 2011. Rehabilitation project of a managed marsh: biodiversity assessment of different management measures. *Procedia Environmental Sciences*, **9**: 96-103.

## Sommaire

Remerciements.....	7
Résumé.....	13
Valorisation scientifique & pédagogique .....	15
<b>Chapitre 1</b> - Introduction générale .....	21
1 <i>De la ruralité à la féralité</i> , le redéploiement des forêts en Europe .....	21
2 Processus de réponses à l'abandon : successions écologiques et mécanismes de réassemblage des communautés écologiques .....	29
3 Réponses de la biodiversité aux processus d'extensification et d'enfrichement .....	42
4 Objectifs généraux et articulations de la thèse .....	66
<b>Chapitre 2</b> - Quelques éléments méthodologiques .....	77
1 Sites d'études .....	77
2 Variables <i>réponses</i> : sélection et échantillonnage des modèles biologiques .....	91
3 Variables <i>explicatives</i> : caractérisation des biotopes (tables R).....	102
4 Analyse des données.....	105
<b>Chapitre 3</b> - Processus d'assemblages dans les successions écologiques .....	111
<b>Chapitre 4</b> - Changements de diversité fonctionnelle dans les successions secondaire .....	143
<b>Chapitre 5</b> - Valeur conservatoire des boisements féraux .....	177
<b>Chapitre 6</b> - Diversités fonctionnelle, phylogénétique & capacités de résilience des boisements féraux.....	201
<b>Chapitre 7</b> - Diversité sombre & continuité temporelle .....	229
<b>Chapitre 8</b> - Discussion générale .....	259
1 Considérations méthodologiques .....	259
2 Le caractère <i>climacique</i> des théories successioneles en question .....	264
3 Unité et diversité des communautés forestières.....	272
4 Implications pour la conservation de la biodiversité.....	282
Références bibliographiques.....	289

## **Chapitre 1**

# **Introduction générale**

*Des enjeux sociétaux à la théorie des communautés écologiques*





# Introduction générale

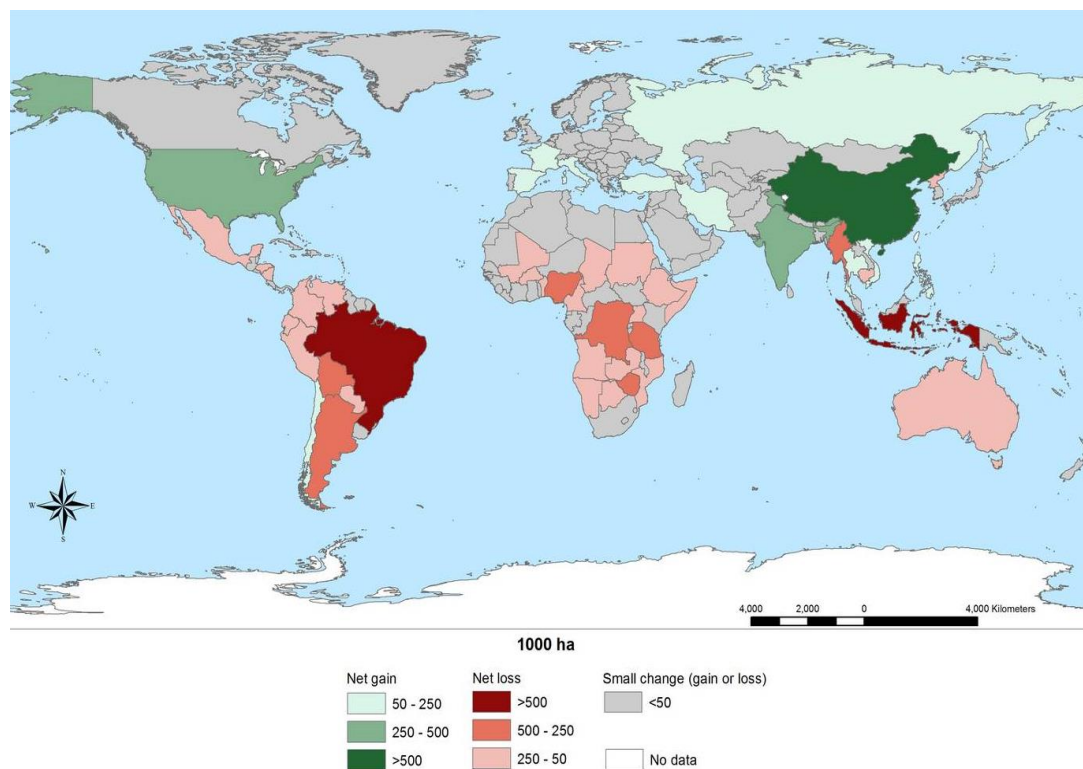
## 1 *De la ruralité à la féralité, le redéploiement des forêts en Europe*

### 1.1 Oscillations temporelles des surfaces forestières

L'évolution des surfaces forestières est sinusoïdale et enregistre au cours du temps des phases d'expansion et de régression en lien étroit avec les facteurs climatiques et anthropiques. La tendance actuelle, à l'échelle mondiale, est à la régression : les forêts, gigantesques pourvoyeuses de ressources pour les populations humaines, ont été exploitées partout où les hommes ont développé des sociétés sédentaires, dès 5000 av. J.C. (pour l'Europe de l'Ouest). D'un usage vivrier extensif au cours du Néolithique à partir de cultures sur brûlis, l'exploitation des forêts s'est mutée en une véritable désagrégation des surfaces forestières à partir de l'Âge des métaux, avec la conversion des terres boisées en cultures et pâturages, et l'expansion des villages. A la fin du Moyen Âge, la déforestation atteint un niveau maximum, qui continue avec le développement des sociétés modernes. Actuellement, bien que la tendance soit toujours à la régression, les taux de déforestations ont diminué de moitié depuis 1990 (FAO, 2015). Les forêts et les formations ligneuses couvrent 1/3 de la surface terrestre, soit 4 milliards d'hectares (FAO, 2015), alors qu'elles pourraient couvrir, potentiellement, la quasi-totalité des surfaces terrestres en Europe.

### 1.2 Le retour des forêts dans le monde et en Europe

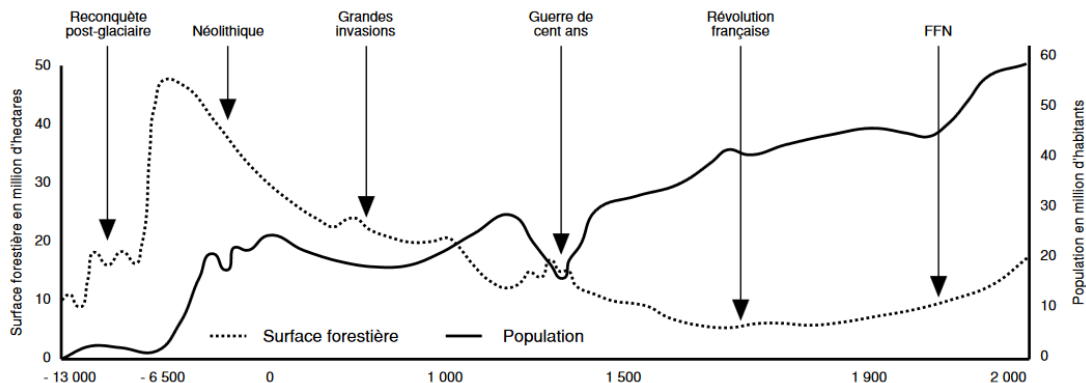
Si la déforestation reste la tendance principale à l'échelle mondiale, dans certaines régions, la tendance s'inverse et l'on observe une augmentation des surfaces forestières (Hansen *et al.*, 2013). Ces gains de surfaces concernent principalement les pays développés de l'hémisphère Nord où les transformations sociétales de la seconde moitié du XX<sup>ème</sup> siècle ont entraîné une profonde refonte de l'organisation des territoires (Fig. 1).



**Figure 1** Changement annuel net des surfaces forestières du monde par région géographique entre 1990 et 2015 (million d'ha par an). Source : *Global Forest Resources Assessment*, FAO, (2015).

Ce phénomène n'est pas récent : en Europe, au cours des trois derniers millénaires on recense cinq périodes majeures de déprise agricole<sup>2</sup> ayant permis un retour significatif des forêts, toutes induites par des transformations sociétales brutales, telles les guerres, les famines ou les révolutions technologiques. Un bel exemple est le XVII<sup>ème</sup> siècle en Lorraine, où les conflits et les épidémies ont permis une reconquête de la forêt durant 100 ans. Le retour des forêts a parfois été facilité par une amélioration des conditions climatiques. Ainsi, la transition humide du Subboréal-Subatlantique de l'Âge du Bronze moyen (1500-1200 av. J.-C.), la forte pluviométrie recensée après la chute de l'Empire Romain et les siècles suivants (V<sup>ème</sup>-VII<sup>ème</sup> siècles), ou plus près de nous, la fin du Petit Age glaciaire et le réchauffement climatique ont favorisé le retour des formations boisées (Schnitzler et Génot, 2012).

<sup>2</sup>Abandon progressif d'une région rurale (culture, élevage) ; arrêt d'exploitation.



**Figure 2** Evolution des surfaces forestières en France depuis la dernière glaciation. Tirée de Gandant, in Escurat 1995.

En Europe, et plus particulièrement en France, l'avancée forestière contemporaine devient donc significative à partir du milieu du XIX<sup>ème</sup> siècle (Schnitzler et Génot, 2012 ; Lasanta *et al.*, 2017) (Fig. 2). A cette date, les surfaces forestières sont au minimum en France (Cateau *et al.*, 2015). Ce regain récent est multifactoriel et n'est pas exclusivement lié à l'abandon des terres agricoles. Ainsi, un certain nombre de boisements ont été plantés volontairement sur d'anciens marais pour les assécher (cas de la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle), ou sur d'anciennes terres agricoles pour remédier aux conséquences du surpâturage dans les vallées (e.g. Ventoux), des risques d'avalanches dans les Alpes ou pour répondre à des opportunités commerciales (Kirby et Watkins, 2015). Toutefois, les surfaces boisées reconquises spontanément à partir de terres abandonnées par l'agriculture restent majoritaires. Là encore les causes sont multiples et incluent les contraintes physiographiques et la dégradation des sols ainsi que des facteurs socio-économiques (e.g. crises sanitaires du phylloxéra, seconde guerre mondiale), démographiques (exode rural faisant suite à la modernisation des pratiques agraires et la diminution de la demande en terre en résultant) et institutionnels (introduction de la PAC favorisant de meilleures productivités sur de plus faibles surfaces) (Curt, 2004; Rey Benayas *et al.*, 2007; Schnitzler et Génot, 2012; Renwick *et al.*, 2013; Kirby et Watkins, 2015; Lasanta *et al.*, 2017).

Compte-tenu de ces différents contextes, l'importance des processus d'enfrichement apparaît très contrastée au sein des territoires où ils prennent forme, en particulier en

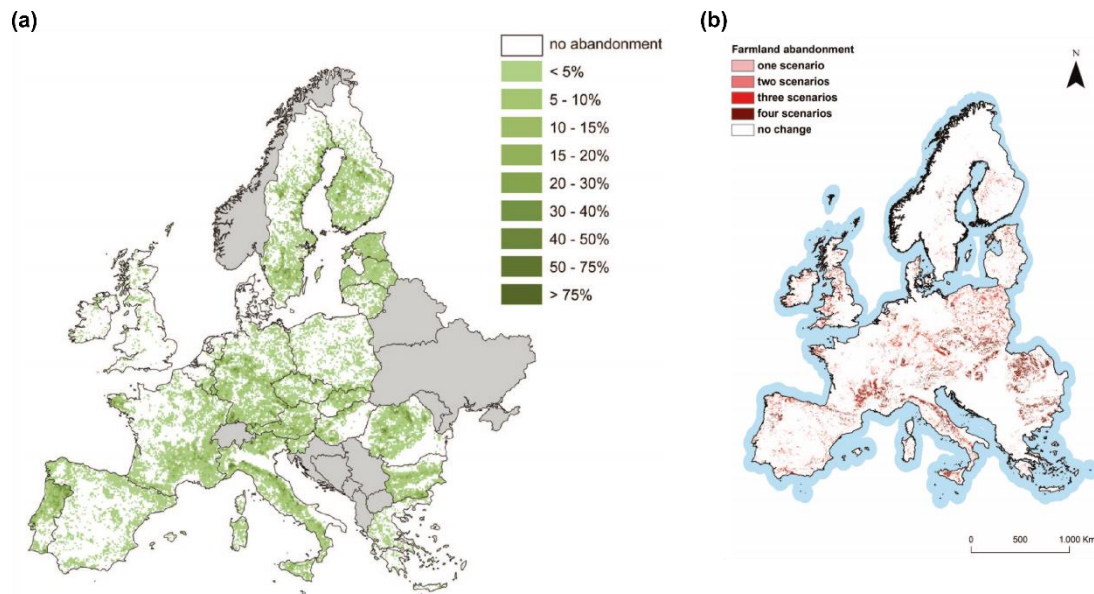
Europe. La déprise agricole est ainsi massive dans les zones où l'agriculture est fortement contrainte par l'environnement, comme dans les régions montagneuses (chaînes alpine et pyrénéenne, arrière-pays méditerranéen) ou au sein de territoires rares en sols fertiles (landes armoricaines sur sols xériques ou humides, oligotrophe et acidiphile). En France, les estimations menées en 2004 par l'IFN<sup>3</sup> faisaient état d'un rythme de 100 ha/an au nord et au nord-est du territoire national et de 2000 à 5500 ha/an au sud et à l'ouest (Curt *et al.*, 2004).

De nombreux travaux récents ont cherché à quantifier le phénomène de déprise en Europe, mettant ainsi en exergue l'importance des enjeux économiques et socio-culturels qu'il soulève sur le continent (Rey Benayas *et al.*, 2007; Keenleyside *et al.*, 2010; Lasanta *et al.*, 2017). Les estimations des surfaces amenées à s'enfricher dans les prochaines décennies, basées sur des modèles tenant compte de différents scénarios, ont révélé l'existence de *hotspots* d'abandon (Verburg et Overmars, 2009, Renwick *et al.*, 2013 ; Ceaușu *et al.*, 2015 ; Fig. 3). A l'image de ce qui a été observé pour la France, ces *hotspots* se concentrent principalement dans les régions montagneuses ainsi qu'en Europe centrale, et dans les plaines de l'Est de l'Europe où l'effondrement des régimes communistes a entraîné une vague d'abandon (Lasanta *et al.*, 2017).

En dehors de ces *hotspots* où la déprise est spectaculaire car concernant des surfaces continues très importantes (e.g. Massif central), les phénomènes d'afforestation (i.e. (ré)installation d'un écosystème forestier) s'observent sur tous les territoires, ainsi que l'illustre la prise en compte de l'ensemble des secteurs où la forêt progresse, i.e. incluant les marges des habitats naturels et semi-naturels (Fig. 3a. ; Pereira et Navarro, 2015). Aussi, l'augmentation des surfaces forestières par *nucléation* (émergence spontanée de nouveaux massifs au sein d'espaces ouverts) reste rare dans la majorité de l'Europe et procède plutôt par le déplacement des lisières en périphérie des massifs existants (Pellissier *et al.*, 2013; Bergès *et al.*, 2016) et le développement des marges dans les paysages en mosaïque tels les bocages (Gloaguen *et al.*, 1994; Diquelou, 1997).

---

<sup>3</sup> Institut Forestier National



**Figure 3** Localisation des hotspots d'abandon agricole en Europe. Ces territoires étaient déclarés en zones agricoles en 2000 et sont projetés comme abandonnés en 2030 (a) et 2040 (b) par 4 scénarios distincts du modèle Dyna-CLUE (Verburg et Overmars, 2009). Les pixels représentent des fenêtres paysagères de 100 km<sup>2</sup>. Les secteurs agricoles incluent l'ensemble des systèmes de polycultures-élevages. Les secteurs reboisés incluent l'ensemble des zones prochainement désinvesties par l'agriculture ainsi que les végétations semi-naturelles, les forêts existantes (a). La figure (b) ne met en évidence que les secteurs d'abandons en fonction de l'identification par les 4 scénarios intégrés. Tirée de Pereira et Navarro (2015).

### 1.3 Enjeux soulevés par la déprise agricole et la reconquête forestière en Europe

Mis bout à bout, ces événements de déprise congruents un peu partout sur le territoire européen représentent *in fine* des surfaces considérables. Les modèles estiment des taux globaux de variation des surfaces agricoles allant de - 5 à -15% pour la période 2000-2030 (Verburg et Overmars, 2009). D'un point de vue surfacique, bien que ces modèles varient beaucoup, leurs estimations restent très élevées, prévoyant entre 160 000 km<sup>2</sup> (Keenleyside *et al.*, 2010) et 300 000 km<sup>2</sup> (Rewilding Europe)<sup>4</sup> de surfaces potentiellement abandonnées en 2030.

Compte-tenu de l'ampleur de ces estimations, les potentialités d'usage de ces espaces sont multiples et les ambitions de reconquête anthropique nombreuses. Elles se

<sup>4</sup> Soit l'équivalent de la surface de la Pologne !

cristallisent autour de deux visions opposées : (re)faire de ces espaces des lieux de productions pour la sylviculture et l'agriculture ou (re)faire de ces écosystèmes en transition des hauts lieux de nature sauvage (Barraud et Périgord, 2014 ; Pereira et Navarro, 2015 ; Fernández *et al.*, 2017).

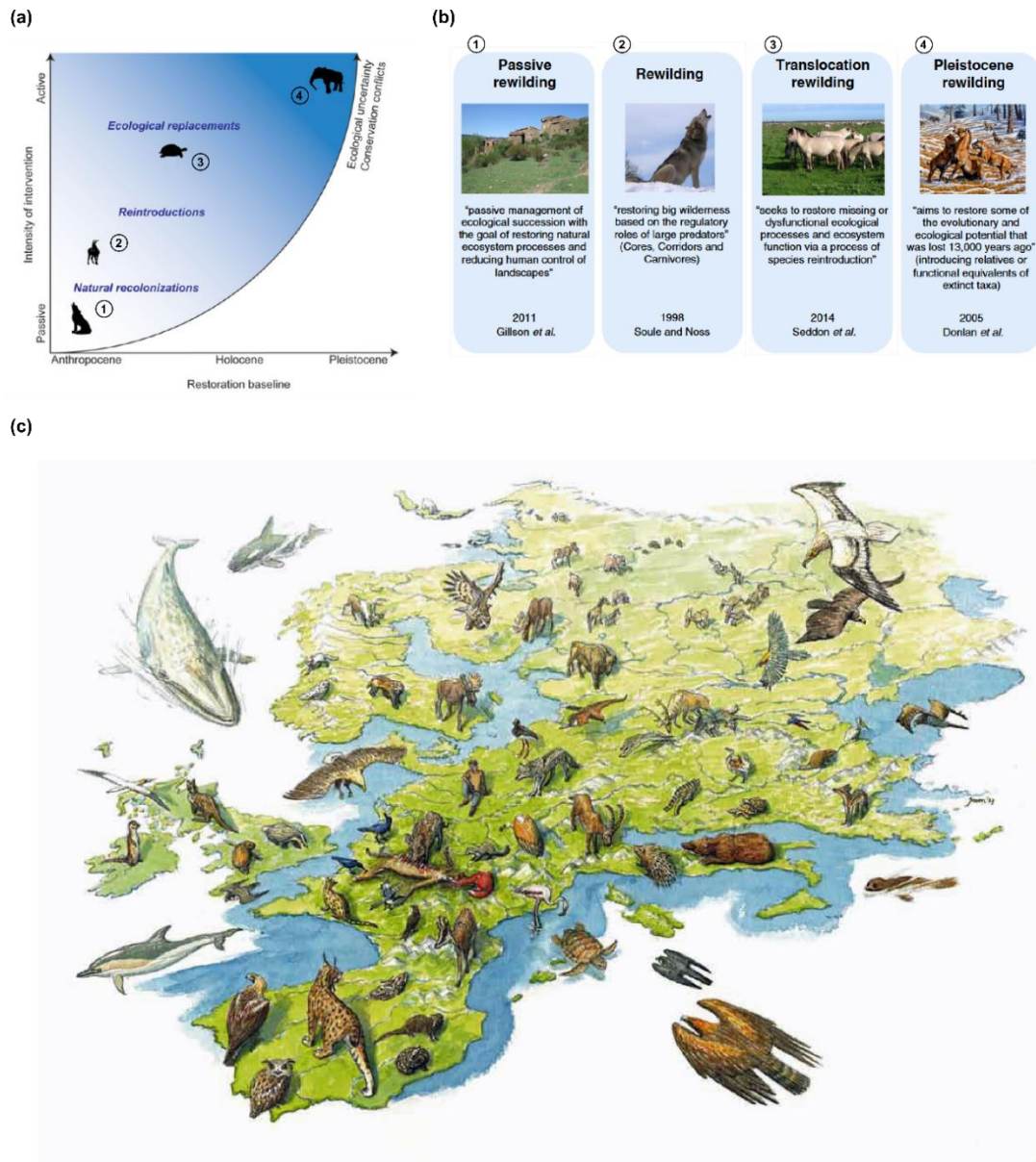
Il est intéressant de noter que le réinvestissement humain de ces espaces peut parfois être justifié sur la base d'un argumentaire *biocentré* : plusieurs scientifiques, gestionnaires et naturalistes, s'accordant à reconnaître une très grande valeur patrimoniale aux milieux agropastoraux, souhaitent que les phénomènes d'afforestation spontanés soient contrôlés afin de préserver en Europe de vastes paysages favorables à la biodiversité des milieux ouverts (e.g. voir Agnoletti, 2014). Dans cette perspective, la déprise agricole est perçue comme un facteur supplémentaire de réduction de la diversité biologique (Laurent, 1992 ; Curt *et al.*, 2004 ; Levêque, 2017). Un récent travail de synthèse sur la perception des conséquences de la déprise agricole à l'échelle mondiale a d'ailleurs mis en évidence que cette vision était dominante en Europe (Queiroz *et al.* 2014).

---

26

En parallèle, l'abandon de ces milliers d'hectares à travers le monde sont vus par un nombre croissant d'acteurs de la protection de la nature comme une opportunité historique pour contrebalancer les pertes de biodiversité observée dans les territoires – dont les forêts – où les forçages anthropiques s'intensifient (Barraud et Périgord, 2014).

Cette idée est ainsi à l'origine d'un projet ambitieux né aux Pays-Bas - *Rewilding Europe* program - proposant de réensauvager 1 million d'hectares d'ici 2022, en combinant différentes approches, dont l'accompagnement ou le *laisser-faire* des processus de recolonisation spontanée par des populations ou des écosystèmes. Mais si la déprise agricole est vue ici comme un moyen pour repeupler l'Europe agricole et urbaine d'habitats forestiers, ces programmes ont surtout la vocation de restaurer des écosystèmes « complets », i.e. incluant l'ensemble des niches écologiques occupées par la faune à l'aube du Néolithique et en particulier la grande faune herbivore.



**Figure 4** *Rewilding the world* : une ambition aux chemins multiples. (a-b) les différents modèles de rewilding peuvent être pensés en fonction du degré d'interventionnisme nécessaire et des systèmes de références utilisés. On distingue ainsi la recolonisation spontanée de populations ou d'écosystèmes, la réintroduction volontaire, l'introduction d'espèce allochtone pour restaurer des fonctionnalités et la reconstitution d'espèces disparues ; tirée de Fernández *et al.* (2017) et Nogués-Bravo *et al.* (2016). (c) A partir de ces différents outils, l'Europe, avec ces millions d'hectares libérés par l'agriculture est vue comme un territoire à reconquérir par la faune sauvage. Vue d'artiste tirée de *Rewilding Europe*.

Ces visions du réensauvagement attribuent une grande valeur à la spontanéité des processus et à la déshérence, peu importe les niveaux de diversité et l'identité des



espèces observées dans les milieux secondaires. Ainsi, le concept de *féralité* (Marris, 2009; Schnitzler et Génot, 2012; Monbiot, 2013) qui décrit le phénomène de *dé-domestication* des écosystèmes<sup>5</sup> tend progressivement à être intégré dans les systèmes de valeur des gestionnaires d'espaces naturels car il permet – si cela est souhaité – de (re)centrer les priorités de conservation sur l'idée de protection de la *nature* (et donc d'un *tout échappant à la volonté de l'homme* ; Terrasson, 1988) et non uniquement sur le pilotage des écosystèmes en visant la biodiversification<sup>6</sup>.

De manière assez similaire, le concept de *novel ecosystems* a été proposé en 2006 par Hobbs *et al.* (2009, 2013). Ce concept souligne que certains écosystèmes ont désormais tellement divergé par rapport à leurs états historiques (en termes de composition et de fonctionnement) que leur restauration peut être abandonnée et qu'il faut changer de système de référence. Dès lors, ce concept – comme celui de féralité – se propose de ne plus voir ces écosystèmes (très) modifiés comme des états dégradés mais comme des lieux où s'expriment spontanément des processus autogéniques à même d'assurer certains services écosystémiques majeurs (e.g. stockage du carbone, réserve de potentiel évolutif, service récréatifs...). Cette vision est cependant loin d'être consensuelle et est activement débattue dans les sphères scientifiques et conservationnistes (Marris, 2009; Aronson *et al.*, 2014; Murcia *et al.*, 2014; Miller et Bestelmeyer, 2016).

Quels que soient les choix sociétaux qui seront fait à l'avenir, ils devront s'appuyer sur une connaissance fine des processus qui sous-tendent les dynamiques écosystémiques de ces nouveaux espaces, leurs fonctionnements actuels et à venir ainsi que les services écosystémiques qu'ils assurent aux sociétés (Cramer et Hobbs, 2007; Cramer *et al.*, 2008; Prach et Walker, 2011). En fait, même si les successions écologiques et les écosystèmes secondaires sont étudiés depuis longtemps, les interrogations restent nombreuses. Et ce en particulier si ces forêts récentes, en plus d'offrir des lieux de déshérence, ont de véritables capacités à accueillir une biodiversité riche et fonctionnelle.

---

<sup>5</sup> Par extension de l'adjectif *féral* qui se dit d'un animal anciennement domestiqué ou issu de sélection génétique en élevage, revenu à l'état sauvage et adapté à son nouveau milieu naturel (Marris, 2009 ; Génot et Schnitzler *in* Forêt Sauvages n°12, Juillet 2013, p15)

<sup>6</sup> Cf. les ouvrages de Blandin (2009) et de Catherine et Raphaël Larrère (1997, 2015) sur le fait que la biodiversité est devenue progressivement un *substitut technocratique du concept de Nature* (Blandin *in* Burgat et Nurock, 2013).

## 2 Processus de réponses à l'abandon : successions écologiques et mécanismes de réassemblage des communautés écologiques

Au sein des biomes où les conditions écologiques sont favorables à l'établissement des ligneux, le relâchement des forçages anthropiques sur les agroécosystèmes se traduit généralement par le redéploiement des canopées et des végétations forestières. Cette reconstitution des sylves à partir d'un écosystème existant, procédant par un remplacement progressif des espèces, est nommée *succession secondaire* en opposition à la *succession primaire* qui concerne la recolonisation à partir d'un substrat nu (Lepart et Escarré, 1983).

### 2.1 Les successions écologiques

#### 2.1.1 Définitions et écoles de pensée

*"Nothing in community ecology makes sense except in the light of succession"*<sup>7</sup>

#### Steward T.A. PICKETT

Cet adage faisant écho à la célèbre maxime de Theodosius Dobjansky<sup>8</sup> illustre une idée simple mais cependant très concrète : les écosystèmes, leurs caractéristiques abiotiques ainsi que les communautés biologiques qu'ils abritent changent en permanence dans le temps et l'espace. Dès lors, la compréhension des facteurs qui régissent leurs organisations et leur fonctionnement ne peut se faire que dans une perspective temporelle. Même si, pour les écologues du XXI<sup>ème</sup> siècle, cet axiome est aujourd'hui un *lieu commun*, son intégration systématique dans le biologie et l'écologie moderne a nécessité un processus de conceptualisation qui est encore d'actualité aujourd'hui.

D'un point de vue épistémologique, on peut distinguer deux principales visions : (i) le modèle déterministe imaginé dans sa première version par Frederic E. Clements en 1916<sup>9</sup> et basé sur l'hypothèse d'une auto-organisation<sup>10</sup> des communautés biologiques

---

<sup>7</sup> in Meiners *et al.* 2015a.

<sup>8</sup> *"Nothing in biology makes sense except in the light of evolution."* (1973)

<sup>9</sup> Les candidats à la primauté scientifique du concept de succession écologique sont nombreux. On reconnaît classiquement les auteurs suivants : Thomas Pownall (1784), George Marsh (1864), Dureau de La Malle (1825), Henry David Thoreau (1860), Charles Darwin (1872) et Henry Chandler Cowles (1899) qui – contrairement à ses prédécesseurs a proposé une réelle formalisation du concept. Très récemment Michaud *et al.* (2015) ont proposé de réécrire l'histoire des successions en reconnaissant la primauté aux entomologistes français du XVIII<sup>ème</sup> siècle (Pierre

dont les processus sont qualifiés d'autogéniques (i.e. internes au système). Dès 1917, Henry A. Gleason proposa (ii) un modèle stochastique radicalement opposé basé sur le concept « individuel » des communautés végétales : contrairement à Clements et ses successeurs (dont les frères Odum, (1969) et leurs versions thermodynamiques du développement écosystémique), Gleason (1927) (et après lui Tansley, (1935) et Whittaker (1953) pour les auteurs parmi les plus influents) considère que les assemblages sont une vue de l'esprit et n'existent pas réellement (Blondel, 1995; Gunnell, 2009). Chaque population évolue de manière indépendante et son maintien au sein d'un assemblage tient plus à des facteurs contingents et historiques qui ont favorisé son apparition et son développement qu'à des facteurs environnementaux prédéterminés. Par conséquent – et c'est bien là le cœur du débat – les successions sont imprédictibles et n'ont pas de directionnalités prédéfinies contrairement aux postulats des modèles déterministes pour lesquels une succession (en dehors de phénomène de perturbation ou de blocage identifiable et déjà inscrit dans la théorie de Clements sous le terme de « *nudation* ») aboutit nécessairement à une communauté-type dont la structure et la composition peut être prédite, le climax.

30

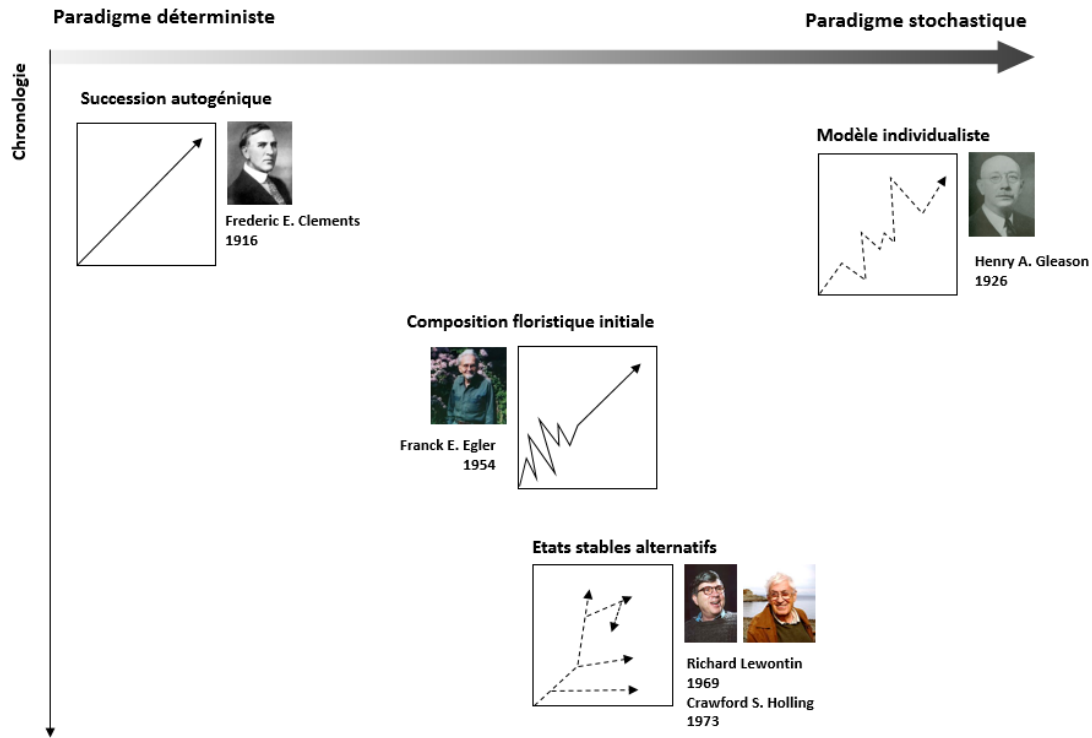
Comme souvent en science, les recherches qui ont suivi la définition de ces deux paradigmes se sont enlisées dans un débat antagoniste opposant les deux écoles de pensées (Acot, 1988; Deléage, 1991). Il faut attendre la seconde moitié du XX<sup>ème</sup> siècle pour voir émerger un nouveau modèle résolument hybride. Frank Edwin Egler, qui travaillait sur les successions secondaires, propose ainsi en 1954, un modèle basé sur le concept de la « composition floristique initiale » qui suggère que c'est d'abord le contexte post-agriculture qui va conditionner la trajectoire successionnelle. En ce sens, ce modèle peut être considéré comme pré-déterministe car il intègre une dimension stochastique en début de succession (le fait que des espèces vont être favorisées dès le départ par des conditions initiales ou la simple « chance » d'avoir été parmi les premières colonisatrices rend la composition de ces communautés pionnières

---

Mégnin notamment) qui collaboraient avec les médecins légistes de l'époque pour dater la mort des cadavres via l'entomologie forensique.

<sup>10</sup> Le caractère organiciste des communautés écologiques a en réalité été beaucoup plus développé par John Frederick Vickers Phillips que Clements lui-même. C'est d'ailleurs en réponse à ses articles que Tansley a forgé le concept d'écosystème dans un article (1935) visant à exprimer son scepticisme sur la validité de la conception de communauté biotique et dans lequel il propose de nuancer la vision organiciste en préférant l'usage de quasi-organisme pour reconnaître les quelques similitudes entre organismes et communautés (Drouin *in* Rey, Gosselin et Doré, 2014).

imprédictibles) et une dimension déterministe en fin de succession (à partir d'une composition initiale, la trajectoire devient prédictible et dans une certaine mesure « dirigée »).



**Figure 5** Principaux modèles de dynamiques écosystémiques et des successions écologiques en fonction du paradigme dominant auquel ils sont rattachés et de leurs apparitions chronologies. Adapté de Walker *et al.* (2007).

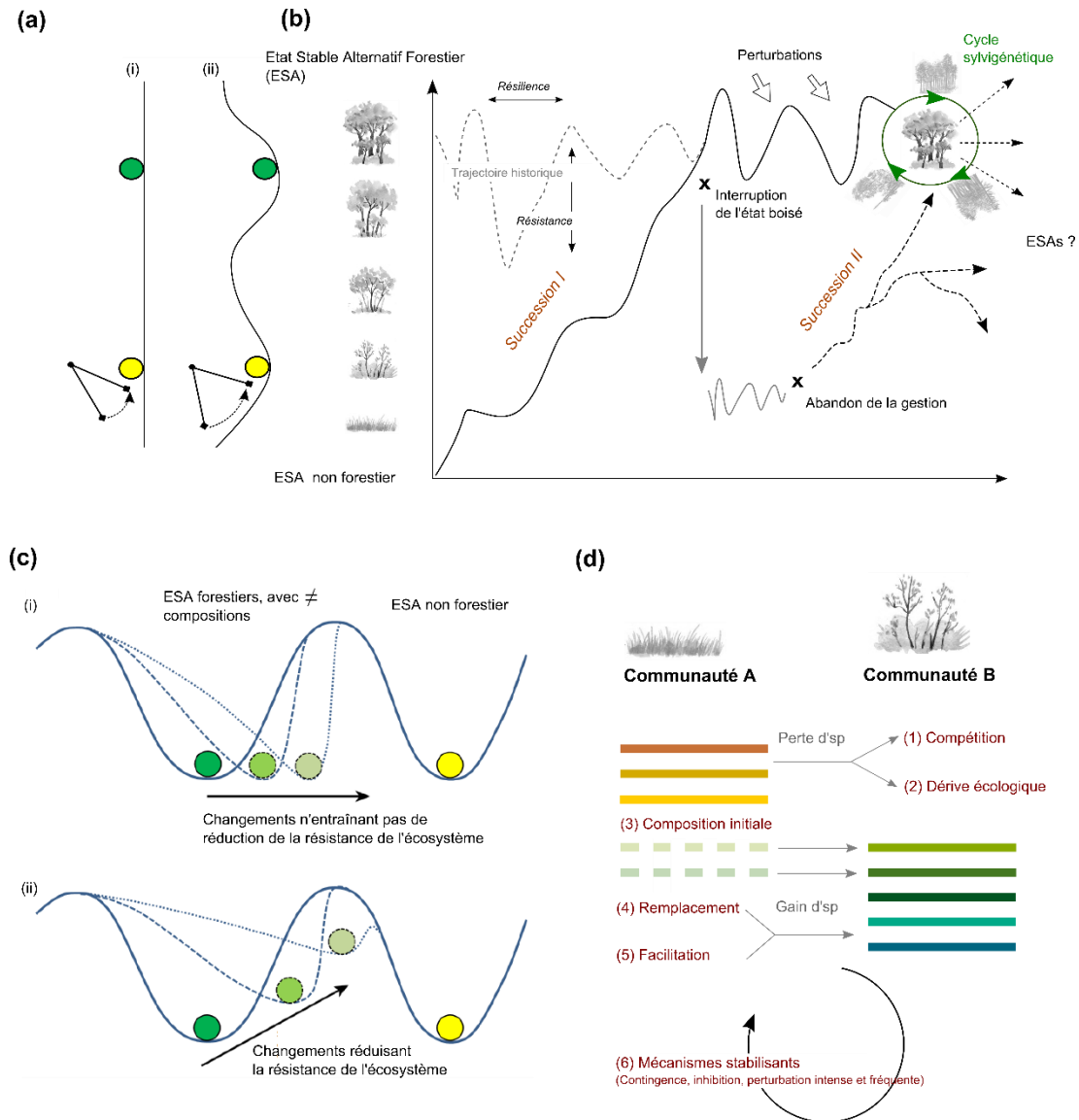
Cette réconciliation des modèles déterministe et stochastique a par la suite été approfondie par un ensemble de travaux visant à caractériser la résilience des écosystèmes, i.e. la capacité d'un milieu à retrouver son état initial après une perturbation<sup>11</sup>. En mettant en évidence que les écosystèmes semblent bel et bien suivre des trajectoires prédéterminées par les facteurs abiotiques mais peuvent s'en éloigner sous l'influence des perturbations, les travaux de Holling (1973) et de ses successeurs ont formalisé un modèle hybride reconnu actuellement comme l'un des plus satisfaisant (Couvet et Teyssède-Couvet, 2010).

<sup>11</sup> Le terme de résilience recouvre désormais deux définitions distinctes : au sens écologique, la résilience décrit la capacité d'un écosystème à absorber une perturbation ; par ailleurs, au sens d'ingénierie écologique elle exprime le temps nécessaire pour qu'un écosystème recouvre ces attributs (i.e. degrés de complexité) après une perturbation (Angeler et Allen, 2016).

De la même manière, concernant la délicate question de ce qu'est une communauté écologique, il a été reconnu que chacune des deux visions décrivaient une certaine réalité dépendante de l'échelle d'analyse et du niveau d'abstraction : Crawley (1986) rappelle ainsi que si les populations sont bel et bien distribuées de manière indépendante le long de gradients stationnels continus, il reste possible de différencier des communautés distinctes en fonction de l'échelle d'analyse, un peu comme l'on décompose les couleurs d'un faisceau lumineux composées de longueurs d'ondes indépendantes et continues. Dès lors, il est possible de considérer que l'identification des communautés écologiques le long d'un gradient (et par conséquent les changements dont elles font l'objet le long de ces mêmes gradients) peut intégrer dans sa démarche une prise en considération des processus stochastiques qui semblent bien correspondre à une certaine réalité.

### **2.1.2 Récents développements des théories successionales**

Il est désormais largement accepté que les phénomènes successionnels s'inscrivent dans un modèle hybride de type *états stables alternatifs* : les écosystèmes, au cours de leur développement, peuvent emprunter différentes trajectoires menant à des états distincts, dont le degré de stabilité variera en fonction de facteurs externes au système (e.g. perturbations), et internes (vulnérabilité des assemblages dépendant notamment des niveaux de diversité) (Fig. 6). Ces différentes trajectoires s'établissent au sein d'un champ des possibles conditionné par l'histoire évolutive (composition des pools) et les facteurs climatiques : ainsi, si les écosystèmes ne fonctionnent pas tel un *ludion* qui inlassablement retourne à un état de référence, il n'est pas moins vrai que l'on observe dans bien des cas une trajectoire prédéfinie, celle du climax qui a fait couler tant d'encre (Larrère, 1993; Génot, 2006). C'est l'idée développée dans les concepts de poly-climax (Tansley, 1939) qui reconnaît une certaine diversité de trajectoires potentielles, de para-climax reconnaissant des états alternatifs ou de méta-climax (Blondel, 1995) intégrant la dynamique et donc la variabilité des écosystèmes à partir d'une trajectoire initiale conditionnée par l'environnement.



**Figure 6** Les processus successionnels. (a) L'enclenchement du mécanisme successional dépend de l'intensité des forçages nécessaire au passage d'un état stable à un autre : dans le cas (i), la transition n'est entravée par aucun phénomène ; dans le cas (ii), le passage d'un milieu herbacé à un milieu arboré peut nécessiter une intensification des forçages du fait de l'existence de mécanismes de résistance à la succession. (b) Description des dynamiques écosystémiques présentés dans le texte. (c) Les changements de composition des communautés consécutives aux perturbations ou successions peuvent entraîner (ii) – ou non (i) – une baisse de la résistance d'un écosystème à se maintenir dans un état forestier ; tirée de Ghazoul *et al.* (2015) (d) Description des 6 grands types de mécanismes interagissant dans le passage d'une communauté à une autre (cf. Pulsford *et al.*, 2014).

Dans les environnements où les milieux herbacés et arborés coexistent, le passage d'un état à un autre sera d'autant plus rapide que les perturbations ayant généré et maintenu un système ouvert n'entraîneront pas de mécanismes stabilisants de type

blocage successional (e.g. pâturages intensifs ou incendies fréquents entraînant une déstructuration du sol et une dégradation de la banque de graines). Lorsque de tels héritages ont été légués à l'écosystème, une intensification des facteurs favorisant le développement des ligneux peut parfois débloquer le processus de succession (e.g. augmentation de la teneur en CO<sub>2</sub> ; (Higgins, 2017)).

En un siècle de publications scientifiques dédiées à l'étude des successions, de très nombreux mécanismes et théories ont été proposés pour expliquer comment, concrètement, les communautés passaient d'un état à un autre. Mais si l'inventaire à la Prévert de ces différents concepts est délicat, l'édification d'une synthèse tient plus de l'utopie que d'un projet rationnel. C'est pourquoi Pulsford *et al.* dans une récente (2014) revue suggère de « purger » la théorie par une approche plus fonctionnelle, en faisant la synthèse des concepts redondants appliqués et applicables aux successions écologiques.

Les auteurs reconnaissent ainsi 6 grands types de phénomènes qui interagissent potentiellement dans le passage d'une communauté à une autre : (i) les mécanismes de remplacement rapide d'espèces lié aux changements abiotiques ; (ii) la facilitation qui permet à des espèces de stades avancés de profiter des conditions créées par les espèces pionnières ; (iii) la compétition qui inhibent progressivement le développement des espèces des stades précédents; (iv) les changements stochastiques de composition ; (v) l'influence des conditions initiales et (vi) les mécanismes stabilisants pouvant bloquer – au moins temporairement – le processus successional. Le lecteur intéressé par une vision plus complète des liens entre les principales théories des successions écologiques et ces 6 mécanismes majeurs identifiés par Pulsford *et al.* pourra se référer à leur revue ainsi qu'à l'ouvrage récent de Meiners *et al.* (2015b).

Actuellement l'étude des successions écologiques reste très active ce qui témoigne à la fois que ces phénomènes restent au moins en partie mal compris et que les sociétés sont toujours en demande d'une meilleure connaissance du fonctionnement dynamique des écosystèmes : savoir que les communautés se succèdent et présentent des structures, des compositions et des fonctionnements différents n'est plus suffisant. C'est bien la recherche des « *drivers* » de ces changements qui est visée : si ces

changements sont les résultats de processus différents (i.e. stochastiques et déterministes) et que leurs influences sont conditionnées par des circonstances, quelle circonstance favorise tel ou tel processus et se traduit par tel ou tel type de changement ? Meiners *et al.* (2015a) propose ainsi de reposer la question de la place de la compétition dans les successions : « *This would allow ecologists to move away from simplistic questions such as ‘is competition important in succession ?’ towards the inherently more valuable question of ‘when is competition important ?’* »

Ces questions connaissent en effet un regain d'intérêt notamment du fait de l'urgence des questions de conservation et du rôle que peuvent jouer les successions écologiques dans les stratégies de restauration des écosystèmes par la valorisation des processus spontanés (Young *et al.*, 2001; Prach et Walker, 2011). Les successions écologiques sont ainsi revisitées à la lumière des nouveaux concepts et outils développés depuis quelques décennies, en particulier l'approche fonctionnelle des écosystèmes – qui a émergé à la fin des années 80<sup>12</sup> - et qui a ouvert un nouveau champ d'investigation très prometteur en permettant d'inférer concrètement l'action des contraintes abiotiques et biotiques impliquées dans les structurations déterministes des communautés (Violle, 2007; Meiners *et al.*, 2015a).

Ces nouvelles approches permettent ainsi désormais de faire la fusion entre l'étude des successions écologiques et un autre champ disciplinaire portant sur des questions assez proches, mais ayant peu intégré dans un premier temps la dimension temporelle et la dynamique des écosystèmes : l'étude des processus d'assemblages et des mécanismes de co-existence.

## 2.2 Processus d'assemblages des communautés

### 2.2.1 Développement historique

Etonnamment cet autre champ disciplinaire central en écologie semble s'être développé de manière parallèle et - jusqu'à assez récemment - indépendante des théories successioneuses (Young *et al.* 2001; Chase et Leibold, 2003; Kardol, 2007). Et il est d'autant plus étonnant de constater que ce corpus théorique (i) témoigne du même schisme opposant deux visions antagonistes de la Nature (l'instabilité ou

---

<sup>12</sup> 1987 : date de parution du 1<sup>er</sup> numéro de *Functional Ecology*



l'équilibre, l'harmonie ou le chaos, l'ordre ou l'anarchie) colorées par les mêmes dessous métaphysiques : une vision réductionniste faisant la part belle aux processus aléatoires et une vision résolument holistique mettant l'accent sur les mécanismes déterministes<sup>13</sup> ; et (ii) est globalement arrivée aux mêmes conclusions hybrides où processus stochastiques et déterministes agissent de concert dans la structuration des assemblages :

*"It [the assembly theory] was based on Jared Diamond's (1975) studies of bird communities on Pacific islands and was developed by several zoologists, who did not recognize that Gleason, and later Frank Egler (1954), had anticipated many of the main points of the assembly mode" Young et al. (2001).*

Cette relative ignorance peut s'expliquer par le fait qu'au delà des similitudes, l'étude des processus d'assemblages interroge des phénomènes différents :

*"While the concept of succession focuses on the trajectory of species replacement, community assembly focuses more on the end state of species composition (Kardol, 2007).*

Bien qu'identifiée en tant que champ disciplinaire spécifique depuis le milieu des années 70 (suite aux travaux du biogéographe Jared Diamond (1973) et de l'écologue Daniel Simberloff (1978)), la question des règles d'assemblages<sup>14</sup> est au moins tout aussi ancienne que celle des successions : dès le XVIII<sup>ème</sup> siècle Alexander Von Humboldt formalise à travers sa « Géographie des plantes » (1805) ce que la science de l'ancien monde avait empiriquement érigé en savoir : les organismes vivants ne sont pas répartis au hasard dans les environnements. Parmi un ensemble des possibles définis par les limites de la biosphère, seules quelques espèces peuvent coexister véritablement mettant, dès lors en avant l'action de contraintes environnementales (abiotiques et biotiques) produisant ces patrons. Mais il a fallu attendre l'émergence de

---

<sup>13</sup> Cf. Yanni Gunnell (2009) pour une analyse plus approfondie des dessous métaphysiques qui sous-tendent les théories écologiques.

<sup>14</sup> La sémantique utilisée pour décrire les processus d'assemblage des communautés varie selon les auteurs. Weiher *et al.* (2011) remarque ainsi un changement dans l'utilisation du vocabulaire : le concept de règles d'assemblages « *assembly rules* » imaginé par Diamond (1975) et principalement expliqué à l'origine par la compétition interspécifique devient progressivement la théorie de l'assemblage des communautés « *community assembly* ». Ce glissement sémantique semble s'expliquer du fait de l'acceptation progressive de l'existence de phénomènes stochastiques qui tend à faire régresser la notion de règles ou de lois (i.e. « *rules* ») impliquant intuitivement un déterminisme sous-jacent.

l'écologie scientifique et la forge de concepts adaptés (e.g. biocénose, écosystème) pour voir apparaître la théorisation de ces constats empiriques. Ainsi, un peu à l'image des théories successioneuses, l'étude des mécanismes de coexistence a, elle aussi, connue à partir du début du XX<sup>ème</sup> siècle une foisonnante épopée conceptuelle aboutissant à un débat étonnamment similaire entre des visions déterministes et stochastiques.

La vision déterministe de la coexistence trouve son origine dans la volonté d'expliquer l'ordre apparent dans la nature : aux yeux des pionniers de la biologie moderne, chaque espèce semblait avoir une place et une fonction bien spécifique au sein de la biosphère. Or, d'un point de vue théorique, cet ordre garant de la diversité observée dans les écosystèmes peut apparaître paradoxal : étant donné que les espèces d'un même niveau trophique se partagent les mêmes ressources, comment expliquer la coexistence de ces multitudes d'espèces ?

Bien que l'on retrouve ces idées chez d'autres illustres naturalistes du XIX<sup>ème</sup> siècle tel Darwin, c'est Joseph Grinnell, qui en 1917, conceptualisa formellement l'idée de niche écologique en la définissant comme l'ensemble des conditions nécessaires au développement et au maintien des populations. A partir de cette première définition mettant l'accent sur la dimension spatiale, les travaux pionniers de Grinnell ont été enrichis par l'intégration plus explicite du rôle des interactions biotiques ; i.e. la fonction ou la profession des espèces au sein de la communauté (Elton, 1927). L'introduction de cette dimension fonctionnelle a conduit les écologues à voir les interactions biotiques et en particulier la compétition comme LA relation causale à l'origine de la structuration des communautés : la coexistence d'espèces est rendue possible du fait que les niches diffèrent suffisamment pour que les ressources soient exploitées de manière différentielle (Gause, 1935; Lotka, 1925; Volterra, 1926). Ainsi, la niche écologique est vue de manière abstraite comme un espace à  $n$  dimensions définissant l'amplitude des environnements abiotiques (i.e. niche potentielle ou fondamentale) et biotique (i.e. niche effective ou réalisée) dans laquelle les espèces ont une place au sens spatial comme fonctionnel (Hutchinson, 1957).

Aussi éclairant soit-il, le concept de niche écologique a cependant été reconnu comme insuffisant pour expliquer certains patrons de diversité. Comme dans les îles par exemple, où la composition des communautés est étroitement liée aux probabilités de

colonisation et aux risques d'extinction, donc par essence, non déterministe. La théorie biogéographique insulaire développée par MacArthur et Wilson en 1967 a ainsi reconnue pour la première fois (bien que de manière implicite), l'existence de facteurs stochastiques dans la structuration des assemblages. Mais la formalisation conceptuelle la plus aboutie a été la proposition de Steve Hubbell (2001), d'étendre la vision neutraliste de l'évolution moléculaire à l'écologie dans une théorie neutraliste unifiée de la biogéographie et de la biodiversité. Pour Hubbell, dont le concept de niche écologique ne lui permettait pas d'expliquer et de prédire la répartition des arbres dans la forêt panaméenne, les espèces d'un même niveau trophique sont équivalentes en termes de *fitness* (i.e. mêmes taux de natalité, de mortalité et de dispersion) et donc en termes de niches. Par conséquent, les patrons de diversité ne résultent pas (uniquement) des processus d'exclusion compétitrice mais des mécanismes probabilistes d'événements de spéciation et d'immigration. Ainsi, deux communautés identiques à  $t_0$  seront nécessairement différentes à  $t+1$  car – dans chaque communauté – de nouvelles espèces auront émigré et d'autres disparu sans que cela soit explicable par des facteurs déterministes.

38

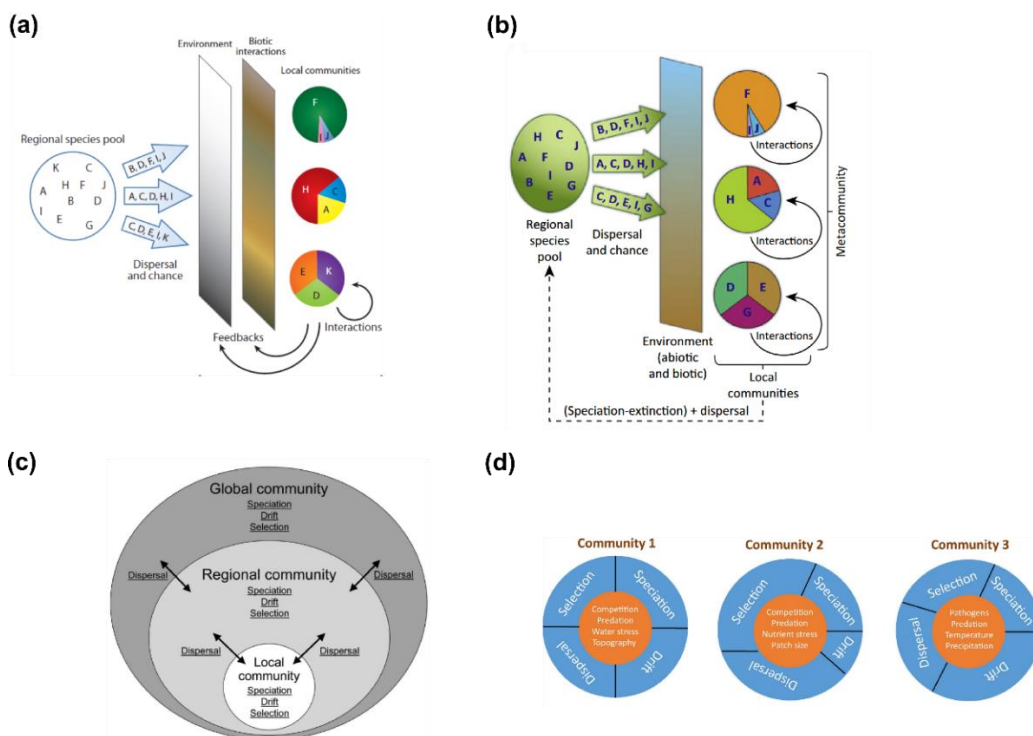
Ces hypothèses de neutralité au sein des guildes trophiques ont par la suite été affinées par la reconnaissance de la redondance fonctionnelle des espèces stipulant que si toutes les espèces n'occupent pas la même niche (hypothèse neutraliste), au sein d'un pool, certaines d'entre elles partagent des besoins communs. Dès lors, il est reconnu que la structure des communautés (i.e. les niches fonctionnelles disponibles) sont déterminées par l'environnement et que la composition au sein de ces niches répond à des mécanismes de type neutres (Couvet et Teysède-Couvét, 2010; Hérault, 2011).

### ***2.2.2 Vers une théorie synthétique des communautés écologiques***

Comme dans le cas des théories successioneles, il a été reconnu que la vision dichotomique du schisme déterministe/holisme-stochastique/réductionnisme est caduque car les 2 types de processus interagissent dans la constitution des communautés écologiques : comme la physique et la biologie évolutive avant elle, l'écologie apprend progressivement à jongler avec le *hasard*. Ainsi, après 40 ans de divers travaux, une synthèse a émergé en prenant la forme d'un compromis symbolisé par l'idée d'un continuum (Gravel *et al.*, 2006) où les assemblages sont triés par une

série de mécanismes plus ou moins déterministes : le modèle des filtres écologiques (Fig. 7a-b).

Ce modèle, reconnaissant historiquement 3 principaux filtres (1 stochastique : la dispersion et 2 déterministes : l'environnement et les interactions biotiques), a été amendé cette dernière décennie de manière à ce (i) qu'il intègre les liens entre les pools d'espèces locaux et régionaux et que (ii) la nature des processus dits stochastiques soit mieux définis.



**Figure 7** Modèles des processus d'assemblages des communautés (*community assembly processes*). (a) Modèle traditionnel des filtres écologiques basé sur l'hypothèse que les communautés locales, après avoir colonisé un nouvel environnement par des mécanismes probabilistes de dispersion (donc stochastique et imprévisible), sont composées d'espèces ayant passé le filtre abiotique et le filtre d'interactions biotiques ; tirée de HilleRisLambers *et al.* (2012). (b) Modèle des filtres écologiques enrichi par la prise en compte des liens entre pools d'espèces régionaux et communautés locales : comme dans (a), les espèces sont assemblées par une série de filtres mais, ici, l'influence des mécanismes propres aux métacommunautés ainsi que les processus de spéciation-sélection et dispersion sur la structuration du pool régional sont également pris en compte ; tirée de Mittelbach *et al.* (2015). (c) Partant du même constat que le modèle initial des filtres écologiques ignore les processus de spéciation ainsi que la dérive écologique, Vellend propose un modèle théorique des communautés écologiques réduit à 4 processus majeurs variant avec les échelles spatio-temporelles ; tirée de Vellend *et al.* (2010). (d) A partir de ce modèle, la structuration des communautés locales est analysée en termes d'importance relative de ces 4 grands types de processus et pouvant inclure l'ensemble des mécanismes écologiques connus ; tirée de Thakur (2017).

En effet, concernant les *feedbacks* entre pools locaux et régionaux, plusieurs travaux ont mis en évidence que les processus de sélection n'agissaient pas uniquement dans le sens du *global au local*. De la même manière que la présence d'une espèce au sein d'une communauté locale soit étroitement conditionnée par son recrutement dans le pool régional, la présence de cette même espèce au sein de ce pool dépend également de sa capacité à se maintenir localement. Autrement dit, la présence comme la fréquence d'occurrence d'une espèce dans les pools régionaux dépend de la disponibilité des conditions d'existence qui lui sont favorables (Mittelbach *et al.* 2015).

Concernant la clarification des concepts exprimant la place du hasard dans la structuration des assemblages, un certain nombre d'auteurs ont attiré l'attention des écologues sur les biais d'interprétation dus à la confusion entre processus stochastiques (i.e. aléatoire) et neutralistes. Ainsi le modèle traditionnel, s'il intègre une dimension stochastique en tenant compte de la dispersion (probabiliste), néglige la neutralité qui est le fait que les espèces d'un même niveau trophique ont la même probabilité de coexister (voir plus haut concernant le développement de la théorie neutraliste).

40

Par conséquent, la structuration d'un assemblage ne peut être vue uniquement à travers le modèle de filtre traditionnel: même si nous modélisons parfaitement les probabilités de colonisation et les conditions environnementales (abiotique et biotique), une part significative de variation entre les communautés resterait inexpliquée du fait que la composition en espèces varie sous l'influence des processus neutralistes de spéciation et de *dérive écologique*, i.e. l'évolution stochastique des abondances entre espèces écologiquement et démographiquement similaires (McGill *et al.*, 2006; Vellend *et al.*, 2014).

Pour Fox, les idées implicites du modèle de filtre traditionnel selon lesquelles les processus neutralistes seraient (i) des phénomènes stochastiques et (ii) seraient pris en compte *via* le filtre de dispersion, sont des idées « zombies » en écologie ; i.e. des idées qui auraient dû disparaître du fait de leurs invalidations mais se maintiennent dans la littérature du fait de leur popularité pour expliquer simplement la structuration des communautés à travers un continuum stochasticité-déterminisme (Kraft *et al.*, 2015; Cadotte *et al.*, 2017).

Une avancée conceptuelle significative a été faite lors de la formalisation de la *théorie des métacommunautés* qui intègre explicitement les mécanismes de structuration des assemblages dans un cadre spatialisé reconnaissant les processus stochastiques de dispersion ainsi que les processus neutralistes et déterministes (Leibold *et al.* 2004; Logue *et al.* 2011).

Par ailleurs, dans l'objectif d'unifier le cadre conceptuel de l'écologie des communautés comme cela a été fait pour la génétique des populations, Vellend (2010, 2016) a récemment proposé de voir les assemblages comme le résultat de 4 *high-level processes* pouvant générer un gain (spéciation, dispersion) ou une perte (sélection, dérive) d'espèce. Dans ce cadre, l'ensemble des mécanismes traditionnellement évoqués pour expliquer la structuration des assemblages – *low-level processes* – sont rassemblés en fonction du processus qu'ils produisent ; e.g. compétition = sélection négative ; facilitation = sélection positive ; succession = dispersion, sélection positive/négative et dérive. Ainsi, ce modèle reconnaît l'existence de processus véritablement déterministes (sélection de niche) et à l'opposé fondamentalement neutre et stochastique (dérive écologique) ainsi que des processus partiellement stochastique (dispersion probabiliste contrainte par les traits) (McGill *et al.*, 2006; Weiher *et al.*, 2011).

Une conséquence majeure de ces efforts de clarification conceptuelle, est la reconnaissance que ces 4 *high-level processes* interagissent en permanence dans la structuration des assemblages. Plusieurs travaux récents ont ainsi mis en évidence que l'importance relative des processus déterministes, stochastiques et neutralistes varient en fonction des circonstances environnementales. Ainsi, Chase (2010) suggère que la très grande diversité biologique des communautés tropicales (forêts, récifs) pourrait être en partie expliquée par la rareté des contraintes abiotiques : ces environnements chauds et humides, baignés de lumière, favoriseraient l'expression de la dérive écologique du fait qu'une large partie des espèces présentes dans les pools peuvent potentiellement être recrutées. En d'autres termes, les processus de sélection par la niche fondamentale ont probablement une importance moindre que dans les environnements stressants, i.e. qui nécessite des traits d'histoire de vie spécifique comme – par exemple – dans les déserts secs ou froids.

Dès lors, pour comprendre comment la biodiversité se répartit dans le temps et l'espace et en prédire les changements, l'enjeu scientifique se cristallise autour de la question des circonstances qui influent sur l'importance relative de ces 4 processus fondamentaux. Vellend (2010) résume ainsi ce point : *"In this way, we can collectively advance the goal of understanding the circumstances under which different ecological processes are of greatest importance in structuring ecological communities in nature"*.

A l'image des travaux pionniers de Chase (2003, 2007), plusieurs investigations récentes ont confirmé l'idée que l'importance des processus de sélection par la niche variait avec la dimension spatiale (i.e. en fonction des environnements). En revanche, concernant la dimension temporelle, l'application de ces concepts est encore balbutiante et s'est concentrée dans un premier temps sur l'importance relative des processus déterministes (i.e. facteurs abiotiques vs. biotiques). Plusieurs auteurs ont suggéré qu'à l'avenir les études sur les successions devront intégrer de manière plus explicite les processus d'assemblages afin de mieux comprendre les liens entre variations de l'intensité des processus de sélection par la niche et les trajectoires successioneuses (Young *et al.*, 2001; Cramer et Hobbs, 2007; Meiners *et al.*, 2015a; Meiners *et al.*, 2015b; Chang et HilleRisLambers, 2016). Par conséquent, ce point constituera un axe de recherche majeur dans les travaux présentés ici.

### 3 Réponses de la biodiversité aux processus d'extensification et d'enrichement

#### 3.1 Définir la biodiversité pour en apprécier les réponses

La biodiversité est un concept jeune (1988)<sup>15</sup> dont les contours sont encore flous et régulièrement redéfinis. À partir de la définition inscrite dans l'article 2 de la CBD (*Convention on Biological Diversity*)<sup>16</sup> reconnaissant la biodiversité comme *la diversité biologique à toutes les échelles du vivant* (génétique, spécifique et écosystémique), de

---

<sup>15</sup> Le terme Biodiversité est inventé en 1986 par Walter G. ROSEN lors de la préparation du *National Forum on Biodiversity* (21 au 24/09/1986) et a été popularisé par Edward O. Wilson lors de la publication des actes du colloque en 1988 (Gunnell, 2009).

<sup>16</sup> Signée à Rio en 1992 lors du sommet de la terre et définissant la biodiversité ainsi « *variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes* ».

nombreux apports ont été proposés de manière à aboutir à un concept plus complet et mieux à même de tenir compte de la complexité des formes de vie sur la planète.

A l'échelle des communautés – définie comme un ensemble de populations de différentes espèces en un lieu et un temps donné (Vellend, 2010) – l'on peut distinguer (i) trois facettes de la diversité biologique dont les niveaux varieront en fonction (ii) de l'échelle ou des dimensions de l'analyse et seront d'autant mieux décrits par une caractérisation (iii) des différentes composantes (Fig. 8)<sup>17</sup>.

### **3.1.1 Diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique : les 3 facettes de la biodiversité**

#### 3.1.1.1 Diversité taxonomique

L'appréciation des niveaux de diversité *via* le nombre d'espèces – nommé *richesse spécifique* – constitue la base de la description de la *structure* des communautés. C'est en effet à partir de cette *facette taxonomique* (i.e. mesurant le nombre de *taxons*) que la valeur et la vulnérabilité des écosystèmes a été historiquement mesurée, comme en témoigne l'identification des *points chauds* de biodiversité (e.g. forêts équatoriales des îles de la sonde, bassin méditerranéen).

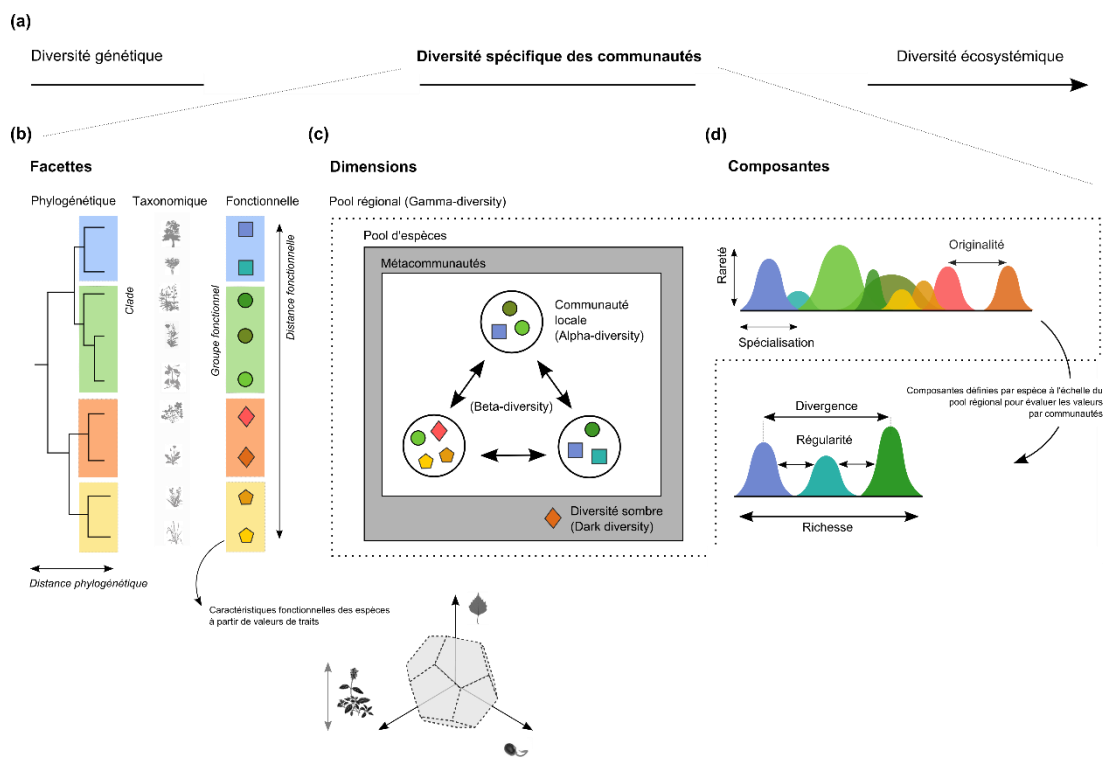
Aussi incontournable soit-elle en écologie et en biologie de la conservation, cette approche souffre cependant de limites méthodologiques et conceptuelles. En effet, la diversité taxonomique assume l'existence des espèces en tant que telle alors qu'elles sont surtout une *vue de l'esprit*, une *monnaie d'échange* pour les naturalistes, les écologues et les conservateurs (Gouyon, 2001; Lecoindre, 2014). Dès lors, dans une perspective de conservation, le risque est grand d'adopter une vision fixiste du vivant en négligeant la diversité contenue *dans* les espèces, i.e. la diversité génétique. A ce propos, Becerra et Venable (2008) ont illustré que la définition des réserves naturelles au Mexique basée sur la diversité taxonomique avait conduit à préserver des puits de diversité au détriment des sources, i.e. des secteurs plus pauvres en espèce mais abritant de nombreuses lignées évolutives distinctes. Mais en dépit de ces critiques, les approches centrées-espèces restent essentielles car elles correspondent à un niveau de

---

<sup>17</sup> Dans la littérature scientifique actuelle, les termes de *facettes*, *composantes* et *dimensions* sont parfois utilisés pour décrire les mêmes aspects de la biodiversité (e.g. facette ou composante pour présenter la diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique). Ainsi, il ne semble pas qu'il y ait de consensus sur l'utilisation de ces termes. C'est pourquoi, nous faisons choix ici de les utiliser dans le sens présenté dans la figure 8.



biodiversité facilement perceptible et permettent la définition de références pour mesurer les changements biocénétiques au cours des temps évolutifs (i.e. taux d'extinction des ères passées mesuré à partir de la diversité taxonomique). Enfin, il est probable que la diversité spécifique réagisse aux mêmes facteurs que la diversité génétique (surface, connectivité, hétérogénéité), ce qui en fait – malgré tout – un *proxy* pertinent de la diversité intra- et inter-espèces (Vellend et Geber, 2005).



**Figure 8** La biodiversité, un concept composite. (a) La diversité biologique comprend 3 principales échelles, dont celle des communautés. (b) A ce niveau, la biodiversité peut être décrite à partir des facettes phylogénétique, taxonomique et fonctionnelle. Dans le cas des facettes phylogénétique et fonctionnelle, les niveaux de diversité peuvent être appréciés de manière continue (*via* l'estimation de distances) ou de manière discrète (*via* l'estimation de groupes ou de clades). Pour ce faire, la diversité phylogénétique s'appuie sur les distances évolutives entre lignées (en millions d'années) et la diversité fonctionnelle, sur des distances mesurées à partir d'ensemble de traits d'histoire de vie (e.g. morphologie, phénologie, modes de reproduction). (c) La biodiversité de chacune de ces 3 facettes peut ensuite être évaluée à différentes échelles spatio-temporelle. (d) Enfin, la diversité biologique observée au sein des communautés peut être partitionnée en différentes composantes qui peuvent tenir compte de l'abondance des populations. On distingue ainsi des composantes de composition (richesse) ou de structure (divergence, régularité, degré de spécialisation ou de rareté).

### 3.1.1.2 Diversité fonctionnelle

La reconnaissance de la facette fonctionnelle de la biodiversité a utilement complété la description des patterns taxonomiques par la prise en compte des traits de vie qui relie les espèces aux fonctionnements des écosystèmes. En réalité cette approche est antérieure à l'approche taxonomique qui a nécessité la formalisation du concept d'espèce (Linnaei, 1735). Les hommes – comme nombre d'autres espèces – savent intuitivement reconnaître des groupes d'organismes morphologiquement, fonctionnellement et écologiquement distincts (arbre vs. herbe). L'idée de se saisir de ces différences pour analyser les réponses de la biodiversité aux différents environnements est d'abord née dans les laboratoires d'écologie végétale soucieux de caractériser les niches fondamentales des organismes végétaux (autécologie). A l'inverse, l'écologie animale s'est concentrée au départ sur la caractérisation des réseaux trophiques et des relations entre les individus (synécologie).

Dès lors, l'écologie fonctionnelle s'est articulée autour du développement de systèmes de classification permettant d'identifier les caractéristiques écologiques des organismes. Parmi les systèmes les plus marquants et les plus influents, on recense<sup>18</sup> :

- Le système de classification des types biologiques de Raunkier (1934) classant les végétaux en fonction du mode de protection des bourgeons durant la période hivernale ;
- Le modèle des stratégies r/K de MacArthur et Wilson (1967) basé sur les stratégies démographiques des espèces et distinguant les espèces favorisées dans les environnements pionniers et dynamiques (e.g. annuelles à la fécondité élevée) de celles favorisées dans les milieux mûres (e.g. espèces longévives à la fécondité réduite) ;
- Le modèle des stratégies CSR de Grime (1974) introduisant la notion de compromis pour l'allocation des ressources en fonction des facteurs de stress et de perturbations. Ce modèle classe les espèces selon leurs aptitudes à la compétition et leurs capacités à tolérer les contraintes et les perturbations environnementales ;

---

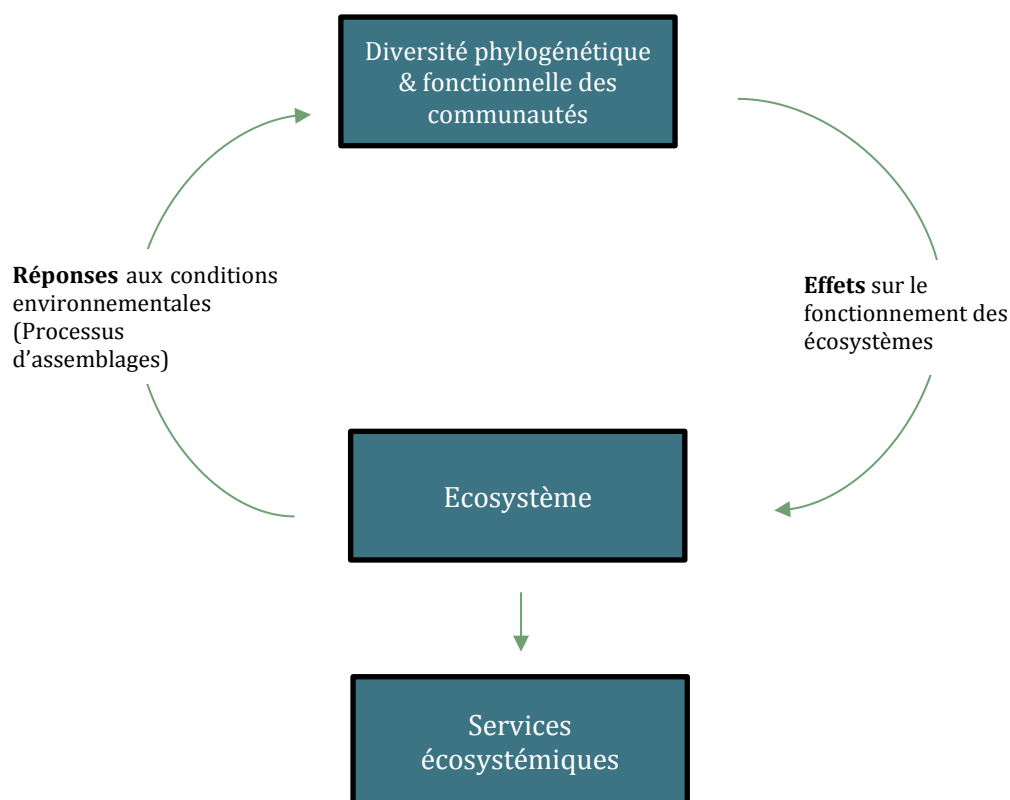
<sup>18</sup> Cf. Garnier et Navas, 2013 pour une description plus complète des systèmes de classification fonctionnelle.

- Le modèle LHS (Leaf – Height – Seed) de Westoby (1998) proposant de classer les espèces végétales non plus en fonction de caractéristiques intégratrices mais en fonction d'un nombre réduit d'attributs de manière à pouvoir homogénéiser les travaux menés en écologie fonctionnelle. Ce modèle reprend l'idée de compromis dans l'allocation des ressources et permet de distinguer des stratégies différentes en fonction de l'investissement des plantes dans (i) l'activité de photosynthèse (dans les sous-bois par exemple où la lumière est rare), (ii) dans la hauteur pour optimiser l'accession aux zones lumineuses lorsque la compétition est importante et dans (iii) la masse des graines dans le but d'améliorer les capacités de dispersion et de germination.

Avec l'émergence des différents systèmes classificatoires est née l'idée du concept de trait, i.e. tous types d'attributs phénotypiques des individus telles les caractéristiques morphologiques, écologiques, physiologiques ou phénologiques depuis l'échelle cellulaire jusqu'à celle de l'organisme entier (Violle *et al.*, 2007; Garnier et Navas, 2013). Ce concept intégrateur a permis à l'écologie fonctionnelle de penser la diversité non plus uniquement sur la base de groupes catégoriels mais aussi *via* des mesures quantitatives continues et dont l'unité de base est l'individu et non l'espèce. Or, cette double caractéristique (intégration des traits catégoriels et continus et prise en compte de la diversité intra-spécifique) est plus en adéquation avec la réalité biologique : la biodiversité n'est pas un vecteur de nombre entier mais bien la variation continue des formes de vies dans le temps et l'espace. Le concept de diversité fonctionnelle était forgé : *la variation dans les degrés d'expression des fonctions entre les différents individus d'une ou plusieurs populations* ; il correspond à la valeur, la gamme et l'abondance relative des traits mesurés dans une communauté (Garnier et Navas, 2013).

Le développement du concept de trait dans les années 2000 s'est accompagné par de très nombreux travaux visant à optimiser et homogénéiser la caractérisation fonctionnelle des organismes en identifiant les principaux axes de leurs variation écologique (e.g. les travaux sur l'intégration des traits racinaires (Iversen *et al.*, 2017) ou ceux stipulant que les traits sélectionnés doivent être indépendants les uns des autres (Laughlin, 2014).

Ces avancées méthodologiques ont ensuite permis de projeter l'écologie fonctionnelle dans une approche comparative qui consiste à analyser comment la structure fonctionnelle des communautés (i) témoigne des changements environnementaux (encadré I.3.1) et (ii) influence le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel et Garnier, 2002) (Fig. 9). Ces travaux ont ainsi progressivement conduit à la distinction entre des traits de *réponses* et des traits d'*effets* qui, qu'ils soient mesurés individuellement ou collectivement, renseignent les écologues sur la nature et la structure des niches ainsi que sur les liens entre la biodiversité, le fonctionnement des écosystèmes et les services qu'ils assurent. L'écologie fonctionnelle est donc une discipline fondamentalement intégratrice au sens où elle constitue le premier trait d'union entre les recherches portant sur les processus d'assemblages et celles portant sur les fonctions assurées par les écosystèmes (Garnier et Navas, 2013).



**Figure 9** La structure phylogénétique et fonctionnelle des écosystèmes est un (i) *proxy* des processus d'assemblages (encadré I.3.1) et (ii) se traduit dans le fonctionnement des écosystèmes ainsi que dans les services écosystémiques également dépendants des conditions abiotiques.

### 3.1.1.3 Diversité phylogénétique

Un second trait d'union entre la structure des communautés et les processus d'assemblages d'une part (encadré I.3.1) et le fonctionnement des écosystèmes d'autre part a pu être développé par l'introduction des mesures de diversité phylogénétique en écologie des communautés. Cette facette tient compte de l'histoire évolutive des espèces et s'établit sur la base des liens de parenté. Ainsi, à partir d'un arbre phylogénétique classant chaque espèce en fonction du temps évolutif qui les sépare, il est possible de mesurer la quantité d'histoire évolutive accumulée au sein d'un assemblage. Elle sera d'autant plus grande que la communauté abritera des espèces appartenant à des lignées distinctes ayant divergé il y a longtemps.

L'approche phylogénétique est complémentaire de l'approche fonctionnelle : comme l'ont souligné Darwin et Wallace en 1859, les similitudes écologiques, morphologiques et comportementales entre les espèces résultent généralement d'une histoire commune (sauf cas de convergences évolutives). Dans ces conditions, la position phylogénétique des espèces (i.e. leur distance relative par rapport aux autres espèces dans l'arbre du vivant), peut être considérée comme un *proxy* de leurs niches écologiques. Mais cette caractéristique n'est vraie que dans le cas d'une conservation des traits à travers la phylogénie qui suppose l'existence de mécanismes évolutifs stabilisant les dimensions de la niche. Or, ce conservatisme phylogénétique des niches varie en fonction des traits : certains traits profondément ancrés dans l'histoire évolutive des espèces peuvent être conservés alors que d'autres traits (dits *labiles*), plus récemment acquis, peuvent être très peu conservés.

Même si les liens entre la phylogénie et la structure fonctionnelle des communautés doivent être mieux compris, l'approche phylogénétique complète utilement l'approche fonctionnelle en proposant un niveau intégrateur de la niche (i.e. tenant potentiellement compte de l'ensemble des traits des organismes) et permettant aux écologues d'estimer l'héritage évolutif des espèces contenues dans une communauté. Ce dernier point est essentiel en biologie de la conservation car il semble exister un lien fort entre diversité phylogénétique et (i) la complexité / richesse des fonctions assurées par un écosystème (Srivastava *et al.*, 2012) et (ii) le potentiel évolutif d'une communauté, i.e. plus une communauté abrite une proportion d'histoire évolutive

importante, plus elle sera à même de s'adapter aux changements environnementaux (Winter, 2013).

### 3.1.2 Diversité gamma, alpha et beta : les 3 dimensions de la biodiversité

La distinction des différentes échelles spatio-temporelles de la biodiversité est essentielle en écologie et en conservation car elles ont trait à des mécanismes distincts et révèlent des *patterns* complémentaires de distribution de la diversité.

Ainsi, des communautés riches localement (diversité-alpha) pourront avoir des compositions très proches entre elles (diversité-beta) et ainsi témoigner d'une forme d'homogénéisation à l'échelle globale (diversité-gamma). A l'inverse, un paysage très hétérogène pourra héberger globalement une grande richesse si chaque communauté se distingue des autres et ce, indépendamment de leur niveau de richesse locale.

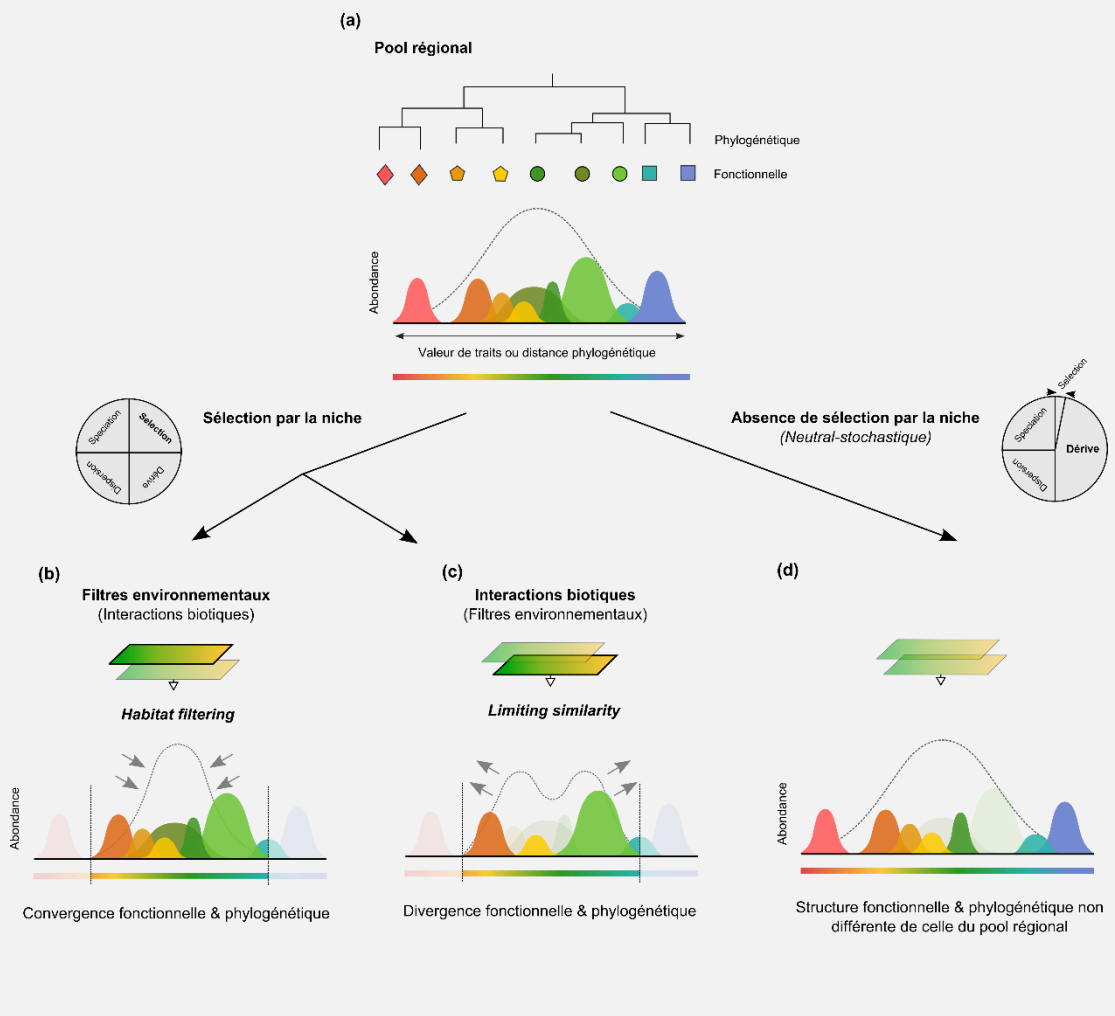
Au delà de ces dimensions de base, il est possible d'affiner encore les échelles, notamment concernant la dimension-beta qui peut concerner des variations de composition entre habitats de même nature ou des changements directionnels entre communautés distribuées sur un gradient (Anderson *et al.*, 2011). Dans ce cas précis, il est utile de rechercher la part de la variation liée au niveau de richesse (nommée *nestedness* lorsque cette variation s'inscrit dans un gradient directionnel) de celle liée à un véritable turnover de composition (Baselga, 2010).

De la même manière, concernant la diversité-gamma observée à de larges échelles (e.g. région), il est possible de distinguer des pools d'espèces plus ou moins homogènes correspondant à l'ensemble des espèces pouvant potentiellement co-exister, i.e. partageant des niches fondamentales très proches. Ces pools incluent l'ensemble des communautés locales reliées spatialement (i.e. métacommunautés) et ce qu'il convient désormais d'appeler la *dark diversity*, i.e. les espèces qui peuvent potentiellement être recrutées dans ces communautés mais qui sont manifestement absentes du fait des facteurs stochastiques de dispersion (Pärtel *et al.*, 2011).

Ces trois dimensions peuvent être évaluées pour les trois facettes décrites précédemment, i.e. taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique.

### Encadré I.3.1 | Inférer les processus d'assemblages *via* les structures fonctionnelles et phylogénétiques des communautés.

Contrairement aux approches exclusivement taxonomiques qui ne considèrent pas les différences écologiques entre les espèces, la prise en compte des structures fonctionnelles et phylogénétiques des communautés permet de mettre l'accent sur les attributs phénotypiques qui sont sélectionnés par les environnements abiotiques et biotiques. Ainsi, par rapport à un pool d'espèces régionales (a), il est attendu que les conditions environnementales (filtre abiotique) vont induire une convergence de la structure phylogénétique et fonctionnelle des communautés du fait que seules les espèces présentant les attributs adaptés à l'environnement peuvent effectivement être recrutées ; c'est le processus d'*habitat filtering* (b). A l'inverse il est attendu que les interactions biotiques (filtre biotique) entraînent une divergence de la structure phylogénétique et fonctionnelle des communautés du fait que les espèces proches et peu différenciées ne peuvent durablement coexister en exploitant les mêmes ressources ; c'est le processus de *limiting similarity* (c). L'absence de différences des structures phylogénétiques et fonctionnelles entre les communautés observées et celles attendues si les espèces étaient assemblées aléatoirement à partir du pool régional est généralement interprété comme la marque d'une absence de sélection par la niche. Par conséquent, la part relative de la dérive écologique devient plus importante dans la structuration de la communauté (d).



Les recherches visant à améliorer l'inférence des processus d'assemblages *via* les structures fonctionnelle et phylogénétique sont actuellement très actives. En effet, un certain nombre de travaux ont mis en évidence que les processus d'*habitat filtering* et de *limiting similarity* peuvent entraîner des *patterns* identiques (e.g. convergence des structures liée aux filtres biotiques du fait de la sélection de traits aptes à la compétition ; Mayfield et Levine, 2010). Par conséquent, plusieurs auteurs appellent à une définition plus stricte de la métaphore du filtrage environnemental ; i.e. lorsque l'exclusion des phénotypes peut être concrètement mise en évidence (Kraft *et al.*, 2015; Cadotte et Tucker, 2017). Dans cette perspective, de nouveaux outils émergent pour gagner en robustesse, tels ceux permettant de combiner directement les structures fonctionnelles et phylogénétiques (Cadotte *et al.*, 2013), de les corrélérer aux facteurs abiotiques (Pavoine *et al.*, 2011) ou d'intégrer différentes échelles d'analyses (Münkemüller *et al.*, 2014).

De la même manière, dans le cas de l'identification des processus neutral-stochastique (i.e. lorsque la sélection par la niche est inexistante), d'autres méthodes ont été développées afin de limiter les risques de mésinterprétation liées à l'interaction de processus produisant des *patterns* opposés et – de fait – pouvant s'annihiler (cf. méthodes développées par (Chase *et al.*, 2011; Chase et Myers, 2011).

### **3.1.3 Richesse, régularité, divergence et la prise en compte des outliers : les différentes composantes de la biodiversité**

Les définitions présentées jusqu'ici ne tiennent compte que de la richesse des communautés, i.e. des niveaux de richesse spécifique (nombre d'espèce) ou fonctionnelle et phylogénétique (nombre de groupes, de clades ou étendues des valeurs de distance entre les organismes). Or, une vision de la biodiversité qui se bornerait à ne voir que les niveaux de richesse ne serait *in fine* pas très différente de celle de Noé et de son arche éponyme. La diversité biologique doit tenir compte des effectifs des populations. En effet, plus encore que l'extinction des espèces, l'effondrement des stocks populationnels constitue le principal signal d'alarme de l'effritement de la biodiversité. C'est donc dans le souci de tenir compte des effectifs dans la structuration des assemblages qu'une série d'outils a été imaginée à partir du milieu du XX<sup>ème</sup> siècle.

Les premières versions de ces indices se sont concentrées sur la distribution des profils d'abondance entre les espèces présentes dans une communauté : ce sont les indices de *régularité* qui ont des valeurs maximales lorsque les effectifs sont répartis en proportion égale. En complément de ces deux premières composantes (richesse et régularité), l'idée de *divergence*, propre aux facettes fonctionnelles et phylogénétiques, a été imaginée afin de caractériser la façon dont les abondances sont distribuées par



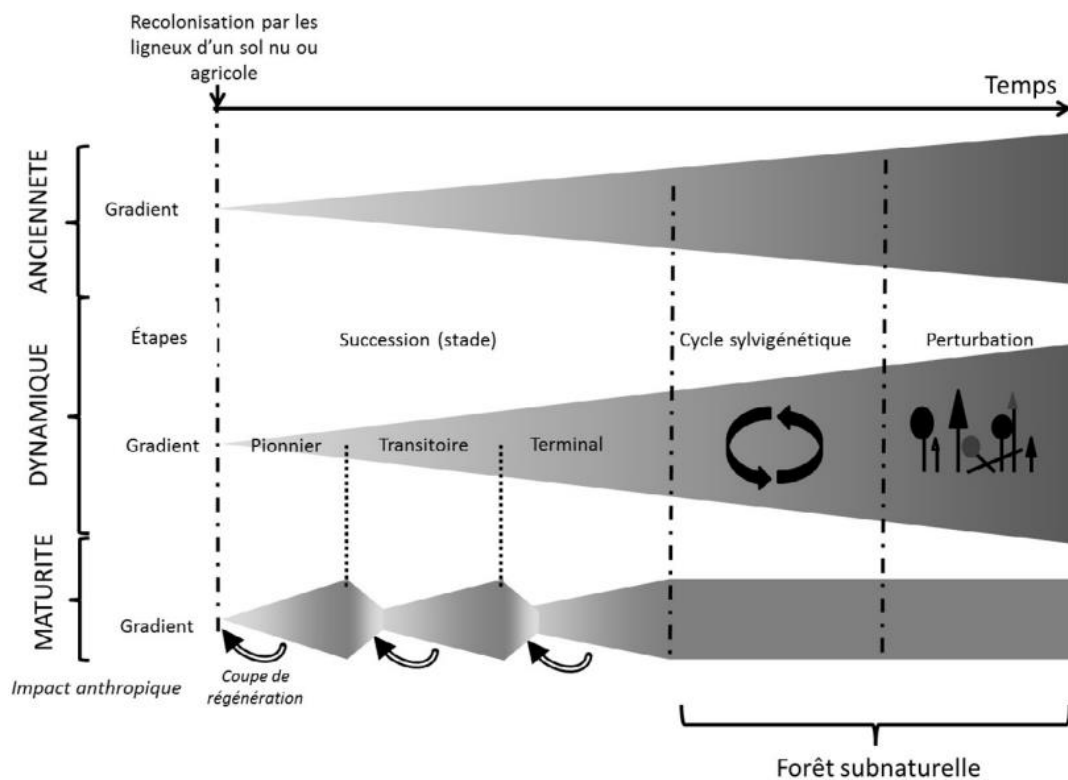
rapport aux valeurs moyennes de traits ou de distance phylogénétique. Les valeurs de divergence sont maximales lorsque la majorité des abondances tend à être associée aux espèces les plus distinctes. Régularité et divergence complètent les informations apportées par la richesse en illustrant les niveaux de différenciation des niches écologiques : la régularité met l'accent sur l'efficacité d'exploitation des ressources au sein d'un écosystème par une communauté ; la divergence sur la complémentarité des niches (Mason *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2008).

En parallèle de ces composantes, il est également possible d'évaluer, pour chaque communauté, les proportions d'espèces rares, spécialistes ou uniques d'un point de vue fonctionnel ou phylogénétique (Fig. 8d). Au niveau taxonomique, l'évaluation de la rareté d'une communauté est basée sur la distribution des espèces dans un territoire donné au sein duquel on pourra également distinguer les principaux habitats pour dégager le degré de spécialisation de chaque taxon (e.g. *Holcus lanatus*, grande poacée observée dans une très large gamme de milieux et *Drosera rotundifolia*, petite plante carnivore spécialiste des tourbières oligotrophes). Au niveau fonctionnel, l'appréciation des niveaux de rareté, de spécialisation et d'originalité se base sur les degrés de distinctivité et d'unicité des traits (et/ou de leurs combinaisons) au sein d'un pool régional (Violle *et al.*, 2017). Une communauté aura des valeurs d'originalité / rareté / spécialisation fonctionnelle d'autant plus importante que ses espèces seront faiblement redondantes (i.e. aux combinaisons de traits distincts) / porteront des traits uniques / hautement spécialisées. Au niveau phylogénétique, ces aspects sont appréciés à partir du degré de distinctivité évolutive qui correspond au nombre de lignées distinctes représentées par les espèces d'une même communauté.

Si l'intérêt de ces paramètres semble évident dans une perspective de conservation (Winter *et al.*, 2013), des travaux récents ont également montré l'importance des espèces rares et spécialisées dans le fonctionnement des écosystèmes : portant généralement des attributs qui leur sont propres, ces espèces sont les seules à assurer certaines fonctions (Mouillot *et al.*, 2013a; Leitão *et al.*, 2016).

### 3.2 Définir les gradients pour en apprécier les effets

La notion de gradient en écologie est un héritage des écoles américaines de la charnière du XIX<sup>ème</sup> - XX<sup>ème</sup> siècle. En effet, contrairement aux écoles européennes attachées à décrire les mosaïques paysagères léguées par des siècles d'organisation rurale, outre-Atlantique, on cherchait à comprendre comment des changements graduels de conditions environnementales pouvaient produire petit à petit des végétations très contrastées (Acot, 1988).



**Figure 10** Gradients liés aux processus d'afforestation : gradient d'ancienneté, de maturité et dynamique dans le cas des forêts tempérées. Tirée de Cateau *et al.* 2015.

Les gradients peuvent être simples et ne concerner qu'un seul paramètre environnemental (e.g. degré d'humidité) ou complexe et combiner un ensemble de facteurs changeant de manière directionnelle. C'est le cas des gradients environnementaux observés dans les dynamiques écosystémiques : la transition entre deux écosystèmes est (i) générée par un ensemble de modification des conditions

abiotiques qui, en retour, (ii) peuvent être accentuées ou contrebalancées par les changements biocénétiques (e.g. dans le cas des successions primaires, l'augmentation de la disponibilité en eau et en nutriment va permettre l'installation des arbres qui vont à leur tour modifier les conditions édaphiques en pompant l'eau, en apportant de la matière organique et en faisant passer le système de la lumière à l'ombre).

Dans le cas des processus d'afforestation, on distingue 3 gradients majeurs : (i) le gradient dynamique, (ii) le gradient de maturité et (iii) le gradient d'ancienneté (Cateau *et al.*, 2015 ; Fig. 10).

### **3.2.1 Gradient dynamique**

Le gradient dynamique comprend l'ensemble des causes et des mécanismes qui induisent des changements écosystémiques qu'ils soient d'origine spontanée, anthropique ou mixte. Ainsi, il intègre les processus successionnels, les cycles sylvigénétiques et les perturbations (Cateau *et al.*, 2015). C'est par conséquent à travers l'étude de ce gradient que l'on peut caractériser les changements de biodiversité qui s'opèrent lors du passage d'un agroécosystème à un boisement secondaire.

### **3.2.2 Gradient de maturité**

Le gradient de maturité traduit la maturation sylvigénétique du massif forestier. A cette échelle, la forêt naturelle se présente sous forme d'un kaléidoscope plus ou moins stable d'éco-unités (i.e. un peuplement appartenant à la même classe d'âge sur une surface donnée). Ces éco-unités occupent des surfaces variables en fonction de l'événement qui les a créées (ouragan, feu, inondation). Elles évoluent à des vitesses différentes en fonction des conditions écologiques locales et des relations qui se tissent entre les êtres vivants forestiers. Globalement, on distingue 4 phases : l'innovation (la trouée), l'aggradation (ou formation d'une jeune canopée, encore instable et sujette à une forte mortalité par compétition), la maturité (quelques arbres dominent la canopée et confèrent aux sous-étages une stabilité à l'échelle séculaire) et la sénescence (quand ces dominants meurent et s'effondrent au sol). Une forêt réellement mature inclue tous les types d'éco-unités liés aux événements biotiques et abiotiques de la région, toutes les espèces végétales structurantes de la canopée, mais aussi les interactions qui lient toutes les guildes d'espèces forestières de tous règnes, de la bactérie aux espèces

animales les plus imposantes ou les plus rares. De telles forêts ont disparu depuis le Mésolithique, avec l'expansion de l'agriculture. Elles peuvent toutefois servir de référent théorique.

La forêt occuperait l'ensemble de tout l'Europe en dehors de quelques sites trop secs ou trop humides. Lorsque des massifs forestiers peuvent disparaître suite à une déforestation massive, ils peuvent donc potentiellement revenir selon un processus théoriquement décrit en 4 stades. Le premier stade est celui de l'installation : la végétation s'installe par patches et forme un paysage essentiellement ouvert, mais très hétérogène. La deuxième phase est le stade de prééquilibre, dominé par une jeune forêt qui donne au paysage une apparence plus homogène. Les interactions intraforestières se multiplient, la compétition entre jeunes arbres s'intensifie dans les premières années, puis diminue dans un second temps. Ce stade correspond aux boisements spontanés.

Le stade d'équilibre dynamique est celui de la maturité précédemment décrit.

### 3.2.3 Gradient d'ancienneté

La notion d'ancienneté des forêts est étroitement liée au développement de l'écologie historique cherchant à identifier les conséquences des usages d'hier dans la structuration des écosystèmes d'aujourd'hui et de demain (Foster *et al.*, 2003). Ce champ disciplinaire, relativement récent et profondément ancré dans les sciences de la conservation, a permis de révéler que si aucun écosystème sur terre ne semble avoir été exempté d'influence anthropique, la reconnaissance de l'ancienneté des usages passés est essentielle pour comprendre les différences de biodiversité observée au sein de milieux *a priori* identiques, tels les environnements forestiers (Kirby et Watkins, 2015).

Ainsi le gradient d'ancienneté se réfère à *la continuité de l'état boisé<sup>19</sup> dans le temps*, indépendamment de l'âge du peuplement et des pratiques de gestion. La rupture de l'état boisé implique une profonde modification du fonctionnement du sol et des

---

<sup>19</sup> C'est le terme consacré dans la bibliographie mais il serait peut-être plus juste de parler d'état forestier et non d'état boisé, étant donné que les arbres peuvent temporairement disparaître (coupes ou perturbations) sans que cela ne remette en question le statut forestier de l'écosystème. Seule une restructuration des sols modifie cet état (Clément, *comm. pers.*).

peuplements biocénétiques comme cela est le cas lors d'un défrichement suivi d'une mise en culture (labour). Ce n'est pas le cas lorsqu'il s'agit d'une coupe d'exploitation ou d'une utilisation extensive du système forestier (e.g. forêts pâturées). Ce gradient permet ainsi de distinguer des forêts anciennes et des forêts récentes (également appelées « *secondaires* », « *post-agriculture* », « *férale* », « *regrowth* »). Mais ces qualifications binaires sont une simplification de la réalité : les recherches sur l'histoire des forêts ont mis en évidence que toutes les forêts d'Europe ont été profondément modifiées à un moment ou un autre des temps historiques. Par conséquent, il serait plus juste de voir l'ancienneté comme un gradient intégrant, à une extrémité, les forêts qui se sont régénérées et se sont maintenues après les défrichements du Néolithique et à l'autre extrémité, les forêts ayant émergé ces dernières décennies après de longs épisodes de polyculture-élevage.

Toutefois, pour des questions pragmatiques, cette dichotomie ancienne/récente reste pertinente pour tenir compte de cette qualité intrinsèque des forêts qu'est le degré d'ancienneté. Etant donné que les critères qui permettent de séparer les forêts anciennes des forêts récentes dépendent de la disponibilité de documents décrivant les occupations du sol passées, ils varient d'un pays à l'autre. Ainsi de l'autre côté de la Manche, on peut identifier des forêts anciennes dont l'état boisé est antérieur à 1600. En France, c'est le minimum forestier (i.e. période historique où la surface boisée était à son minimum) du milieu du XIX<sup>ème</sup> siècle qui sert de référence pour séparer les forêts anciennes des forêts récentes. Après cette date pour laquelle il est possible de connaître la distribution des boisements de l'époque (cartes de Cassini (XVIII<sup>ème</sup> siècle), cadastre Napoléonien (XIX<sup>ème</sup> siècle)), il est peu probable que les forêts identifiées comme anciennes aient été défrichées. Ces travaux étant encore relativement nouveaux, nous ne disposons que de très peu d'estimations chiffrées des superficies couvertes par les forêts anciennes. En Europe, on estime qu'entre 15 et 30% des forêts des pays étudiés sont anciennes (Hermy *et al.*, 1999; Kirby and Watkins, 2015). Pour la France, le chiffre de 29% a été avancé sur la base de l'étude des cartes de Cassini du XVII<sup>ème</sup> siècle (Vallauri *et al.*, 2012).

### 3.3 Changements de biodiversité au cours des gradients successionnels

Bien que les changements de biodiversité au cours des successions secondaires varient considérablement en fonction des contextes écologiques, historiques et biogéographiques (Cramer et Hobbs, 2007), il est possible d'identifier quelques tendances générales qui peuvent être résumées ainsi :

#### 3.3.1 Modifications de la composition en lien avec les changements abiotiques

- Le développement des ligneux qui s'opère après l'arrêt des perturbations anthropiques (fauche, labour) entraîne des changements environnementaux principalement caractérisés par un double gradient, l'un négatif pour la lumière et l'autre positif pour les nutriments (l'azote en particulier) (Tilman, 1990).
- Ces changements, par boucles de rétro-action entre les systèmes épigés et endogés (i.e. les communautés végétales et la pédofaune du sol changent de manière congruente et s'influencent mutuellement ; e.g. Abgrall *et al.*, 2017), induisent un remplacement progressif des cortèges. Ce remplacement peut être caractérisé par la transition des espèces spécialistes de milieux ouverts (prairiales, adventices des cultures) vers des taxons tolérants à l'ombrage et spécialistes des milieux forestiers. Cette transition n'est pas nécessairement linéaire et immédiate car elle peut s'accompagner d'une augmentation temporaire d'espèces généralistes à large amplitude écologique dans les stades intermédiaires (Lepart et Escarré, 1983; McCook, 1994; Curt *et al.*, 2004; Garnier et Navas, 2013).
- Ces évolutions des cortèges sont conditionnées par les traits d'histoire de vie des organismes et se traduisent ainsi sur la facette fonctionnelle des assemblages : les traits liés à des stratégies de croissance et d'acquisition rapide des ressources (e.g. SLA<sup>20</sup> élevée, stature réduite) sont remplacés par des traits plus adaptés à la compétition et témoignant d'un rétrécissement des niches fondamentales (e.g. guildes trophiques spécialisées). Ces transitions s'accompagnent également de changements des traits de dispersion, adaptés à des colonisations rapides dans les premiers stades (e.g.

---

<sup>20</sup> *Specific Leaf Area (Surface Spécifique Foliaire)*. Elle est définie comme le rapport de la surface foliaire au poids sec d'une feuille ( $m^2.kg^{-1}$ ) et traduit l'épaisseur des feuilles. Ce trait étant corrélé positivement à la capacité photosynthétique de la plante, il a une signification physiologique notable (Violle *et al.*, 2007; Garnier et Navas, 2013).

anémochorie) et favorisant plutôt le recrutement dans les stades plus matures (amélioration de la probabilité de survie des jeunes cohortes ; e.g. moins de graines mais plus volumineuses dans le cas des plantes) (Garnier, 2008; Navas *et al.*, 2010; Raevel *et al.*, 2012; Garnier et Navas, 2013; Meiners *et al.*, 2015b).

### 3.3.2 Modifications de la diversité

Dans bien des cas, et pour de très nombreux taxons, la richesse spécifique au sein d'un groupe taxonomique (e.g. plantes vasculaires, avifaune), évolue de manière quadratique avec un maximum aux stades précédant la fermeture des houppiers et la formation de la canopée, c'est-à-dire lorsque l'hétérogénéité spatiale et environnementale est la plus importante. En d'autres termes, les friches sont des écosystèmes transitoires dont les niveaux de diversité sont importants du fait de la co-existence des spécialistes de milieux ouverts encore présents, des spécialistes de milieux forestiers déjà recrutés ainsi que des nombreux généralistes qui trouvent dans ces stades intermédiaires, des conditions d'existences optimales (Lepart et Escarré, 1983; Curt *et al.*, 2004). Toutefois, en fonction des groupes étudiés et des contextes, les tendances peuvent présenter des *patterns* différents et illustrer soit (i) une baisse continue de la diversité lorsque les pools d'espèces des milieux ouverts sont localement plus riches que ceux des milieux forestiers et/ou lorsque la colonisation des boisements récents est très contrainte par la fragmentation des milieux (e.g. Bultman, Uetz et Brady 1982; Audino *et al.* 2014) ; soit à l'inverse, présenter (ii) une augmentation logarithmique dans les cas inverse (e.g. Lohbeck *et al.*, 2012).

Au-delà de ces changements taxonomiques, un nombre croissant de travaux ont récemment<sup>21</sup> cherché à identifier les modifications des diversités fonctionnelles et phylogénétiques induites par les successions secondaires (Meiners *et al.*, 2015a). Parmi les résultats les mieux établis car mis en évidence dans des contextes variés, on peut retenir que :

---

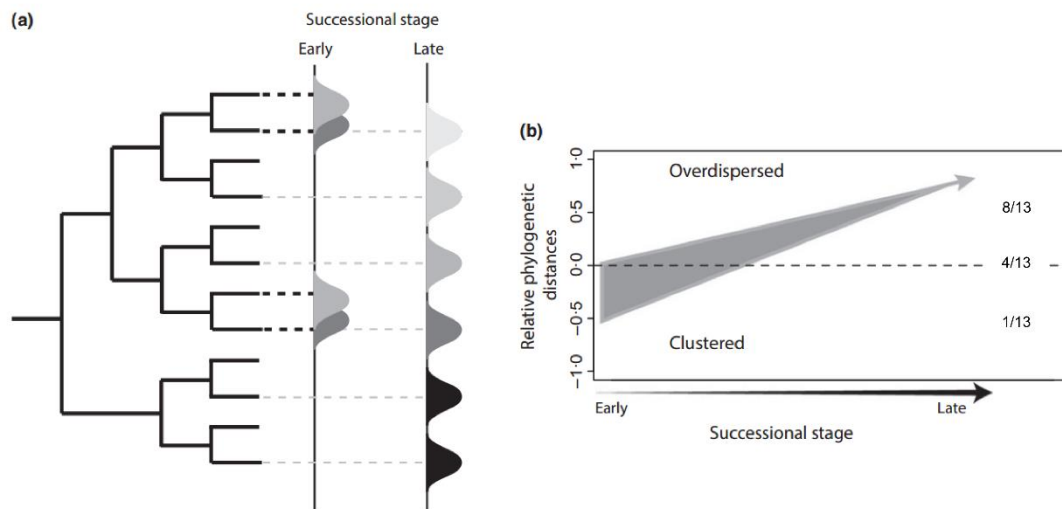
<sup>21</sup> Ces recherches ont été boostées par le développement des outils conceptuels et méthodologiques en écologie fonctionnelle et phylogénétique du début des années 2000 (e.g. parmi les articles les plus influents : Webb *et al.*, 2002 ; McGill *et al.*, 2006 ; Violle *et al.*, 2007 ; Kraft *et al.*, 2008). Voir aussi <https://dynamicecology.wordpress.com/2015/07/01/steering-the-trait-bandwagon/>

(i) les richesses fonctionnelle et phylogénétique, étroitement liées à la richesse spécifique, suivent globalement les mêmes tendances que dans le cas de la facette taxonomique (e.g. Bihn *et al.*, 2010; Lohbeck *et al.*, 2012) ;

(ii) lorsque la diversité est analysée en tenant compte des abondances, les résultats mettent en avant une augmentation linéaire des indices de régularité (équitabilité) et de divergence. Ces tendances, interprétées comme un accroissement de la complémentarité des niches – et donc d’une meilleure exploitation des ressources (Mason *et al.*, 2013), sont cohérentes avec l’hypothèse d’une complexité progressive des réseaux trophiques et une diminution du rapport production/biomasse (Lepart et Escarré, 1983). Toutefois, là encore, ces *patterns* peuvent considérablement varier en fonction des contextes, et notamment du fait que la vitesse de maturation d’un néoécosystème forestier est dépendante de l’intensité des usages anciens et de la capacité des espèces forestières à coloniser spontanément les boisements émergents (cf. § I.3.4) ;

(iii) lorsque la diversité est analysée à partir de la structure fonctionnelle et phylogénétique des communautés (i.e. la distribution des valeurs de traits ou des distances phylogénétiques entre les populations de la communauté), les résultats mettent en avant le passage de structures convergentes à divergentes (i.e. des communautés composées par des espèces proches fonctionnellement et phylogénétiquement à des communautés incluant de plus en plus d’espèces distinctes/distantes). Cette transition est interprétée comme le signe d’un changement progressif des processus d’assemblages dominants : par rapport à un pool régional, seules les espèces ayant des attributs fonctionnels adaptés aux conditions abiotiques peuvent être recrutées dans les premiers stades successionnels. Ce premier *tri* des espèces par l’environnement induit une convergence des structures fonctionnelles et phylogénétiques (*clustering* dû à un processus d’*habitat filtering*). Dans un second temps, à partir des espèces ayant passé le filtre environnemental, la (re)mise en place des interactions biotiques (e.g. compétition) va avoir tendance à limiter la similarité fonctionnelle et phylogénétique des espèces, induisant alors une divergence des structures fonctionnelles et phylogénétiques des communautés (*overdispersion* dûe à un processus de *limiting similarity*).





**Figure 11** Modification de la structure phylogénétique des communautés végétales au cours des successions. (a) Dans les stades pionniers, les communautés tendent à être composées d'espèces proches. A l'inverse, dans les stades plus matures, elles tendent à être composées d'espèces phylogénétiquement distantes. (b) Ainsi, la majorité des quelques études (13) dédiées à ces aspects ont mis en évidence que les successions entraînent le passage de communautés aux structures phylogénétiques convergentes à divergentes ; *clustering to overdispersion*. Les *patterns* observés pour la dimension fonctionnelle vont globalement dans le même sens. Tirée de (Meiners *et al.*, 2015a).

Ce dernier point est actuellement très débattu car encore peu d'études ont été dédiées à l'identification des changements de processus d'assemblages au cours des successions, en particulier dans les milieux tempérés et concernant d'autres taxons que la flore vasculaire (Fig. 11 ; Meiners *et al.*, 2015a). Or, ainsi que cela a été montré dans quelques cas, il est probable que cette transition *clustering-overdispersion* ne soit pas systématique au cours des successions secondaires (e.g. Mi *et al.*, 2016 illustrant l'importance des processus stochastiques), notamment du fait que la part relative des processus d'assemblages qui les sous-tendent varie en fonction des contextes spatiaux mais aussi temporels (§ I.2.2.2). Par conséquent, des études complémentaires sont nécessaires pour identifier les tendances générales qui dépassent les variabilités régionales et pour mieux calibrer les dispositifs d'études (i.e. intégration systématique des stades forestiers nécessitant des chronoséquences adéquatement sélectionnées et couvrant un temps suffisamment long).

Par ailleurs, un autre champ d'investigation est celui d'une amélioration des méthodes permettant d'inférer les *processes* à partir des *patterns* : à ce propos Li *et al.* (2015) ont démontré que la transition *clustering-overdispersion* au cours d'une succession n'est pas nécessairement dûe à une augmentation des interactions biotiques et qu'elle peut simplement résulter du fait de la colonisation par des espèces de plus en plus différentes. En d'autres termes, cette transition ne résulte pas de l'exclusion par la compétition des espèces proches ou fonctionnellement similaires mais par le recrutement d'espèces distinctes favorisées par les modifications environnementales et/ou des mécanismes inhibiteurs (voir aussi encadré I.3.1)

### 3.4 Changements de biodiversité au cours des gradients d'ancienneté

D'une manière générale, il a été mis en évidence que l'ancienneté est un facteur majeur de structuration de la biodiversité forestière car la rupture de l'état boisé entraîne des contraintes importantes de (i) dispersion et de (ii) recrutement qui se répercutent sur la composition et la diversité des forêts récentes :

#### 3.4.1 Influences de l'ancienneté sur la composition et les facteurs abiotiques

- Les contraintes de dispersion sont liées au fait que de nombreuses espèces spécialistes des écosystèmes forestiers ont des capacités de dispersion très limitées (Verheyen *et al.*, 2003; Verheyen et Hermy, 2004; Brunet *et al.*, 2012 ; Naaf et Kolk, 2015). Ces caractéristiques peuvent en partie s'expliquer par le fait que l'évolution aboutit rarement à des phénotypes combinant de fortes capacités de dispersion et de fortes capacités concurrentielles (*competition-colonization trade-off*). Dans les environnements dynamiques, dont les biomasses sont régulièrement impactées par les perturbations, les traits favorisant des capacités de dispersion importantes ont été sélectionnés au cours de l'évolution au détriment de traits adaptés à la compétition. A l'inverse, dans les environnements plus stables tel que les forêts (en comparaison avec les stades pionniers), ce sont les traits maximisant l'allocation des ressources dans la croissance qui ont eu tendance à être sélectionnés. Par ailleurs, les contraintes de dispersion sont également accentuées par la fragmentation des massifs forestiers et la disponibilité des patchs de forêts anciennes dans les paysages où les boisements féraux émergent (Honnay *et al.*, 2002; De Frenne *et al.*, 2011; Jamoneau *et al.*, 2012).

- Les contraintes de recrutement (i.e. l'établissement durable d'une espèce dans un milieu) sont induites par les héritages légués aux écosystèmes secondaires par les usages agricoles qui précèdent l'afforestation. Ces legs concernent les facteurs abiotiques et biotiques (Flinn et Vellend, 2005).

Concernant la dimension abiotique, elles se traduisent essentiellement par les modifications des paramètres édaphiques. Il a ainsi été montré que les forêts secondaires présentaient généralement des teneurs en phosphore et en azote plus élevées et des teneurs en matière organique ainsi que des valeurs de pH plus hautes que dans les forêts anciennes (Koerner *et al.*, 1997; Honnay *et al.*, 1999; Verheyen *et al.*, 1999; Flinn et Marks, 2007; Baeten *et al.*, 2011). L'intensité de ces modifications varie en fonction des usages (Koerner *et al.*, 1997; Wulf, 2004) et des localités (Compton et Boone, 2000; Sciama *et al.*, 2009; Verheyen *et al.*, 1999) et peut persister sur le très long terme (Compton et Boone, 2000 ; Dupouey *et al.*, 2002a; Dambrine *et al.*, 2007).

Concernant la dimension biotique, il a également été montré que les usages passés induisent des modifications de la composition des biocénoses, ce qui, par boucle de rétro-action, peut ensuite se répercuter sur la capacité des boisements secondaires à recruter des espèces caractéristiques des milieux forestiers (e.g. impossibilité pour les plantes myrmécochores de coloniser un boisement secondaire si les cortèges de fourmis sont absents) (Honnay *et al.*, 2002; Verheyen *et al.*, 2003; Ness et Morin, 2008).

L'influence de la rupture de l'état boisé – et par conséquent l'importance des forêts anciennes pour la conservation de biodiversité forestière – a été montré pour de nombreux taxons. Le lecteur intéressé pourra se référer aux revues de Flinn et Vellend, (2005) et Hermy et Verheyen, (2007) pour les communautés végétales en contexte tempéré et aux revues de Bowen *et al.*, (2007) ; Russo (2007) ; Spake *et al.* (2015) ainsi qu'à la thèse de Philippe Janssen (2016) pour les communautés animales. Un état de l'art plus précis est proposé dans les introductions des chapitres dédiés à ces questions.

Dans le cas de la flore en Europe, on estime que 30% des taxons sont exclusivement circonscrits dans les forêts anciennes. Cependant, les différences de composition végétale entre forêts anciennes et récentes se traduisent principalement à travers des variations de fréquence d'occupation, i.e. des espèces qui ne sont pas absentes des boisements récents mais qui sont significativement plus fréquentes en forêts

anciennes. Ces constats ont été à l'origine de l'identification d'espèces indicatrices de l'ancienneté ou, au contraire, des forêts récentes (Hermy *et al.*, 1999; Dupouey *et al.*, 2002b; Sciama *et al.*, 2009; Bergès *et al.*, 2016). Ces travaux ont des implications importantes en conservation (pour hiérarchiser les secteurs forestiers à protéger) mais souffrent de difficultés méthodologiques, notamment du fait des importantes variabilités floristiques régionales qui limitent la possibilité d'établir des listes pour de vastes ensembles biogéographiques (Dupouey *et al.*, 2002b; De Frenne *et al.*, 2011).

### **3.4.2 Influences de l'ancienneté sur la diversité :**

Les différences de richesse spécifique entre forêts anciennes et récentes varient considérablement d'un groupe taxonomique à un autre (Bowen *et al.*, 2007; Queiroz *et al.*, 2014; Spake *et al.*, 2015). Ainsi, contrairement à ce qui pourrait être attendu compte-tenu des contraintes de recrutement et de dispersion, les forêts récentes ne sont pas systématiquement moins diversifiées (en termes de richesse spécifique) que les forêts anciennes. Dans le cas des communautés végétales par exemple, il est fréquent qu'il n'y ait pas de différences significatives (Flinn et Vellend, 2005; Hermy et Verheyen, 2007). En revanche, dans le cas d'ensembles taxonomiques étroitement liés aux micro-habitats forestiers caractéristiques des stades très matures (insectes et/ou fonge saproxylique), plusieurs décennies sont parfois nécessaires pour recouvrer dans les forêts récentes des niveaux de richesse spécifique similaires à ceux des forêts anciennes (e.g. 180 ans dans le cas des lichens épiphytes ; Spake *et al.*, 2015). Ce point illustre l'importance de ne pas sous-estimer le gradient de maturité qui peut interagir avec le gradient d'ancienneté dans le recrutement de la biodiversité forestière : certaines espèces sont absentes des forêts récentes car les éco-unités dans lesquelles elles peuvent s'établir ne sont pas encore représentées dans le paysage (Janssen *et al.*, 2017).

Concernant les diversités fonctionnelles et phylogénétiques ainsi que les composantes qu'elles permettent d'étudier (cf. tryptique richesse/régularité/divergence), très peu d'études sont actuellement disponibles dans la littérature scientifique internationale pour le biome tempéré. Toutefois, les quelques travaux recensés pour les milieux tropicaux tendent à illustrer la capacité des forêts secondaires à héberger des communautés riches fonctionnellement et phylogénétiquement, suggérant ainsi

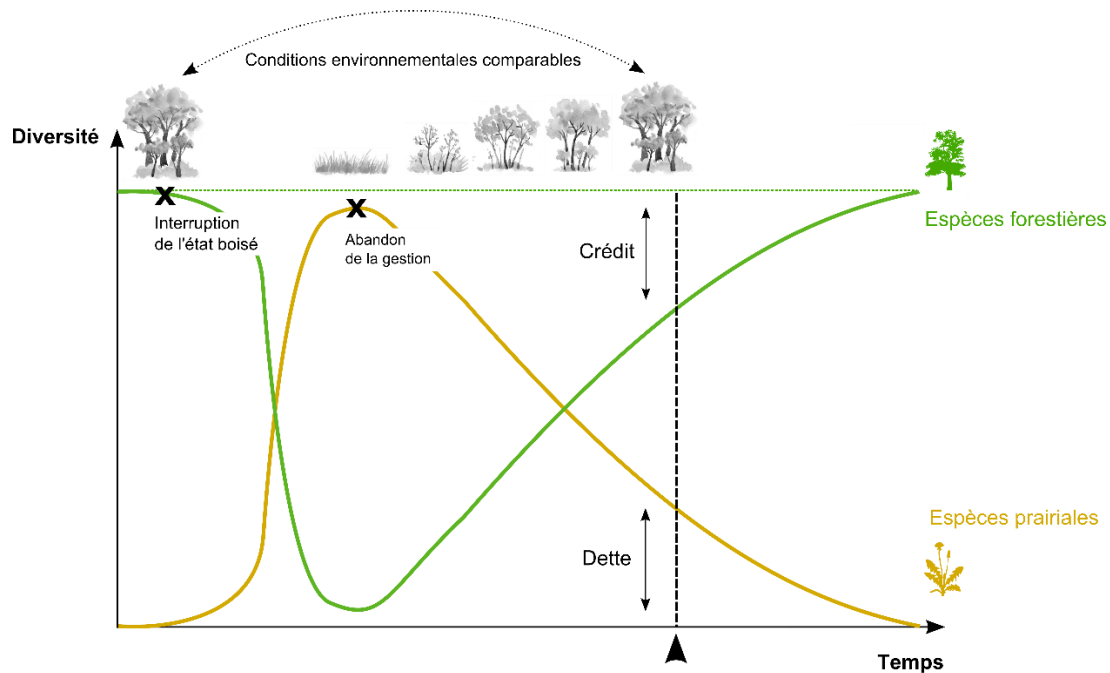
l'intérêt d'engager ces recherches dans les territoires de l'hémisphère nord (Bihn *et al.*, 2008; Chazdon *et al.*, 2009; Böhnke *et al.*, 2014; Whitfeld *et al.*, 2014 ; Edwards *et al.*, 2017).

### 3.5 Décalages temporels des réponses de la biodiversité : concepts de dette d'extinction et crédit de colonisation

Ces dernières décennies, plusieurs auteurs ont attiré l'attention des écologues et des conservationnistes sur le fait que les changements de biodiversité ne sont pas systématiquement synchrones avec les modifications environnementales : certaines espèces répondent avec une forte inertie, pouvant ainsi entraîner un *décalage* entre les *patterns* de biodiversité observés à un instant  $t$  et les conditions environnementales dont ces *patterns* semblent témoigner. Cette notion est fondamentale en conservation car elle met en évidence les risques de mésinterprétation des *patterns* de biodiversité ; e.g. surévaluer la qualité d'un habitat dont plusieurs espèces sont condamnées à disparaître ou sous-évaluer la qualité d'un habitat dans lequel plusieurs espèces peuvent être potentiellement recrutées (Soga *et al.*, 2013; Vellend et Kharouba, 2013).

64

S'appuyant sur les travaux fondateurs de Diamond (1972), Tilman *et al.* (1994) et Hanski, (2000), Jackson et Sax (2010) ont formalisé les concepts de *dette d'extinction* et de *crédit de colonisation* (ou de *crédit d'immigration*) pour décrire comment se mettent en place ces décalages des temps de réponse de la biodiversité aux changements environnementaux. Le concept de *dette d'extinction* correspond ainsi au nombre d'espèces dont l'extinction locale est inéluctable du fait de la disparition des conditions nécessaires à la réalisation de leur cycles biologiques. A l'inverse, le *crédit de colonisation* correspond au nombre d'espèces pouvant potentiellement être recrutées dans un habitat du fait de conditions environnementales devenues favorables.



**Figure 12** Mécanismes de dette d'extinction et de crédit de colonisation au cours d'une succession secondaire. L'interruption de l'état boisé et la transformation d'un écosystème forestier et agroécosystème se traduit par la disparition des espèces forestières et l'apparition des espèces prairiales. Dans un second temps, lorsque les usages agricoles sont abandonnés, cette transition s'inverse progressivement. Ainsi, du fait de (i) la persistance de certaines espèces prairiales longévives (en dette d'extinction) et (ii) du temps nécessaire à certaines spécialistes forestières pour coloniser les boisements secondaires (crédit de colonisation), les différences observées à un instant  $t$  entre ces boisements et les forêts anciennes peuvent être surévaluées.

**NB :** le graphique présenté ici illustre le cas d'une évolution synchrone des espèces prairiales et forestières, ce qui n'est pas toujours (rarement) le cas et induit ainsi des variations de la richesse spécifique globale.

Si historiquement ces phénomènes ont été étudiés dans le cas de la perte et de la fragmentation des habitats, de plus en plus de travaux ont intégré les concepts de dette d'extinction et de crédit de colonisation dans les cas de modifications *qualitatives* des environnements. Ainsi, il a été montré que de tels décalages s'observent lors de (i) changements dans les régimes de perturbations (e.g. accroissement démographique des populations de grands herbivores entraînant une extinction décalée de certaines espèces végétales dans les environnements forestiers ; Boulanger *et al.* 2014), ou (ii) dans le cas des changements climatiques (e.g. décalage de l'optimum climatique des communautés végétales le long de gradient altitudinaux ou latitudinaux ; Lenoir *et al.* 2008, Bertrand *et al.*, 2011). L'intégration de ces concepts dans les cas de l'émergence de nouveaux patchs d'habitats est encore plus récente (Soga *et al.*, 2013). Toutefois,

quelques études ont illustré que dette d'extinction et crédit de colonisation pouvaient être décelés dans le cas de forêts récentes (i.e. des espèces caractéristiques des stades pré-forestiers se maintenant alors que d'autres espèces typiquement forestières et présentes dans les pools régionaux n'ont pas encore colonisé les nouveaux fragments de forêts ; Bagaria *et al.* (2015).

Ces considérations ont des implications importantes dans les cas d'afforestation, notamment lorsqu'ils recouvrent des enjeux de conservation qui doivent être hiérarchisés : la priorité doit-elle être donnée au remboursement du crédit de colonisation dans les forêts récentes (i.e. favoriser le recrutement des spécialistes forestières dans les patchs récents) ou à la dette d'extinction des forêts anciennes (i.e. limiter la disparition des spécialistes forestières dans les patchs anciens) (Vellend et Kharouba, 2013) ?

Cette question du décalage des réponses de la biodiversité aux changements environnementaux est présentée ici en tant que cadre conceptuel permettant d'interpréter les *patterns* de diversité mis en évidence, en particulier les différences entre les forêts anciennes et récentes.

## 4 Objectifs généraux et articulations de la thèse

### 4.1 Problématique générale et constats

Ce travail de thèse s'inscrit dans le cadre général du *réensauvagement spontané d'anciennes terres agricoles* et de *l'émergence massive de boisements féraux dans les paysages d'Europe de l'Ouest*. Ainsi que cela a été précisé en amont (§ I.1.3), cette problématique recouvre d'importants enjeux socio-économiques concernant la prise en compte de ces espaces en déshérence dans les politiques de gestion des territoires et des stratégies élaborées pour la conservation de la biodiversité. Or, en dépit de très nombreux travaux portant sur (i) l'étude des successions secondaires et (ii) les différences écologiques entre des forêts anciennes et récentes, les connaissances nécessaires à une meilleure intégration des processus successionnels spontanés en biologie de la conservation et en écologie de la restauration pourraient être améliorées :

**Concernant les processus successionnels :**

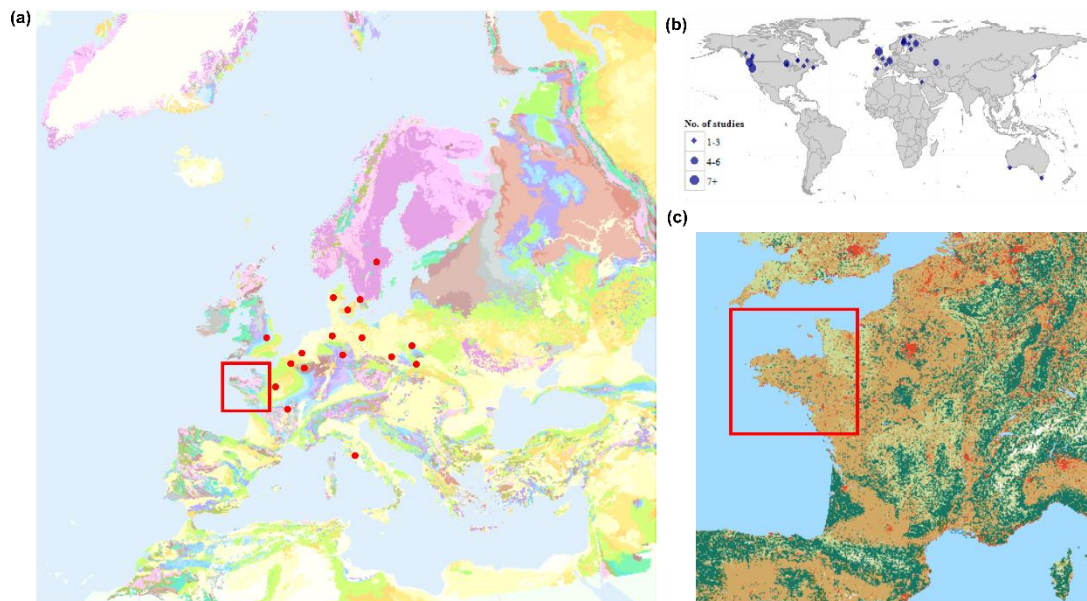
- Si l'on peut efficacement *décrire* la nature de communautés le long de gradient successionnels, il apparaît particulièrement difficile de *prédire* la trajectoire de ces communautés et d'anticiper leurs compositions, leurs structures et leurs fonctionnements dans les prochaines décennies. Sans que cela puisse être un objectif opérationnel (l'écologie n'étant pas une science exacte basée sur des lois), une évaluation explicite des changements de processus d'assemblages au cours du temps devrait pouvoir permettre de mieux saisir le rôle des facteurs stochastiques et neutralistes dans les successions et ainsi de mieux cerner la part d'incertitude qui ne pourra être anticipée.

Dans cette perspective, plusieurs auteurs ont récemment mis en évidence que les processus d'assemblages peuvent changer au cours des successions. Cependant ces travaux ont principalement concerné le biome tropical et méditerranéen (Lohbeck *et al.*, 2012; Raavel *et al.*, 2012; Bhaskar *et al.*, 2014). Dans le cas du biome tempéré, quelques études ont abordé ces questions (Purschke *et al.*, 2013) mais peu au regard des successions secondaires conduisant à l'émergence de boisements féraux. Or, comme précisé précédemment (cf. § I.2.2), l'intégration des processus d'assemblages dans les dynamiques successionnelles devrait permettre de mieux comprendre les liens entre variations de l'intensité des processus de sélection par la niche et les trajectoires successionnelles (Young *et al.*, 2001; Cramer et Hobbs 2007; Meiners *et al.*, 2015a; Meiners *et al.*, 2015b; Chang et HilleRisLambers, 2016).

**Concernant les différences écologiques entre des forêts anciennes et récentes :**

- Trop peu d'études concernent les forêts tempérées d'Europe de l'Ouest et encore moins au sein de régions où les massifs forestiers sont très fragmentés et établis sur des substrats géologiques générant des sols acides (Janssen, 2016). Or ces deux composantes semblent influencer considérablement la structure et la composition des assemblages (Flinn et Vellend, 2005 ; § I.3.4).





**Figure 13** Localisation des études portant sur la comparaison entre des forêts anciennes et récentes dans la littérature : (a) Etudes floristiques intégrées dans le travail de Frenne *et al.*, 2011 en fonction des substrats géologiques européen ([www.europe-geology.eu/map-viewer](http://www.europe-geology.eu/map-viewer)). (b) Etudes faunistiques intégrées dans Spake *et al.* 2015. (c) Occupation du sol en 2015 illustrant la faible proportion des milieux boisés dans l'Ouest de la France ([www.globalforestwatch.org](http://www.globalforestwatch.org)). Ces cartes font apparaître les lacunes de ces investigations dans l'Ouest de l'Europe, notamment dans les régions aux substrats géologiques majoritairement très anciens et générant des sols acides.

- L'essentiel des travaux menés sur les variations de biodiversité au cours d'un gradient d'ancienneté sont inscrits dans une tradition de conservation centrée sur la facette taxonomique : ces études visent à identifier et comprendre comment la rupture de l'état boisé contraint la colonisation et le recrutement des espèces forestières spécialistes. Ainsi, même si elles peuvent intégrer la dimension fonctionnelle pour établir des liens entre les traits d'histoire de vie et les différences taxonomiques entre des forêts anciennes et récentes, peu d'éléments sont connus concernant les changements de diversités fonctionnelles et phylogénétiques. Or, ainsi que le rappelle Mesléard et Alard (*in* Gauthier-Clerc, Mesléard et Blondel, 2014), la conservation ne peut plus simplement faire œuvre de mémoire pour les générations à venir en se focalisant exclusivement sur la préservation du remarquable identifié sur la base de la rareté (en référence aux travaux fondateurs de Soulé (1985)). En effet, elle devra de plus en plus intégrer de multiples composantes pouvant reconnaître à la fois une valeur intrinsèque

*biocentrée* et une valeur d'usage *anthropocentrée* à la biodiversité. Dans cette perspective, les facettes fonctionnelles et phylogénétiques étant de bon *proxys* des processus d'assemblages, du fonctionnement des écosystèmes et de leurs valeurs conservatoires (§ 1.3.1), elles constituent des outils prometteurs pour mieux comprendre *si* et *comment* les boisements féraux peuvent participer à la conservation de la biodiversité forestière.

- Les différences de biodiversité entre forêts anciennes et récentes varient de manière importante en fonction des groupes taxonomiques étudiés (Queiroz *et al.*, 2014; Spake *et al.*, 2015). Or, de nombreuses études intégrant les composantes faunistiques des écosystèmes se sont concentrées sur des taxons très sensibles aux gradients d'ancienneté et de maturité (faible capacité de dispersion, exigence d'habitats élevée). Ces spécificités sont essentielles dans une perspective de conservation centrée sur les espèces pour évaluer (i) la capacité des boisements féraux à héberger la biodiversité forestière et (ii) le temps nécessaire à la faune pour recouvrer des niveaux de diversité comparable à celles des forêts anciennes. En revanche, étant donné que ces taxons ne colonisent les forêts secondaires qu'après un certain temps de maturation des écosystèmes, il est délicat de suivre les changements graduels de structuration des communautés. Ces informations sont pourtant importantes pour comprendre comment la biodiversité répond au gradient d'ancienneté, notamment en termes de diversité fonctionnelle et phylogénétique qui sont des outils prometteurs pour estimer les fonctions assurées par les écosystèmes ainsi que leurs valeurs conservatoires (Cadotte *et al.*, 2011). Dans cette perspective, la sélection de groupes taxonomiques omniprésents dans une majorité d'écosystèmes semble pertinente. D'autant plus que de nombreux travaux ont mis en évidence l'importance croissante des enjeux de conservation de la biodiversité dite *ordinaire*, i.e. qui, du fait de leur capacité à coloniser et à s'adapter à de nombreux milieux, sont attendus dans la majorité des paysages subnaturels.

## 4.2 Objectifs et architecture de la thèse

A partir de ces constats et dans l'objectif général de contribuer à la constitution d'un socle de connaissance sur l'émergence des boisements féraux en Europe, la présente thèse se propose d'aborder les objectifs suivants :

**Objectif 1 :** Évaluer l'importance des changements des processus d'assemblages au cours des successions ainsi que leurs conséquences potentielles sur les trajectoires.

**Objectif 2 :** Quantifier les différences de structure et de composition de communautés biologiques entre les forêts anciennes et récentes à travers le prisme des diversités taxonomiques, fonctionnelles et phylogénétiques pour évaluer :

- (i) L'importance des modifications *potentielles* de fonctionnements des communautés
- (ii) L'importance des variations de niveaux de valeurs conservatoires (évaluer sur la base d'indices des potentiels évolutifs, de la rareté et de l'originalité des assemblages)

70

Ces objectifs sont abordés dans le présent manuscrit sous la forme de 5 articles scientifiques, répartis en deux parties distinctes traitant (i) des mécanismes de ré-organisation des communautés au cours des successions secondaires et (ii) des différences de structure, de composition, de fonctionnement et de valeurs conservatoires entre des forêts anciennes et récentes.

### **Partie 1 : Mécanismes de ré-organisation (*Des prairies aux boisements*)**

Dans cette première partie, nous proposons d'évaluer les changements de processus d'assemblages au cours d'une succession secondaire couvrant 70 ans de déprise agricole d'anciennes prairies mésophiles permanentes. Elle s'appuie sur deux groupes taxonomiques complémentaires connus pour être de bons indicateurs des changements environnementaux : (i) les plantes vasculaires et (ii) les arthropodes prédateurs du sol (carabiques et araignées) ; voir § II.2 pour le choix des taxons.

**Chapitre 3 (Article 1)** *Changes in community assembly processes during succession increase biodiversity and affect plant community trajectories*, article revu par *Ecology Letters* et à resoumettre à un nouveau journal après intégration des commentaires.

Cet article vise à tester l'hypothèse selon laquelle les changements environnementaux ayant lieu au cours d'une succession secondaire peuvent entraîner un relâchement de l'intensité de la sélection par la niche, notamment dans les stades intermédiaires où les conditions abiotiques peuvent apparaître moins contraignantes que celles des environnements positionnés aux extrémités du gradient successional (prairies ensoleillées vs. boisements frais et ombragés). Par ailleurs, si un tel relâchement existe, on s'attend à ce qu'il puisse entraîner une divergence des trajectoires successionales du fait d'une plus forte expression relative de la dérive écologique.

**Chapitre 4 (Article 2)** *Loss of species richness coupled to shifts in functional diversity of ground-living arthropod communities during secondary succession*, article en preparation pour *Journal of Animal Ecology*.

Ce second article s'intéresse aux changements temporels des diversités taxonomique et fonctionnelle des communautés de carabiques et d'araignées vivant au sol. L'étude s'inscrit dans la continuité de travaux antérieurs qui ont mis en évidence que les successions secondaires entraînent généralement un effondrement de la richesse spécifique des arthropodes prédateurs du sol. Elle vise à identifier si cet effondrement de la richesse spécifique est associée à une perte de la diversité fonctionnelle (richesse, divergence, spécialisation, originalité), elle-même induite par une intensification du filtrage environnemental lié au développement des peuplements ligneux. Cette hypothèse d'un changement des processus d'assemblages dominants au cours de la succession semble avoir été assez peu étudiée dans le cas de l'arthropofaune, alors qu'elle cible très concrètement les mécanismes à l'origine du phénomène de succession, i.e. le remplacement des cortèges d'espèces. En complément, et toujours dans l'objectif d'affiner notre compréhension des réponses de ces groupes taxonomiques à la déprise agricole, l'étude des changements de structure des assemblages est complétée par une analyse de la composition basée sur le partitionnement de la diversité-beta (turnover strict et nestedness). Cette dernière étape permet d'identifier si les changements de communautés résultent d'un véritable remplacement d'espèces ou d'un

appauvrissement progressif des communautés initiales, ainsi que cela peut être attendu dans des environnements très anthropiques où les pools forestiers sont très fragmentés.

**Partie 2 : Différences de structure, de composition, de fonctionnement et de valeurs conservatoires entre des forêts anciennes et récentes (*Des boisements aux forêts*)**

Les trois articles intégrés dans cette partie s'appuient sur un réseau de sites de forêts anciennes et récentes distribués au sein du massif armoricain.

**Chapitre 5 (Article 3)** *Spontaneous recovery of functional diversity and rarity of ground-living spiders shed light on the conservation importance of feral woodlands*, article en révision (*Biodiversity and Conservation*).

Cet article se focalise sur les communautés d'araignées vivant aux sols, un groupe rarement pris en compte dans les études sur l'importance de la continuité temporelle forestière sur la structuration des assemblages. Ainsi, en s'appuyant sur une base de données régionale permettant l'évaluation des niveaux de rareté taxonomique et de distinctivité fonctionnelle, l'étude vise à (i) quantifier les différences de composition entre les forêts anciennes et récentes, (ii) en identifier la part de déterminisme induite par la rupture de l'état boisé (i.e. au regard d'autres paramètres macro-écologique) et (iii) comparer les structures taxonomiques et fonctionnelles des communautés pour identifier si les variations de composition entraînent des modifications de fonctionnement et de la valeur conservatoire (i.e. degré de rareté et de spécialisation).

**Chapitre 6 (Article 4)** *Secondary rewilded woodlands conserve high taxonomic, functional and phylogenetic diversity of understorey plants forest communities*, article en préparation pour *Journal of Applied Ecology*.

Cet article propose l'une des premières investigations visant à identifier si des forêts récentes issues de la déprise agricole peuvent recouvrir spontanément des communautés végétales présentant des compositions et des structures taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique comparables à celles des forêts anciennes. Dans l'objectif de permettre une meilleure évaluation des enjeux de conservation, les différences potentielles entre les deux catégories de forêts sont étudiées à travers

divers indices permettant de mettre l'accent sur (i) les degrés d'originalité et de distinctivité fonctionnelle et phylogénétique ainsi que sur (ii) les capacités de résilience des écosystèmes.

**Chapitre 7 (Article 5)** *From taxonomic to functional Dark diversity: An application to explore biodiversity responses to ecosystem's temporal continuity*, article en préparation.

Cet article propose d'étudier les conséquences écologiques de la rupture de l'état boisé sur les communautés végétales et d'araignées en cherchant à identifier les (i) espèces et (ii) les groupes fonctionnels qui devraient potentiellement être observés dans les forêts récentes et anciennes du fait de conditions environnementales favorables mais qui sont malgré tout absentes. En effet, il est rare que les communautés hébergent l'ensemble des espèces d'un pool régional qui sont adaptées aux conditions abiotiques et biotiques locales : à la diversité observée est associée une part de diversité potentielle, nommée *dark diversity*. Notre objectif est de comparer ces deux aspects de la *dark diversity* de manière à identifier si (i) les boisements récents abritent des communautés moins complètes que celles des forêts anciennes – ainsi que cela est attendu par la théorie et si (ii) ces absences d'espèces s'accompagnent également par des absences de groupes fonctionnels.



## **Chapitre 2**

# **Quelques éléments méthodologiques**

*De la sélection des sites à l'analyse statistique des communautés étudiées*





## Quelques éléments méthodologiques

### 1 Sites d'études

#### 1.1 Singularités géographiques du massif armoricain

Le massif armoricain présente plusieurs singularités géographiques et historiques qu'il convient de souligner lorsqu'on s'intéresse à l'écologie des écosystèmes en Bretagne. En effet, contrairement à d'autres territoires européens, cette péninsule du bout du monde présente à l'origine une diversité écosystémique réduite liée à la grande homogénéité des conditions géomorphologiques (relief modéré), édaphiques (sols majoritairement acides résultant de la dégradation de schistes, de grès et de granites) et – dans une moindre mesure - climatiques (influence océanique plus ou moins marquée).

Ainsi, la variabilité *naturelle* des milieux continentaux bretons, limitée par ces facteurs et le caractère péninsulaire, réside essentiellement dans l'expression des contrastes climatiques, des gradients d'humidité et des niveaux trophiques liés à la géomorphologie régionale<sup>22</sup>. Par conséquent, mis à part la ceinture littorale qui introduit un facteur de diversité majeur à l'échelle régionale<sup>23</sup>, les cortèges d'espèces présents en Bretagne sont principalement le résultat de la conjugaison des pools d'espèces attachés aux écosystèmes steppiques qui ont précédé le retrait des glaciers würmiens (- 20 000 B.P.) et ceux des formations forestières - jusqu'à alors enclavées dans les refuges méridionaux - qui ont recolonisé le nord de l'Europe à la même époque (Kirby et Watkins, 2015). En d'autres termes, des forêts très largement réparties mais peu diversifiées du fait de leurs jeunesse relatives et des milieux herbacés, distribués

---

<sup>22</sup> Pour autant, si la diversité des écosystèmes n'est pas exceptionnelle, la composition des flores et des faunes régionales est particulièrement originale : bien que nichée à l'extrémité de l'Eurasie, la Bretagne se situe à la croisée de différentes zones biogéographiques à l'origine d'un *melting pot* chorologique singulier. Ainsi, à partir d'une matrice dominée par des taxons adaptés aux influences océaniques, on peut observer sur le territoire des espèces d'affinités méridionales dans la frange sud de la région, continentales aux marges orientales voire quelques espèces d'affinités septentrionales et boréo-montagnardes dans les collines orientées vers la Manche. D'un point de vue patrimonial, ces influences ont leurs importances car elles sont à l'origine de quelques spécificités territoriales comme la présence d'espèces strictement ibéro-atlantique (et dont la Bretagne constitue l'un des rares bastions) ou d'espèces hyper-atlantiques (e.g. hyménophyles) quasi-inexistante ailleurs en France et qui trouvent dans les chaos granitiques du centre-Bretagne baignés d'une atmosphère saturée d'humidité, des conditions d'existences favorables (Annezo, Magnanon et Malengreau 2000, De Beaulieu, 2003).

<sup>23</sup> Près d'un tiers de la flore bretonne est littorale *sensus stricto* (Annezo, Magnanon et Malengreau 2000).

de manière éparses (sur les substrats les plus durs ou dans les clairières) mais encore riche de la diversité héritée du Pléistocène<sup>24</sup> (Dengler *et al.*, 2014).

## 1.2 Un territoire profondément marqué par les forçages anthropiques

Cette relative unité des écosystèmes armoricains à l'aube de l'Holocène a été cependant contrebalancée par une longue histoire humaine qui a généré une structuration du paysage en mosaïque (Fig. 13b), introduisant ainsi un gradient supplémentaire de variabilité écosystémique (un gradient d'usage). Le développement de l'agriculture et la sédentarisation des populations humaines - présentes localement depuis le paléolithique moyen (- 35 000 B.P.) - ont progressivement conduit à une inversion du ratio entre les milieux forestiers et les milieux ouverts.

Ainsi, alors que les forêts occupaient la quasi-totalité du territoire il y a encore 5000 ans, elles ont été réduites à quelques massifs isolés pour ne représenter, au début du XX<sup>ème</sup> siècle, plus que 10% de la surface du territoire régional<sup>25</sup> (Annezo, Magnanon et Malengreau, 2000) (Fig. 13a-c). De ces défrichements sont nés des agroécosystèmes hybrides, généralement maintenus jeunes pour pouvoir tirer profit des fortes productivités qui leur sont caractéristiques. C'est le temps du développement des *landes*, des *prairies* et des *cultures* qui ont bénéficié à de nombreuses espèces jusqu'alors circonscrites dans les chablis localisés des vastes sylves armoricaines. Sur cette matrice de milieux ouverts co-construits par les activités anthropiques et les processus écologiques, s'est progressivement installé à partir de l'an 1000, un dense réseau de haies destiné à contenir le bétail, délimiter les propriétés et pourvoir aux besoins humains en bois de chauffage (Diquelou, 1997 et les travaux de Samuel Perichon sur le bocage armoricain). De nombreuses espèces d'affinité forestière ont ainsi trouvé un habitat de substitution permettant leur maintien dans les paysages bretons qui ont dominé le territoire jusqu'au XX<sup>ème</sup> siècle. Par conséquent, bien que profondément transformée par ces changements d'occupation du sol, la Bretagne est restée un territoire d'apparence très boisé (Clément *in* De Beaulieu, 2003) (Fig. 13e).

---

<sup>24</sup> C'est l'une des hypothèses proposées pour expliquer la plus grande richesse spécifique des milieux herbacés par rapport aux milieux forestiers : au cours du Pléistocène les périodes glaciaires ont été plus longues et plus fréquentes que les périodes interglaciaires. Par conséquent, suivant la relation surface-espèce, il est probable que les milieux herbacés abritent une plus grande diversité spécifique car les phénomènes de spéciation ont bénéficié d'un espace-temps plus important, permettant ainsi de générer de nombreuses espèces (Dengler *et al.*, 2014).

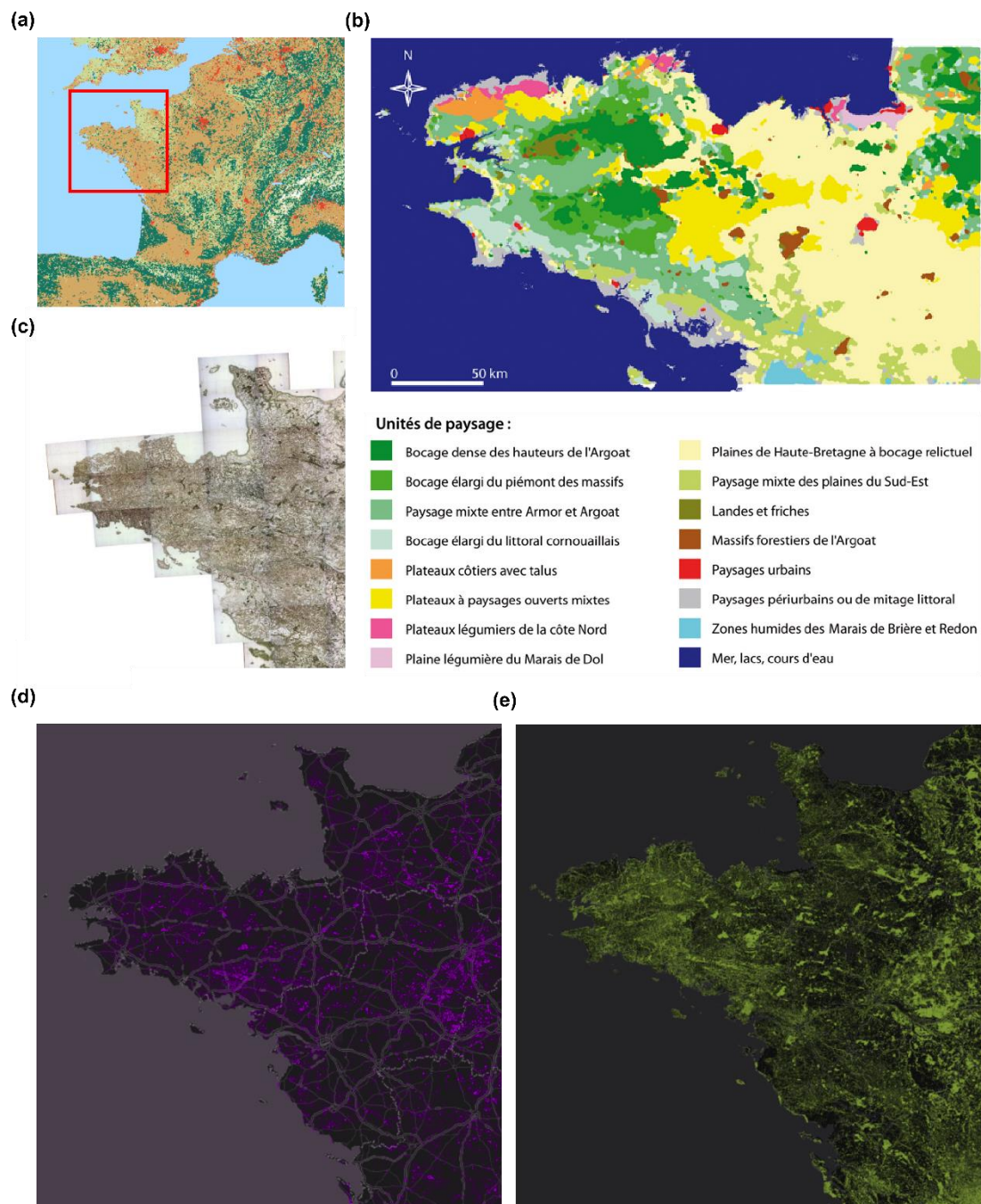
<sup>25</sup> A comparer avec la moyenne nationale de 25%, ce qui fait de la Bretagne - avec les Pays de la Loire - l'une des 2 régions les moins boisées de France.

De plus, du fait de la faible capacité des sols bretons à supporter spontanément (i.e. sans intrants) d'importantes cultures productives, l'exploitation extensive est restée la norme jusqu'à la révolution agricole des années 1950 (Rohou, 2005). L'Armorique était ainsi un territoire considéré comme sauvage car dominé par de vastes espaces semi-naturels, comme en témoignent les récits des jeunes aristocrates britanniques du XVIII<sup>ème</sup> siècle en quête d'aventures et de chasse lupine (Davies, 1991).

La tendance s'est inversée au cours du dernier siècle où le développement des techniques agricoles (chimie, mécanisation) et la sectorisation de la production alimentaire dans les pays développés ont entraîné une hyper-spécialisation du territoire breton. La péninsule est devenue une terre d'élevage intensive conduisant à une refonte du paysage associée à d'importants enjeux de conservation du patrimoine (sub)naturel. Ainsi, on retrouve ici ce qui a été décrit à l'échelle mondiale concernant les facteurs de changements de biodiversité (Sala, 2000): d'un côté l'intensification des usages a entraîné une surexploitation et une fragmentation des milieux qui s'est traduite par une régression massive du bocage, des zones humides, des landes et des prairies oligotrophes. D'un autre côté, le redécoupage du parcellaire (remembrement) et l'abandon des terres les plus ingrates ont été à l'origine de l'émergence d'espaces en déshérence et de boisements féraux<sup>26</sup>. Ce phénomène récent de déprise s'inscrit dans une tendance qui a démarré au XIX<sup>ème</sup> avec l'effondrement des filatures (lin, chanvre) et s'est poursuivie au XX<sup>ème</sup> avec les deux guerres mondiales qui ont entraîné une forte mortalité des *gens du pays* (Schnitzler et Génot, 2012). Ainsi, la Bretagne est actuellement, peut-être plus encore que par le passé, une terre de paradoxe où les enjeux de conservation de la biodiversité héritée des siècles passés se mêlent à ceux de la reconnaissance des processus spontanés pour préserver la biodiversité ordinaire.

---

<sup>26</sup> 3000 ha/an CRPF comm pers. (2017)



**Figure 14** Présentation du massif armoricain et de la Bretagne. (a) Position géographique. (b) Unités de paysage de la Bretagne (tiré de Bourget et Dû-Blayo, 2010). (c) Carte de Cassini illustrant la faible surface des forêts au XVII<sup>ème</sup> siècle ([www.geoportail.gouv.fr](http://www.geoportail.gouv.fr)). (d) Gain de surfaces forestière entre 2001-2012. (e) Couverture boisée du massif armoricain incluant les massifs forestiers ainsi que les territoires présentant une densité d'arbre > à 50% sur 30 x 30m ([www.globalforestwatch.org](http://www.globalforestwatch.org)).

Les caractéristiques géographiques et historiques présentées ci-dessus ont des implications importantes pour les travaux présentés ici :

#### Concernant les facteurs macro-écologiques :

- L'unité des conditions abiotiques induit une relative homogénéité des cortèges floristiques, ce qui se traduit par des (i) séries successionales plutôt convergentes (Clément et Touffet, 1979 ; Clément, 1987; Diquelou, 1997; Gloaguen *et al.*, 1994) et (ii) une gamme d'habitats forestiers<sup>27</sup> relativement restreinte (Schnitzler et Génot, 2012). Ces deux éléments sont ici des atouts méthodologiques car ils permettent d'étudier les réponses de la biodiversité aux gradients successionnels et d'ancienneté dans un contexte où la variabilité des conditions stationnelles est limitée (et donc interférant potentiellement moins avec les variables explicatives étudiées) (cf. § II.2). Le lecteur intéressé pourra se référer à l'ouvrage de Schnitzler et Génot (2012) qui consacre un chapitre à la description des processus successionnels dans la zone atlantique et dans la Bretagne en particulier en s'appuyant sur les travaux de Clément B., Diquelou S., Gloaguen J-C. et Touffet J.
- D'autre part, ainsi que cela a été précisé précédemment (cf. § I.4.1), l'étude des processus de recolonisation forestière revêt ici un caractère novateur du fait que les territoires aux substrats majoritairement acides sont minoritaires en Europe, et par conséquent moins étudiés.

#### Concernant la longue histoire humaine sur le territoire :

- Les surfaces forestières sont très fragmentées. Par conséquent, il est probable que les capacités de recolonisation des espèces d'affinités strictement sylvatiques soient très contraintes, ce qui devrait entraîner des différences majeures entre les

---

<sup>27</sup> Les formations boisées les plus répandues en Bretagne sont les forêts dominées par les chênes (*Quercus robur* et *Q. petraea*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*). Ces forêts appartiennent à la classe phytosociologique des *Quercio roboris - Fagetea sylvaticae* Braun-Blanquet & J. Vlieger in J. Vlieger 1937 p.p. : les chênaies acidiphiles à houx (alliance du *Quercion roboris*) sur les substrats très acides et les chênaies à molinie (alliance du *Molinio caeruleae - Quercion roboris*) dans les secteurs plus hydromorphes. Sur les sols qui tendent vers la neutralité et qui sont souvent plus fertiles se développent les hêtraies-chênaies mésophiles à mélique uniflore et jacinthe des bois (alliance du *Carpinion betuli*). D'autres formations forestières, plus rares, s'expriment le long des banquettes alluviales ou dans les dépressions plus humides. Ce sont les formations hygrophiles dominées par l'aulne (*Alnus glutinosa*) et le frêne (*Fraxinus excelsior*) qui se partagent l'espace en fonction du degré d'hydromorphie et de la fertilité édaphique. Cf. Delassus et Magnanon 2014 pour une présentation détaillée de la typologie phytosociologique des végétations de Basse-Normandie, Bretagne et Pays-de-la-Loire.

forêts anciennes et récentes (cf. travaux de Phillippe Janssen (2016) pour des travaux similaires en contexte peu fragmenté et ayant mis en évidence la faible influence de la continuité temporelle sur la structuration des assemblages d'espèces forestières).

- Les forêts ont été très exploitées pendant plusieurs siècles. Cela peut avoir modifié durablement la composition des communautés d'espèces (Paillet *et al.*, 2010) ; e.g. en favorisant les espèces vernaies par les conduites sylvicoles de type *taillis* (Kirby et Watkins, 2015). Une exploitation importante des systèmes forestiers peut également avoir entraîné une perte de la biodiversité forestière. De plus, ce long historique d'exploitation peut également avoir induit des différences significatives entre les différents massifs forestiers, du fait des contingences historiques (i.e. succession d'événements de gestion pouvant produire des *patterns* de diversité et de composition propres à chaque massif).
- Le rôle des bocages est fondamental dans la reconquête forestière régionale : elle redémarre à partir des talus qui tissent de denses réseaux au sein des paysages, favorisant ainsi une régénération très rapide puisqu'en 80 ans, sauf cas de blocage, le stade de prééquilibre est atteint (Schnitzler et Génot, 2012). Etant donné que ces talus sont également des habitats-relais pour la flore forestière, ces spécificités des paysages bocagers doivent être prise en compte dans l'interprétation des comparaisons entre forêts anciennes et récentes.
- Mis à part peut-être la forêt mythologique de Brocéliande, l'évocation du patrimoine naturel breton est significative de milieux agro-pastoraux très appréciés localement. Il y a donc un attachement très fort aux milieux ouverts qui tend à concentrer les efforts de conservation sur ces espaces dont les changements globaux impactent considérablement leurs surfaces et leurs intégrités. Très concrètement, ce que les bretons ont vu régresser au cours du XX<sup>ème</sup> siècle (i.e. celui des enjeux environnementaux), ce sont les landes et les prairies oligotrophes, pas les boisements. Par conséquent, les zones de déprise agricole sont assez mal considérées sur le territoire, notamment parce qu'elles participent à la régression des milieux ouverts. En parallèle, rares sont les forêts anciennes - déjà peu nombreuses - protégées intégralement (Schnitzler et Génot, 2012). Dans ce

contexte, nos travaux, en partie destinés à évaluer l'intérêt des boisements féraux pour la préservation de la biodiversité forestière, revêt un intérêt particulier.

### 1.3 Sélection des sites

Les travaux présentés dans cette thèse s'appuient sur deux dispositifs d'études distincts : (i) une chronoséquence visant à étudier les processus de réassemblages lors d'un événement de déprise agricole et (ii) un réseau de massifs forestiers anciens et récents visant à étudier les différences écologiques induites par la rupture de la continuité de l'état boisé.

#### 1.3.1 Définition de la chronoséquence

La définition d'une chronoséquence, i.e. *une série de sites distribués dans l'espace et permettant de reconstituer une trajectoire successionale*, est souvent délicate car il est difficile de s'assurer que les changements de biodiversité observés ne résultent *que de l'histoire* et non d'autres sources de variabilité environnementales et spatiales (Johnson et Miyanishi 2008). C'est pourquoi plusieurs auteurs ont suggéré de restreindre les dispositifs de chronoséquence à certains cas précis en respectant certains critères (Walker, *et al.*, 2010) :

1. *les trajectoires doivent être prévisibles* ; i.e. les liens entre les stades successionnels doivent être évidents (e.g. continuité floristique). Par conséquent, les intervalles de temps entre les stades doivent être suffisamment courts pour permettre l'identification des liens biocénétiques entre les différentes communautés.
2. les *patterns spatiaux* seront d'autant plus fidèles aux *patterns temporels* si les *trajectoires sont convergentes*, i.e. aboutissant à des écosystèmes similaires. Il est donc nécessaire d'exclure les sites témoignant de cas de blocages successionnels ou d'états alternatifs (e.g. ptéridaie, systèmes landicoles).
3. *la fréquence et l'intensité des perturbations doivent être restreinte* afin que les probabilités de déviations des trajectoires soient les plus faibles possibles.



4. les chronoséquences seront meilleures si *les niveaux de biodiversité régionale sont relativement faibles*, limitant ainsi la variabilité pouvant induire des divergences de trajectoires.

Ainsi, les parcelles destinées à reconstituer une chronoséquence ont été sélectionnées au sein d'un territoire restreint ( $\pm 160$  Ha) partageant le même contexte biogéographique, historique et écologique : le site de *Kério* situé dans les Côtes d'Armor ( $48^{\circ} 37' 14.9082''N$ ;  $2^{\circ} 56' 48.0762''W$ ) sur la communauté de communes de Plouha-Lanvollon (Fig. 13).

#### 1.3.1.1 Particularités géomorphologique, historique et écologique du site de Kério

Le site de Kério est un complexe d'habitats constitué d'une série d'agroécosystèmes extensifs (cultures, prairies permanentes et temporaires entourées d'un réseau bocager), de bois aux classes d'âges et aux modalités d'exploitation variées (taillis, futaies de résineux, boisements de feuillus spontanés) et d'écosystèmes transitoires caractérisés par de très fortes dynamiques successionales (friches, fourrés divers, landes). Cette diversité écosystémique résulte principalement de l'histoire et des usages anciens et actuels plutôt que de la variabilité des conditions stationnelles. Ainsi, même si on peut distinguer un certain gradient d'humidité, l'ensemble des parcelles constituant cette mosaïque d'habitats partage des caractéristiques climatiques, géologiques et édaphiques communes.

Le substrat géologique est majoritairement composé de micaschistes et d'amphibolites d'origine volcanique (formations briovériennes ; -670 à -540 millions d'années) partiellement recouvert de limons d'âge pliocène (-5,3 à -2,5 millions d'années)<sup>28</sup>. La dégradation de ces roches métamorphiques a généré des sols acides, à tendance oligotrophe et à forte capacité de rétention en eau. Du fait de ces caractéristiques peu propices au développement des cultures, le site a historiquement été géré de manière extensive, ainsi que le rappelle Jeanne Le Mezec dans un ouvrage dédié à l'histoire de ce petit territoire costarmoricaïn (1991). Jusqu'à la révolution de 1789, ces terres avaient un statut de « communaux » et chaque habitant pouvait « *y amener ses animaux au pâturage, y couper les ajoncs, y faire ses provisions de fougères pour les litières, y ramasser du bois. C'est la providence des pauvres gens, des 'sans courtils'* ». La

<sup>28</sup> Carte géologique de Pontrieux-Etables – 1/50 000 – BRGM.

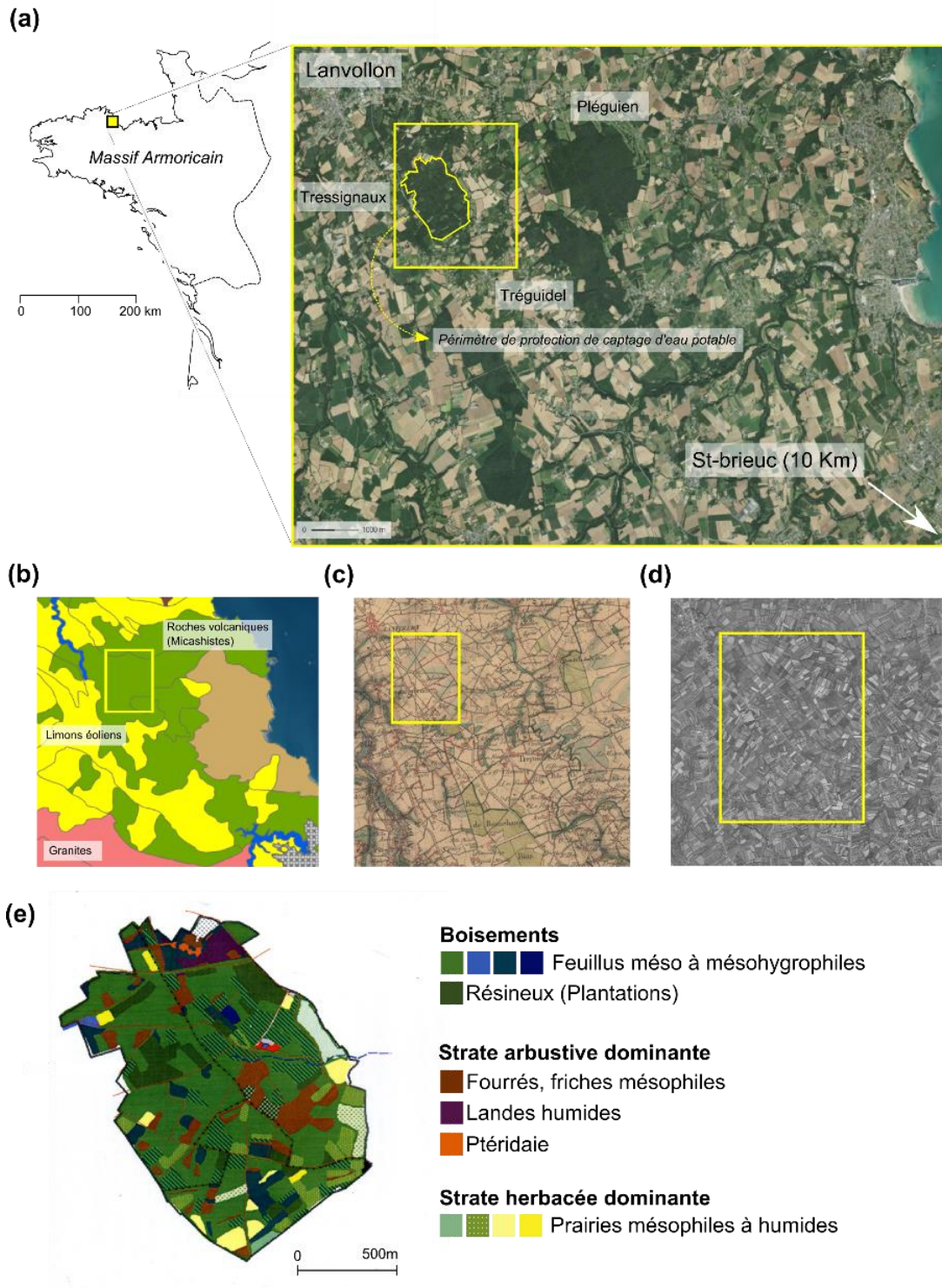
parcellisation et la construction du bocage se sont mises en place avec l'institution de la propriété privée promue par la loi de 1792 qui imposa l'attribution des terres aux gens du pays. Avec le développement de l'agriculture, ces terres de *landes et de maigres bois* ont été progressivement défrichées pour laisser place à l'installation de cultures et de prairies diverses.

Cette relative intensification des usages s'est poursuivie jusqu'au milieu du XX<sup>ème</sup> siècle où la révolution agricole a rendu obsolète l'exploitation de ces terres peu productives. Les usages ont été progressivement abandonnés et ont généré le développement de boisements spontanés. Cet événement de déprise agricole s'est accentué avec la désignation d'un périmètre de protection de captage d'eau potable en 1992, qui interdit l'usage des intrants chimiques.

La riche histoire de ce site a ainsi profondément marqué la composition du paysage local en favorisant l'émergence d'une mosaïque d'habitats incluant différents stades successionnels après abandon de la polyculture-élevage. Cette singularité confère au site de Kério certaines qualités nécessaires pour la définition d'une chronoséquence, tel le fait que (i) les trajectoires soient *prévisibles* (continuité des stades successionnels, Fig. 15), (ii) *convergentes* (homogénéité des conditions environnementales) et que (iii) les régimes de perturbations soient relativement faibles (aucune gestion dans les boisements spontanés depuis l'abandon des pratiques agricoles). Enfin, ces qualités sont renforcées par (iv) la relative faible diversité phytosociologique<sup>29</sup> et floristique des formations forestières en Bretagne (§ II.1.1) qui limite les probabilités de divergences compositionnelles entre les parcelles.

---

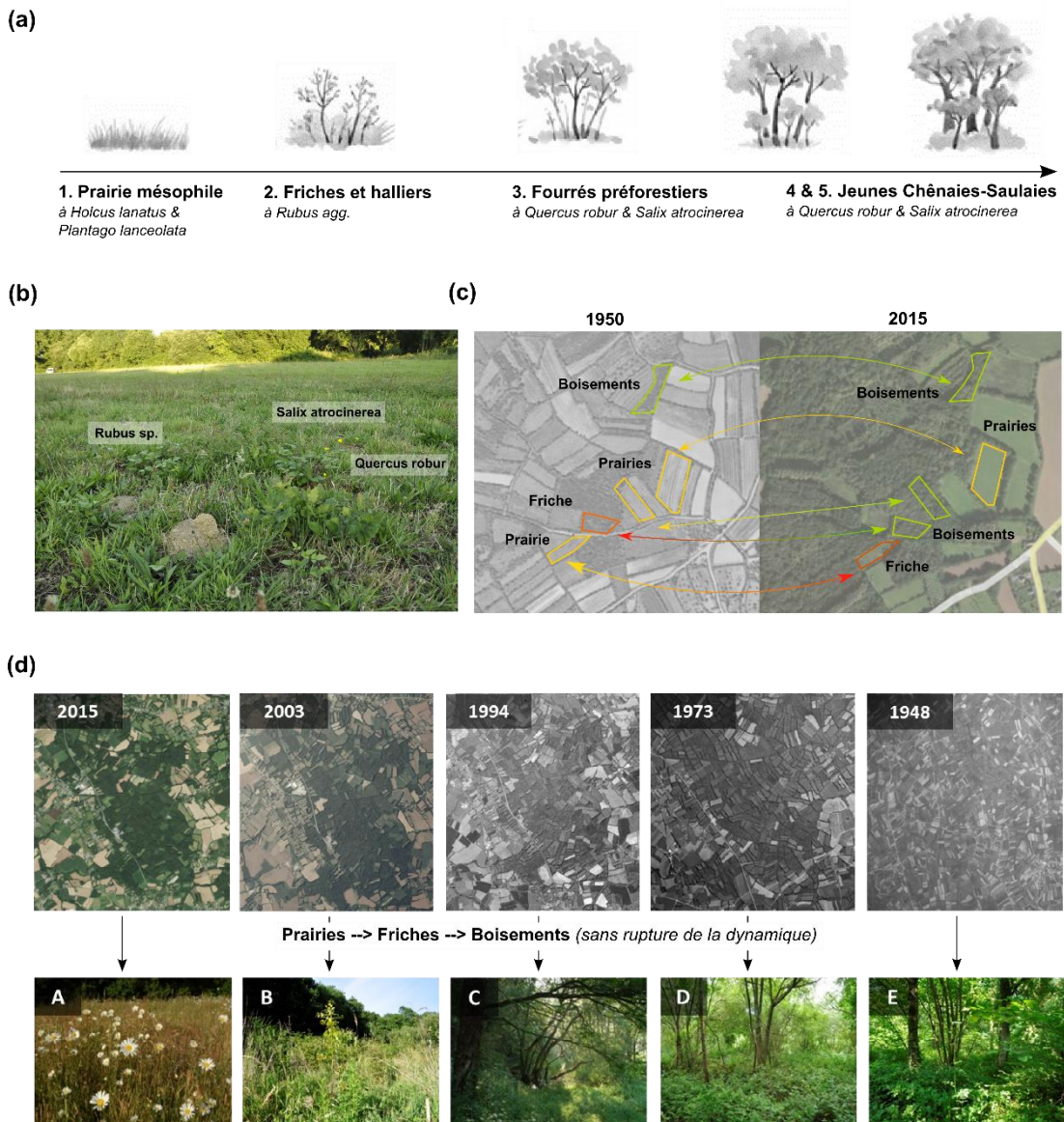
<sup>29</sup> i.e. diversité des habitats forestiers



**Figure 15** Site d'étude sélectionné pour la définition de la chronoséquence. (a) Le site de *Kério* est situé dans les Côtes d'Armor (22) sur les communes de Pléguien, Tréguidel et Tressignaux, à une dizaine de kilomètres des côtes de la Manche. Il s'inscrit dans un paysage à dominante bocagère et couvre  $\pm$  160 Ha. (b) Il est situé au sein d'un seul et même substrat géologique, des roches volcaniques d'origine briovérienne (source : <http://cartographie.bretagne-environnement.org>). (c)

Historiquement ce paysage de landes était géré en pâturage extensif (carte de l'état-major 1847) jusqu'au début du XX<sup>ème</sup> siècle où la polyculture-élevage s'est développée conduisant à (d) une parcellisation importante du territoire (photo aérienne 1948 - IGN). (e) Ces terres gérées de manière extensive ont ensuite été progressivement abandonnées à des intervalles de temps réguliers à partir de la seconde moitié du XX<sup>ème</sup> siècle, générant une mosaïque d'habitats variés où différents stades successionnels d'une trajectoire de déprise agricole coexistent sur un site très restreint (parcelles distantes de 150 à 2500 km) ; source cartographie d'habitat : Le Rest, 2007.

### 1.3.1.2 Sélection des parcelles



**Figure 16** Démarche de sélection des parcelles pour la définition de la chronoséquence. Une description détaillée est proposée dans le texte.

La sélection des parcelles s'est faite selon une démarche hiérarchisée incluant les étapes suivantes :

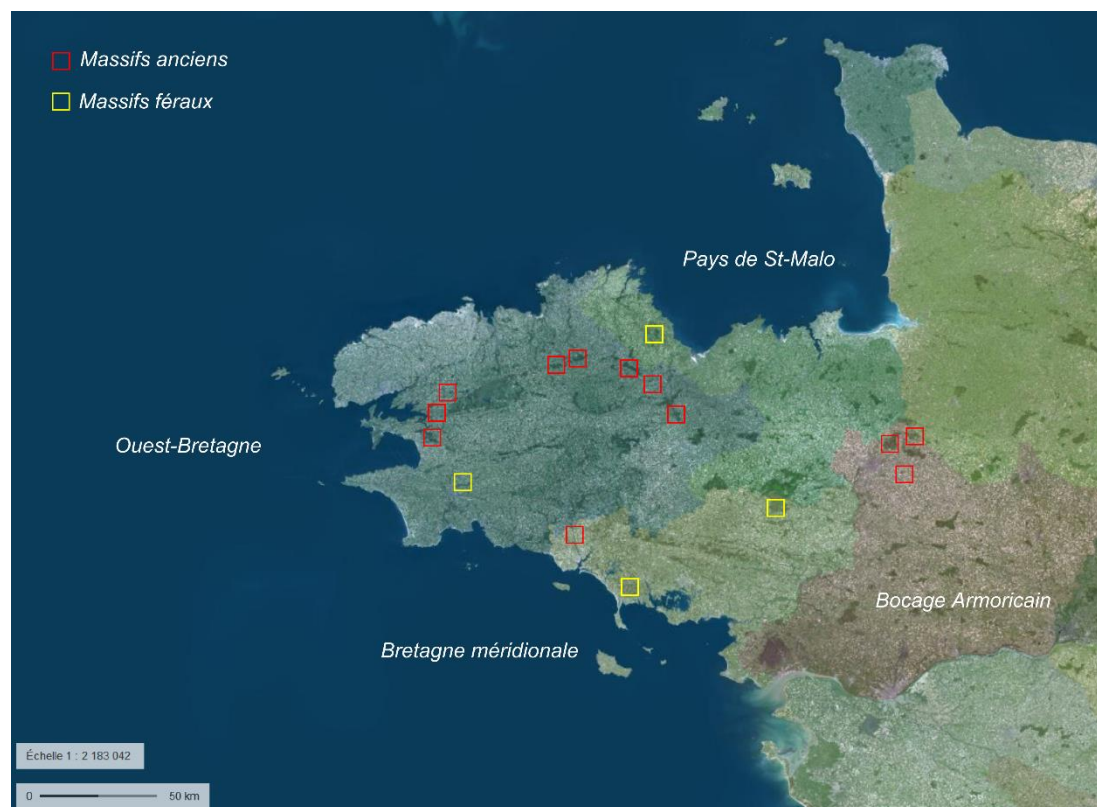
1. Reconstitution d'une série successionnelle en excluant les parcelles hébergeant des communautés végétales qui témoignent de trajectoires distinctes (déviation, blocages ; e.g. landes humides, fourrés à *Ulex europaeus*) ou de conditions stationnelles différentes (e.g. prairies humides). Cinq stades caractéristiques des trajectoires de déprise ont été définis (Fig. 14a). Les liens phytocœnotiques entre les communautés s'observent dès les premiers stades où les espèces ligneuses des formations boisées sont déjà présentes (Fig. 14b).
2. Identification de l'âge des formations végétales à partir de photos aériennes anciennes en s'assurant que la dynamique n'a pas été interrompue (e.g. remise en culture d'une jeune friche) (Fig. 14c-d)
3. Sélection des réplicats (i.e. parcelles présentant le même stade successional). NB : pour éviter l'autocorrélation spatiale, les parcelles d'un même stade ont été sélectionnées à différents secteurs du site (i.e. nord, sud, est, ouest). Le nombre de parcelles sélectionnées pour les différents chapitres est présenté dans la figure 17.

#### **1.3.2 Réseau de sites forestiers**

En Bretagne, le nombre de massifs forestiers pouvant potentiellement être intégrés dans un dispositif d'étude visant à évaluer les différences écologiques entre des forêts anciennes et récentes est relativement restreint : (i) les surfaces forestières anciennes sont très fragmentées et ont été considérablement réduites au cours de la période historique du fait d'une longue et dense présence humaine ; (ii) concernant les boisements féraux, bien que la déprise agricole puisse être localement importante, il existe peu de secteurs où de vastes ensembles ont été abandonnés et ont conduit à l'émergence de nouveaux massifs forestiers. Compte-tenu de ces spécificités du territoire breton rendant délicate la réalisation d'un plan d'échantillonnage hiérarchisé (e.g. forêts anciennes vs. forêts récentes ~ altitude / secteurs biogéographiques / géologie), la sélection des sites forestiers s'est d'abord concentrée sur le critère d'ancienneté. Toutefois, la prise en compte systémique de ces facteurs



macroécologiques (e.g. climat, altitude) a permis d'évaluer leurs influences relatives ainsi que celle de l'ancienneté sur la structuration des assemblages.



**Figure 17** Localisation des massifs forestiers intégrés dans le dispositif d'étude. Les sylvoécotégions sont représentées (source : IFN).

L'évaluation des critères d'ancienneté a été faite à partir de l'analyse des cartes et des photos aériennes historiques :

- Les massifs anciens correspondent à des sites dont l'état forestier est attesté dans les cartes de Cassini (1789<sup>30</sup>), les cartes de l'état-major (1855<sup>31</sup>) et les photos aériennes de 1948<sup>32</sup>. Cette continuité de l'état boisé dans les documents historiques est considérée comme une estimation pertinente et réaliste de l'ancienneté des forêts, i.e. massifs n'ayant pas connu de mise en labour depuis au moins le XVIII<sup>ème</sup> siècle (Hermy *et al.*, 1999; Vallauri *et al.*, 2012; Cateau *et al.*, 2015).

<sup>30</sup> Date à laquelle les levées de cartes ont été terminées par Jacques Dominique Cassini sur l'ensemble du territoire national.

<sup>31</sup> Date de l'assemblage des cartographies sur le territoire breton.

<sup>32</sup> Date des plus anciennes photos disponibles (IGN).

- Les massifs féraux correspondent à des sites aujourd'hui boisés mais dont les cartes anciennes et les photos aériennes du milieu du XX<sup>ème</sup> siècle témoignent d'une ancienne activité agricole (cultures ou pâturages).

Ainsi 16 massifs forestiers – 12 anciens et 4 récents – ont été sélectionnés au sein de la région Bretagne (Fig. 15).

Par ailleurs, à l'échelle des massifs forestiers, la sélection des parcelles s'est faite selon des critères visant à réduire la variabilité inter-sites liés aux (i) conditions stationnelles et (ii) au gradient de maturité. Ainsi les parcelles ont été sélectionnées selon les critères suivants :

1. Filtre d'habitat : seules les *forêts caducifoliées à strate arborée variée*, établies sur des sols drainants (*sols non hydromorphes en surface*) ou frais à légèrement humides ont été sélectionnées. Les espèces hygrophiles et mésohygrophiles, quand elles sont présentes, ne dominent pas la strate herbacée (Delassus *et al.* 2016). Ces forêts dominées par les chênes (*Quercus robur*, *Quercus petraea*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*) appartiennent à la classe phytosociologique des *Querco roboris – Fagetea sylvaticae* Braun-Blanquet and J. Vlieger in J. Vlieger 1937 p.p. (Delassus et Magnanon, 2014).
2. Filtre de maturité : afin de limiter les effets des variations de la maturité des peuplements forestiers (liées aux pratiques sylvicoles et à l'âge de la déprise dans le cas des boisements féraux), seules les parcelles présentant des physionomies et des structures dendrologiques comparables ont été sélectionnés.

Par ailleurs, afin de limiter l'effet bordure, seules les parcelles situées à plus de 100 m des marges des massifs ont été sélectionnées. Cette distance correspond à la limite à partir de laquelle les effets bordures n'ont plus d'influences significatives sur la composition et la structure des communautés (Harper *et al.*, 2005).

Au sein de chacun de ces 16 massifs, 2 à 6 parcelles ont été sélectionnés portant à 56 le nombre de parcelles intégrées dans le dispositif (37 en forêts anciennes et 19 en forêts férales) (Fig. 17).

## 2 Variables réponses : sélection et échantillonnage des modèles biologiques

### 2.1 Définition des groupes indicateurs : recherche de témoins des processus écologiques

Les groupes taxonomiques bioindicateurs sont définis comme *des organismes dont les patterns d'occurrence et/ou d'abondance renseignent sur les caractéristiques écologiques des écosystèmes qui sont délicates à mesurer directement* (Landres *et al.*, 1988). On distingue trois grands types de groupes bioindicateurs (McGeoch, 1998) : (i) les organismes indicateurs des niveaux de biodiversité, i.e. dont la détection indique la présence d'autres espèces ; (ii) des organismes indicateurs des conditions environnementales, i.e. dont les variations de compositions indiquent les changements des paramètres abiotiques et (iii) des organismes indicateurs du fonctionnement des écosystèmes, i.e. dont les variations de compositions témoignent de la manière dont les changements environnementaux influent sur les systèmes biologiques dans leurs ensembles (dynamique des populations, structure des communautés et fonctionnement des écosystèmes tels les cycles des nutriments et les flux d'énergie et d'informations Song *et al.*, 2014) (McGeoch, 1998, 2007).

Bien que ces catégories ne soient pas exclusives, les types de groupes sont définis en fonction de leurs potentiels de réponse par rapport à un contexte et un objectif donnés. Ainsi, dans une perspective de conservation et/ou de restauration, les groupes indicateurs de biodiversité (catégorie 1) et des conditions environnementales (catégorie 2) sont généralement sélectionnés du fait de leurs capacités à révéler des états jugés favorables (e.g. haut niveau de diversité, présence d'espèces exigeantes témoignant d'un bon état de conservation).

C'est typiquement ce type de groupe qui est traditionnellement choisi dans le cas des études de l'effet de la continuité temporelle forestière sur la biodiversité. En effet, compte-tenu des limites de recrutement (qualité et disponibilité des habitats) et de dispersion induites par la rupture de l'état boisé, ces investigations visent généralement à identifier *si et dans quelles mesures* les forêts récentes peuvent recouvrir spontanément des communautés aussi diversifiées et spécialisées que celles



des forêts anciennes. Dans ces conditions, il est essentiel de sélectionner des groupes très sensibles aux perturbations et aux stress environnementaux, ce qui oriente généralement le choix vers des taxons aux capacités de dispersion (très) limitées et aux exigences d'habitats (très) importantes (Nordén et Appelqvist, 2001; Nordén *et al.*, 2014; Flensted *et al.*, 2016).

D'un autre côté, dans le cas de suivis (le long de gradients notamment), la sélection des groupes s'oriente généralement vers des taxons indicateurs des processus écologiques (catégorie 3) dont la valeur indicatrice réside plus dans la *variation de structure et de composition* des communautés que dans l'*occurrence* des espèces. En d'autres termes, en écologie comparative, sélectionner des groupes taxonomiques spécialisés et restreints à certains habitats n'est pas toujours souhaitable car les comparaisons ne sont possibles que si les espèces du groupe indicateur ciblé sont représentées dans l'ensemble des conditions étudiées. C'est pourquoi, contrairement aux travaux essentiellement centrés sur la conservation, les études des dynamiques écosystémiques sont généralement basées sur des groupes largement répartis et présents sur l'ensemble des écosystèmes constituant une série successionnelle.

Par conséquent, dans le cas des travaux présentés ici et, en accord avec les objectifs de mieux comprendre *comment les processus d'extensification et de réensauvagement spontanés entraînent des changements du fonctionnement des communautés et des écosystèmes*, la sélection de groupes qui répondent aux critères de la troisième catégorie (bioindicateurs des processus écologiques) semble la plus adaptée. Ce choix permet notamment de voir les réponses de la biodiversité à la déprise agricole le long d'un continuum incluant les gradients de dynamique et d'ancienneté, sans séparer arbitrairement le volet processus (i.e. centré sur le dispositif de chronoséquence) et le volet conservatoire (i.e. centré sur la comparaison des forêts anciennes et récentes). Ainsi, la prise en compte de la valeur conservatoire des boisements féraux est étudiée à travers le *fonctionnement* général des communautés et des écosystèmes et non uniquement *via* la capacité à abriter des biocénoses *variées* et *spécialisées* (même si cela reste possible car certains groupes peuvent simultanément renseigner sur les niveaux de biodiversité, les changements environnementaux et les processus écologiques). En ce sens, nos recherches proposent un champ d'investigation complémentaire aux

études dédiées à ces questions qui se focalisent généralement sur des groupes d'abord indicateurs de la biodiversité et des conditions abiotiques.

## 2.2 Critères de sélection et choix des modèles biologiques

Un groupe bioindicateur, quel que soit le ou les paramètres dont il témoigne, doit respecter les principes suivants (Gerlach *et al.*, 2013) :

1. *Aisé à échantillonner, à déterminer et dont la taxonomie est claire.* Il est ainsi souhaitable que les populations soient abondantes afin que l'échantillonnage / la détectabilité soit facilitée. Le niveau de richesse spécifique du groupe doit être intermédiaire pour que l'analyse puisse être nuancée mais que l'identification ne soit par trop contrainte du fait d'un nombre très important d'espèces.
2. *La biologie des organismes doit être suffisamment connue* pour s'assurer que les espèces (i) soient *sensibles aux changements environnementaux* visés et (ii) soient *informatives par rapport aux paramètres étudiés* (i.e. proxy des niveaux de biodiversité ou du fonctionnement des écosystèmes). Ces connaissances fondamentales permettront ainsi d'ajuster la sélection des groupes en fonction de critères tels les échelles de réponses ou les positions trophiques.

Par ailleurs, dans une perspective d'analyses fonctionnelles et phylogénétiques, il faut également s'assurer que les traits comme la phylogénie des espèces soient connus, voire existants dans des bases de données. De la même manière, des informations sur la distribution régionale permettra d'estimer la valeur conservatoire des communautés au regard des critères de rareté et de spécialisation.

Sur la base de ces principes et des objectifs de l'étude, trois groupes taxonomiques distincts ont été sélectionnés ici : (i) les plantes vasculaires, (ii) les araignées et (iii) les carabiques du sol.

#### 2.2.1 *Les plantes vasculaires*

La flore constitue l'un des modèles biologiques les plus étudiés en écologie des communautés car elle présente des spécificités qui en font un excellent groupe bioindicateur :

1. Du fait de la physionomie/architecture de ses communautés et de l'identité taxonomique de ses espèces, elle structure et influence le cadre de vie des niveaux trophiques supérieurs et inférieurs.
2. Elle est le reflet des conditions environnementales : les plantes sont fixes<sup>33</sup>, ce qui signifie que leurs présences sont indubitablement conditionnées par les caractéristiques du biotope.

Pour ces raisons, la flore constitue un groupe taxonomique pouvant simultanément informer les écologues sur les (i) niveaux de biodiversité (plus il y a d'espèces et de types fonctionnels différents, plus les autres niveaux trophiques sont diversifiés), (ii) les changements environnementaux (e.g. espèces oligotrophiles ne pouvant se maintenir dans les agroécosystèmes fertilisés, espèces très sensibles à la perturbation) et (iii) l'écologie globale des écosystèmes (la structure et la composition des communautés végétales influencent les cycles de nutriments et les flux d'énergie qui transitent dans les écosystèmes).

94

De plus, elle est diversifiée, facile à échantillonner, bien connue<sup>34</sup> (taxonomie mais aussi les traits et la phylogénie) et globalement très utilisée, ce qui permet de faciliter les comparaisons dans le temps et l'espace. En ce sens, ce groupe respecte les critères de sélection d'un groupe bioindicateur.

Enfin, c'est un groupe très étudié à l'échelle mondiale dans le cas des successions écologiques (cf. synthèses de McCook, 1994; Meiners *et al.*, 2015b) comme dans le cas de continuité temporelle forestière (cf. synthèses de Flinn et Vellend, 2005; Hermy et Verheyen, 2007). Par conséquent, sa prise en compte dans les travaux présentés ici permettra une mise en perspective par rapport à ce qui est déjà connu.

<sup>33</sup> mais pas immobiles ! cf. Hallé, 1999 pour une comparaison des temps animaux et des temps végétaux.

<sup>34</sup> En Bretagne, 1664 taxons de plantes vasculaires sont connus (Annezo, Magnanon et Malengreau, 2000)

### 2.2.2 Les araignées et les carabiques du sol

Les arthropodes constituent un ensemble taxonomique potentiellement très intéressant pour la bioindication car ce sont généralement des groupes (i) très diversifiés (i.e. dont les variations de composition sont riches d'informations), (ii) abondants (i.e. aisés à échantillonner), (iii) aux cycles biologiques courts (i.e. aux réponses rapides) et – du fait de leur attachement à des conditions environnementales très localisées – (iv) particulièrement sensibles aux changements écosystémiques. Enfin, du fait de la biomasse qu'ils représentent et de leurs positions trophiques, les arthropodes jouent également (v) un rôle très important dans le fonctionnement des écosystèmes (cycles des nutriments, décomposition, *top-down* and *bottom-up processes*) ; (Schowalter, 2011; Gerlach *et al.*, 2013).

Cependant, compte-tenu de leur diversité, de leur petitesse et de l'intérêt limité qu'ils suscitent pour les humains, ils représentent également un groupe assez mal connu de la biodiversité et sous-évalué en conservation (Clark et May, 2002; McGeoch *et al.*, 2007, 2011). Par conséquent, la sélection de ces taxons en tant que bioindicateurs est limitée par les connaissances systématiques, biogéographiques, biologiques, écologiques et éthologiques.

En Europe cependant, certains groupes ont fait l'objet ces dernières décennies d'importants travaux fondamentaux ayant considérablement amélioré nos connaissances, ouvrant ainsi d'intéressantes perspectives pour intégrer les arthropodes dans des études d'écologie comparative. C'est le cas notamment des araignées (Entling *et al.*, 2007) et des coléoptères carabiques (Kotze *et al.*, 2011).

Au-delà des qualités communes aux arthropodes, de nombreux auteurs ont mis en évidence les caractéristiques qui font de ces deux groupes taxonomiques de bons bioindicateurs (Marc, Canard et Ysnel, 1999; Pearce et Venier, 2006) :

1. Ce sont – en très grande majorité – des espèces exclusivement prédatrices (quelques carabiques sont phytophages<sup>35</sup>) ; les araignées sont majoritairement spécialistes (Cardoso, 2011) et les carabiques généralistes ou omnivores (Pearce et Venier, 2006). Par conséquent, en agissant directement

---

<sup>35</sup> ± 15% des espèces dans le cas des carabiques du massif armoricain

sur les abondances des décomposeurs, ils jouent un grand rôle dans le recyclage de la matière organique.

2. Du fait de cette position trophique et de leurs physiologies très dépendantes des conditions micro-climatiques, il est généralement considéré que les araignées et les carabiques sont principalement influencés par la structure des habitats et les facteurs abiotiques, i.e. type et architecture de la litière, structuration, température, humidité et pH du sol ainsi que la présence et la diversité des micro-habitats (Pearce et Venier, 2006). Cependant, quelques travaux ont mis en évidence que la végétation était un meilleur déterminant de la composition de leurs communautés que la structure des habitats *per se* (Schaffers *et al.*, 2008).

Cette double caractéristique (position trophique et dépendance aux micro-conditions stationnelles) fait de ces deux taxons, de bons bioindicateurs environnementaux (catégorie 2) et écologiques (catégorie 3).

3. Concernant leurs qualités en tant que bioindicateurs de biodiversité, il y a peu de travaux ayant pu mettre en évidence que les variations de structure et de composition des communautés arachnologiques et carabiques soient corrélées à celles d'autres espèces des écosystèmes étudiés. Ces recherches sont en effet délicates à mettre en œuvre du fait de la stochasticité des fluctuations démographiques (Gerlach *et al.*, 2013). Toutefois, à l'échelle de la litière, il semble que ces deux taxons puissent être considérés comme de bons *proxys* de la complexité des réseaux trophiques du sol (*brown food-web*) (Gerlach *et al.*, 2013).

Enfin, ainsi que cela est recherché pour des groupes indicateurs, ce sont des taxons diversifiés<sup>36</sup>, aisés à échantillonner par des méthodes standardisées (cf. § II.2.3.2) et à la taxonomie suffisamment connue.

L'intérêt de sélectionner ces deux taxons comme modèle biologique réside également dans leurs complémentarités : l'utilisation conjointe de plusieurs taxons permet d'un côté d'identifier les processus écologiques les plus marquants mis en lumière par les

---

<sup>36</sup> près de 650 espèces d'araignées et 320 carabiques pour le massif armoricain (Courtial et Devogel *comm.pers*).

réponses congruentes entre les groupes et, d'un autre côté, de gagner en finesse d'interprétation en soulignant les variations inter-taxons (Gerlach *et al.*, 2013). La complémentarité de ces groupes s'exprime également dans le niveau des connaissances concernant les processus étudiés ici : les carabiques sont des taxons couramment utilisés en écologie (Kotze *et al.*, 2011) et dont les réponses aux gradients successionnels (Tyler 2007 ; Gibb et Cunningham 2010 ; Spake *et al.* 2015) et d'ancienneté (Assmann, 1999; Desender *et al.*, 1999; Goßner *et al.*, 2008) ont été déjà explorés. En revanche, dans le cas des araignées, de telles études, si elles existent (Bultman, Uetz et Brady 1982 ; De Bakker *et al.*, 2001), sont plus rares, notamment en Europe. Par conséquent, nos travaux devraient également permettre de contribuer à l'arachnologie en investissant des champs de recherche encore peu jalonnés.

### 2.3 Données de communautés (tables L)

#### 2.3.1 *Echantillonnage des communautés végétales*

La composition de la végétation a été échantillonnée au sein (i) de chaque parcelle sélectionnée pour reconstituer la chronoséquence et (ii) du dispositif d'étude des forêts anciennes et récentes (cf. Fig. 17 pour les plans d'échantillonnages et le nombre de parcelles sélectionnées par dispositifs). Dans le cas des formations boisées, seule la végétation des tapis herbacés a été échantillonnée, i.e. l'ensemble des plantes vasculaires incluant les espèces ligneuses de moins de 2 mètres de hauteur. Les relevés ont été réalisés de juin à juillet 2014 (sites forestiers) et de juin à juillet 2015 (chronoséquence). Les coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet ont été évalués pour chaque espèce au sein de relevés de 50m<sup>2</sup> (10 x 5 m) situés au centre des parcelles. Spécifiquement dans le cas de la chronoséquence, un échantillonnage plus fin destiné à comparer les *patterns* en fonction des échelles de co-occurrence a été réalisé. Ainsi, au sein de chaque relevé de 50m<sup>2</sup>, trois relevés de 1m<sup>2</sup> ont été échantillonnés aux marges et au centre des grands relevés. La réalisation des relevés et l'identification des espèces ont été réalisés par Loïs MOREL.

#### 2.3.2 *Echantillonnages des communautés des arthropodes du sols*

L'échantillonnage des communautés d'arthropodes prédateurs du sol a été réalisé par l'utilisation de pièges d'interception, couramment nommés *piège-pot*, *piège à fosse* ou

*piège barber* (Barber, 1931). Cette méthode permet de standardiser l'effort d'échantillonnage et de réduire ainsi les biais liés aux observateurs et aux conditions climatiques (Topping et Sunderland, 1992). Elle présente également l'avantage d'être passive (pas de recherche active ; sans solution attractive) et de fonctionner jour et nuit pendant une période donnée. En revanche, cette méthode tend à sous-estimer la fréquence et l'abondance des espèces rares et peu mobiles car leurs captures dépendent de leurs densités et de leurs déplacements (ou activités) (Canard, 1981). Par conséquent il est plus juste de parler d'*activité-densité* plutôt que d'abondance (Thomas *et al.*, 1998) et les abondances obtenues sont divisées par le nombre de jours où les pièges ont été fonctionnels. Dans le cas d'inventaires ces approches sont ainsi souvent complétées par d'autres méthodologies (e.g. filets fauchoirs) afin d'obtenir une meilleure représentativité de l'ensemble des espèces pouvant potentiellement fréquenter le milieu étudié. Dans le cas d'une étude comparative en revanche, la méthode du piégeage par interception est adaptée pour estimer la composition (*via* l'occurrence) et la structure (*via* l'activité-densité) des communautés d'arthropodes du sol telles celles des araignées et de carabiques épigés.

Dans le cadre de ces travaux, une série de 3 pièges barber (positionnés en triangle) a été disposée au milieu de chaque parcelle intégrée dans les dispositifs d'études. Les pièges ont été espacés de 10 mètres, ce qui est considéré comme la distance minimale pour éviter les interférences entre les pièges (Topping et Sunderland 1992). La taille et le type de piège ont été sélectionnés sur la base de Lange, Gossner et Weisser (2011) afin d'optimiser l'échantillonnage des arthropodes et de limiter le piégeage involontaire des vertébrés : ils sont composés de godets en polypropylène (10 cm de diamètre, 17 cm de profondeur) et d'un pot de capture enterrés dans le sol au-dessus desquels un entonnoir est disposé pour canaliser les invertébrés et limiter la capture des vertébrés. La solution de conservation est composée de saumure (300 gr.l<sup>-1</sup>) et de quelques gouttes d'un agent mouillant (liquide vaisselle pour limiter la tension superficielle de l'eau) (Spence et Niemela 1994). Un toit de 10 x 12 cm a été placé 5 cm au-dessus de chaque fosse afin de limiter les apports d'eaux de pluie. Les pièges ont été relevés tous les 15 jours de manière à (i) disposer de séries d'échantillons dans le temps, (ii) d'éviter leurs saturations ou (iii) leurs dysfonctionnements lorsqu'un piège a été endommagé (e.g. piétinement par les ongulés).

Afin de disposer de données à des échelles pertinentes pour étudier les réponses des arthropodes du sol à la déprise agricole et la continuité temporelle de l'état boisé, les individus collectés au sein des pièges d'une même parcelle ont été compilés pour l'ensemble de la période d'échantillonnage (qui dépend des objectifs et des études, cf. chapitres dédiés) et considérés comme *une communauté distincte*.

Les dispositifs d'étude ont été mis en place et suivis par Cyril COURTIAL, Jean-Paul LECHAPT et Loïs MOREL (en fonction des sites) et les espèces ont été déterminées par Cyril COURTIAL (araignées), Céline Le BRIAND, Jean-Paul LECHAPT (carabiques), Katell QUISTINIC (araignées), Manon SIMMONEAU (carabiques) et Manon VASSEUR (araignées).

#### **2.4 Données fonctionnelles et phylogénétiques (tables Q)**

##### **2.4.1 Données fonctionnelles**

Afin de caractériser la diversité fonctionnelle des communautés étudiées (végétales, carabiques et arachnologiques), une série de traits a été sélectionnée pour chaque groupe taxonomique à partir de bases de données et de la littérature. Cette approche indirecte (i.e. *inférer les caractéristiques fonctionnelles des espèces à partir de données existantes*) présente de nombreux intérêts et en particulier celui de réduire considérablement le temps investi dans l'acquisition des valeurs de traits. Par ailleurs, cette approche permet également – si les données sont disponibles – de pouvoir évaluer la structure fonctionnelle des communautés à partir de l'ensemble des espèces et non uniquement de celles représentant 70% de la biomasse comme cela est souvent le cas. En effet, des travaux récents ont illustré l'importance de tenir compte des espèces rares du fait de leurs contributions significatives à la structure des communautés et à leurs fonctionnements (Mouillot *et al.*, 2013a; Leitão *et al.*, 2016). En revanche, ces approches indirectes présentent également un certain nombre de limites (e.g. impossibilité de relier la variation intraspécifique aux variations environnementales locales) et de risques inhérents aux *big data*. Par conséquent, ces données doivent faire l'objet de plusieurs vérifications préalables (Kattge *et al.*, 2011) et doivent être analysés avec précautions (Violle *et al.*, 2015). Ces aspects sont développés dans les chapitres dans lesquels les données ont été utilisées.



Dans le cas des communautés végétales, les traits ont été sélectionnés de manière à obtenir une représentation de la variabilité fonctionnelle liée à l'acquisition des ressources, à l'aptitude à la compétition, aux capacités de dispersion et aux stratégies de régénération. Ces traits ont été compilés à partir des bases de données LEDA (Kleyer *et al.*, 2008) et TRY (Kattge *et al.*, 2011) qui regroupent respectivement les jeux de données disponibles pour la flore de l'Europe de l'Ouest et les végétations de nombreux écosystèmes mondiaux. Le nombre (de 8 à 16) et le type de traits ainsi que leurs significations écologiques sont détaillés dans les chapitres dans lesquels ils ont été utilisés.

Dans le cas des communautés d'arthropodes, les traits ont été sélectionnés selon les catégories proposés par Fountain-Jones *et al.* (2015) qui suggère que la caractérisation des coléoptères du sol soit définie à partir de traits écologiques (e.g. guildes trophiques), morphologiques (e.g. taille), physiologiques (e.g. activités journalière) et phénologiques. Le nombre et le type de traits ainsi que leurs significations écologiques sont détaillées dans les chapitres dans lesquels ils ont été utilisés.

#### **2.4.2 Données phylogénétiques**

De la même manière que dans le cas de la facette fonctionnelle, les données phylogénétiques ont été compilées à partir de la littérature. Les phylogénies des carabiques et des araignées étant encore assez peu développées, seules les communautés végétales ont pu faire l'objet d'une caractérisation phylogénétique. Ainsi, la phylogénie des plantes vasculaires est basée sur les travaux de Zanne *et al.* (2014) qui comprend 32 223 espèces de milieux continentaux à travers le monde.

#### **2.5 Bases de données complémentaires : analyser les assemblages au regard des pools régionaux**

Le développement des connaissances naturalistes sur le territoire armoricain (atlas, bases de données d'occurrence) permet désormais d'évaluer les degrés de rareté, d'originalité et de spécialisation des communautés au regard des pools régionaux. Or, ces paramètres sont des critères-clés en biologie de la conservation car les forçages anthropiques se traduisent d'abord et principalement par une régression des espèces rares et une homogénéisation des faunes et des flores (Gauthier-Clerc, Mesléard et

Blondel, 2014). Par conséquent, l'utilisation de bases de données régionales disponibles a été considérée comme un outil pertinent pour compléter les regards portés sur les assemblages étudiés *via* le tryptique structure/composition/fonctionnement.

En Bretagne et pour les taxons considérés ici, de telles bases existent pour la flore (CBNB<sup>37</sup>) et les araignées du massif armoricain (EA 7462 ; GRETIA<sup>38</sup>). Cependant, seule la base de données « araignées » a pu faire l'objet d'une caractérisation fonctionnelle pour l'ensemble des taxons connus pour la région. Par conséquent, les analyses de rareté, de spécialisation et d'originalité des assemblages au regard du pool régional ont été uniquement réalisés pour le groupe des araignées. Une description détaillée de la base de données, de sa structuration et des outils d'analyse est proposée dans les travaux de Leroy (2012, 2014). Le lecteur intéressé pourra s'y référer. Dans le cas des autres groupes (plantes, carabiques), les pools d'espèces ont été considérés à des échelles plus fines, e.g. un ensemble de sites localisés ou d'un même habitat (ensemble des forêts).

---

<sup>37</sup> Conservatoire Botanique National de Brest

<sup>38</sup> Groupe d'Etude des Invertébrés Armoricains

### 3 Variables explicatives : caractérisation des biotopes (tables R)

Afin de (i) valider les dispositifs d'études *a posteriori* et de (ii) relier les *patterns* des communautés aux contextes spatiaux, temporels et environnementaux, plusieurs variables ont été mesurées (Tab. 1-2).

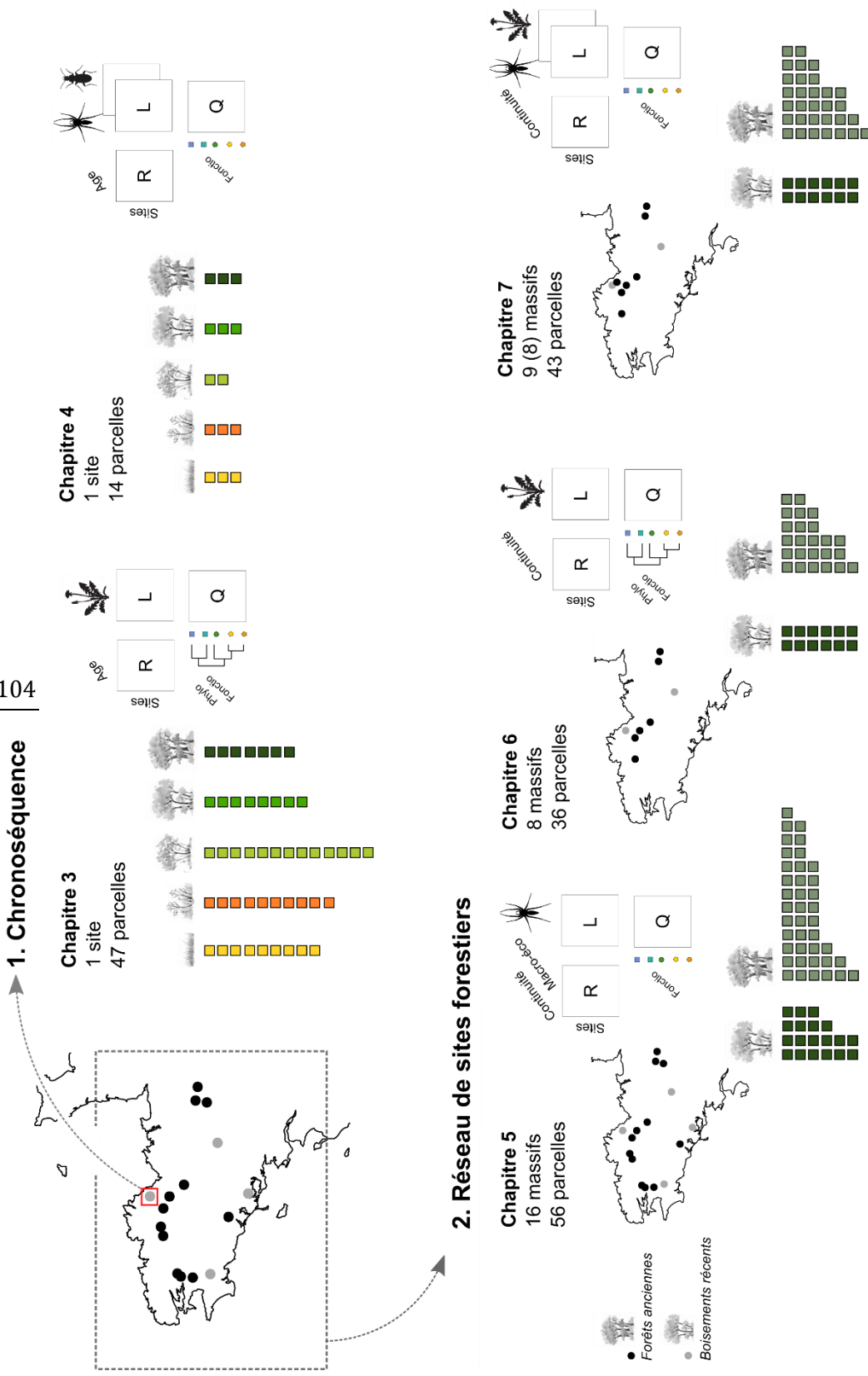
**Tableau 1** Description des variables mesurées pour les deux dispositifs d'étude (chronoséquence et réseau de sites forestiers).

	Description et unités	Méthodes et références
<b>Variable de structure d'habitat</b>		
Couverture de la canopée	%	Estimée pour chaque relevé de 50m <sup>2</sup>
Surface terrière	m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>	Estimée avec un relascope
Diamètre des 10 plus gros arbres vivants (DBH)	cm	Diamètre à 1,30m
<b>Conditions environnementales et stationnelles</b>		
Valeurs indicatrices d'Ellenberg (Humidité, Luminosité, réaction pH, Fertilité)	Moy. des coefficients de 1 à 9	Ellenberg H., 1988 ; Hill <i>et al.</i> , 1999

*Nota sur les valeurs indicatrices d'Ellenberg :* les valeurs indicatrices d'Ellenberg sont obtenues à partir de la composition des communautés végétales. Elles correspondent aux valeurs moyennes des coefficients de chaque espèce présente dans une communauté. Les valeurs par espèce sont celles proposées par Hill *et al.* (1999) qui ont adapté les coefficients calculés par Ellenberg (1988) à l'Europe de l'Ouest. Bien que ces évaluations de quelques paramètres abiotiques-clés des écosystèmes soient indirectes, elles permettent des estimations cohérentes et relativement précises du fait que, contrairement aux mesures physico-chimiques directes qui peuvent être influencées par les fluctuations temporelles, la végétation témoigne des tendances globales des conditions stationnelles.

**Tableau 2** Description des variables macro-écologiques mesurées dans le cadre des études sur les sites forestiers.

Variable macro-écologique	Description et unités	Méthodes et références
Continuité temporelle	[2] Ancienne, Récente	cf. § II.1.3.2
Géologie	[4] Granites, grès, schistes, roches volcaniques	Cartographie BRGM au 1/50 000
Surface des sites	Hectares	Mesurées sur <i>geoportail.fr</i>
Latitude / Longitude	Coordonnées	Points GPS au centre des parcelles.
Altitude	Mètre	
Température maximale 2015	Degrés celsius	
Pluviométrie (1997-2006)	Moy. annuelle (mm)	<i>www.bretagne-environnement.org</i>
Ensoleillement (1997-2006)	Nb heures / an	



**Figure 18** Récapitulatif des dispositifs d'étude en fonction (i) des sites, (ii) du plan d'échantillonnage, des variables considérées, (iv) des taxons sélectionnés et (v) des facettes évaluées.

## 4 Analyse des données

Dans le but de faciliter l'interprétation et la répétabilité des analyses proposées ici, le traitement des données intégrées dans les différents chapitres de la thèse suit la même démarche d'analyse (Fig. 19). L'analyse des données des chapitres est détaillée dans chaque partie au sein des sections « *material and methods* ».

### Étape 1 : Préparation des bases de données

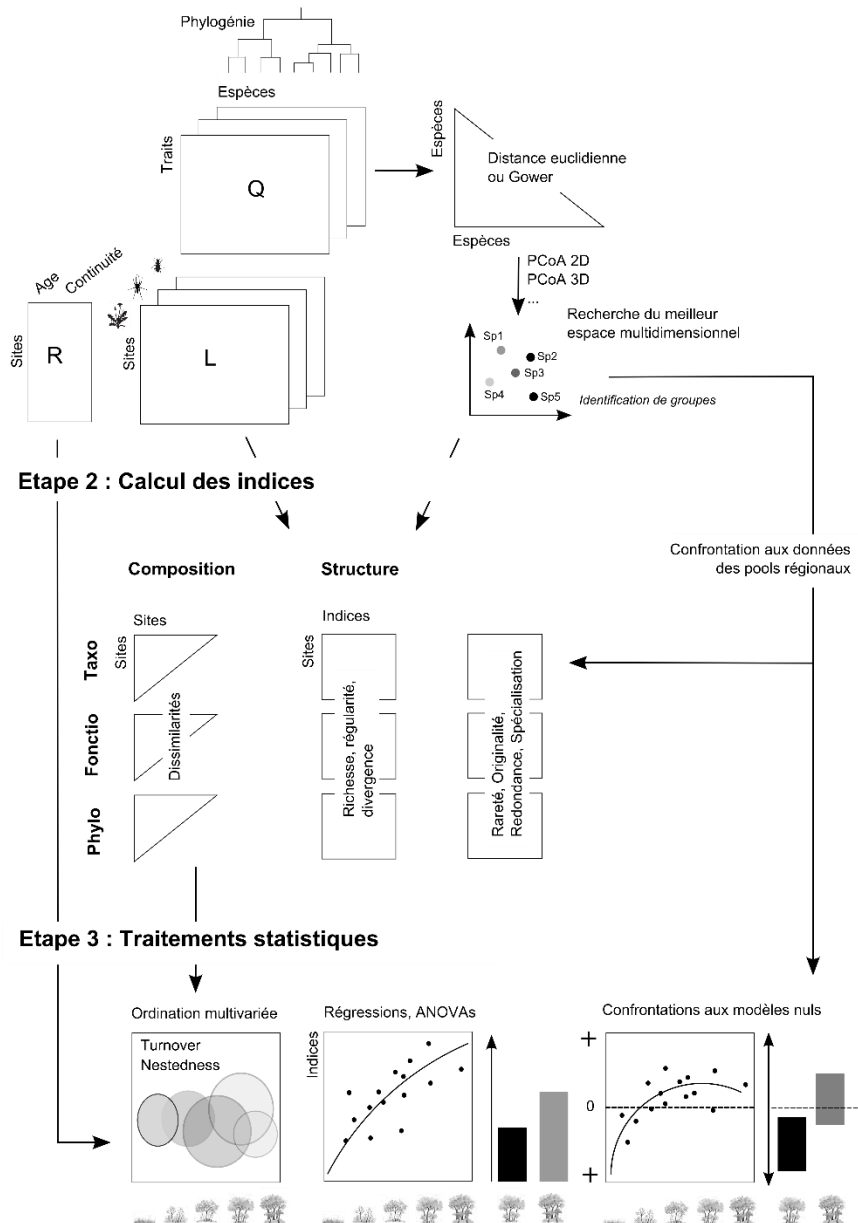


Figure 19 Démarche d'analyse et de traitements des données. Les différentes étapes sont détaillées dans le texte.

#### Étape 1 : Préparation des données et sélection des indices

1. Constitution des matrices *sites x variables environnementales* (tables R) et *sites x espèces* (tables L) ;
2. Préparation des données fonctionnelles et phylogénétiques (tables Q). Cette étape est conditionnée par le choix des indices utilisés pour décrire la composition et la structure des communautés. Ici le choix a été fait d'utiliser des indices fonctionnels multidimensionnels (Encadré II.4.1) et multi-traits (Encadré II.4.2).

#### Encadré II.4.1 | Sélection des indices de diversité.

Ces dernières décennies, avec le développement des outils informatiques, une multitude d'indices ont été proposés de manière à pouvoir mesurer les différentes facettes, dimensions ou composantes de la biodiversité (cf. § I.4.1). Bien que ce développement ait permis de propulser l'écologie moderne dans une recherche très active et moins empirique, la surabondance et la redondance des indices tend aussi à brouiller notre compréhension des *patterns* de biodiversité et des *processes* qui les génèrent du fait d'un manque de cohérence mathématique et sémantique dans l'utilisation des indices (Pavoine et Bonsall, 2011).

C'est pourquoi, dans le souci d'homogénéiser les approches, de plus en plus d'auteurs suggèrent l'application d'une démarche qui (i) permet de prendre en compte les différentes composantes de la biodiversité en (ii) respectant l'unité des statuts mathématiques des indices afin d'éviter que les variations de *patterns* soient influencées par la combinaison de différentes méthodes de calculs (cf. Mouchet *et al.* 2010; Pavoine et Bonsall, 2011) pour une présentation des familles d'indices et des combinaisons possibles pour croiser facettes et composantes).

→ Ici le choix a été fait de combiner systématiquement plusieurs composantes de la biodiversité en utilisant le cadre méthodologique unifié proposé par Tucker *et al.*, (2016) pour les analyses phylogénétiques et Pavoine et Bonsall (2011) pour les analyses fonctionnelles. Dans ce dernier cas, les indices multidimensionnels ont été préférés aux indices basés sur des dendrogrammes car (i) ils permettent d'estimer le volume de la niche fonctionnelle occupée par une communauté (Swenson, 2014) et (ii) sont ainsi plus cohérents avec la réalité biologique (un dendrogramme assume des différences hiérarchiques qui n'existent pas dans le cas de la facette fonctionnelle ; Villéger *et al.* 2017).

#### Encadré II.4.2 | Indices uni-traits et multi-traits.

Le choix d'utiliser un ou plusieurs traits dépend de la question scientifique et des objectifs. Ainsi les approches uni-traits semblent plus pertinentes pour révéler les réponses des communautés aux gradients environnementaux car elles permettent de s'émanciper des risques de colinéarité entre les traits qui peuvent induire des relations triviales non recherchées avec la richesse spécifique (Butterfield et Suding, 2013). Par ailleurs, ces approches sont plus simples à interpréter que les approches multi-traits qui peuvent inclure des réponses de traits différentes aux gradients. Mais en dépit de ces limites, les approches multi-traits restent pertinentes car elles permettent d'estimer la structuration des niches écologiques en tenant compte des principaux axes de la variation fonctionnelle des organismes. Ils sont notamment très utiles pour estimer les changements des niveaux de diversité des communautés et en inférer les processus d'assemblages (Mason *et al.*, 2013) ainsi que le fonctionnement et la résilience des écosystèmes (Standish *et al.*, 2014). C'est pourquoi, dans l'objectif d'améliorer ces approches, plusieurs auteurs investissent leurs travaux dans la recherche de méthodes permettant d'optimiser le choix des types et du nombre de traits à inclure dans les analyses de diversité fonctionnelle (e.g. Laliberté *et al.*, 2012; Laughlin, 2014).

Ici le choix a été fait d'utiliser conjointement des approches uni et multi-traits.

3. Construction des espaces fonctionnels (un même et unique espace /pool et /taxon, cf. Villéger *et al.*, 2017) : cette étape suit la démarche proposée par Maire *et al.*, (2015) qui consiste à (i) créer une matrice de distance *espèce x espèce* à partir des données de traits (distance de *gower* lorsque des traits catégoriels sont renseignés) ; (ii) construire l'espace multidimensionnel *via* une PCoA (*Principal coordinates analysis*) et (iii) évaluer sa qualité en comparant les distances de la matrice avec celles calculées par la PCoA (euclidienne);

Nb : Les métriques sélectionnées sont détaillées dans chacun des chapitres.

**Etape 2 :** Calculer les indices entre communautés (composition) et par communautés (structure).

**Etape 3 :** Analyser statistiquement les variations de valeurs des indices en fonction des *variables à expliquer* (âge, continuité temporelle forestière, variables macro-écologiques...). Les traitements de données utilisés ici suivent la démarche d'analyse proposée par Hervé (2014).





# **Partie 1 : *des prairies aux boisements***

*Mécanismes de ré-organisation*



## Chapitre 3 (Article 1)

# Processus d'assemblages dans les successions écologiques



*La forêt sous la prairie.* L.MOREL, Kério (22), Juillet 2015.



## Changes in community assembly processes during succession increase biodiversity and affect plant community trajectories

Loïs Morel, Vincent Jung, Boris Leroy, Sébastien Villéger, Bernard Clément, Annik Schnitzler and Frédéric Ysnel

**Keywords** Community dynamics, grassland-to-forest chronosequence, ecological drift, functional and phylogenetic community ecology, niche-based selection, neutral-stochasticity, transient ecosystems.

### Abstract

Despite the increasing integration of community assembly into succession studies, variation in the intensity of species sorting over time has received little attention. Yet, the transition from phylogenetic and functional clustering to overdispersion often reported in succession studies suggests a slackening of niche-based selection in transient stages. Using a 70-year grassland-to-forest chronosequence, we showed that functional and phylogenetic diversity of transient and regrowth woodlands were not marked by niche-based selection. This transitory lack of ecological filtering directly influenced successional trajectories by leading to functional and phylogenetic site-to-site community dissimilarities. Overall, our findings provide evidence that the forces that shape communities change over time and that neutral-stochasticity leads, in addition to external disturbances or historical contingencies, to divergent community trajectories and thereby to higher regional biodiversity. Thus, by showing the crucial influence of transient ecosystems on community dynamics, we provide new insights into how mechanisms that generate biodiversity could depend on ecological circumstances.

113

---

### Introduction

One of the main aims of community ecology is to understand the relative importance of the stochastic and deterministic processes that underly ecosystem dynamics and shape biodiversity (the outcome of assembly) (Chase and Leibold, 2003; Prach and Walker, 2011; Götzenberger *et al.*, 2012; Vellend *et al.*, 2014). Deterministic theories assume that both environmental filters and biotic interactions interplay to shape local assemblages through niche-based selection (Hutchinson, 1957; Chase and Leibold, 2003; Vellend, 2016). In contrast, a stochastic view suggests that communities are assembled at random by both ecological drift (neutral changes in species relative abundance) and probabilistic dispersal (Hubbell, 2001; Vellend and Agrawal, 2010; Weiher *et al.*, 2011). During the past decade, several studies have shown that the

relative importance of niche-based determinism (selection) and neutrality-based stochasticity (drift) varies according to the intensity of environmental stress and ecological disturbances (Chase 2007; Zhou *et al.* 2014). For instance, deterministic processes seem stronger in harsh and low-resource environments than in more productive and weakly constrained ones (e.g. temperate forests vs. tropical rainforests or dry vs. wet ecosystems; see Chase (2007; 2010). Thus, to provide a broader and generalisable theory of ecological communities, it is crucial to better understand how environmental circumstances influence the magnitude of the different ecological processes that generate biodiversity (Roughgarden, 2009; Vellend *et al.*, 2014; Vellend, 2016; Higgins, 2017).

Ecological succession provides an ideal laboratory for understanding the mechanisms that drive community assembly processes through changing environments. However, although plant community dynamics (i.e. changes in community composition) has been broadly investigated for a century (Clements, 1916; Li *et al.*, 2016), the temporal perspective of community assembly has remained understudied, especially the way the structuring forces of communities may change over time (Young *et al.*, 2001; Walker *et al.*, 2007; Chang and HilleRisLambers, 2016). With the advent of functional and phylogenetic community ecology, investigation of temporal changes of assembly processes has primarily been focused on the hypothesis that abiotic filtering dominates during early succession whereas biotic filtering becomes increasingly important in later stages (Connell and Slatyer, 1977; Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2009). Most of the studies dedicated to this issue showed a transition from the coexistence of functionally and phylogenetically similar species to the co-occurrence of dissimilar species (i.e. from clustering to overdispersion; Fig. 1a, b). Thus, by assuming that such patterns resulted from deterministic processes (i.e. habitat filtering or limiting similarity), early studies of community dynamics highlighted a prominent role of niche-based determinism during succession (e.g. see Li *et al.* 2015; Meiners *et al.* 2015a, and references below).

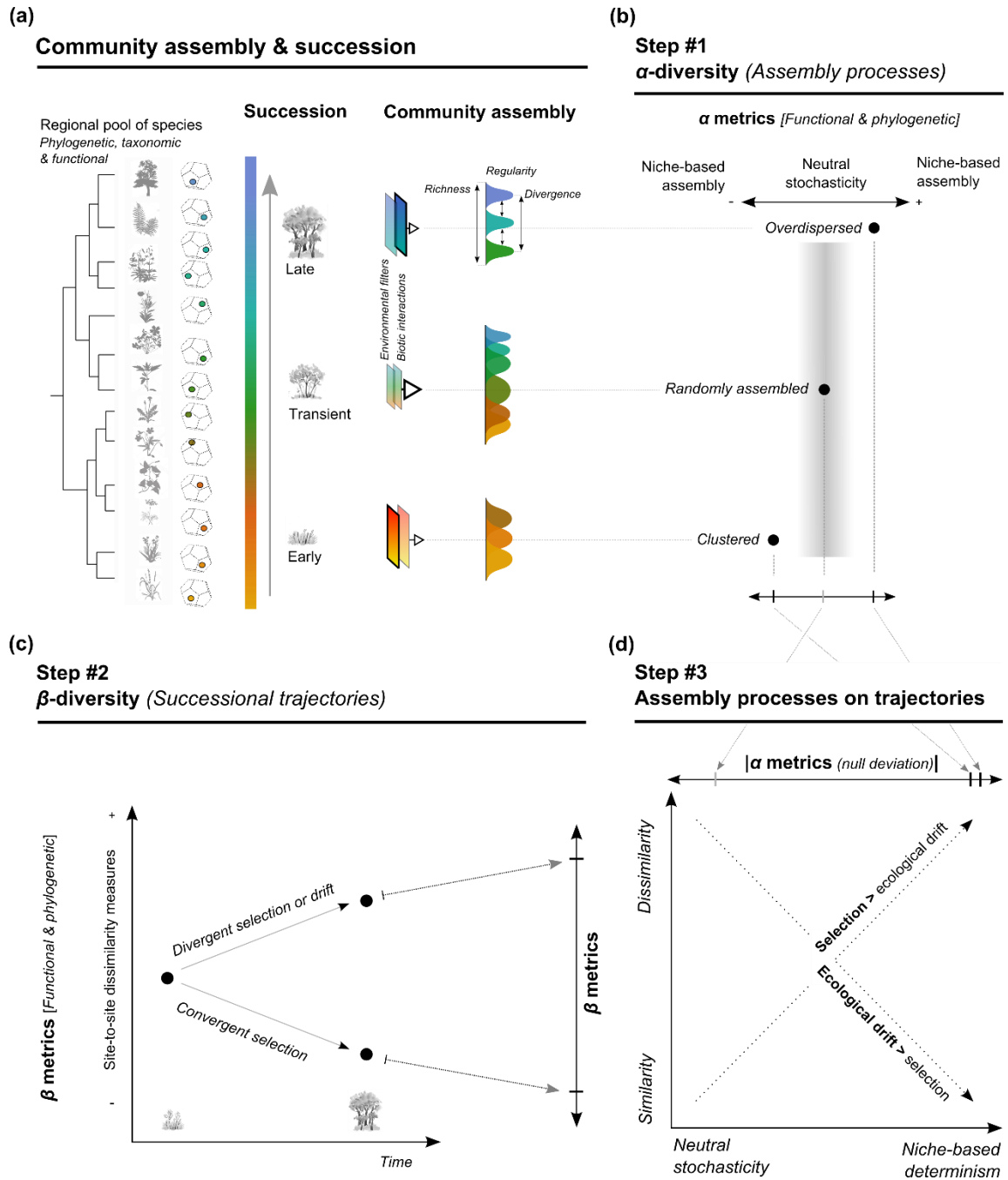
Beyond these studies focused on deterministic processes, little has been done to formally test the hypothesis that the balance between ecological drift and selection varies over time (Dini-Andreote *et al.*, 2015). Yet, the transition from one deterministic selection to another (e.g. from habitat filtering to limiting similarity) suggests a temporary slackening of ecological filtering in transient ecosystems (Fig. 1a, b). During succession, the fitness advantage shifts from one group of species to another, so that in transient ecosystems species can tend toward functional equivalence without any one of them benefiting from a fitness advantage (Vellend, 2016). Moreover, with the variation of disturbance regimes and stress intensities over time (Grime, 1979; Tilman, 1985), the harshness of abiotic filters at transient stages may become less intense than in ecosystems positioned at the ends of a succession gradient (e.g. hot and sunny grasslands or cool and shady woodlands). As a consequence, numerous species of the regional species pool can colonise weakly constrained transient stages, whereas a large

proportion of these species are eliminated in harsher conditions (Chase, 2007). To date, such a gradual decrease of ecological filtering intensity has been shown for successions of ecosystems remaining open (e.g. see Purschke *et al.* 2013 about an arable-to-grassland chronosequence). However, there is as yet no such evaluation of long-term secondary successions, characterised by marked changes in environmental conditions. Yet, the gradual recovery of forests resulting from the increasing trend to abandon farmland in developed countries (e.g. see Renwick *et al.* 2013) urge for a better understanding of the mechanisms underlying community dynamics (Cramer *et al.*, 2008; Prach and Walker, 2011; Proença *et al.*, 2012).

In addition, besides shaping patterns of biodiversity *within* communities ( $\alpha$ -diversity), ecological drift can also increase dissimilarities *among* communities ( $\beta$ -diversity) (Vellend, 2016). Therefore, the temporal shift of assembly processes could affect community trajectories by increasing site-to-site  $\beta$ -diversity and in turn regional biodiversity (Cramer and Hobbs, 2007; Chang and HilleRisLambers, 2016)(Fig. 1c). However, although predicted by theory (Vellend, 2016), the influence of a lack of niche-based selection on community trajectories has been little studied except in microorganism communities (Zhou *et al.*, 2013; Dini-Andreote *et al.*, 2015).

In this study, on the basis of a long-term (70-year) chronosequence of a spontaneous re-wilding trajectory located in western France, we aim to assess (i) potential slackenings of niche-based selection during succession and (ii) taxonomic, functional and phylogenetic community trajectories to (iii) quantify the importance of ecological drift on community trajectories. We applied a multifaceted view of biodiversity that combined several facets (taxonomic, functional, phylogenetic), components (richness, regularity, divergence), levels ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) and scales of herbaceous plant communities for the first time.





**Figure 1** - Conceptual framework to test how variations of community assembly processes over succession may affect community trajectories. In a regional species pool, species are hypothesized to be filtered differently within local communities distributed through phylogenetic and functional facets over the course of the succession. These changes in the relative strength and nature of the filters (environmental filters and biotic interactions) lead to various patterns of diversity that can be described through several facets (*i.e.* richness, regularity divergence). The theoretical background and the major previous investigations of community dynamics (*e.g.* see Meiners *et al.* (2015a) and references) predict that early succession communities are mainly shaped by environmental filters, whereas biotic interactions become increasingly important in the late stages. As a consequence, early succession communities are supposed

to be mainly composed of species from a relatively low number of clades and sharing similar traits, whereas late succession communities may contain more distantly or evenly phylogenetically or functionally related species (a). These different filter effects are hypothesized to generate successional trends from clustered to overdispersed communities, suggesting a weaker role of niche-based deterministic selection in transient ecosystems. Hence, analysis of  $\alpha$ -diversity can reveal the intensity of the filtering of each community along a successional gradient (b). On the other hand, trends of successional trajectories could be studied at the  $\beta$ -diversity level by assessing site-to-site dissimilarities (c). Finally, by combining  $\alpha$  and  $\beta$ -metrics, it is possible to identify to which extent the interplay of niche-based determinism (selection) and neutral-stochasticity (drift) affect successional trajectories (d).

### Materials and methods

#### Chronosequence design and vegetation sampling

The study site was located in western France (48° 37' 14.9082"N; 2° 56' 48.0762"W). It consisted of a rural lowland landscape within a limited area of 5 km<sup>2</sup> characterised by homogeneous abiotic conditions and land-use legacies (see Supporting Information for details). In this landscape, agricultural land-uses were mainly conducted in permanent grasslands up to the 1950s, and then regularly and progressively abandoned at different time intervals. This progressive agricultural abandonment resulted in a mosaic of habitats belonging to different succession stages, from grasslands to woodlands, over  $\pm 70$  years. Five succession stages retracing secondary forest succession were selected to build a chronosequence: short grassland (A), encroached grassland (B), shrubland (C), young woodland (D), and woodland (E) (range between stages  $\pm 15$  years) (Fig. S1). In each stage, 7 to 13 plots (47 in total; Table S1) were selected, and their relative ages (years since abandonment) were assessed by consulting historic maps and aerial photographs (see Supporting Information for details).

Vegetation composition of the herbaceous layer (below 2 meters and including woody species) was assessed in June-July 2015. The percent cover of each vascular plant species (145 in total) was recorded for each 10 x 5m plot. Vegetation composition was also assessed from three 1 x 1m sub-plots within each initial 50-m<sup>2</sup> plot. At this fine scale, community composition was expected to reflect species interactions such as competition (i.e. limiting similarity) because it only included individuals sharing the same limited area (Götzenberger *et al.*, 2012; Münkemüller *et al.*, 2014).

#### Functional traits and phylogeny

We selected a set of 16 functional traits from the TRY initiative (Kattge *et al.*, 2011) and additional published data sources (Tables S2, S3). These traits were chosen to obtain a multidimensional representation of plant functional variability related to resource acquisition, competitive capacities, dispersal abilities, and regenerative strategies. We specifically selected (i) five vegetative traits linked to the leaf economic spectrum and associated to competitive abilities, resource use and allocation strategy, (ii) nine regenerative traits related to growth rate and ability to disperse across space and time,

and (iii) two integrative traits of plant statues taking into account global life-history strategies (see details in Table S2). Concerning continuous data, all traits containing at least ten values per species with homogeneous intra-specific variance (i.e. error risk < 4; see (Kattge *et al.*, 2011) for details) were kept and then averaged. Missing trait values (7.6% of the data) were estimated using Multivariate Imputation by Chained Equation (MICE), a procedure implemented in the MICE R package (Buuren and Groothuis-Oudshoorn, 2011) that efficiently predicts mean matching from observed life-history trait values (Penone *et al.*, 2014). Prior to analyses, some traits were first log-transformed to make their distribution more symmetric (Table S2). Moreover, all continuous data were scaled (SD = 1) to reduce variance between traits. The balance between the number of traits and the number of functional dimensions had to be optimised to reduce redundant information (Laughlin, 2014), so traits highly correlated to others (dispersal length, seed bank density;  $r > 0.5$ ; Table S4) were removed. We eventually kept 14 functional traits to perform analyses.

To assess phylogenetic diversity, we used the global supertree of (Zanne *et al.*, 2014). Among the 145 species we collected, 137 (95%) species were included in (Zanne *et al.*, 2014). We added the 8 missing species in the global tree at the genus level by creating polytomies. In the sub-tree containing only the species we collected, only three polytomies (*Cirsium*, *Dryopteris*, *Viola*) remained at the genus level. To be able to interpret potential contrasting responses between functional and phylogenetic patterns, we assessed the relationship between phylogenetic relatedness and trait similarity by quantifying the phylogenetic signal of the 14 traits with Blomberg's K and Pagel's  $\lambda$  statistics (see Supporting Information for details).

### Testing for community assembly processes: $\alpha$ -diversity measurements

To identify assembly processes and their potential shifts, we analysed the functional and phylogenetic structures of communities (Fig. 1a). We used specific indices of the three main complementary components of biodiversity, namely (i) richness, (ii) regularity and (iii) divergence-dispersion (Pavoine and Bonsall, 2011; Tucker *et al.*, 2016). We selected complementary indices adapted to assess both facets of functional and phylogenetic diversity (Mouchet *et al.*, 2010; Mason *et al.*, 2013; Maire *et al.*, 2015; Tucker *et al.*, 2016; Villéger *et al.*, 2017); see Supporting Information for details; Table S5).

For functional analyses, we selected multivariate indices, namely 'Functional Richness' (FRic), 'Functional Evenness' (FEve) and 'Functional Dispersion' (FDis) that measure functional dissimilarities of communities from volumes of convex hull intersections in a unique and common multidimensional space (Villéger *et al.*, 2008; Laliberté and Legendre, 2010). Several traits were categorical, so we performed a PCoA based on a Gower dissimilarity matrix computed on species traits (Villéger *et al.*, 2008). To find the best multidimensional space possible, we used the mean squared deviation (mSD) criterion which measured how the initial functional distances (based on trait values)

were accurately represented in the final multidimensional PCoA-based space, as recommended by (Maire *et al.*, 2015). The lower the mean squared deviation, the higher the quality of the functional space. We kept three dimensions for the functional space (mSD = 0.009).

For phylogenetic structure analysis, we selected indices recommended by (Tucker *et al.*, 2016), namely 'phylogenetic diversity' (PD) for richness, for 'variation of pairwise distance' (VPD) for regularity, and 'mean pairwise distance' (MPD) for divergence. Phylogenetic metrics were calculated with R package *picante* (Kembel *et al.*, 2010).

Furthermore, we compared these indices to null models to test whether the functional and phylogenetic structures differed from random expectations (Fig. 1b). Random communities (n=999) were generated by shuffling species labels across the functional matrix or the phylogenetic dendrogram pool. This approach maintained (i) species richness of each community, (ii) occurrence frequency, (iii) co-occurrence patterns, and (iv) the abundance of each species within communities (Swenson, 2014). The standardized effect size (SES) of each functional and phylogenetic metrics was calculated as:

$$\text{Standardized effect size} = \frac{\text{Metric}_{\text{observed}} - \overline{\text{Metric}_{\text{null}}}}{SD(\text{Metric}_{\text{null}})}$$

Positive SES values indicate functional or phylogenetic overdispersion, whereas negative values indicate clustering (Webb *et al.*, 2002) (Fig. 1b). Null values (showing no difference with null distribution) indicate random patterns of assembly. We calculated all metrics for each sample at the plot and sub-plot scales. To optimise the detection of assembly processes, null models were adapted to scales: at the plot scale, functional and phylogenetic matrices combined all species sampled in each of the 54 plots within the 5 stages. At the sub-plot scale, to avoid effects of habitat filtering and focus on patterns related to biotic interactions, null models were restricted to the pool of the successional stage in which plots were sampled. To test the statistical significance of average functional and phylogenetic  $\alpha$ -diversity as compared to the null model, we used Student's *t*-test when variables presented a normal distribution. When variables did not comply with this condition, we used Wilcoxon's signed-rank test.

### Testing for community dissimilarities and trajectories: $\beta$ -diversity measurements

To quantify compositional changes over time, we measured stage-to-stage community dissimilarities (i.e. *turnover* sensu (Anderson *et al.*, 2011) with Jaccard's taxonomic index and Jaccard-derived dissimilarities for functional (Villéger *et al.*, 2013) and phylogenetic (Lozupone and Knight, 2005) facets, using betapart R package (Baselga and Orme, 2012). Assessing  $\beta$ -diversity at a stage scale (i.e. including all species recorded in a given stage) allowed us to distinguish the processes likely to have

generated random assemblages highlighted by  $\alpha$ -diversity measurements. Such patterns may have resulted from the combination of temporarily maintained resident species and the arrival of some others (low  $\beta$ -diversity), or a strong biotic replacement including highly different species, traits or phylogenetic lineages (high  $\beta$ -diversity).

In addition, to examine the directionality and strength of the successional dynamics of each biodiversity facet, we performed complementary analyses based on the overall pairwise-dissimilarities of the plots. Incidence-based and abundance-based metrics were calculated (see Li *et al.* 2016; Tucker *et al.* 2016). For the taxonomic facet, we used Jaccard and Bray-Curtis indices. For functional and phylogenetic facets, we measured  $\beta$ -diversity with distance-based metrics, namely pairwise dissimilarity ( $D_{pw}$ ) (Swenson, 2011, 2014). To homogenise  $\beta$ -diversity analyses with  $\alpha$ -diversity analyses, we built functional distance matrices from coordinates of species within the functional space calculated for  $\alpha$ -diversity analyses. Principal coordinate analyses (PCoA) were used to examine the direction of the succession and display trajectories of shifts in taxonomic, functional and phylogenetic composition. To assess the strength of the gradient on each facet, the years since each plot was abandoned were fitted onto ordinations (Oksanen *et al.*, 2012). The significance of the explanatory power of the gradient in each case was evaluated with a Monte-Carlo randomization test (9999 permutations) and the strength links with ordinations were given by the squared correlation coefficient. Then, the influence of successional states on taxonomic, functional and phylogenetic composition (i.e. differences in composition between stages) was assessed by permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA based on 10,000 permutations).

Finally, we analysed the general trends of the succession to focus our investigations on community trajectories. To assess whether plot compositions converged or diverged throughout the succession, we computed the mean pairwise dissimilarity of plots within each succession stage (i.e. *variation* sensu Anderson *et al.*, 2011) (Fig. 1c). To highlight different aspects of community similarity and thereby successional trajectories, we used indices belonging to the two broad classes of  $\beta$ -diversity indices: basal metric ( $D_{pw}$ ) vs. terminal metric (nearest neighbor dissimilarity;  $D_{nn}$ ) (Swenson 2011; 2014). A basal metric emphasizes the overall functional or evolutionary differences within a species pool, whereas a terminal metric emphasizes divergences among close species. Dissimilarity metrics can vary simply with changes of  $\alpha$  or  $\gamma$ -diversity (Chase *et al.*, 2011; Kraft *et al.*, 2011), so we implemented a null model for each calculated metric. For the taxonomic facet, we used the "independent swap" algorithm (Gotelli, 2000), which maintains the species richness of each community and species occurrence frequency among communities. For the functional and phylogenetic facets, null communities were generated by randomly shuffling taxon names across the trait matrix or the tips of phylogenetic trees (Swenson, 2014). This procedure was repeated 999 times for each of the five succession stages to obtain a null distribution of  $\beta$ -diversities independently for each succession stage. Standardized effect sizes (SES)

were then calculated using the same formula as mentioned above to compare the extents of community dissimilarity within stages independently of compositional variations due to differences in species richness (Chase, 2007) or pool size (Myers *et al.*, 2013). We used linear models to test differences in  $SES_{\beta\text{-diversity}}$  between succession stages. Differences in mean diversity were then assessed with ANOVA, and when required *post hoc* pairwise comparisons were performed with lsmeans R package (Lenth, 2016). When ANOVA conditions were not met ( $SES_{Dnn\text{phylogenetic}}$ ,  $SES_{Dnn'\text{phylogenetic}}$ ), non-parametric ANOVA permutations were applied using RVAideMemoire R package with 2,000 permutations (Hervé, 2014).

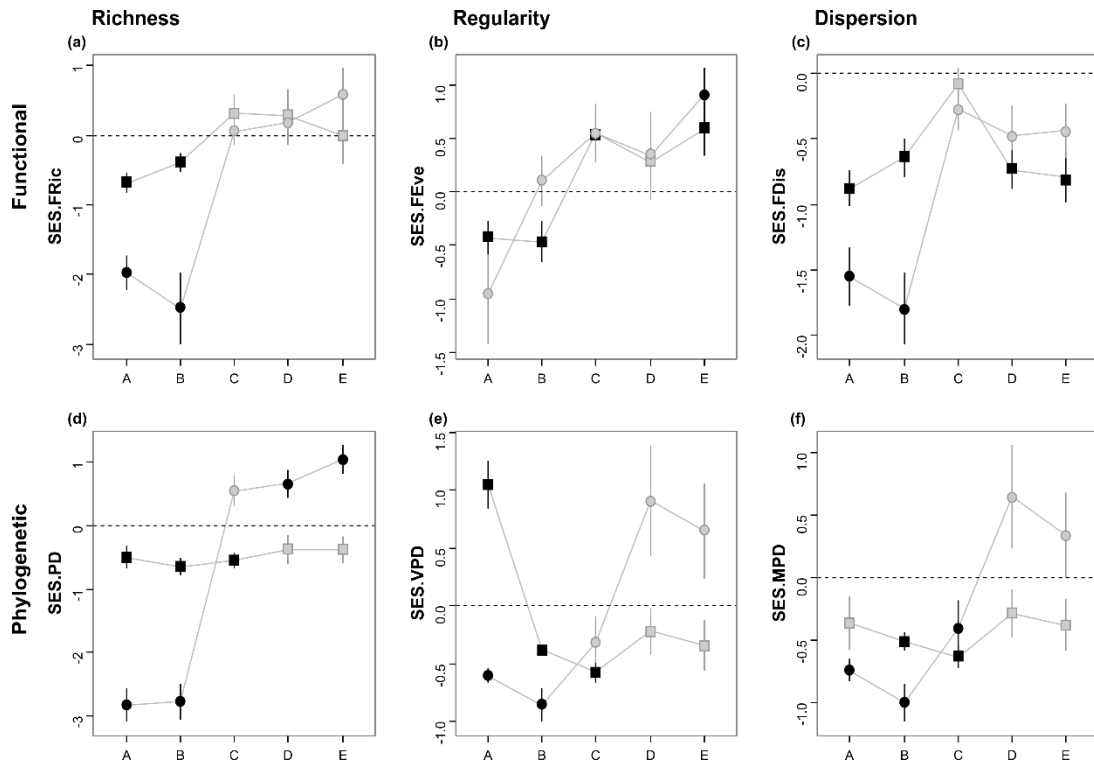
### Influence of assembly processes on community trajectories

To test the consequences of potential variation of the intensity of deterministic processes on community trajectories, we examined the relationships between  $SES_{\alpha\text{-diversity}}$  (focusing on assembly processes) and  $SES_{\beta\text{-diversity}}$  (focusing on community dissimilarities and trajectories) metrics (Fig. 1d). Firstly, for each of the 47 communities, we assessed the relative importance of ecological drift (or inversely niche-based selection) on the basis of the absolute deviation of functional and phylogenetic  $\alpha$ -diversity from null distributions (independently of the direction of deviation) ( $|SES_{\alpha\text{metric}}|$ ). The closer a value to zero, the greater the relative importance of ecological drift in community assembly. Secondly, we used Pearson's correlations to examine the strength of relationships among site-to-site dissimilarity indices ( $SES_{\beta\text{-diversity}}$ ) and each  $\alpha$ -metrics ( $|SES_{\alpha\text{diversity}}|$ ). Finally, to evaluate how community processes influenced community trajectories, we used ordinary least square (OLS) regressions for each best descriptor of assembly processes (i.e. the metric with the highest correlation coefficient for each facet). Thus, if divergent trajectories were due to ecological drift, regression was expected to show a trend from highly dissimilar, randomly assembled communities to similar, deterministically assembled communities.

All analyses were conducted using R (R Core Team, 2016).

### Results

The chronosequence corresponded to a secondary successional dynamic characterized by a strong change in species composition over time (94% from stages A to E; Table S6), moving from short-lived herbaceous species (e.g. Poales) to long-lived perennial and shade-tolerant herbs and shrubs (e.g. Polypodiales, Rosids) (Fig. S2). Compositional changes were strongest from stage B to stage C (64%), and vegetation from stages A, B and C had almost completely disappeared (>85%) in stages D and E (Fig. S3). During the transition from stage B to stage C, taxonomic composition changed 2-fold more than phylogenetic and – to a lesser extent – functional composition (0.64 vs. 0.32 and 0.28, Table S6).



**Figure 2** - Shifts in SES (Standardized Effect Size) values for functional (SES.FRic (a); SES.FEve (b); SES.FDis (c)) and phylogenetic (SES.PD (d); SES.VPD (e); SES.MPD (f)) diversity metrics (means  $\pm$  se) along the successional gradient at the plot scale (50 m<sup>2</sup>; circles) and sub-plot scale (1 m<sup>2</sup>; squares). Negative SES values indicate functional or phylogenetic clustering, while positive values indicate functional or phylogenetic overdispersion. Black circles and squares indicate significant deviation from random expectations (according to Student's t or Wilcoxon tests,  $p < 0.05$ ), while grey symbols indicate non-significant differences.

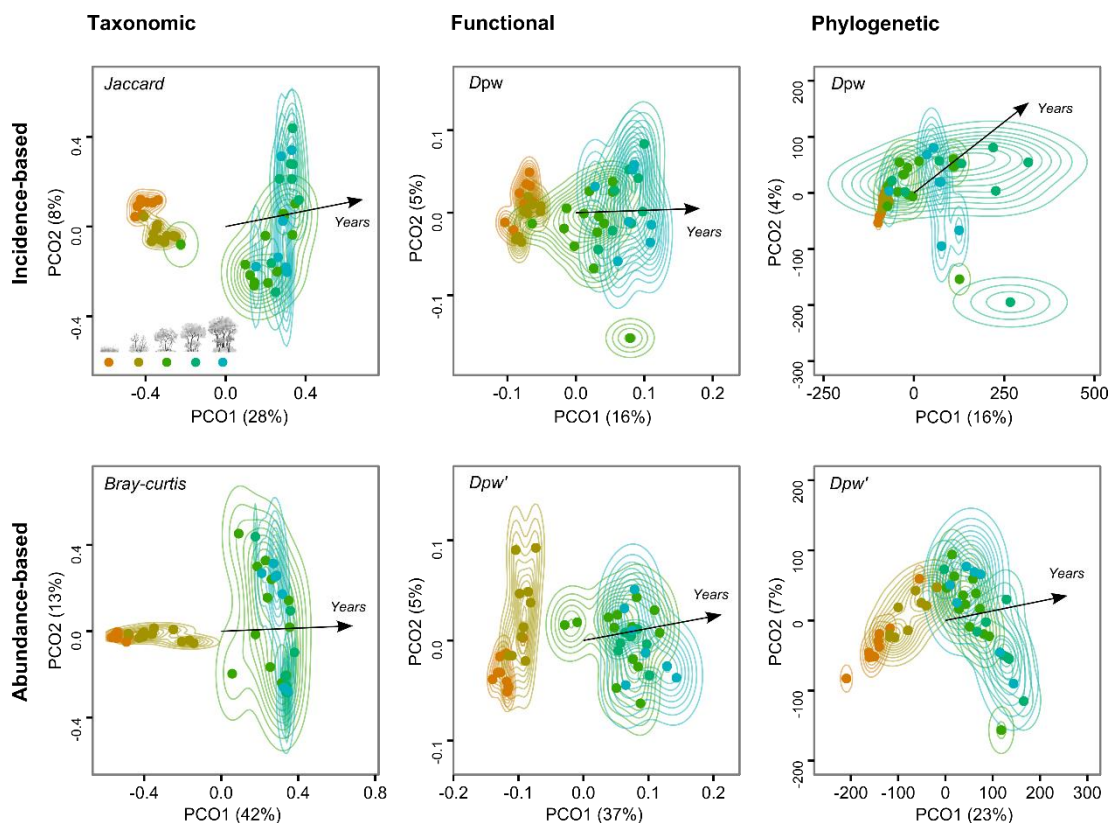
### Changes in functional and phylogenetic $\alpha$ -diversity

All three components of functional and phylogenetic  $\alpha$ -diversities showed clear changes of species co-occurrence patterns over the succession at both the plot and sub-plot scales. At the plot scale, all metrics shifted from clustering to overdispersion, except SES.FDis (Fig. 2). In contrast, at the sub-plot scale, changes were not congruent among metrics and showed patterns close to random expectations. Beyond global trends, each  $\alpha$ -diversity index exhibited several succession stages whose structures deviated significantly from null distributions, and others showing random patterns (Fig. 2). More specifically, communities of the early stages (A, B) were mostly clustered, except in three cases (SES.FEve<sub>50m<sup>2</sup></sub>, SES.MPD<sub>1m<sup>2</sup></sub>, SES.VPD<sub>1m<sup>2</sup></sub>). In contrast again, at the transient stage (C), results diverged between the plot and sub-plot scales. At the plot scale, all metrics met with random expectations, apart from SES.MPD. At the sub-plot scale, random assemblages were highlighted by two functional metrics (SES.FRic, SES.FDis), while SES.FEve showed a significant but weak overdispersed pattern. The three phylogenetic metrics exhibited clustered communities. At the two oldest

succession stages (D, E), most indices increased in the later steps, indicating overall transition from clustered or randomized to overdispersed patterns, apart from SES.FDis. However, only SES.PD<sub>50m<sup>2</sup></sub> and SES.FEve<sub>50m<sup>2</sup></sub> showed communities significantly richer and more regular than those expected from random expectations. Thus, all other metrics showed that communities in the oldest succession stages were structured randomly, except SES.FDis<sub>1m<sup>2</sup></sub> that showed clustered patterns.

### Patterns of taxonomic, functional, and phylogenetic community trajectories

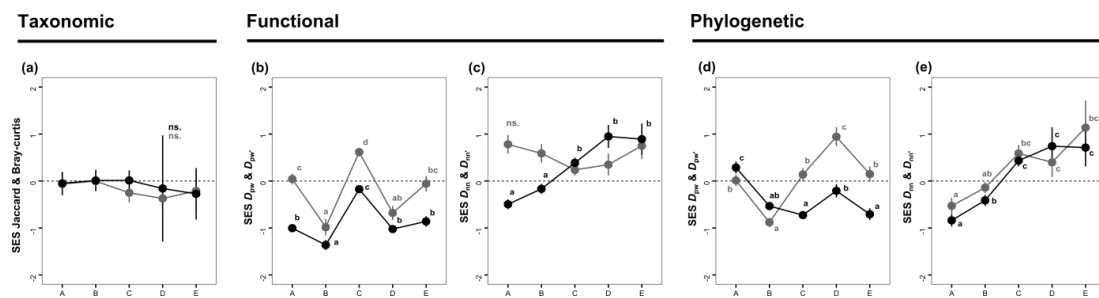
$\beta$ -diversity analyses between successional stages revealed congruent, strong, directional changes in taxonomic, functional, and phylogenetic composition, independently of incidence-based or abundance-based analysis (Fig. 3; Table S7). Although the succession stages significantly affected all three facets of biodiversity, the taxonomic facet was affected by the strongest changes, followed by functional and then phylogenetic diversity. In addition, changes were stronger when abundances were included (Table S8).



**Figure 3** - Ordinations of the taxonomic, functional and phylogenetic compositions of assemblages throughout the succession by principal coordinate analysis (PCoA) for the 47 sampled vegetation plots. Overlap between stage communities is illustrated with two-dimensional kernel density (outer hull for 75%). Directions of the successional gradient (years since abandonment) are represented by black arrows.



$\beta$ -diversity analyses within successional stages yielded contrasting results among facets. First, the taxonomic facet showed no change in within-stage  $\beta$ -diversity along a succession gradient, indicating no temporal trend ( $p=0.87, 0.996$ ; Fig. 4a). Second, both the functional (Fig. 4b, c) and phylogenetic (Fig. 4d, e) facets of within-stage  $\beta$ -diversity changed significantly throughout the succession ( $p<0.001$  for all metrics except  $SES.Dnn_{\text{funct}}$  with  $p=0.125$ ; Fig. 4c). For within-stage functional  $\beta$ -diversity, both basal indices showed shifts with a hump at the transient stage (C) indicating higher functional divergence of communities (Fig. 4b). In contrast, the abundance-based terminal index increased consistently over time, indicating higher functional divergence at the later stages ( $SES.Dnn'$ ; Fig. 4c). As regards within-stage phylogenetic  $\beta$ -diversity, most indices increased throughout the succession, suggesting that later-stage communities were divergent (Fig. 4d, e). In addition, one abundance-based basal index indicated convergence during the earliest stage (A) ( $SES.Dpw'_{\text{phylo}}$ ; Fig. 4d).

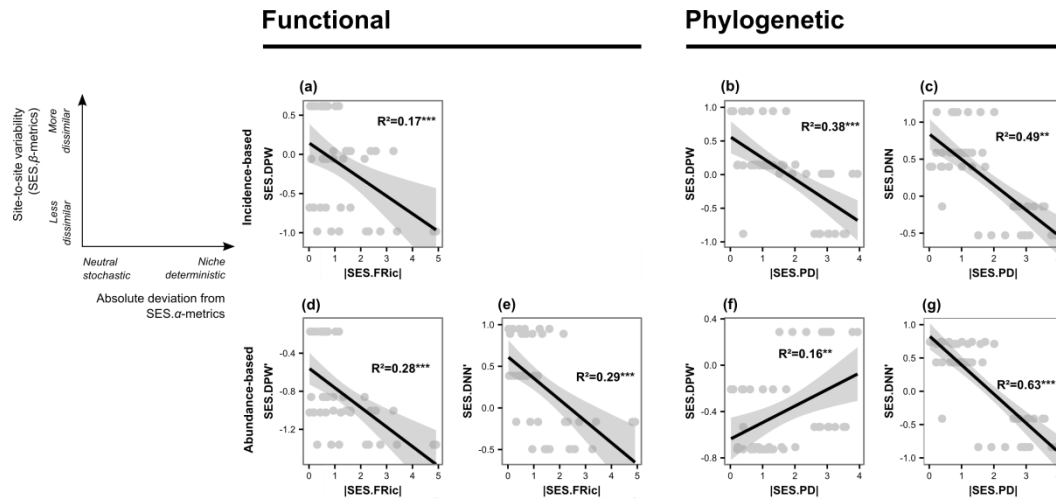


**Figure 4** - Shifts in SES (standardized effect size) of taxonomic, functional, and phylogenetic pairwise-dissimilarity ( $\beta$ -diversity) along successional stages measured at the plot scale (50 m<sup>2</sup>) using incidence-based (grey) or abundance-based (black) data (means  $\pm$  se). Letters indicate significant differences among stages, based on ANOVA or permutation tests ( $\alpha=0.05$ ).

### Influence of assembly processes on community trajectories

Most of the relationships between measurements of assembly processes ( $|SES_{\alpha\text{-metrics}}|$ ) and community dissimilarity ( $SES_{\beta\text{-diversity}}$ ) were significant, except those including  $\alpha$ -metrics of functional and phylogenetic evenness (Table S9). However, only the relationships involving  $\alpha$ -metrics of richness ( $|SES_{\alpha\text{-richness}}|$ ) were systematically significant. Therefore, only these relationships are shown (Fig. 5).

Most linear regressions between measurements of  $|SES_{\alpha\text{-richness}}|$  and  $SES_{\beta\text{-diversity}}$  showed that the higher the intensity of niche-based selection, the more communities were functionally and phylogenetically similar, and conversely (Fig. 5a-e, g). These trends were stronger for phylogenetic than for functional facets. Additionally, they were also stronger when abundance-based data were included. Surprisingly, one metric ( $SES.Dpw'_{\text{phylogenetic}}$ ) showed an increase in community dissimilarity, with higher niche-based selection (Fig. 5f).



**Figure 5** - Relationships between assembly processes (neutral-stochastic determinism continuum ;  $|\text{SES}\alpha\text{-diversity}|$ , x - axis) and community dissimilarities (SES  $\beta$ -diversity, y - axis) of the functional and phylogenetic facets measured at the plot scale (50 m<sup>2</sup>). Linear fitting curves are depicted in the figure with the adjusted  $R^2$  and significance level. A diagram for guiding the interpretation is shown in the top-left. See methods for further details on the calculation of these indices. \*  $p \leq 0.05$  ; \*\*  $p \leq 0.01$  ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ .

## Discussion

### Temporal changes in the balance between ecological drift and niche-based selection

We showed that functional and phylogenetic structures of communities assessed at the plot scale globally shifted from clustering to overdispersion (Fig. 2). Such patterns are consistent with the majority of community dynamics studies (Meiners *et al.*, 2015a). Although the causes underlying such patterns are still debated because limiting similarity can generate both clustering and overdispersion (Cavender-Bares *et al.*, 2009; Mayfield and Levine, 2010; Bennett *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2015; Cadotte and Tucker, 2017), our results showed that niche-based deterministic processes played a prominent role in the structuring of early and late assemblages, in line with the theory of community dynamics (Meiners *et al.*, 2015a, 2015b). Going further, although the two facets showed similar successional trends (from clustering to overdispersion), functional and phylogenetic metrics complemented each other by illustrating variation in the strength of the patterns. These differences could result from the fact that phylogenetic diversity could be driven by macroevolutionary contingencies (Gerhold *et al.*, 2015), while functional diversity is likely to be driven by present-day environmental conditions (McGill *et al.*, 2006). For instance, the colonisation of regrowth woodlands by some species highly isolated in the phylogenetic tree led to strong phylogenetic dispersion, while their trait similarities with other distinct lineages induced a weaker increase of functional dispersion. Phylogenetic conservatism of most traits was indeed weak (Table S10, Fig. S4, S5). On the other hand, the relative importance of niche-based

determinism was less marked at the sub-plot scale, highlighting that detection of assembly processes is sensitive to scales of analysis (also see Münkemüller *et al.*, 2014). Otherwise, such patterns could result from the fact that the high rate of species replacement may limit the role played by species interactions in community dynamics. For instance, Li *et al.*, (2015) recently showed that colonisation of distant relatives, rather than extinction of close relatives, drove phylogenetic and functional overdispersion over succession.

Beyond these general successional trends, our findings showed evidence that the magnitude of neutral-stochastic processes changes over time, especially in transient ecosystems and woodlands (C, D and E) (Fig. 2). Yet, although pioneer investigations of secondary succession suggested the importance of stochastic processes in shaping communities of earlier habitats (probabilistic dispersal, (Cramer and Hobbs, 2007; Egler, 1954)), only a few recent studies in tropical ecosystems highlighted a prominent role of ecological drift at transient stages during secondary forest succession (Chai *et al.*, 2016; Mi *et al.*, 2016). Thus, to our knowledge, our study shows for the first time that such a shift of the deterministic/stochastic balance in successional re-assembly processes also occurred in a temperate biome, suggesting that it could be an intrinsic pattern of secondary successional dynamics. The random patterns of structures of transient communities (C) can clearly be attributed to a high diversity due to the co-occurrence of species from both earlier and later vegetation (Fig. S2, S3). However, young woodland communities (D, E) also exhibited functional and phylogenetic structures that did not differ from random expectations, whereas almost the whole vegetation of open habitats had disappeared (Table S6). Thus, such patterns are highly congruent among the three main components of biodiversity (richness, regularity or divergence-dispersion) and show that the detection of neutral-stochasticity was not (only) contingent of community diversity. Therefore, this suggests a consistent lack of niche-based selection (i.e. whether *via* habitat filtering or limiting similarity) in transient ecosystems and in the first woodland stages.

The decline of the intensity of niche-based selection could result from changes in the relative proportions of limiting resources: given that plant species are adapted to different quantities of resources, a shift in environmental conditions may alter the competitive abilities of organisms by changing the relative fitness of the phylogenetic and functional features of species. Thus, whereas early species competitively displace later-stage species under early-stage conditions (sunny and relatively nutrient-poor soils), an intermediate ratio of main limiting resources (e.g. light and soil nutrients; see Pulsford *et al.*, 2014) allows for a temporary coexistence of species adapted to various conditions (Tilman, 1990). In this perspective, transient stages globally appear less constraining - less limited in resources - than more stable ones characterized by relative proportions of abiotic factors facilitating the dominance of a few competitive species, as in managed grasslands or old-growth forests. As a consequence, the harshness of ecological conditions in transient ecosystems is temporarily lower, so that

the intensity of the species-sorting process declines and permits the co-existence of numerous species of the regional species pool that can bear similar and/or dissimilar functional and phylogenetic features.

#### **Ecological drift leads to divergent community trajectories**

Our analyses of pairwise dissimilarities within succession stages evidenced two major facts: (i) community successional trajectories (convergence or divergence) are perceived only through the functional and phylogenetic facets, and (ii) temporal variation of the intensity of niche-based selection influence successional trajectories by promoting community dissimilarities in the less filtered ecosystems.

The trends in functional and phylogenetic  $\beta$ -diversity along successions have been poorly studied and still represent an important knowledge gap (Meiners *et al.*, 2015b). Therefore, although certain studies have already shown that taxonomic trajectories differed from functional and phylogenetic ones (Fukami *et al.*, 2005; Helsen *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2015), our study provides, for the first time, evidence that site-to-site  $\beta$ -diversity is not driven at the species level throughout a long-term forest succession gradient. Even if changes in species composition were strongly directional and stronger than those occurring at the functional and phylogenetic levels, when variations in  $\alpha$  and  $\gamma$ -diversity were controlled (see details in methods and also Chase *et al.*, (2011) ; Kraft *et al.*, 2011), the rate of taxonomic  $\beta$ -diversity remained stable over succession. These results are in line with the current theory of ecological community which argues that ecological filters sort species through traits or evolutionary features but not at the ecologically neutral taxonomic level (Webb *et al.*, 2002; McGill *et al.*, 2006).

Otherwise, our results showed two complementary patterns for functional and phylogenetic trajectories: (i) strong dissimilarities among transient communities (higher in C or D according to facets) highlighted by basal  $\beta$ -metrics (SES.Dpw), and (ii) gradual divergence of trajectories highlighted by terminal  $\beta$ -metrics (SES.Dnn). Thus, when community dissimilarities were assessed globally with basal measurements, patterns suggested that site-to-site  $\beta$ -diversity was greater when communities were assembled from different habitats - pools of species (grasslands and woodlands) (Fig. 4b, d). However, when community dissimilarities were quantified from functional or phylogenetic features shared between two communities with terminal measurements, site-to-site  $\beta$ -diversity increased continuously, independently of accounting for abundance, suggesting other influences than species composition at each stage (Fig. 4c, e). Yet, divergent community trajectories could result from deterministic processes such as disturbances, environmental heterogeneities or historical contingencies - especially when selection is sensitive to initial conditions - or stochastic processes such as probabilistic dispersal and ecological drift (Vellend *et al.*, 2014) (see Fig. 1c). Besides, deterministic and stochastic processes may interact and complicate the interpretation of patterns by applying congruent or opposed forces influencing  $\beta$ -diversity (e.g. positive or negative frequency-dependent selection and ecological drift).

In this perspective, differences between patterns highlighted with basal metrics could result from facet sensitivity and data nature (incidence vs. abundance) as regards assembly processes (*e.g.* Li *et al.*, 2016). However, by combining patterns of  $\beta$ -diversity with accurate measurements of assembly processes assessed at the  $\alpha$ -level, we provide evidence that ecological drift is a major driver of community dissimilarity (Fig. 5c, g). Thus, our findings confirm theoretical expectations (Vellend, 2016) and previous results showing that the low level of selection observed in lowly constrained environments tends to increase biodiversity (including  $\beta$ -components), whereas a strengthening of species sorting drives biotic homogenisation (Chase, 2010). On the other hand, to our knowledge, the present study is one of the first studies that does not focus on micro-organism communities (Zhou *et al.*, 2013, 2014b; Dini-Andreote *et al.*, 2015), and to show that changes in assembly processes over time may generate divergent community trajectories because of the prominent role played by ecological drift in transient states.

As a conclusion, the present study shows that succession dynamics could be dramatically influenced by community assembly processes, independently of external factors classically known to affect community trajectories such as disturbances or historical contingencies. Thus, we provide evidence that neutral-stochasticity may be a major mechanism underlying community trajectories, even in temperate biomes, as opposed to the traditional, mainly deterministic view of succession dynamics. Furthermore, as previously shown by Chase (2010), our results confirm that environmental circumstances play a crucial role in generating biodiversity: in transient ecosystems, communities are less filtered, so this allows for the expression of various functional and phylogenetic features, and contributes to increase regional biodiversity over time. Finally, by showing that community trajectories are perceived only through the functional and phylogenetic facets, our findings also suggest that our understanding of successional dynamics may be misleading if based solely on the taxonomic facet.

### Acknowledgements

First, we warmly thank the 'Région Bretagne', 'Conseil départemental des côtes d'Armor' and 'Communauté de communes de Plouha-Lanvollon' for technical and financial support. Secondly, the study was supported by the TRY initiative on plant traits (<http://www.try-db.org>). We are very grateful to the TRY team for allowing us to use the TRY database. The TRY initiative and database are hosted, developed and maintained by J. Kattge and G. Bönsch (Max Planck Institute for Biogeochemistry, Jena, Germany). TRY is currently supported by DIVERSITAS/Future Earth and the German Centre for Integrative Biodiversity Research (iDiv) Halle-Jena-Leipzig. Finally, we also sincerely thank the colleagues who helped in the preparation, analysis, treatment and presentation of the data: Nadège Belouard, Rémi Chambon, Maxime Hervé, Diane Morel, Jean-Marc Paillisson, Grégory Sonnier, Loïc Valéry, and Simon Veron.

**Statement of authorship:** LM, VJ, BC, AS and FY developed and framed research questions. LM collected the data. LM, VJ, BL and SV analysed the data. LM wrote the first draft of the manuscript, and all authors contributed to discussing the results and editing the manuscript.

### **References**

All references were compiled at the end of the manuscript.

## Supplementary Information

### Materials and Methods

#### *Chronosequence approach: a "space-for-time substitution" design*

The study was carried out in Brittany, western France, near the city of St-Brieuc, in the locality of Kério (48° 37' 14.9082"N; 2° 56' 48.0762"W). It is a limited rural landscape (5 km<sup>2</sup>) composed of series of crops, grassland, shrubland, headland, pine plantations, and spontaneous woodland belonging to the phytosociological class of mesophilic woodland (*Quercus robur-Fagetea sylvaticae*). Proximity to the sea (less than 10 Km) and geographical position promote a marked Atlantic climate. The geological substrate is mainly composed of micaschist and amphibolite bedrocks, metamorphic rocks generating mainly meso-oligotrophic and acidic soils.

In western Europe, forests were cleared during the Roman era and gradually replaced by extensive farmlands mainly managed for grazing and a few crops (Mezec 1991, Kirby and Watkins, 2015). In this context, the reestablishment of woodlands is recent, as illustrated by the napoleonic cadastre (1847) showing that these woodlands were absent in the 19th century. Given the low agricultural potential of the site (relatively nutrient-poor soil conditions), land farms were gradually abandoned with the optimization of agricultural techniques that started in the 1950's. Thus, plots were regularly and progressively phased out at different time intervals, resulting in a mosaic of habitats belonging to different successional stages ( $\pm 70$  years), including grassland still in use, young spontaneous woodland, and a continuum of intermediate stages. In this context, the close proximity of plots (50 m to 2 km), the great similarities of historical legacies, abiotic conditions and the homogeneity of the plant species pool made this site a good chronosequence model to study successional patterns (see Walker *et al.* 2010).

Plots implemented into the space-for-time substitution (i.e. chronosequence) were selected by ensuring that the afforestation dynamics started at the same period. This parameter was checked by consulting historic aerial photographs available with a  $\pm 10$ -year range from the French National Geographic Institute (scale: 1:25000), and measuring the diameter at breast height (DBH) of the 5th largest trees (oaks only). Then, the homogeneity of environmental conditions along the chronosequence was checked from Ellenberg indicator values (Hill 1999) for each plant community sampled from 50-m<sup>2</sup> plots, and from digital elevation models (Table S1). Ellenberg indicator values (EIV) reflected a gradual decrease of light intensity and a variation of the nutritional nitrogen status, as expected in a secondary succession (Tilman 1990). In contrast, moisture levels and soil reactions remained unchanged throughout the succession, showing that soil conditions were homogeneous across the study site (Table S1).

*Assessment of phylogenetic signals of functional traits*

To assess the phylogenetic signals of the 11 continuous traits, we used Blomberg's K statistic (Blomberg *et al.* 2003) and Pagel's  $\lambda$  statistic (Pagel 1999), two complementary tests assuming Brownian motion, using the phytool package in R (Revell 2012). In both tests, values near zero indicate no signal, whereas greater values indicate greater phylogenetic conservatism for a given trait; Blomberg's K values vary from 0 to infinity, and Pagel's  $\lambda$  from 0 to 1. The significance of the phylogenetic signal was estimated by comparing the observed K and  $\lambda$  values with a null distribution that simulated random trait datasets on phylogeny (999 times). Concerning the three categorical traits, we measured the phylogenetic signal using Maddison and Slatkin's (1991) method of 'fixing tree and reshuffling trait states randomly', to compare the minimum number of trait changes to a distribution of changes drawn from a null model. If related species have similar trait states, the number of changes will be lower than expected based on the null model (999 randomizations). We used the 'phylo.signal.disc' function in R (see Bush *et al.* (2016) for R code).

**Supplementary Table**

**Table S1** Mean value of structural and ecological parameters among the five successive stages (mean  $\pm$  standard deviation). Differences were determined using non-parametric Kruskal-Wallis analyses, and pairwise comparisons were tested using Dunn's test after Holm's correction. Different letters indicate significant differences between mean values at  $p < 0.05$ . \*  $p \leq 0.05$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ .

Environmental parameter	A	B	C	D	E	<i>p</i>
Successional status	Short grassland	Encroached grassland	Shrubland	Young woodland	Woodland	
<i>n</i> plots	9	10	13	8	7	
Years since the last management operation	[0-4]	[7-17]	[21-37]	[38-54]	<67 (1948)	
<b>Habitat structure</b>						
DBH (5th largest <i>Oak spp.</i> ) (cm)	-	2.21 $\pm$ 0.13a	25.52 $\pm$ 1.09b	38.61 $\pm$ 1.35c	48.19 $\pm$ 1.07d	***
<b>Ellenberg Indicator Value (EIV)</b>						
Moisture (F)	5.81 $\pm$ 0.09	5.94 $\pm$ 0.09	5.99 $\pm$ 0.05	5.76 $\pm$ 0.12	5.69 $\pm$ 0.11	n.s.
Reaction (R)	5.90 $\pm$ 0.07	6.06 $\pm$ 0.09	6.17 $\pm$ 0.08	5.73 $\pm$ 0.13	6.15 $\pm$ 0.15	n.s.
Nitrogen (N)	4.95 $\pm$ 0.1a	5.26 $\pm$ 0.12a	5.92 $\pm$ 0.05	5.52 $\pm$ 0.10ab	5.80 $\pm$ 0.19b	***
Light (L)	7.05 $\pm$ 0.05	6.86 $\pm$ 0.05ab	5.71 $\pm$ 0.05	5.21 $\pm$ 0.10c	5.12 $\pm$ 0.11c	***
Digital elevation models (DEM)	94.67 $\pm$ 2.19	95.80 $\pm$ 1.61	96.77 $\pm$ 1.22	96.00 $\pm$ 1.12	93.43 $\pm$ 1.15	n.s.



**Table S2** Functional traits of plants based on literature data. Traits types: 1: quantitative, 2: qualitative, 3: qualitative coded into numerical variables. \* Log-transformed traits

Functional traits	Type	Description and units	Available Species	Sources
Plant height (Height) *	1	Maximum vegetative height (range: 0.1 – 2.0 (26.5) m). Plant height of woody species was limited to two meters to adapt specific values of the herbaceous layer.	145 (100%)	Kattge <i>et al.</i> 2011
Plant life-form	2	Geophyte (n=16) ; therophyte (n=17) ; hémicryptophytes (n=89) ; chamaephytes and phanerophytes (n=23)	145 (100%)	Raunkiaer, 1934
Specific leaf area (SLA)	1	mm <sup>2</sup> . g <sup>-1</sup>	144 (99%)	
Leaf dry matter content (LDMC)	1	g.g <sup>-1</sup>	138 (95%)	
Leaf nitrogen content per leaf dry mass (LNC)	1	mg/g	122 (84%)	
Leaf carbon content per leaf dry mass (LCC)	1	mg/g	103 (71%)	
Leaf phosphorus content per leaf dry	1	mg/g	98 (68%)	
Seed dry mass *	1	mg	136 (94%)	Kattge <i>et al.</i> 2011
Seedbank longevity *	1	year	134 (92%)	
Seedbank density *	1	1.m <sup>2</sup>	134 (92%)	
Dispersal unit length *	1	mm	131 (90%)	
Number of seeds per reproduction unit *	1	number	134 (92%)	
Plant longevity	3	Combined from plant life span and clonal propagation (see (Purschke <i>et al.</i> 2013) 1: Short-lived annuals and biennials (n=24); 1.5: Perennial without the ability to spread clonally (n=11); 2: Perennial showing clonality (n=110).	145 (100%)	
Pollination	2	Anemophily (n=49) ; autogamy (n=43) ; entomogamy (n=53)	145 (100%)	Rameau <i>et al.</i> , 1989
Dispersal syndrome	2	Anemochory (n=34) ; autochory (n=12) ; barochory (n=37) ; hydrochory (n=5) ; endozoochory (n=21) ; epizoochory (n=30) and myrmecochory (n=6)	145 (100%)	Rameau <i>et al.</i> , 1989
Start of flowering	1	Months (1-12)	145 (100%)	Rameau <i>et al.</i> , 1989

**Table S3** References to the individual dataset contributors from the TRY database.

All references at compiled at the end of the manuscript.

**Table S4** Pearson's correlations ( $r$ ) between the 12 continuous plant functional traits available for analyses. Significant correlations ( $P < 0.05$ ) are indicated in bold type.

	H	Seed mass	Dispersal length	Plant longevity	Start of flowering	LCC	SLA	LNC	Seed number	Seed longevity	Seedbank density
LDMC	<b>0.53</b>	<b>0.49</b>	<b>0.45</b>	0.22	0.11	0.29	<b>-0.43</b>	- 0.11	-0.05	<b>-0.18</b>	<b>-0.20</b>
H		<b>0.58</b>	<b>0.6</b>	0.21	0.27	0.30	<b>-0.37</b>	- 0.01	<b>-0.20</b>	<b>-0.26</b>	<b>-0.55</b>
Seed mass			<b>0.62</b>	0.07	0.12	0.28	<b>-0.35</b>	0.00	<b>-0.36</b>	<b>-0.25</b>	<b>-0.54</b>
Dispersal length				0.07	0.22	0.05	<b>-0.28</b>	- 0.04	<b>-0.31</b>	<b>-0.29</b>	<b>-0.56</b>
Plant longevity					0.09	0.19	-0.12	- 0.11	0.03	-0.07	-0.15
Start of flowering						0.36	-0.05	- 0.09	-0.11	0.01	-0.22
LCC							-0.21	0.1	0.1	-0.01	<b>-0.19</b>
SLA								0.25	0.08	-0.01	0.05
LNC									-0.11	0.16	0.02
Seed number										0.07	0.22
Seed longevity											<b>0.45</b>

**Table S5** Overview of the functional and phylogenetic  $\alpha$ -diversity indices used in the study.

	Index	Computed diversity	Type of measurement	Weighted abundance	Influence by richness	Reference
<b>Functional</b>						
Richness	Functional Richness (FRic)	Euclidean-space-based (points in a convex hull volume)	volume of multidimensional space occupied by all species in a community within the functional space	No	Yes	(Villéger <i>et al.</i> 2008)
Evenness	Functional Evenness (FEve)	Euclidean-space-based (minimum spanning trees in a convex hull volume)	the regularity of the distribution and relative abundance of species in a functional space for a given community	Yes	No	(Villéger <i>et al.</i> 2008)
Divergence-Dispersion	Functional Dispersion (FDis)	Euclidean-space-based (points in a convex hull volume)	mean distance in trait space of individual species to the centroid of all species	Yes	No	(Laliberté and Legendre 2010)
<b>Phylogenetic</b>						
Richness	Faith's Phylogenetic Diversity (PD)	Dendrogram-based (branch lengths)	sum of the total phylogenetic branch lengths for all species within a community	No	Yes	(Faith 1992)
Evenness	Variation of Pairwise Distances (VPD)	Distance-based (pairwise distances between trees)	variance of pairwise distances separating taxa in a community	Yes	No	(Tucker <i>et al.</i> 2016)
Divergence-Dispersion	Mean Pairwise Distances (MPD)	Distance-based (pairwise distances between trees)	mean pairwise distances separating taxa in a community	Yes	No	(Webb 2000)

**Table S6** Assessment of changes in taxonomic, functional, and phylogenetic composition among stages of plant communities (Jaccard index family, see Baselga *et al.* (2013))

	Taxonomic				Functional				Phylogenetic			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
B	0.50				0.43				0.43			
C	0.73	0.64			0.57	0.28			0.59	0.32		
D	0.92	0.85	0.67		0.54	0.28	0.25		0.71	0.58	0.45	
E	0.94	0.85	0.54	0.54	0.60	0.32	0.18	0.18	0.74	0.52	0.32	0.31

**Table S7** Pearson's correlation coefficients of the successional gradient (years since abandonment) in each plot - with the first and second axes of PCoA ordination (see Fig. 2),  $r^2$  is the coefficient of determination and describes the goodness of fit,  $p$  refers to the significance of the correlation between the gradient and the PCoA scores, based on a random permutation ( $n=999$ ).  $P$  values:  $p < 0.05$ . \*  $p \leq 0.05$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ .

	PCO1	PCO2	$r^2$	$p$
Taxonomic <sub>Jaccard</sub>	0.98	0.17	0.74	***
Taxonomic <sub>Bray-curtis</sub>	0.99	0.04	0.71	***
Functional <sub>Dpw</sub>	0.99	0.02	0.80	***
Functional <sub>Dpw'</sub>	0.99	0.12	0.72	***
Phylogenetic <sub>Dpw</sub>	0.89	0.45	0.50	***
Phylogenetic <sub>Dpw'</sub>	0.99	0.13	0.65	***

**Table S8** Summary of PERMANOVAs (permutational multivariate analyses of variance) comparing the taxonomic, functional, and phylogenetic compositions of assemblages in stage groups. \*  $p \leq 0.05$  ; \*\*  $p \leq 0.01$  ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ .

	<i>df</i>	F	R <sup>2</sup>	<i>p</i>
Taxonomic <i>J</i> <sub>Jaccard</sub>	4	6.1	0.37	***
Taxonomic <i>J</i> <sub>Bray-curtis</sub>	4	10.9	0.51	***
Functional <i>D</i> <sub>pw</sub>	4	2.6	0.20	***
Functional <i>D</i> <sub>pw'</sub>	4	6.9	0.40	***
Phylogenetic <i>D</i> <sub>pw</sub>	4	2.07	0.16	***
Phylogenetic <i>D</i> <sub>pw'</sub>	4	3.73	0.26	***

**Table S9** Strength of relationships (Pearson's correlations) between |SES $\alpha$ -diversity| metrics (which reflect the assembly processes) and SES $\beta$ -diversity metrics (which reflect community dissimilarities and trajectories). Higher coefficients for  $\beta$ -diversity metrics are highlighted in bold type (n=47). P values:  $p < 0.05$ . \*  $p \leq 0.05$  ; \*\*  $p \leq 0.01$  ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ .

$\beta$ -diversity metrics	$\alpha$ -diversity metrics		
	Richness	Evenness	Divergence-Dispersion
Functional	SES <sub>FRic</sub>	SES <sub>FEve</sub>	SES <sub>FDIs</sub>
<i>D</i> <sub>pw</sub>	-0.43**	0.11	-0.46**
<i>D</i> <sub>pw'</sub>	-0.54***	0.04	-0.57***
<i>D</i> <sub>nn</sub>	0.44**	0.09	0.43**
<i>D</i> <sub>nn'</sub>	-0.55***	-0.02	-0.58***
Phylogenetic	SES <sub>PD</sub>	SES <sub>VPD</sub>	SES <sub>M<sub>PD</sub></sub>
<i>D</i> <sub>pw</sub>	-0.63***	0.07	0.31*
<i>D</i> <sub>pw'</sub>	0.42**	0.03	-0.10
<i>D</i> <sub>nn</sub>	-0.71***	-0.03	0.28
<i>D</i> <sub>nn'</sub>	-0.80***	0.08	0.39**

**Table S10** Significance of the phylogenetic signals of the 11 continuous traits (Blomberg's  $K$  and Pagel's  $\lambda$ ) and the 3 categorical traits (randomization procedure proposed in Maddison and Slatkin (1991)). Blomberg's  $K$  values vary from 0 (no signal) to infinity, and Pagel's  $\lambda$  from 0 (no signal) to 1.  $P$  values estimated from randomization testing, while shuffling 999 times the names of the species on the phylogenetic tree.

Trait	Blomberg's $K$	$P$ values	Pagel's $\lambda$	$P$ values
<b>Continuous traits</b>				
Plant longevity	0.008	0.757	0.00005	<0.001
H	0.049	0.002	0.98	<0.001
SLA	0.046	0.001	0.68	<0.001
LDMC	0.066	0.001	0.92	<0.001
Seed mass	0.208	0.001	0.99	<0.001
Seed number	0.014	0.297	0.72	<0.001
LNC	0.016	0.237	0.66	<0.001
Seed longevity	0.034	0.009	0.45	<0.001
LCC	0.019	0.066	0.55	<0.001
LPC	0.010	0.624	0.37	<0.001
Start of flowering	0.016	0.192	0.00007	<0.001
<b>Categorical traits</b>				
<b>Dispersal syndrome</b> ( <i>Anemochory, Autochory, Barochory, Endozoochory, Epizoochory, Hydrochory, Myrmecochory</i> )	<b><math>P</math> values</b>			
	< 0.001			
<b>Pollination</b> ( <i>Anemophily, Autogamy, Entomogamy</i> )	0.001			
<b>Plant life-form</b> ( <i>Geophyte, Hemicryptophyte, Phanerophyte / Chamaephyte, Therophyte</i> )	0.02			

**Supplementary Figure**

**Figure S1** Photographs showing the five successive stages. Years since the last management operation are specified in brackets.



**Grassland [0-4]**



**Encroached grassland [7-17]**



**Shrubland [21-37]**

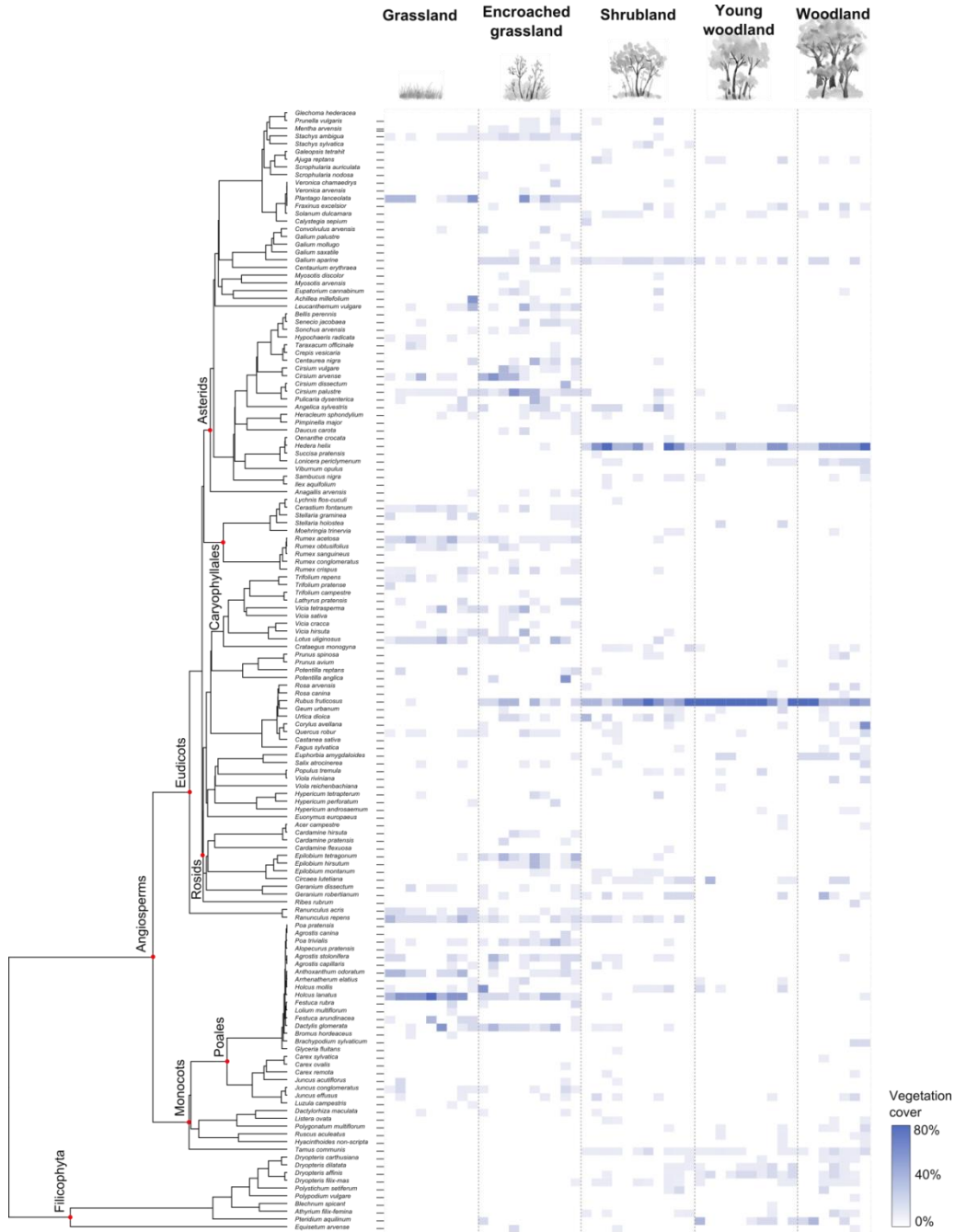


**Young woodland [38-54]**



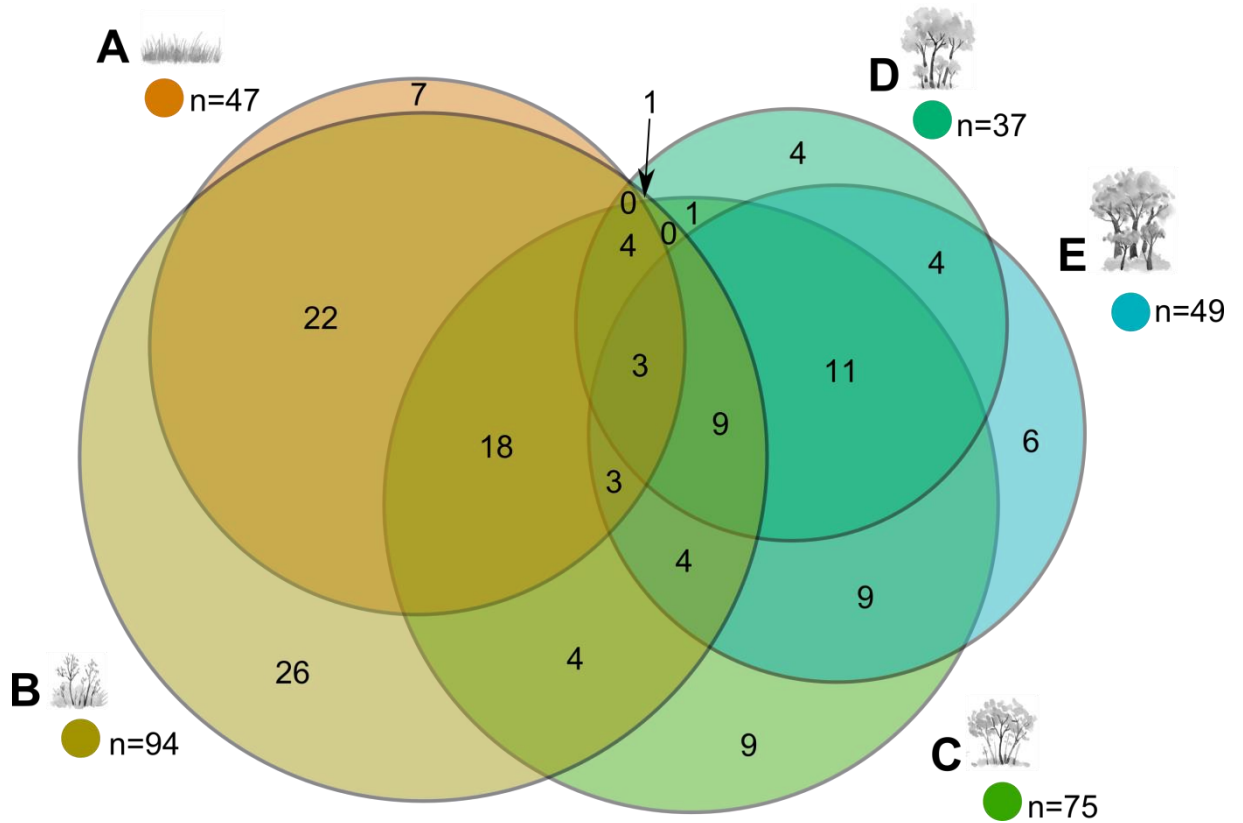
**Woodland <67**

**Figure S2** Distribution and relative cover of all 145 plants species along the chronosequence. The phylogenetic tree (Zanne *et al.* 2014) shows node labels corresponding to the main clades. Colour codes indicate the percentages of relative cover of each species within the community sampled at the plot scale (50 m<sup>2</sup>; n=47 plots).





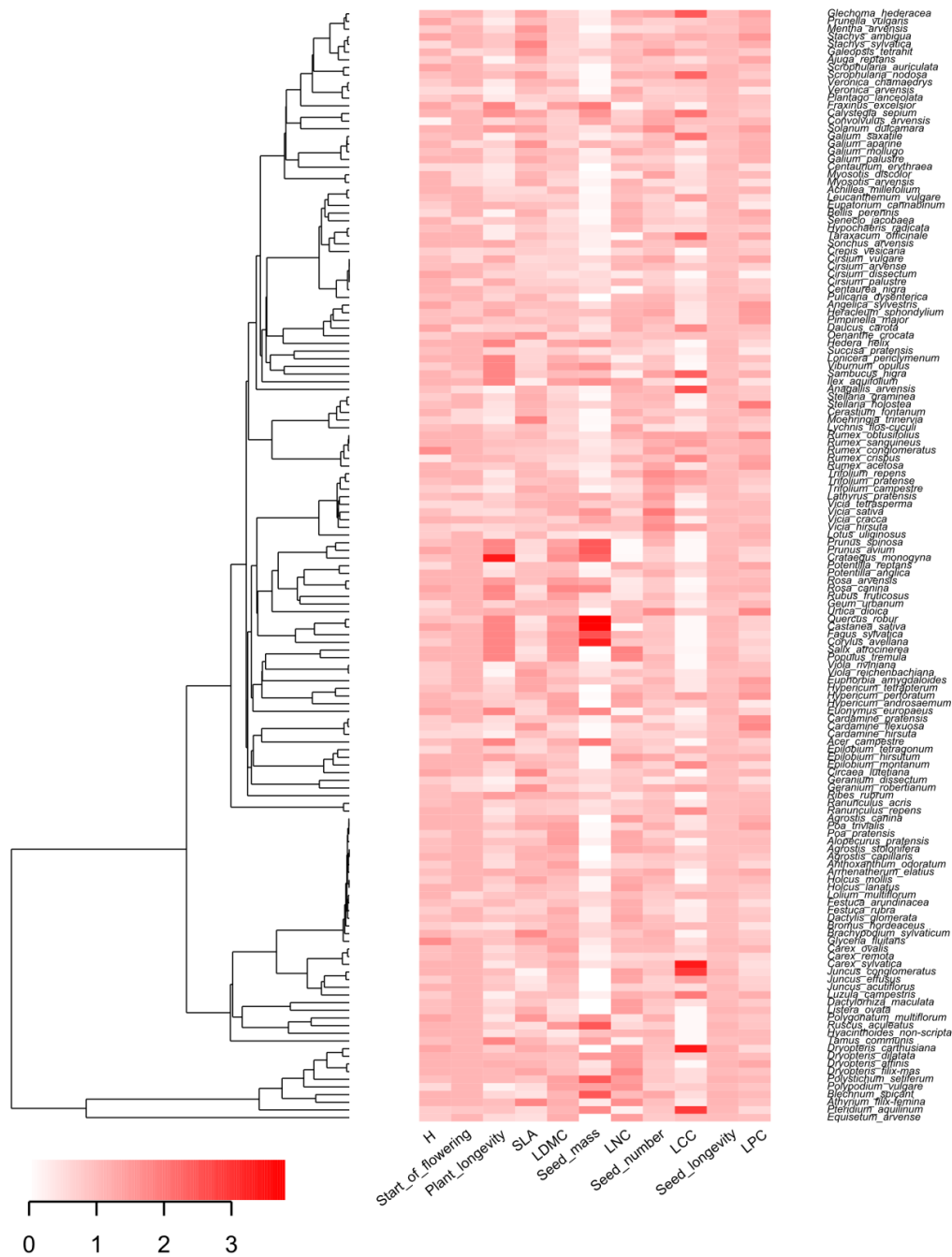
**Figure S3** Euler diagram showing the number of species presented in each successional stage, as well as the number of species shared between or among stages. n=145 species.



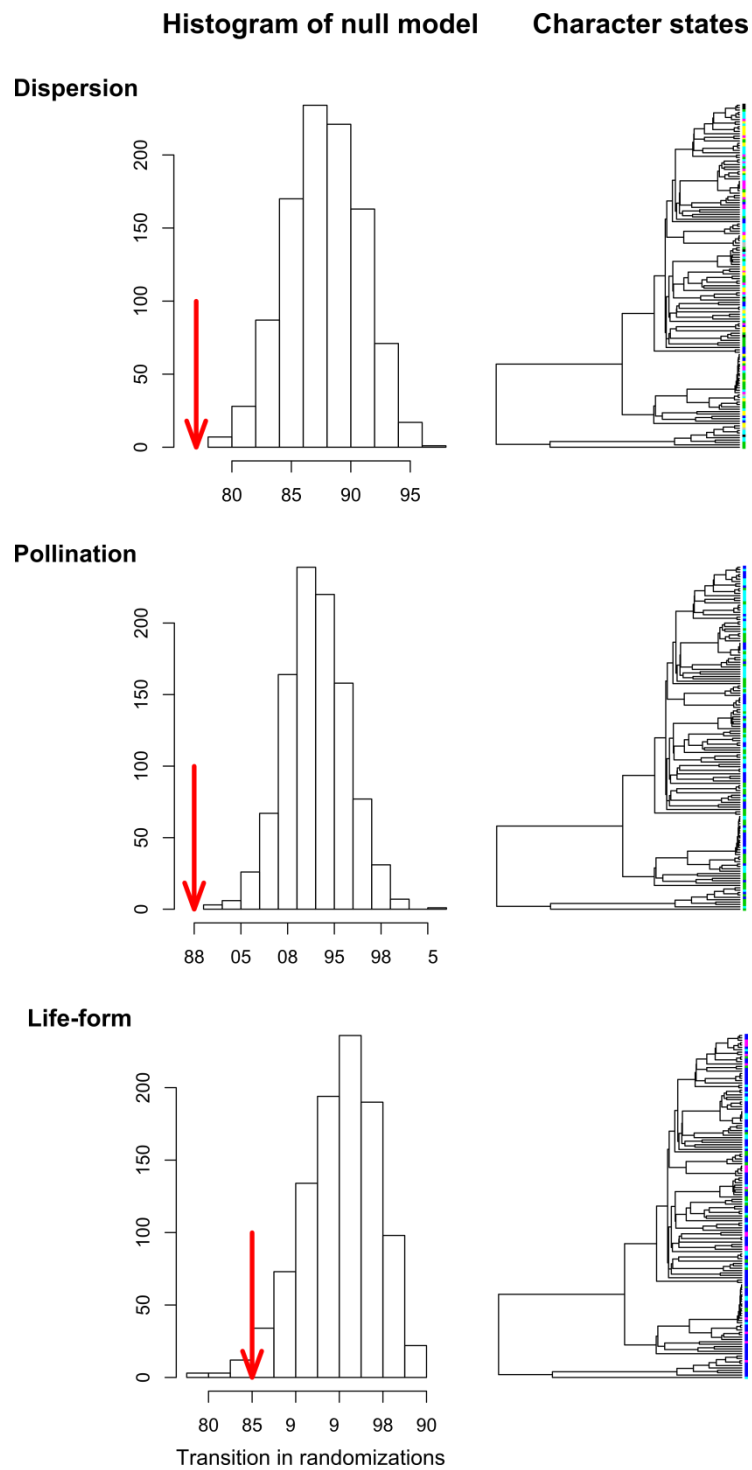
# Chapitre 3

## Processus d'assemblages & succession

**Figure S4** Visualisation of the 11 continuous functional traits across the phylogeny of the 145 plants species. Trait values were reduced (SD = 1). The intensity of the red colour corresponds to levels of trait values.



**Figure S5** Figures showing tests of phylogenetic signals in the three categorical traits using Maddison and Slatkin's (1991) method of 'fixing tree and reshuffling trait states randomly'. Left: histogram of null numbers of changes and observed numbers of changes (red arrow); right: phylogenetic tree with each tip colour showing different trait states.



## Chapitre 4 (Article 2)

# Changements de diversité fonctionnelle dans les successions secondaires



*La forêt avance sur la prairie.* L.MOREL, Kério (22), Juillet 2015.



## Loss of species richness coupled to shifts in functional diversity of ground-living arthropod communities during secondary succession

Loïs Morel, Vincent Jung, Sébastien Villéger, Alain Canard, Jean-Paul Lechapt, Annik Schnitzler, Frédéric Ysnel

**Keywords** carabids, chronosequence, recent woodlands, functional alpha and beta-diversity, functional specialisation and originality, secondary successions, spiders.

### Abstract

1. In the current context of massive worldwide farmland abandonment in temperate regions, understanding the mechanisms driving re-organisation of biodiversity during secondary succession is a core challenge of community ecology and conservation biology. Yet, for numerous ground-living faunal communities, the decline of species richness is a common outcome of agroecosystems-to-woodlands transition, but the associated changes in all facets of functional diversity are still unknown while they are key for ecosystem functioning.
2. In this study, we assess how ground-living carabids and spider's species richness and functional diversity vary across a 70-year grassland-to-forest chronosequence. We then test for change in assembly processes during succession using null models applied to functional diversity indices. In addition, we assessed functional beta-diversity and its turnover component to identify to which extent changes results from a biotic replacement.
3. We found for both taxa, a strong decrease of species and functional richness over succession. This pattern was paired with a decline of functional divergence and functional specialisation for spiders and a decline of functional dispersion for carabids. However, others facets of functional diversity did not respond in the same way between the two taxa. Thus, functional specialisation and originality for carabid's communities increased over succession whereas functional originality of spider's communities did not change significantly. Then, null models revealed that arthropod communities were significantly less functionally diversified in wooded stages that expected by chance given species pool observed in all stages. Stage-to-stage taxonomic beta-diversity was driven mainly by turnover while functional beta-diversity was driven by both turnover and nestedness.

4. Our study revealed that, beyond the decline of species richness of ground-living arthropods, secondary successions drive contrasting shifts of their niche structures, such as the maintenance or increase of functional originality and specialisation. These changes, for which we provide (i) clear evidences of their niche-based determinisms, reveal (ii) the response diversity of ecological communities to a land-use change phenomenon increasingly important, namely farmland abandonment. These findings, associate with the highlight that (iii) biotic turnover may play a much less role in ecological succession than that expected by theory, shed light on the promising perspectives offered by current functional researches on ecosystem dynamics.

### Introduction

One of the main drivers of the current global biodiversity change is the conversion of one land-use into another, such as natural habitats to human-dominated habitats (Sala 2000; Pereira, Navarro, and Martins 2012; Newbold *et al.* 2015) or, inversely, recovery of natural vegetation and forest in areas that have been previously cleared by humans (e.g. grasslands to woodlands) (Pereira *et al.* 2012). Spontaneous rewilding is intensifying in temperate regions such as in Western Europe where some recent scenarios predict a massive abandonment of agricultural land up to 16 million hectares by 2020 (Proença, Honrado and Pereira 2012). Yet, the effects of such ecosystems de-domestication on biodiversity and ecosystem functioning are not yet well understood (Pereira and Navarro 2015). Thus, to enable adequate management and conservation policies, it is urgent to assess the mechanisms driving the re-organisation of biodiversity along spontaneous forest recovery succession (Cramer, Hobbs, and Standish 2008; Prach and Walker 2011; Proença *et al.*, 2012; Hobbs, Higgs, and Hall 2013; Queiroz, Beilin, Folke, and Lindborg 2014).

Main advances of our understanding of ecosystems dynamic after land abandonment were produced from plants communities' studies, largely disregarding faunal recovery and more especially arthropods in temperate biome (Bowen, McAlpine, House, and Smith 2007; Queiroz *et al.* 2014). However, given their great diversity and abundance in numerous ecosystems as well as their strong attachments to ecological conditions of habitats, terrestrial arthropods are excellent indicator groups to track how ecological communities respond to environmental changes (Marc, Canard and Ysnel, 1999; Pearce and Venier 2006; Gerlach, Samways and Pryke 2013). From this perspective, terrestrial carabids and spiders, the main ground-living predator's arthropods, have considerable power to illuminate our understanding of temporal shifts of ecosystem functioning because of their key trophic position and their top-down regulation of soil biota and their complementary sensitivity to environmental variations (Gerlach, Samways and Pryke 2013).

Most of previous studies investigating responses of ground-living arthropods to succession or canopy cover gradient have reported a decline of species richness linked to the congruent decrease of heterogeneity and diversity of the herbaceous strata (e.g. Southwood, Brown and Reader 1979; Bultman, Uetz and Brady 1982; Tyler 2007; Gibb and Cunningham 2010; Schowalter 2011; Spake, Barsoum, Newton and Doncaster 2016). These patterns were successfully completed by some pioneer investigations integrating life-history traits of carabids and spiders such as body size or guilds (Hurd and Fagan 1992; Siemann, Haarstad and Tilman 1999). However, changes of functional diversity (FD) of terrestrial arthropods across gradients remain understudied (Fountain-Jones, Baker and Jordan 2015), especially in case of secondary successions (e.g. Bihn, Gebauer, and Brandl 2010). Yet, by accounting for the biological features of species FD assessments offer a useful framework to better understanding the assembly processes underlying biodiversity changes as well as their consequences on ecosystems functioning (Cadotte, Carscadden and Mirotnick 2011; Gagic *et al.* 2015).

Theory predicts that succession is largely driven by deterministic assembly processes rather than stochastic processes such as ecological drift or probabilistic dispersal (Meiners *et al.* 2015a). Habitat filtering is expected to dominate during early succession whereas biotic interactions becoming increasingly important in the later stages of succession (Connell and Slatyer 1977). Yet, shifts of  $\alpha$ -diversity of terrestrial arthropods communities over succession (and also over disturbance or land-use gradients) suggest a change of assembly processes, but this change remains largely unexplored (Pakeman and Stockan 2014). If tree development occurring as succession proceeds is acting as an ecological filter on terrestrial arthropods, then only a subset of species of the regional pool may colonise the regrowth woodlands. As a consequence, the decline of species richness may be associated with a reduced functional  $\alpha$ -diversity (i.e. trait clustering), because of niche filtering process. Alternatively, if biotic interactions become dominant and limits the coexistence of similar species in late succession stages, the remaining communities should be overdispersed within the functional space, as predicted by the limiting similarity process (e.g. see McGill, Enquist, Weiher and Westoby 2006).

Several indices of FD have emerged in the last two decades (e.g. see Mouchet *et al.* 2010). Among these, multidimensional and multi-traits indices are particularly useful to explore how communities are reshaped by environmental changes (Mason, de Bello, Mouillot, Pavoine and Dray 2013; Mouillot *et al.*, 2013b; Swenson 2014).

In addition to functional  $\alpha$ -diversity metric, the partitioning of  $\beta$ -diversity into strict turnover and nestedness-resultant components allow assessing shifts of functional composition (Baselga, 2010; Villéger, Grenouillet and Brosse 2013). Indeed, a high  $\beta$ -diversity could result from two opposite mechanisms, namely species replacement (turnover) and nestedness (when species loss causes species-poor sites to resemble a strict subset of species-rich sites) (Baselga 2010). Thus, the identification of turnover is crucial to determine to which extent the communities observed into secondary



ecosystems results from a turnover of species and traits or from only change in richness (i.e. late stage being nested within earlier stage).

In the present study, we analysed responses of ground-living arthropods assemblages – namely spiders and carabids – to secondary succession from a chronosequence covering 70 years of a spontaneous rewilding trajectory, in one of the main hotspots of farmland abandonment in Western Europe (Renwick *et al.* 2013), French Brittany. In particular, we (i) measured changes in taxonomic and functional  $\alpha$ -diversity to test whether the expected decrease of species richness is paired with a decrease of functional diversity; (ii) tested for potential shifts of assembly processes underlying the shifts of community structures and (iii) assessed both taxonomic and functional  $\beta$ -diversity to shed light on the relative importance of species turnover into the biodiversity changes generated by the secondary successions.

## Materials and methods

### Site selection and description

The study was carried out in western France (48° 37' 14.9082"N; 2° 56' 48.0762"W), within a 5 km<sup>2</sup> area characterized by homogeneous abiotic conditions (hyperatlantic climate, acid soil on mica-schist and amphibolite bedrock) and land-use legacies. In this landscape, agricultural land-uses which were mainly conducted in permanent grasslands up to the 1950s have been regularly and progressively abandoned since then at different time intervals. This progressive agricultural abandonment has resulted in a mosaic of habitats belonging to different succession stages, from grasslands to woodlands. The close proximity of the different habitats in a restricted area, make the chosen study site a good model of “space-to-time” substitution to study successional patterns. Five succession stages along the secondary forest succession were selected to build a chronosequence: short grassland (A), encroached grassland (B), shrubland (C), young woodland (D) and woodland (E) (range between stages  $\pm$  15 years). In each stage, 0.5-ha square plots were selected and their age (time since abandonment) was assessed by consulting historic maps and aerial photographs. Two plots were selected for shrubland and three for each of the 4 other stages resulting in fourteen studied plots. In addition, several parameters were assessed to (i) characterize physiognomic and architectural identity (e.g. DBH, stem density) of each stage and (ii) ensure of their homogeneity regarding to some ecological conditions (e.g. moisture level through vegetation data) (see details in Appendix A1).

### Building a continuous gradient

Categorical stages were defined to ensure a balanced sampling of the successional gradient. However, to better identify overall trends in both taxonomic and functional changes along the successional gradient, the fourteen plots were ordered along a continuous gradient considering their environmental conditions. Thus, a co-inertia

(COI) ordination crossing both vegetation data and different variables describing habitat structure (Basal area, DBH, Stem density, light, litter architecture and dead wood volume) was performed (Doledec and Chessel 1994) using Ade4 package in R (Dray and Dufour 2007). Parameters contributing significantly to the plots discrimination (i.e. those that change with time, Table S1) were selected to be incorporated into subsequent analyses. The successional gradient was defined from plot scores on axis 1 of the co-inertia analysis, which account for 88% of total inertia (Fig. S1).

### **Sampling of carabids and spiders and functional characterization**

At each plot, three pitfall traps (cups of 10 cm diameter, 17 cm deep) with preservative solution (300 gr.l<sup>-1</sup> salt), were placed and spaced 10m apart, considered to be the minimum distance for avoiding interference between traps (Topping and Sunderland 1992), to catch epigeal arthropods. The forty-two traps were collected every 14-day periods from April to December 2013 and stored in 70% ethylalcohol. All species recorded (adult only) within a study plot during the sampling period were regarded as a community in a way to obtain an overview of assemblages of each studied plot. Species abundances were standardized based on the number of days a trap was active.

To perform FD analyses, all sampled carabids and spiders species were functionally described using six functional traits describing the main facets of their ecology: body size, feeding modality, habitat preference, phenology, dispersal ability and daily activity (see Table 1 for details and categories). For each species, traits values were recorded from information available in the literature (Table S2). Body size influences a wide range of ecological and physiological characteristics of a species (e.g., locomotion, space use, life history) and, in particular, strongly affects resource use (Brose *et al.* 2006). Body size values were log-transformed for both groups. Guilds, habitat preference, phenology and daily activity are linked to resource partitioning among species and permits to analyze changes in resource-use strategies along the studied gradient. Dispersal capacities are related to colonisation process and permit to know if the composition of arthropod assemblages in a recent habitat is first determined by colonisation probability. See Appendix A3 and A4 for species trait values. Three carabid species for which all traits values were not available in the literature were not accounted in FD assessments. Those species were rare (less than 5 occurrences and less than 0.1% of the total abundance).

**Table 1.** Functional traits used to describe spiders and carabid beetles. E, ecological performance; M, morphological; P, physiological; Ph, phenological. See Table S2 for references.

	Body size (log-transformed)	Feeding/Hunting	Habitat preference	Phenology	Dispersal	Daily activity
<b>Spiders</b>						
<b>Trait type</b>	M	E	E	Ph	M	P
	Continuous ( <i>Maximum body size of female</i> )	Categorical : Ground runners, Ambush hunters, Wandering web builders and Weaver web builders	Categorical : Generalist Forest specialist Open specialist	Ordinal : Spring, Summer, Autumn-winter, Eurychrone	Categorical : Common, Uncommon ballooning	Categorical : Diurnal, Nocturnal, Both
<b>Carabids</b>						
<b>Trait type</b>	M	E	E	Ph	M	P
	Continuous ( <i>Maximum body size</i> )	Categorical : Generalist predator, Mixed feeder and Phytophagous	Categorical : Generalist Forest specialist Open specialist <sup>a</sup>	Ordinal : Spring, Summer, Eurychrone	Categorical : Able to fly, Flightless	Categorical : Diurnal, Nocturnal, Both
<sup>a</sup> Species only associated with grassland or woodland were classified as specialists and ubiquitous species or stenotopic species not associated specifically with both habitat as generalist.						

## Data analyses

### *Taxonomic and functional $\alpha$ -diversity indices*

Changes in taxonomic  $\alpha$ -diversity facets was assessed as change in species richness between stages. Changes in functional diversity were assessed using five multivariate indices that account for position of species and of their abundances in a multidimensional space. To build the functional space we performed a principal coordinate analyses (PCoA) based on a Gower dissimilarity matrix computed on species traits (Villéger, Mason, and Mouillot, 2008). To find the best multidimensional space possible, we used the mean squared deviation (mSD) criterion which measures how the initial functional distances (i.e. based on traits values) are accurately represented in the final multidimensional PCoA-based space (Maire, Grenouillet, Brosse and Villéger 2015). The lower the mean squared deviation, the higher the quality of the functional

space. We thus kept 4 dimensions for the functional space of spiders (mSD = 0.008) and 3 for the functional space of carabids (mSD = 0.005).

The 5 indices computed for each plot were functional richness (FRic), divergence (FDiv), dispersion (FDis), specialisation (FSpe) and originality (FOri) (see Table 2 for significations and details of indices).

**Table 2.** Overview of the functional diversity (FD) indices used in the study (adapted from Mouillot *et al.* 2013b). We indicated whether the index is weighted by the abundances (standardized by the number of days a trap was active) of species (column Ab) and whether it is influenced by species richness (column Ri).

FD Component	Index used	Metric description	Ab	Ri	Reference
Regards to local communities					
Functional richness	FRic	The volume of functional space occupied by a community. High FRic indicates that species have contrasted trait values (Prescott <i>et al.</i> 2016).	no	yes	Villéger <i>et al.</i> 2008
Functional divergence	FDiv	The distribution of species abundance in functional space occupied by a community. High FDiv indicates that abundant species have the most extreme trait values within the community; it suggests high levels of niche differentiation (Prescott <i>et al.</i> 2016).	yes	no	Villéger <i>et al.</i> 2008
Functional dispersion	FDis	The mean distance of individual species to the centroid of functional space occupied by a community. High FDis indicates that abundant species have the most extreme trait values within the regional pool of species (Prescott <i>et al.</i> 2016).	yes	no	Laliberté and Legendre 2010
Regards to the overall pool					
Functional specialization	FSpe	The mean distance of species of a community from the centroid of the overall functional space. FSpe represents the distinctiveness of species traits among regional species pool (Leitão <i>et al.</i> 2016).	yes	no	Mouillot <i>et al.</i> 2013b
Functional originality	FOri	The mean of nearest-neighbor distance within regional species pool FOri indicates the isolation of a species within the regional functional space and reflects the degree of uniqueness of species traits regards to the pool (Leitão <i>et al.</i> 2016).	yes	no	Mouillot <i>et al.</i> 2013b

Observed values for FRic and FDis were compared to null models to test whether the functional composition (i.e. based on species trait values) and functional structure (i.e. based on species trait values and abundances) differed from random expectations (Mason *et al.* 2013). Specifically, random communities (n=999) were generated by shuffling species labels across the functional matrix. This approach maintains the species richness of each community but makes the identities of those species random regard to the whole pool (Swenson 2014). The standardized effect sizes (SES) were used to measure the difference between observed values and null expectations:  $SES = (FD_{obs} - \text{mean}(FD_{null}))/s.d.null$ . Positive SES values indicate functional overdispersion, whereas negative values indicate clustering.

Finally, to quantify shifts in traits distribution, we also computed community-weighted mean trait values (CWM) and proportion of abundance in each category for categorical traits were computed, using the FD package in R (Laliberté, Legendre, and Shipley 2014).

Linear and quadratic polynomial least-squares regressions were used to model indices variations during successional gradient. Indeed, diversities can decrease or increase linearly but also follow a Gaussian type model, as well-known quadratic relationships between species diversity and succession gradient for arthropods (e.g. see Schowalter 2011). Quadratic models were only selected if they were a significant improvement on the linear regression (i.e. if adjusted  $R^2$  was higher at least of 5%) and if the relationship reached a maximum (or minimum) within the range of the successional gradient (i.e. whether there is evidence of a hump (or pit) as opposed to simple monotonic change). This was tested using the Mitchell-Olds and Shaw test (Mitchell-Olds and Shaw 1987), implemented in R using Vegan (Oksanen *et al.* 2012).

#### *Taxonomic and functional $\beta$ -diversity indices*

$\beta$ -diversity was quantified for each pair of plots using Jaccard's index (taxonomic) and Jaccard-derived index for functional facet (Villéger *et al.* 2013), using the betapart R package (Baselga and Orme 2012). Then, PCoAs were used to visualise overall taxonomic and functional  $\beta$ -diversities, using the LABDSV package in R (Roberts 2012). Finally, successional gradient (i.e. COI scores) was fitted onto these ordinations to (i) examine whether taxonomic and functional  $\beta$ -diversities shifts along similar directions and (ii) assess the strength of the gradient on taxonomic and functional compositional changes. The significance of the explanatory power of the gradient was evaluated with a Monte-Carlo randomization test (9999 permutations) and the strength links with ordinations were given by the squared correlation coefficient (Oksanen *et al.* 2012).

To focus on compositional changes over time, we used Jaccard's index and Jaccard derived index to quantify taxonomic and functional stage-to-stage  $\beta$ -diversities. Then, stage-to-stage  $\beta$ -diversities were partitioned into turnover and nestedness-resultant components (i.e. Jaccard = turnover + nestedness-resultant) respectively following

frameworks of (Baselga 2010) and (Villéger *et al.* 2013). The turnover index is here independent from differences in species richness (Leprieur and Oikonomou 2014) and thus allows to strictly focus on species and traits replacements comprised within changes of  $\beta$ -diversity.

All statistical analyses were performed using the R (R Core Team, 2016).

## Results

A total of 4,417 spiders belonging to 109 species and 17 families were trapped. Linyphiidae and Lycosidae were dominant, respectively representing 45.5% and 43.3% of individuals. However, no species was dominant. For example, *Pardosa pullata* and *Pirata latitans*, the most abundant species represented only 14% and 10% of total abundance, respectively (Appendix A3). 6,800 individuals of carabids representing 44 species and 17 tribes were trapped. One species (*Pterostichus madidus*) accounted for 50% of all individuals (Appendix A4).

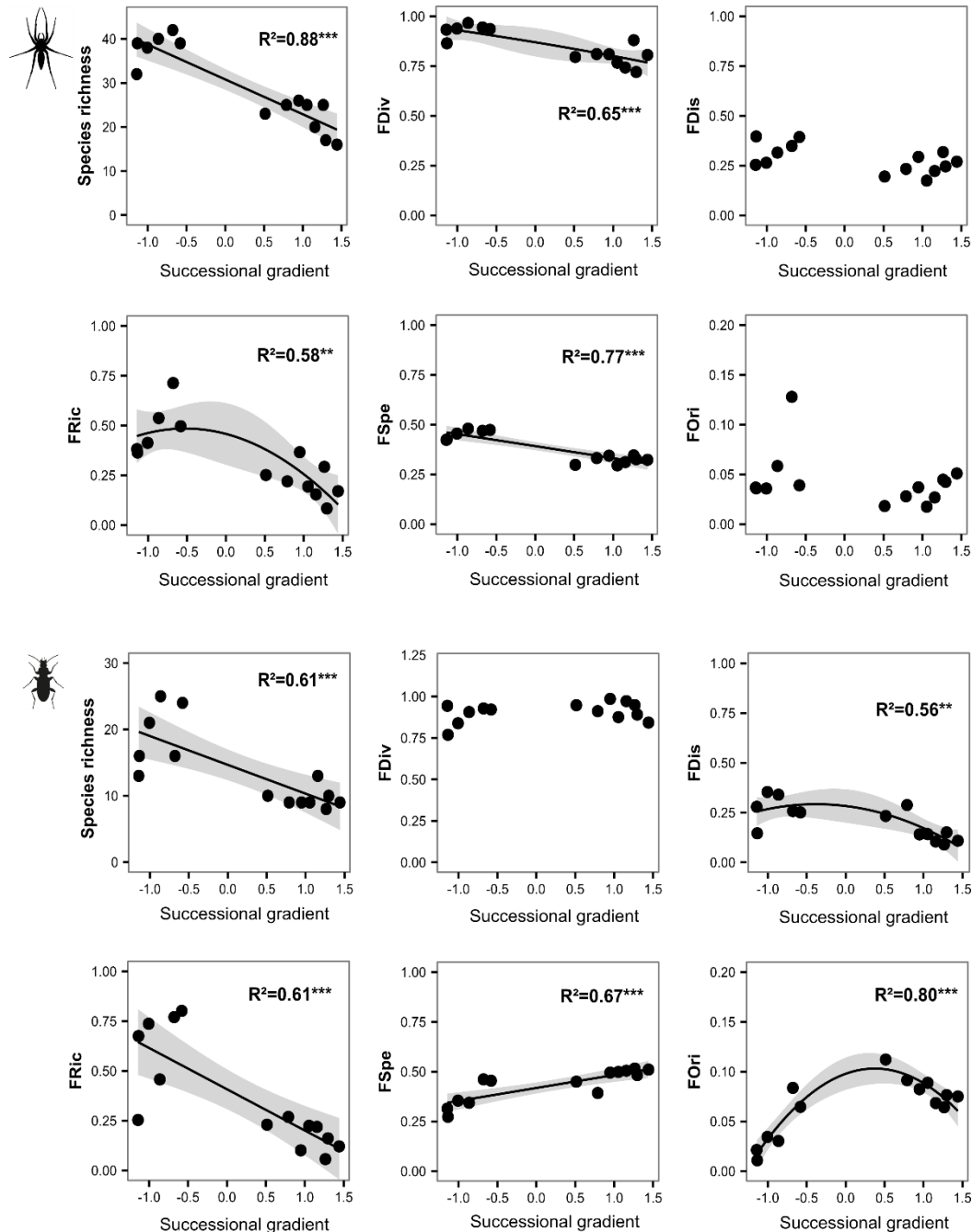
### Changes in species richness and functional $\alpha$ -diversity

Species richness of the two studied groups strongly decreased over succession (Fig. 1). That of spiders was two-times higher in the initial stage than in the later one (from 62 in grasslands to 33 species in oldest woodlands; Appendix A3). For carabids, the species richness was 1,5 in the initial stage than in the later one (from 25 to 16 species; Appendix A4).

Similarly to species richness, FRic strongly decreased along the successional gradient for both groups (Fig. 1) and as expected decrease of FRic was strongly correlated with that of species richness (spiders:  $r^2 = 0.90$ ; carabids:  $r^2 = 0.81$ ,  $p < 0.001$ ). The other functional diversity indices showed contrasted patterns among groups (Fig. 1). For spiders, only FDiv and FSpe showed a significant decrease with the successional gradient. In contrast, for carabids, only FDiv did not exhibit significant shifts over succession. Shifts of FOr<sub>i</sub> exhibited a significant hump-shaped pattern with maximal values in intermediate stages. FDis slightly decreased over time while FSpe and FOr<sub>i</sub> increased along the gradient.

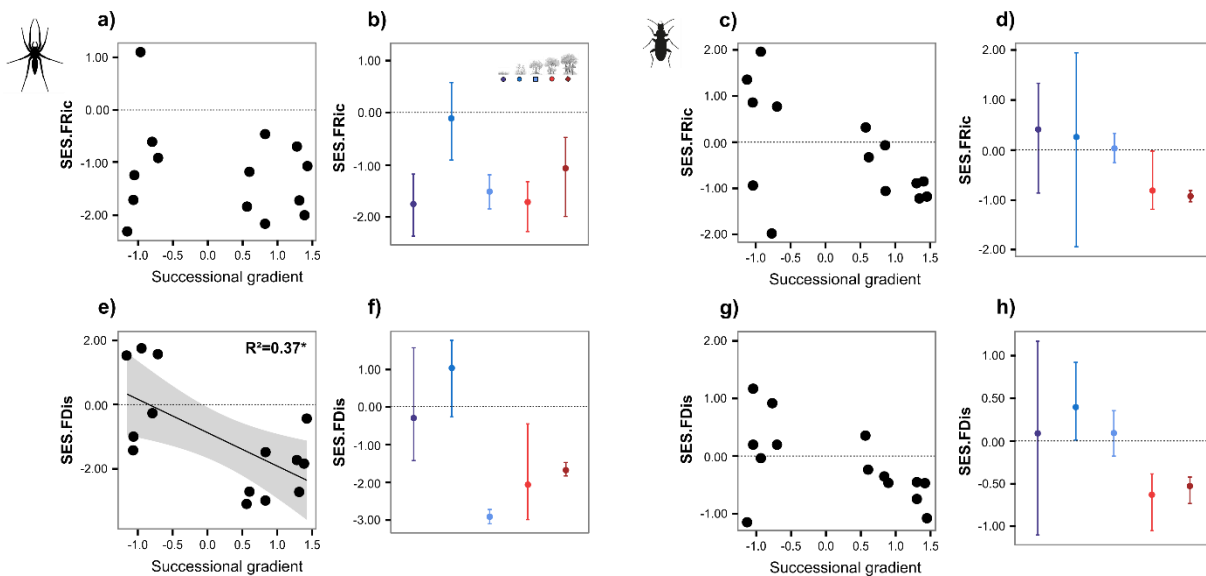
Deviation of indices from a random expectation (i.e. SES metrics) revealed that only SES.FDis of spider's communities was significantly decreasing along the successional gradient (Fig. 2e). However, when SES were assessed stage per stage, our results showed, for both groups, that values of SES.FRic and SES.FDis values of woodlands stages were systematically lower than the null distribution. On the opposite, those of earlier stages did not differ from the random expectations (Figs 2d-f-h.), except in the case of SES.FRic for spiders (Fig. 2b).

Mean functional identity (assessed using CWMs) of spiders and carabids assemblages changed during the succession (Fig. 3). Body size of both taxa showed strong changes: spiders became smaller while carabids became bigger during the succession.



**Figure 2.** Shifts in SES (Standardized Effect Size) values of functional richness (SES.FRic) and dispersion (SES.FDis) of spiders and carabids communities along successional gradient (a, c, e, g) and successional stages (means  $\pm$  95% CIs built by bootstrapping; b, d, f, h). Negative SES values indicate functional clustering, while positive values indicate functional overdispersion.

Proportions of ground runners and ambush spiders decreased while those of web weavers increased. At the same time, proportions of carabids generalist predator also increased and - to a lesser extent - those of phytophagous carabids declined. Spring species of both taxa strongly decreased. Concerning spiders, this goes hand in hand with increased of autumnal and eurychronal species. In the case of carabids, eurychronal species declined while summer carabids increase. Whereas spiders' communities did not record shifts of dispersal capacities, carabids assemblages were gradually replaced by species less able to fly. For both taxa, proportions of forest species increased while those of open-species decline. However, only generalist carabids indicate a slightly decrease; generalist species of spiders showed no shift. Concerning daily activity, nocturnal species have tended to replace diurnals in both taxa. However, proportions of species active in both day and night have increased for spiders but did not record shifts over succession for carabids.



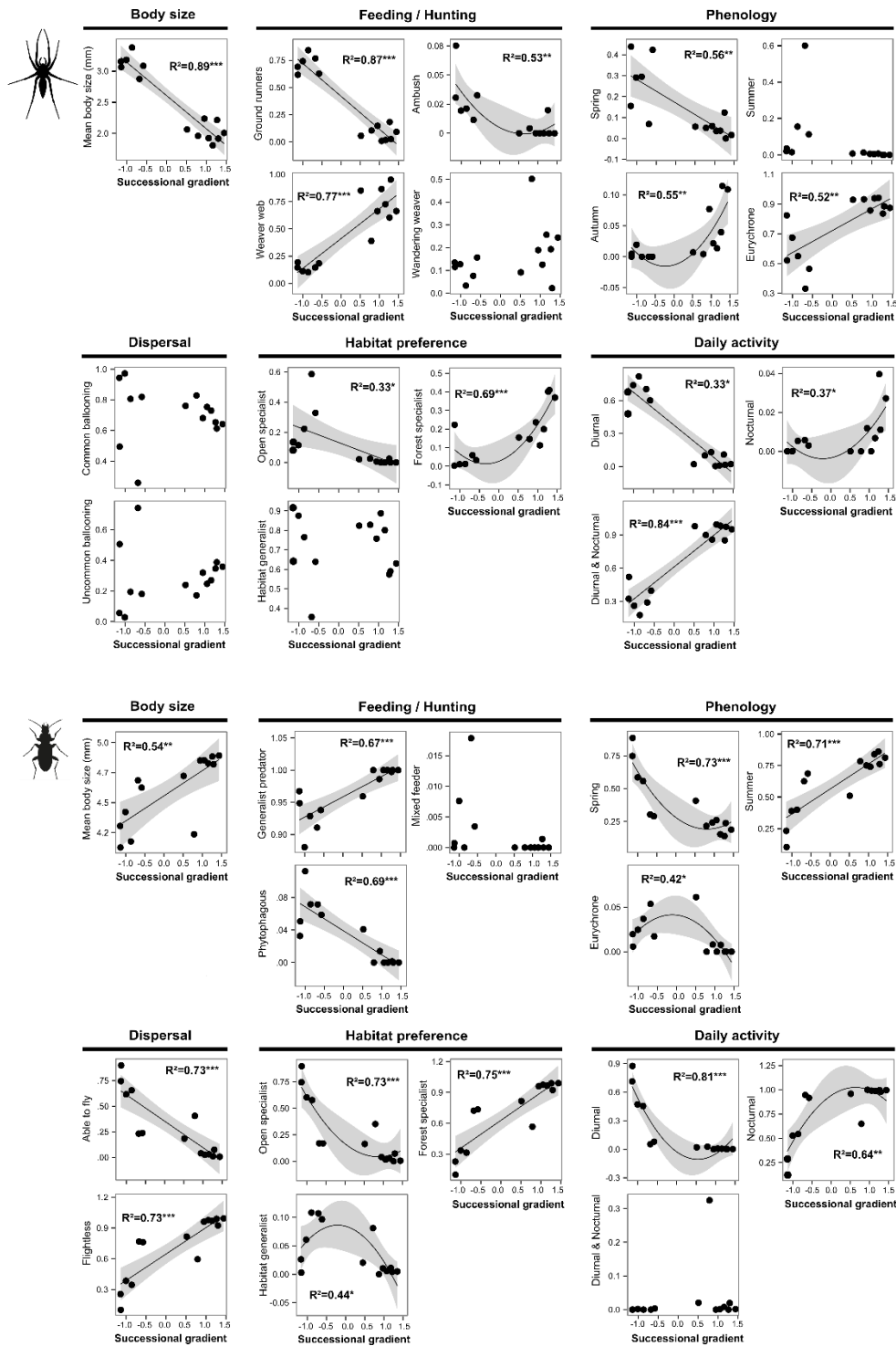
**Figure 2.** Shifts in SES (Standardized Effect Size) values of functional richness (SES.FRic) and dispersion (SES.FDis) of spiders and carabids communities along successional gradient (a, c, e, g) and successional stages (means  $\pm$  95% CIs built by bootstrapping; b, d, f, h). Negative SES values indicate functional clustering, while positive values indicate functional overdispersion.

### Changes in taxonomic and functional $\beta$ -diversity

Taxonomic and functional compositions of spiders and carabids communities change congruently over time: the shifts of  $\beta$ -diversity exhibited by ordinations mainly occurred along the first axis (PCO1) that was strongly correlated with the successional gradient (Fig. 5, Table 3). Shifts in functional composition were slightly lower ( $r^2=0.87$

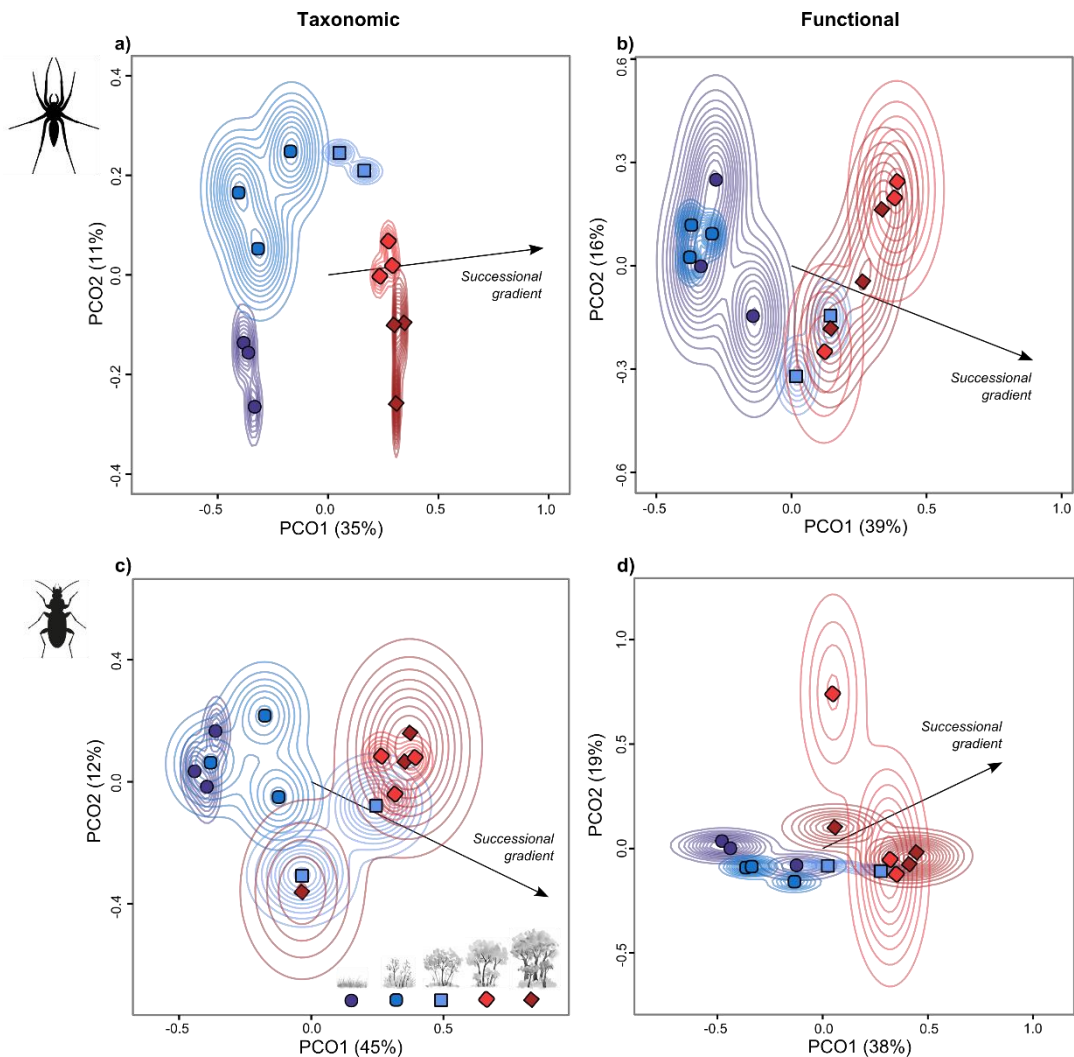


for spiders and 0.89 for carabids and p-value = 0.001 in both groups) than shifts in taxonomic composition ( $r^2 = 0.94$ , p-value = 0.001 in both groups) (Table 3).

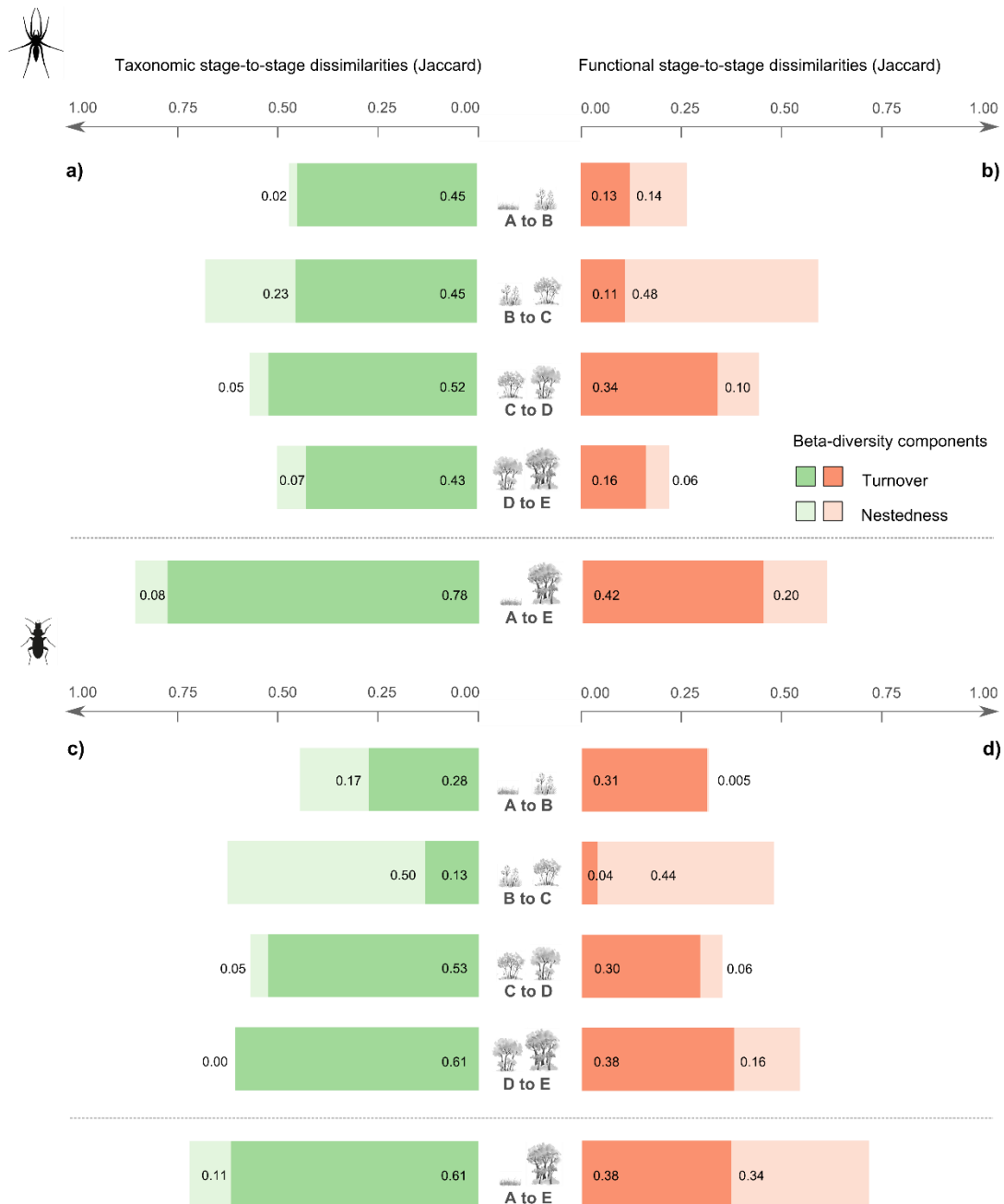


**Figure 3.** Community-weighted mean (CWM) size and proportion of abundance in each category for categorical traits of spiders and carabids along the old field successional gradient. Plot scores of axis 1 of the COI are used to reflect global environmental changes along the successional gradient. The best fitting curves, tested for linear and quadratic polynomial, are depicted in the figure with the adjusted  $R^2$  and significance level. See Table 1 for units and methods for further details on the calculation of these indices. \*  $p \leq 0.05$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ ; \*\*\*  $p \leq 0.001$ .

Taxonomic  $\beta$ -diversity from grasslands to woodlands were strong: 86% of the species pool shift for spiders and 72% for carabids while functional  $\beta$ -diversity was of 62% and 72% respectively (Fig. 4). Then, the partitioning of  $\beta$ -diversity highlight that turnover was the main process implied in this overall taxonomic change (Figs 4a-c). However, nestedness-resultant explained 32% of the functional changes for spiders and 47% for carabids (i.e. the percentages regarding to the overall communities' dissimilarities from stage A to E) (Figs 4b-d). In addition, stage per stage, turnover was predominant in the taxonomic and functional compositional changes, except at intermediate stages (B to C) where nestedness-resultant was the prominent mechanism implies in the change of taxonomic composition for carabids and of functional composition for both groups.



**Figure 4.** Ordination of taxonomic and functional composition of communities of spiders (a, b) and carabids (c, d) by principal coordinate analysis (PCoA). Distances among communities were measured from presence-absence matrix (Jaccard's distance). Each point represents one of the 14 sampled 0.5-ha plot around which are represented bandwidths of two-dimensional kernel density estimation to show potential overlapping of each overall stage's communities. Probabilities of the last convex hull are 75%. Direction of the successional gradient is represented by black arrow in each plot. The strength of the gradient is show by the length of the arrow that is proportional to the correlation with ordination. See Table 3 for results associated.



**Figure 5.** Shifts of stage-to-stage taxonomic and functional  $\beta$ -diversity assessed from Jaccard' dissimilarity for spiders and carabids communities. Bar plots show the overall dissimilarities between different stages (Jaccard' index). The contribution of turnover to  $\beta$ -diversity is represented by dark color.

## Discussion

### Marked changes of taxonomic and functional $\alpha$ -diversity

Our findings showed that succession from grassland to forest strongly affected taxonomic diversity ground-living arthropods as well as their functional diversity (Figs 1-2). Thus, the first major result is the congruent collapse of species richness and functional richness (FRic) of both groups along the successional gradient. These results are coherent with previous studies of ground-living carabids and cursorial spiders, which found that canopy cover or stand age cause a decrease of species richness (Bultman *et al.* 1982; Jukes, Peace and Ferris 2001; Tyler 2007; Gibb and Cunningham 2010; Spake, Ezard, Martin, Newton and Doncaster 2015) and FRic (Audino, Louzada, and Comita 2014; Hodecek, Kuras, Sipos and Dolny 2015; Spake *et al.* 2016).

Two main complementary hypotheses, based on the well-known strong attachment of arthropods to plants communities, are traditionally proposed to interpret this dichotomy between open and forest environments in taxonomic and/or functional richness: the (i) "taxonomic diversity hypothesis" (TDH; Murdoch, Evans and Peterson 1972) and the (ii) "habitat heterogeneity hypothesis" (HHH; e.g. Tews *et al.* 2004). According to the TDH hypothesis, a rich and abundant vegetation (as in grasslands), tend to favor invertebrate diversity because specialist-plants relationships are potentially numerous. Futhermore, high productivity facilitated by high plants biodiversity could likewise increase trophic resources and favor the establishment of complex food-webs (Southwood *et al.* 1979; Siemann *et al.* 1999; Haddad *et al.* 2009; Dinnage, Cadotte, Haddad, Crutsinger and Tilman 2012). In addition, according to the HHH hypothesis, open-ecosystems host richer arthropods communities because the heterogeneity of their herbaceous layer increase number of available niches by facilitating greater prey diversity, better protection from predators, stable microclimates or hiding places for active hunters (Uetz 1991; Brose 2003; Tews *et al.* 2004; Schaffers, Raemakers, Sýkora and Ter Braak 2008). More recently, Pakeman and Stockan (2014) reported that FRic of carabids is largely driven by plants communities, and more by plants traits than by their diversity (also see Spake *et al.* 2016).

The decline of FRic was paired with decrease of functional divergence (FDiv) of spider's communities and, concerning carabids, with functional dispersion (FDis) (Fig. 1; Table 2). These patterns indicate that, over time, dominant species tend to have less extreme traits values. These findings are contrary to those of previous similar studies which showed rising FDiv and FDis of spider's and/or carabid's communities with successional or disturbance gradients because of a significant increase of specialist species which tend to have distant niches (Gerisch, Agostinelli, Henle, and Dziock 2012;

Schirmel, Blindow, and Buchholz 2012; Hodecek *et al.* 2015). Thus, our results suggest that the loss of open-specialists is not sufficiently compensated by the gradual colonisation of the few forest-specialists (see Figs S3-S4.) to maintained or increase the diversity of biological features within communities as is expected in mature ecosystems as forests (e.g. see Bultman *et al.* 1982). Shifts of functional specialisation (FSpe) of spider's communities reinforce this hypothesis (Figs 1-S3.): by showing a continuous decline, this finding highlights that species recorded in oldest stages exhibited traits values significantly less distinct than those noted in grasslands (Table 2). These patterns could be the sign of recruitment limitations (i.e. unoptimal local conditions related to stand maturity or past land-uses) which durably prevents forest-specialists from becoming established within regrowth woodlands, as shown for several arthropods taxa (Bowen *et al.* 2007; Russo 2007; Spake *et al.* 2015). According to these findings, 70 years of a secondary succession seems insufficient to permit the spontaneous restoration of ground-living arthropods communities characteristics of mature ecosystems, i.e. with numerous specialist species whose niches are highly differentiated.

On the opposite, the significant increase of FSpe of carabid's communities counterbalance this first finding by suggest that the young woodlands may already provide habitats conditions allowing their colonisation by several specialist species (i.e. characterised by traits values highly distinct regarding to the overall pool, such as *Abax parallelepipedus* or *Carabus intricatus*, two forest-specialists; Fig. S3). One assumption to explain the differences between the two studied groups is their contrasted dispersal abilities and dispersal strategies. Indeed, given their high dispersal capacities by passive ballooning (Bell, Bohan, Shaw, and Weyman 2005), numerous spider species could colonize an environment (Mallis and Hurd 2005). As a consequence, it is probable that the massive colonisation of opportunistic spider's species (highlighted by the rising proportion of generalist traits such as eurychrone phenology or large daily activity, Fig. 3) led to the observed decrease of the FSpe within oldest stages. In addition, these differences may also result from a lower probability of trapping spider's species in woodlands because of their smaller body-size and their weaker activities (e.g. *Coelotes terrestris*, strongly attached to bark micro-habitat and solely recorded once here). Finally, along the gradient, the overall degree of functional originality (FOri) of species traits hosted by the communities is maintained for spiders and show a hump-shaped pattern for carabids. Indeed, species with the most unique traits values were all found in intermediate or late stages (e.g. *Centromerus brevulvatus (aranea)*, *Notiophilus biguttatus (carabidae)*; Fig. S3-S4, Appendix A3-A4). Therefore, taking together, these contrasting shifts of FD indices related to functional differentiation and specialisation reflect the major roles of dispersal limitations and species-specific requirements in the community re-organisation mechanisms occurring along secondary succession.

### Changes in assembly processes

These profound shifts in species richness and functional diversity of both studied groups suggest the action of a strong species sorting mechanism. We found that values of SES.FRic and SES.FDis, when they were assessed stage per stage, became systematically lower than expected by chance (clustering) in older stages (Figs 2b-d-f-h.). That indicates that communities of woodlands were composed by species functionally more similar than if they had been randomly assembled, given the levels of taxonomic diversity. In contrast, communities of earlier stages harbored values of SES.FRic and SES.FDis which did not differ that random expectations. Concerning these earlier stages, it is hardly to distinct which processes dominated the structuration of the communities, because that could result from neutral-stochastic process such as drift or from opposite trends of deterministic niche filtering and limiting similarity (Cavender-Bares, Kozak, Fine and Kembel 2009). But, on the other hand, our results clearly suggest that niche-based deterministic processes play a major and prominent role in the re-organisation of ground-living arthropod's communities when plots become wooded. Then, given niche filtering and limiting similarity - the two main niche-based processes - can both generate clustering (Mayfield and Levine 2010), further investigations would be necessary to ensure that the congruent collapse of diversities really result from the environmental changes caused by trees development (Cadotte and Tucker 2017). However, the significant relations between the successional gradient and most of Community-Weighted Mean's values (CWMs; i.e. the mean of traits values or proportions of species weighted by their abundance within each community) tend to confirm the hypothesis that changes of abiotic conditions sort gradually species by prevents those exhibited inadequate life-history traits values to colonise or maintain themselves in the regrowth woodlands (Fig. 3). For example, the significant increase of mean body size of carabids is coherent with the stress hypothesis which predicted that beetles are smaller in disturbed and dynamic habitats (as here grasslands annually disturbed by mowing) because unstable conditions lead to high turnover rate and therefore smaller size than in regularly disturbed habitats (Ribera, Dolédec, Downie and Foster 2001; Schirmel *et al.* 2012). Similarly, the opposite trends concerning spiders is traditionally interpreted as the mark of physiological constraints induced by environmental conditions: the high surface area: volume ratio of small spiders procures them low desiccation resistance which prevents them from colonizing drier and warmer habitats such as grasslands (Entling, Schmidt-Entling, Bacher, Brandl, and Nentwig 2010).

### Changes of taxonomic and functional $\beta$ -diversity

High taxonomic dissimilarity and turnover observed between plots from different stages demonstrated changes in communities' composition that occur during the succession (Figs 3a-c.). This finding confirms patterns reported for ground-living spiders (e.g. Hurd and Fagan 1992; Mallis and Hurd 2005) and carabids (e.g. Magura, Tóthmérész and Molnár, 2001; Tyler, 2007) following afforestation.

In addition, we found that this change in species composition was paired with change in functional composition of both communities (Figs 3b-d; Table 3). Interestingly, these results also reveal a few functional redundancies within the ground-living spider's communities: their taxonomic compositions changes 1.4 more than those functional (Figs 4a-b.), suggesting that some species only appearing in woodlands harbored similar traits features of those finding in grasslands. In other words, for spiders mainly, living at the ground level induce some functional unity which partly constrained the traits diversity hosted by the species (e.g. *lycosidae* of grasslands are gradually replaced by *lycosidoae* of woodlands; Appendix A3). Nevertheless globally, these patterns of shifts in both groups clearly suggest a gradual sliding of the ecological niches occupied by the communities in relation with the strong dichotomy of the autecologies between the species which live in grasslands and forest environments (also showed by the shifts of life-history traits distribution; Fig. 3).

Third, a more interesting result which partially counterbalance the idea of a clear compositional turnover is provided by the partitioning of the  $\beta$ -diversity components, especially in the case of the functional facet: if the species replacement is – by far - the main mechanism which explained taxonomical shifts stage per stage, the turnover process contributes to a much less important part of the functional dissimilarities (Fig. 5). Thus, from a functional point of view, the changes in composition are significantly explained by a progressive disappearance (nested) of the global functional characteristics found in the initial open agroecosystems.

Obviously, that may reflect a weak precision of the functional characterization provide by available traits information (Hillebrand and Matthiessen, 2009): if complementary and finer traits are assessed (e.g. eye morphologies, leg length, ontogeny; Fountain-Jones *et al.* 2015; Moretti *et al.* 2016), it is possible that a stronger functional turnover would be detected. However, beyond this potential methodological unprecision, we can question in which extent these patterns, as well as those of richness metrics, reflect the compositional differences of two quasi-opposite species pools (i.e. open vs. woodland). Indeed,  $\alpha$ -diversities of ecosystems are strongly conditioned by the regional species pool whose both structures and compositions has been forged in the evolutionary time through macroecological processes (Ricklefs 1987; Pärtel, Zobel, Zobel, and van der Maarel 1996; Zobel 1997). Yet in Europe, Holocene forests have emerged from pre-existing open-habitats of the Pleistocene ice age (Kirby and Watkins 2015). Consequently, this historical prevalence of open landscapes during the last few million years may have conducted to a higher diversification of biodiversity attached to open-habitats than those of forests (Dengler, Janišová, Török, and Wellstein 2014) as is suggested by studies of habitat distributions of plants (Wilson, Peet, Dengler, and Pärtel 2012). According to this hypothesis, the analysis of changes in community structures along gradients opposing very distinct habitats could reveal more the intrinsic differences of the species pools structure rather than the habitats quality as well as their capacities to supports a large amount of biodiversity.

## Conclusion

Considering the gradual recovery of forests resulting from the increasing trend to abandon farmland in developed countries, understanding the mechanisms driving the re-organisation of biodiversity is a major issue (Cramer *et al.* 2008; Prach and Walker 2011; Proença *et al.* 2012). In this context, we provide new insights of biodiversity responses to afforestation by showing the shifts of  $\alpha$  and  $\beta$ -functional diversity of ground-living arthropods predators, i.e. two taxa positioned at a key trophic level and much less studied than vertebrates or vegetation concerning the issue of spontaneous re-wilding. Three main findings may be retained: first (i), richness, whether taxonomic or functional, is not all. Analysis of the other components of diversity, especially functional, allows to glimpse the contrasting responses of organisms a priori highly similar and thus better understand the response diversity of ecological communities to land-use changes. Thus, beyond the loss of richness, our results showed that the degrees of functional specialisation or originality, two components related to ecosystem functioning (Leitão *et al.* 2016; Mouillot, Bellwood *et al.* 2013) and conservation importance (Mouillot, Culioli, Pelletier and Tomasini 2008), can be maintain or increase during the succession. Second, (ii) we provide one of the first evidence that the structural shifts of ground-living arthropods communities are well the result of an intensification of a deterministic niche-based assembly process. Nevertheless, further investigations are required to go deeper, especially concerning the relative importance of habitat filtering and biotic interactions in the deterministic species sorting occurring over succession. Finally, probably our most interesting finding is (iii) the highlighting that successional processes are not systematically synonym of biotic turnover: nestedness-resultant may explain a significant part of the stage-to-stage compositional dissimilarities. Thus, contrary to species composition, several functional features noted in initial grasslands were not replaced into the regrowth woodlands. That raises interesting questions about mechanisms underlying such patterns and notably the influence of the intrinsic structures of the species pools into the shaping of a given community.

## Acknowledgments

We warmly thank the 'Région Bretagne', 'Conseil départemental des côtes d'Armor' and 'Communauté de communes de Plouha-Lanvollon' for the technical and financial support. We are very grateful to Céline Le Briand for field and laboratory assistance. Moreover, constructive advises from Julien Pétilion, especially in previous statistical approach greatly improved this manuscript. We thank also the many colleagues and friends who helped in the preparation, analysis, treatment and presentation of data: Cyril Courtial, Pierre Devogel, Maxime Hervé and Jean-Marc Paillisson. We are also very grateful to Diane Morel for the several drawings included in figures.



### Author's contributions

LM, AC, JPL and FY conceived the ideas and designed methodology. LM and JPL collected the data. LM, VJ and SV analysed the data. LM, VJ, AS and FY led the writing of the manuscript.

### References

All references were compiled at the end of the manuscript.

### Supplementary information

**Table S1.** Mean values in structural and ecological parameters among the five successive stages (mean  $\pm$  standard deviation). Differences were determined using nonparametric Kruskal-Wallis analyses and pairwise comparisons were tested by Wilcoxon rank-sum test after Holm correction.

Environmental parameter	n per stage	A	B	C	D	E	p-value
Years since the last management operation		[0-1]	[4-8]	[24-29]	[49-67]	[>67]	
Habitat structure							
Stand Basal Area (m <sup>2</sup> /ha)	3	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	11 $\pm$ 1.5	24.5 $\pm$ 4.2	27.8 $\pm$ 6.9	*
DBH (10th largest <i>Oak spp.</i> ) (cm)	90	0 $\pm$ 0 <sup>a</sup>	2.4 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	15.3 $\pm$ 1.2 <sup>c</sup>	32.8 $\pm$ 1.4 <sup>d</sup>	43.1 $\pm$ 0.7 <sup>e</sup>	***
Stem density	9	0 $\pm$ 0 <sup>a</sup>	0 $\pm$ 0 <sup>a</sup>	21.5 $\pm$ 8 <sup>b</sup>	8.1 $\pm$ 1.5 <sup>b</sup>	11.4 $\pm$ 3.5 <sup>b</sup>	***
Light coefficient (lx)	9	0.43 $\pm$ 0.02 <sup>a</sup>	0.18 $\pm$ 0.04 <sup>b</sup>	0.01 $\pm$ 0.001 <sup>ce</sup>	0.007 $\pm$ 0.001 <sup>d</sup>	0.01 $\pm$ 0.002 <sup>de</sup>	***
Litter (g/cm <sup>3</sup> )	9	0 $\pm$ 0 <sup>a</sup>	0 $\pm$ 0 <sup>a</sup>	406.4 $\pm$ 76 <sup>b</sup>	744.5 $\pm$ 145.7 <sup>b</sup>	1288.2 $\pm$ 114.6 <sup>c</sup>	***
Number of little dead wood	12	0 $\pm$ 0 <sup>a</sup>	0 $\pm$ 0 <sup>a</sup>	59.8 $\pm$ 11 <sup>b</sup>	54.3 $\pm$ 6.9 <sup>b</sup>	35.6 $\pm$ 4.1 <sup>b</sup>	***
Medium dead wood (m <sup>3</sup> )	9	0 $\pm$ 0 <sup>a</sup>	0 $\pm$ 0 <sup>a</sup>	0 $\pm$ 0 <sup>a</sup>	0.16 $\pm$ 0.05 <sup>b</sup>	0.12 $\pm$ 0.05 <sup>b</sup>	***
Ellenberg Indicator Value (EIV)							
Moisture (F)	3	5.6 $\pm$ 0.06	5.8 $\pm$ 0.2	5.4 $\pm$ 0.2	5.02 $\pm$ 0.2	5.4 $\pm$ 0.2	n.s
Reaction (R)	3	5.7 $\pm$ 0.1	5.6 $\pm$ 0.2	5.2 $\pm$ 0.2	5.2 $\pm$ 0.2	5.8 $\pm$ 0.1	n.s
Nitrogen (N)	3	4.7 $\pm$ 0.1	5.3 $\pm$ 0.2	5.1 $\pm$ 0.4	4.8 $\pm$ 0.1	5.5 $\pm$ 0.1	n.s

Stages = A : Short grassland ; B : Encroached grassland; C: Shrubland ; D : Young woodland ; E : Woodland. Different letters indicate significant differences between mean values at p<0.05.\* p  $\leq$  0.05 ; \*\* p  $\leq$  0.01 ; \*\*\* p  $\leq$  0.001.

**Table S2.** References used to inform traits categories according to taxonomic groups of spiders and carabids beetles.

	Body size	Feeding/Hunting	Habitat preference	Phenology	Dispersal	Daily activity
<b>Spiders</b>	Roberts 1995	Cardoso <i>et al.</i> 2011	Buchar and Ruzicka 2002	Harvey <i>et al.</i> 2002	Bell, Bohan, Shaw and Weyman 2005	Cardoso <i>et al.</i> 2011
<b>Carabids</b>	Luff 1998 ; Desender <i>et al.</i> 2008	Desender <i>et al.</i> 2008	Luff, 1998 ; Desender <i>et al.</i> 2008)	Ribera, Foster, Downie, McCracken, and Abernethy 1999	Desender <i>et al.</i> 2008	Ribera <i>et al.</i> 1999 ; Turin 2000

Bell, J.R., Bohan, D.A., Shaw, E.M. and Weyman, G.S. (2005) Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, 95.

Buchar, J. and Ruzicka, V. (2002) *Catalogue of Spiders of the Czech Republic*.

Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R. and Coddington, J.A. (2011) Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders (ed M Somers). *PLoS ONE*, 6, e21710.

Desender, K., Dekoninck, W., Maes, D., Crevecoeur, L., Dufrêne, M., Jacobs, M., Lambrechts, J., Pollet, M., Stassen, E. and Thys, N. (2008) Een nieuwe verspreidingsatlas van de loopkevers en zandloopkevers (Carabidae) in België.

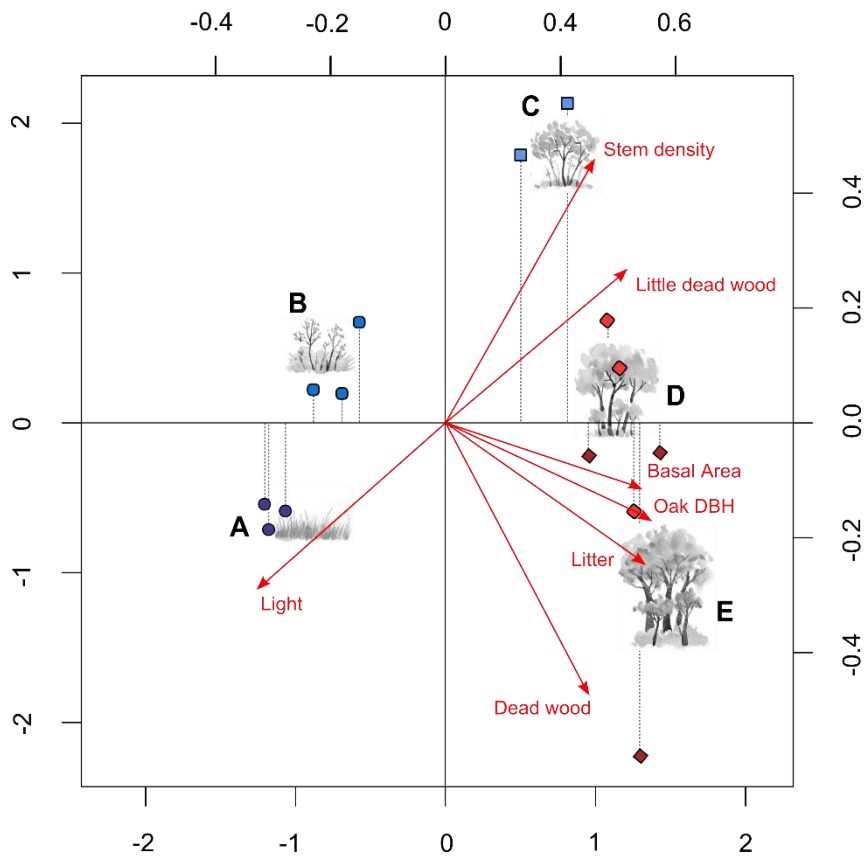
Harvey, P.R., Nellist, D.R. and Telfer, M.G. (2002) *Provisional Atlas of British Spiders (Arachnida, Araneae)*, Biological Records Center. Huntington, UK.

Luff, M.L. (1998) *Provisional Atlas of the Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of Britain*, Biological Records Center. Huntington, UK.

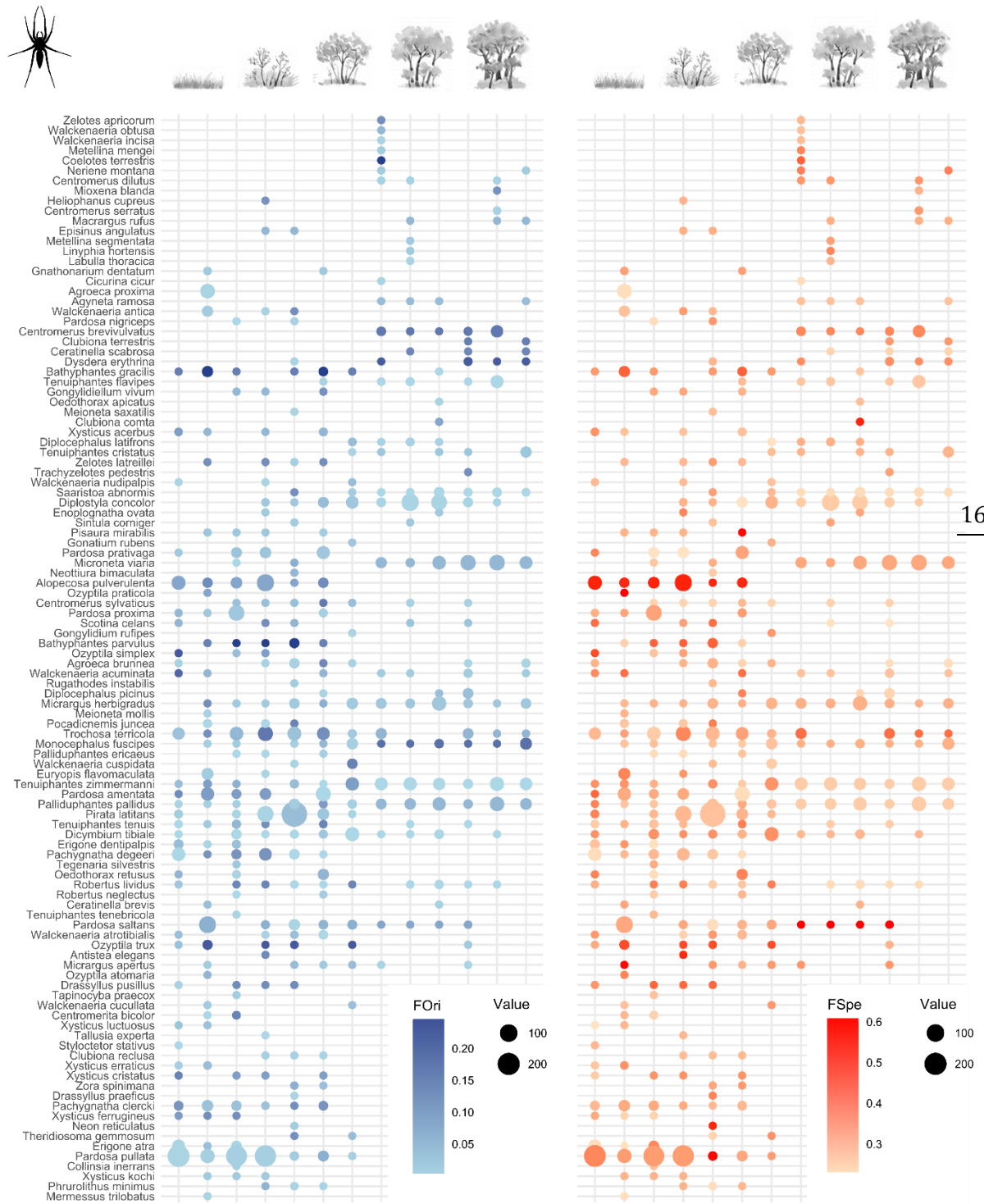
Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I. and Abernethy, V.J. (1999) A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ann. Zoologici Fennici*, 36, 21–27.

Roberts, M.J. (1995) *Spiders of Britain and Northern Europe*. HarperCollins, London; New York.

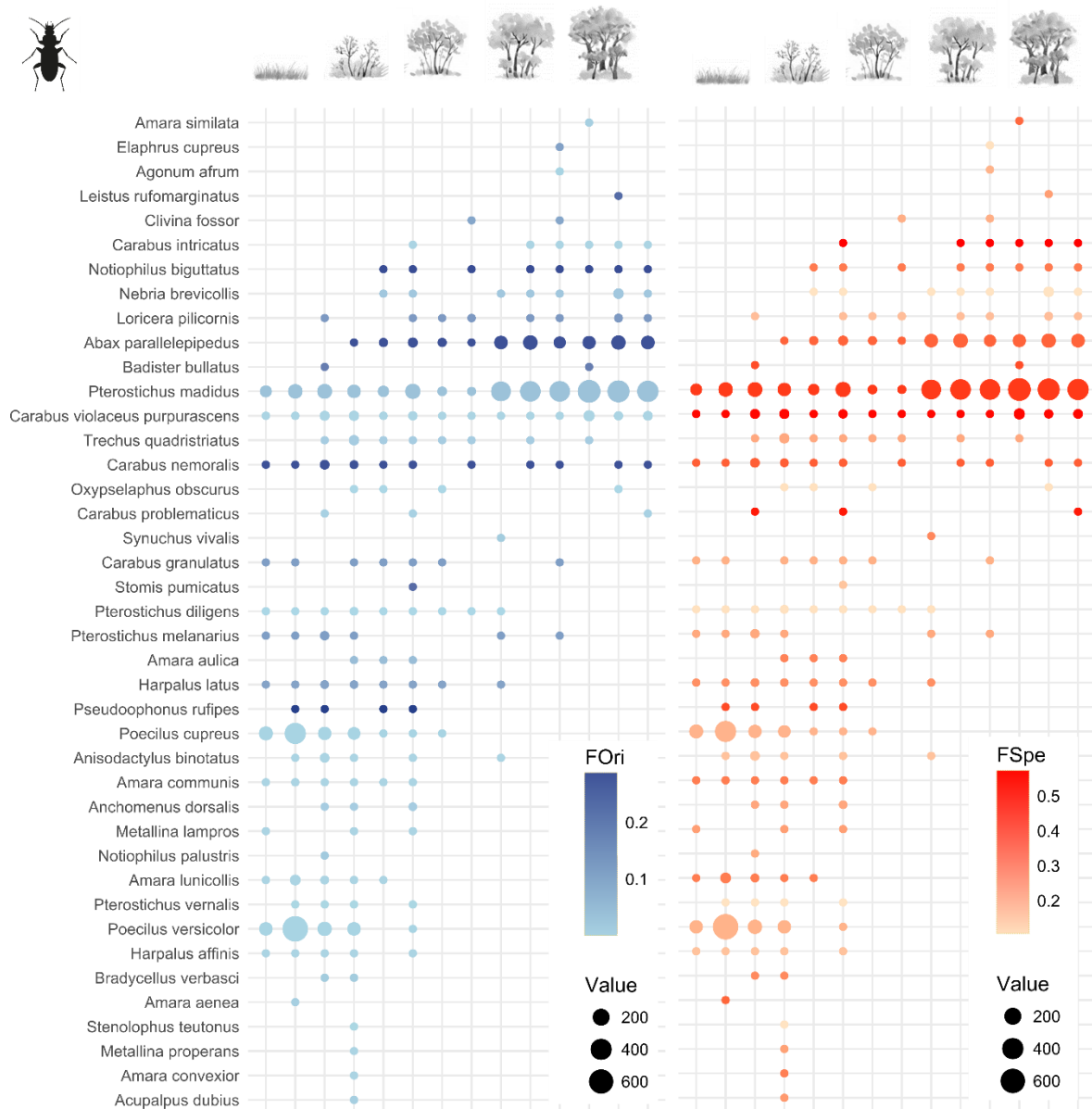
**Figure S1.** Co-inertia analysis of the 14 plots × 121 flora species and the 7 environmental variables selected for the analysis, showing plot positions and the correlations with environmental variables (arrows in red) along the first and second axes. Plots are grouped into the predefined successional stages: (A) grassland, (B) encroached grassland, (C) shrubland, (D) young woodland and (E) woodland. The first axe, materializing the successional gradient, explained 88% of the variance and the second 5% of the co-inertia.



**Figure S2.** Table represents the distribution of the 109 spider's species along the successional gradient (ordered by COI scores) with their weight of functional originality and specialisation assessed from the functional space (see Table 2 for details of metrics). Circles represent abundance standartised based on the number of days a trap was active. Nomenclature follows the national taxonomic reference for both groups (Gargominy *et al.*, 2014).



**Figure S3.** Table represents the distribution of the 41 carabids species (the 44 recorded less the 3 without trait's information) along the successional gradient (ordered by COI scores) with their weight of functional originality and specialisation assessed from the functional space (see Table 2 for details of metrics). Circles represent abundance standartised based on the number of days a trap was active. Nomenclature follows the national taxonomic reference for both groups (Gargominy *et al.*, 2014).



**Appendix A1.** Parameters measured to describe the architecture, physiognomy and ecological conditions of each stage of the successional gradient.

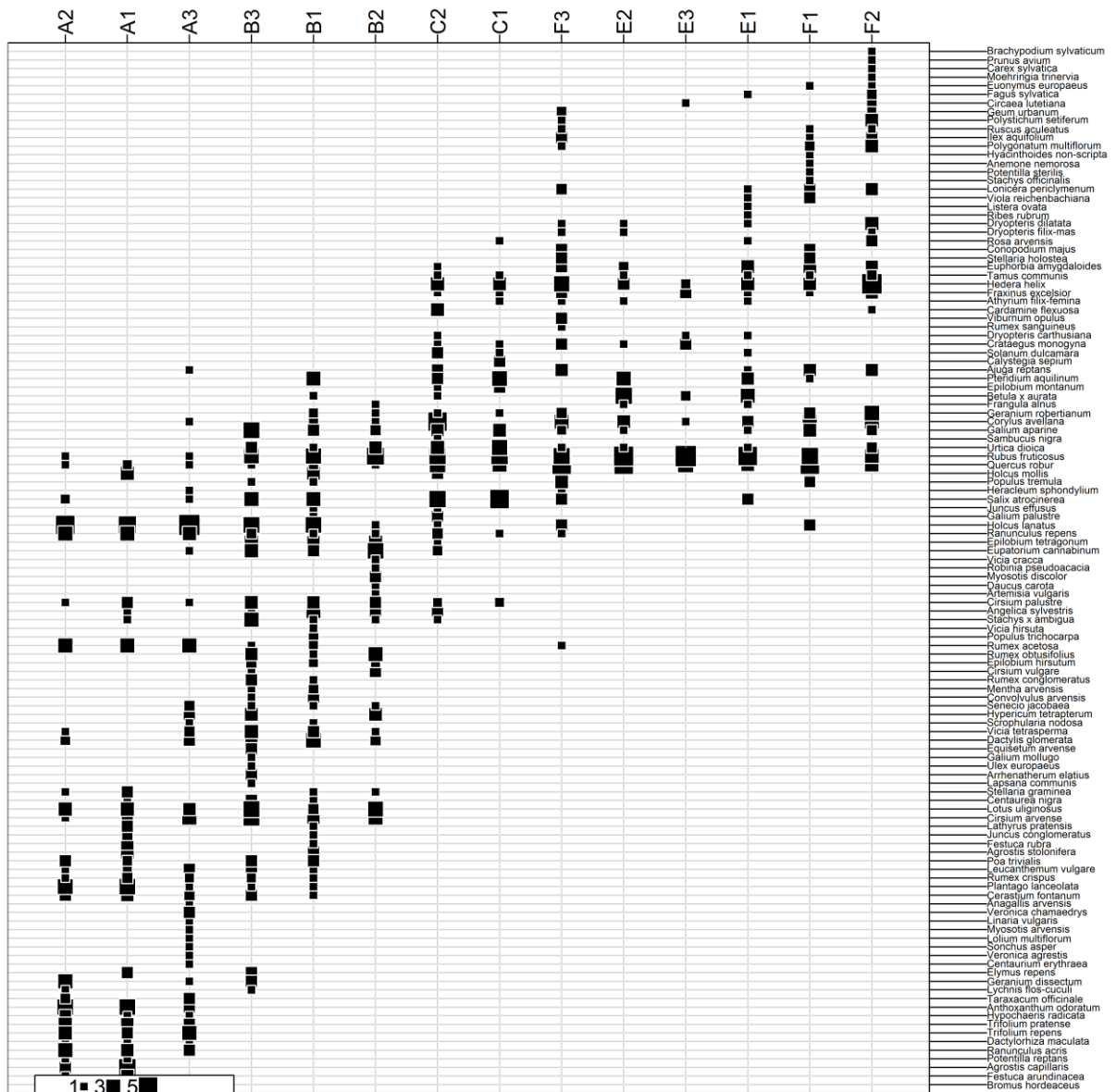
To characterize the different stages, several descriptors were assessed, including basal area (assess with chain-relascop) at the middle of the plot, diameter at breast height (DBH) of the 10th largest trees (only oak over 1.7m) and density of young trees (number of stem within a radius of five meters around three points). Additional variables are known for both change with the successional dynamic and influencing the distribution of carabids (Tyler 2007) and cursorial spiders (Brown 1991; Hurd and Fagan 1992). In each plot, luminosity was assessed on the soil using three measures at the middle of the plot with a light meter during the peak of activity of arthropods (June). The values obtained in each plot were divided by those obtained by condition of full light for generating a light coefficient (lx). The volume and weight of litter was evaluated from three quadrats (1m<sup>2</sup>) randomly selected in a radius of five meters around the traps. More litter coefficient is high (weight (g) divided by the volume (cm<sup>3</sup>)), it is more compact. Within a radius of five meters around the traps, the volume of dead wood of medium size (5cm <diameter<30cm) was calculated from the number of branches, their diameters and their lengths. In addition, the average number of deaths kindling (twigs less than 5 cm in diameter) was evaluated by point contact along four transects of 2.5 meters (cardinal directions). Ever to describe plots environment, vegetation composition of the herbaceous layer was assessed in June-July 2013 and each species was identified (see Appendix A2). The purpose of these surveys being to capture the flora characteristic pattern of each plots, the size of the quadrat was based on the phytosociological method (Braun-Blanquet, 1928) and determined by reference to the representativeness of each community investigated: 25m<sup>2</sup> for A, B, 200m<sup>2</sup> for C and 500m<sup>2</sup> for D and E. In order to ensure the homogeneity of environmental conditions along the chronosequence, several soil properties of each plot were also characterized based on Ellenberg indicator values (moisture, reaction and nitrogen) with vegetation data (weighted by recovery) adapted to the Western Europe of flora (Hill 1999).

### References

- Braun-Blanquet, J. (1928). *Pflanzensoziologie: grundzüge vegetationskunde* (Biol. Studienbücher). Berlin: Julius Springer.
- Brown, V. K. (1991) The effects of changes in habitat structure during succession in terrestrial communities in Bell, S. S., McCoy, E. D. and Mushinsky H. R. (Eds.) *Habitat Structure*. Springer Netherlands.
- Hill, M. O. (1999). *Ellenberg's indicator values for British plants*. Rotherham: DETR.
- Hurd, L. E., and Fagan, W. F. (1992) Cursorial spiders and succession: age or habitat structure? *Oecologia*, 92, 215–221.

Tyler, G. (2007) The ground beetle fauna (Coleoptera:Carabidae) of abandoned fields, as related to plant cover, previous management and succession stage. *Biodiversity and Conservation*, 17, 155–172.

**Appendix A2.** Table represents the ordination of the 121 flora species and the 14 plots studied using a correspondence analysis based in presence-absence data. Squares represent recovery percentage.



# Chapitre 4

## Diversité fonctionnelle & succession

**Appendix A3.** Spiders data including (i) functional traits and (ii) abundance (standartised) assessed in each plot studied. Standartised abundance data corresponding to the total of individuals per species divided by trapping duration for only the traps that have operated throughout the study period. F: Forests specialists; O: Open habitat specialists; G: generalists; GR; Ground-runners; Wweb: Weaver-web; Wwea: Wandering weaver; AH: Ambush-hunters; Eury: Eurychrone; Spr: Spring; Sum: Summer; Aut: Automn; NA: not assessed. Lengths are in mm. Nomenclature follows the national taxonomic reference for both groups (Gargominy *et al.*, 2014).

Species	Body	Guild	Habitat	Phenology	Ballooning	Activity	A1	A2	A3	B1	B2	B3	C1	C2	D1	D2	D3	E1	E2	E3
<i>Agroeca brunnea</i>	8	GR	G	Eury	0	Both	1.1			14.0	4.0	2.0	1.0	2.1	4.0					8.0
<i>Agroeca proxima</i>	7.5	GR	G	Eury	0	Both		55.1												
<i>Agyneta ramosa</i>	2.5	Wweb	G	Spr	0	Both								4.2		3.0	4.0		1.0	4.0
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	10	GR	G	Spr	1	Diurnal	47.7	13.5	23.0	1.0	14.0	93.0								
<i>Antistea elegans</i>	3	Wweb	O	Eury	0	Both						1.0								
<i>Bathypantes gracilis</i>	2.5	Wweb	G	Eury	1	Both	1.1	19.7	3.0	1.0	10.0		3.0				2.0			
<i>Bathypantes parvulus</i>	2.5	Wweb	G	Sum	0	Both		2.1	1.0	13.0	4.0	2.0								
<i>Centromerita bicolor</i>	3.5	Wwea	G	Aut	1	Both		2.1	6.0											
<i>Centromerus brevivulvatus</i>	0	Wweb	F	Aut	0	Both								1.1	7.0	5.0	3.0	30.0		10.0
<i>Centromerus diluatus</i>	1.5	Wweb	F	Eury	0	Both										1.0		2.0		2.0
<i>Centromerus serratus</i>	1.7	Wweb	F	Eury	0	Both												5.0		
<i>Centromerus sylvaticus</i>	4	Wweb	G	Eury	1	Both			1.0	4.0	1.0	2.0	3.0	2.1	2.0	4.0				
<i>Ceratinella brevis</i>	2.2	Wwea	G	Eury	0	Both		1.0											1.0	
<i>Ceratinella scabrosa</i>	2.3	Wwea	F	Spr	0	Both								1.1	2.0	2.0			1.0	
<i>Cicurina cicur</i>	7	GR	G	Eury	0	Both								2.1						1.0
<i>Clubiona comta</i>	6	GR	F	Spr	0	Nocturnal											2.0			
<i>Clubiona reclusa</i>	9	GR	G	Spr	0	Nocturnal				1.0	1.0	3.0								
<i>Clubiona terrestris</i>	7	GR	F	Eury	0	Nocturnal									1.0				1.0	
<i>Coelotes terrestris</i>	13	Wweb	G	Spr	0	Nocturnal														1.0
<i>Collinsia inerrans</i>	2.5	Wwea	G	Spr	1	Both			1.0											
<i>Dicymbium tibiale</i>	2.6	Wwea	G	Eury	1	Both	2.1		14.0	7.0	7.0	2.0	47.0	4.2		4.0	10.0	1.0		1.0
<i>Diplostyla concolor</i>	3	Wweb	G	Eury	1	Both				3.0	17.0	5.0	32.0	24.4	12.0	95.0	69.0	2.0		10.0
<i>Diplocephalus latifrons</i>	2	Wwea	G	Eury	0	Both							6.0	1.1		7.0	1.0			3.0
<i>Diplocephalus picinus</i>	1	Wwea	G	Spr	0	Both					1.0				16.0		2.0			
<i>Drassyllus praeficus</i>	6	GR	F	Sum	1	Both				1.0										
<i>Drassyllus pusillus</i>	5	GR	G	Spr	1	Both	2.1		1.0	1.0		2.0								
<i>Dysdera erythrina</i>	10	GR	G	Eury	0	Nocturnal				2.0					7.0			3.0	4.0	1.0
<i>Enoplognatha ovata</i>	6	Wweb	G	Sum	1	Both						1.0					2.0			
<i>Episinus angulatus</i>	4.5	Wweb	G	Spr	0	Both				1.0		1.0								
<i>Erigone atra</i>	2.8	Wwea	G	Eury	1	Both	33.9	1.0	15.0											
<i>Erigone dentipalpis</i>	2.6	Wwea	G	Eury	1	Both	11.7	1.0	7.0											
<i>Euryopis flavomaculata</i>	4	Wweb	G	Spr	0	Both		26.0				1.0								
<i>Gnathonarium dentatum</i>	3	Wwea	O	Eury	1	Both		5.2			4.0									
<i>Gonatium rubellum</i>	3.4	Wwea	F	Eury	0	Both								1.1						



# Chapitre 4

## Diversité fonctionnelle & succession

<i>Gongyldium rufipes</i>	3.7	Wwea	G	Spr	0	Both					1.0	1.1								
<i>Gonatium rubens</i>	3.2	Wwea	O	Eury	1	Both					1.0									
<i>Gongyldiellum vivum</i>	1.9	Wwea	O	Eury	1	Both	1.0		4.0	3.0										
<i>Heliophanus cupreus</i>	6	AH	G	Spr	0	Diurnal					1.0									
<i>Labulla thoracica</i>	6.4	Wweb	F	Eury	0	Both								1.0						
<i>Linyphia hortensis</i>	5	Wweb	F	Spr	0	Both								2.0						
<i>Macrargus rufus</i>	4.6	Wweb	F	Eury	1	Both								2.0		2.0	3.0			
<i>Meioneta mollis</i>	2	Wwea	O	Eury	1	Both	1.0													
<i>Meioneta saxatilis</i>	2.2	Wwea	G	Spr	0	Both			2.0											
<i>Mermessus trilobatus</i>	2.1	Wwea	O	Eury	0	Both	1.0													
<i>Metellina mengi</i>	6	Wweb	F	Spr	0	Both													1.0	
<i>Metellina segmentata</i>	8	Wweb	G	Sum	1	Both								1.0						
<i>Micrargus apertus</i>	2.2	Wwea	O	Eury	0	Both	1.0		1.0	1.0		2.0		1.0					1.0	
<i>Micrargus herbigradus</i>	1.9	Wwea	G	Eury	1	Both	2.1	4.0	15.0	3.0	1.0	22.0	5.3	10.0	11.0	51.0	1.0	15.0	17.0	
<i>Microneta viaria</i>	3	Wweb	F	Eury	1	Both		1.0	2.0				19.1	64.0	8.0	42.0	69.0	35.0	20.0	
<i>Mioxena blanda</i>	1.9	Wwea	G	Aut	0	Both												1.0		
<i>Monocephalus fuscipes</i>	2.2	Wwea	F	Eury	1	Both	1.0	2.0	3.0	1.0		22.0		2.0	2.0	9.0	3.0	27.0	3.0	
<i>Neottiura bimaculata</i>	3.1	Wweb	F	Sum	1	Both			2.0											
<i>Neon reticulatus</i>	3	AH	O	Eury	0	Diurnal			1.0											
<i>Nerene montana</i>	7.4	Wweb	F	Spr	0	Both												1.0	1.0	
<i>Oedothorax apicatus</i>	3.3	Wwea	G	Eury	1	Both										2.0				
<i>Oedothorax retusus</i>	3	Wwea	O	Eury	1	Both	4.2		6.0		20.0									
<i>Ozyptila atomaria</i>	6	AH	O	Eury	0	Both		2.1												
<i>Ozyptila praticola</i>	4	AH	F	Eury	0	Both		1.0												
<i>Ozyptila simplex</i>	5	AH	O	Spr	1	Both	1.1		3.0										3.0	
<i>Ozyptila trav</i>	5	AH	O	Eury	0	Both	1.1	12.5		5.0		3.0	1.0		4.0					
<i>Pachygnatha clercki</i>	7	Wweb	O	Eury	1	Both	10.6	21.8	14.0	1.0	10.0	5.0		1.1						
<i>Pachygnatha degeeri</i>	3.7	Wweb	G	Eury	1	Both	40.3	2.1	13.0	15.0	1.0	33.0								
<i>Palliduphantes ericaeus</i>	1.9	Wweb	G	Eury	1	Both			1.0		1.0	1.0								
<i>Palliduphantes pallidus</i>	2.3	Wweb	G	Eury	0	Both	1.1	1.0	3.0	17.0	6.0		9.0	11.7	10.0	22.0	39.0	52.0	24.0	17.0
<i>Pardosa amentata</i>	8	GR	G	Spr	1	Diurnal	1.1	39.5	11.0		59.0	23.0								
<i>Pardosa nigriceps</i>	8	GR	O	Spr	1	Diurnal			2.0	1.0										
<i>Pardosa prativaga</i>	6	GR	O	Spr	1	Diurnal	1.1		17.0		37.0	22.0								
<i>Pardosa proxima</i>	6.5	GR	G	Spr	1	Diurnal	4.2	3.1	71.0		7.0									
<i>Pardosa pullata</i>	6	GR	G	Eury	1	Diurnal	192.8	49.9	170.0	9.0	18.0	181.0	4.0							
<i>Pardosa saltans</i>	5.7	GR	F	Spr	0	Diurnal		88.3		21.0	10.0	7.0	11.0	1.1	5.0	1.0	3.0		3.0	
<i>Phrurolithus minimus</i>	3.5	GR	O	Spr	0	Both				5.0	1.0	2.0		1.1						
<i>Pirata latitans</i>	5	GR	O	Sum	0	Diurnal	6.4		6.0	289.0	24.0	77.0	2.0	1.1						
<i>Pisaura mirabilis</i>	15	AH	G	Spr	1	Both		4.2	1.0		1.0	1.0								
<i>Pocadicnemis juncea</i>	2.2	Wwea	O	Sum	0	Both		7.3		2.0		6.0								
<i>Robertus lividus</i>	4	Wweb	G	Eury	0	Both	1.1		1.0	5.0	2.0	1.0	2.0	5.3	2.0	5.0	8.0	2.0		
<i>Robertus neglectus</i>	2.2	Wweb	G	Eury	1	Both			2.0		2.0									
<i>Rugathodes instabilis</i>	3	Wweb	O	Sum	0	Both				1.0										
<i>Saariotoa abnormis</i>	4	Wweb	G	Eury	0	Both				2.0			2.0	2.1	7.0	5.0	16.0	10.0	6.0	4.0

# Chapitre 4

## Diversité fonctionnelle & succession

<i>Scoïna celans</i>	4.7	GR	G	Eury	0	Both	2.1		3.0	2.0		1.0	1.0							
<i>Sintula corniger</i>	2	Wwea	F	Eury	0	Both			2.0				2.0							
<i>Styloctetor stativus</i>	2.5	Wwea	O	Eury	0	Both	1.1													
<i>Tallusia experta</i>	3.6	Wweb	O	Eury	1	Both					1.0									
<i>Tapinocyba praecox</i>	1.8	Wwea	G	Aut	1	Both		3.0												
<i>Tegenaria silvestris</i>	7	Wweb	F	Eury	0	Both		1.0												
<i>Tenuiphantes cristatus</i>	2.8	Wweb	G	Aut	0	Both					1.0	1.0		1.0		20.0	3.0			
<i>Tenuiphantes flavipes</i>	2.5	Wweb	G	Eury	1	Both			2.0			4.0	7.0		36.0		5.0			
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	2.5	Wweb	F	Spr	1	Both			1.0											
<i>Tenuiphantes tenuis</i>	3.2	Wweb	G	Eury	1	Both	5.3	1.0	8.0	5.0	4.0	1.1	1.0	1.0						
<i>Tenuiphantes zimmermanni</i>	3.2	Wweb	G	Eury	1	Both	1.1	6.2	2.0	8.0	1.0	40.0	56.2	12.0	38.0	29.0	48.0	32.0	34.0	
<i>Theridiosoma gemmosum</i>	3	Wweb	G	Sum	0	Both			1.0			1.0								
<i>Trachyzelotes pedestris</i>	8	GR	G	Spr	0	Both							2.0							
<i>Trochosa terricola</i>	14	GR	G	Eury	1	Diurnal	28.6	4.2	43.0	46.0	34.0	59.0	7.0	1.1	17.0		4.0	4.0	19.0	
<i>Walckenaeria acuminata</i>	4	Wwea	G	Eury	1	Both	1.1	3.1		2.0			8.0	1.0		2.0	4.0			
<i>Walckenaeria antica</i>	2.6	Wwea	G	Eury	1	Both		19.7		2.0	4.0									
<i>Walckenaeria atronibialis</i>	2.8	Wwea	G	Sum	1	Both	1.1		5.0	10.0	2.0									
<i>Walckenaeria cucullata</i>	2.7	Wwea	F	Eury	0	Both		1.0				2.0								
<i>Walckenaeria cuspidata</i>	2.9	Wwea	G	Eury	1	Both			1.0			15.0								
<i>Walckenaeria incisa</i>	3.2	Wwea	G	Eury	1	Both											2.0			
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>	2.7	Wwea	G	Eury	1	Both	1.1				1.0	2.0								
<i>Walckenaeria obtusa</i>	3.8	Wwea	G	Eury	0	Both											1.0			
<i>Xysticus acerbus</i>	8	AH	O	Spr	0	Both	5.3	3.1		7.0	1.0									
<i>Xysticus cristatus</i>	8	AH	O	Spr	1	Both	1.1		3.0	3.0	2.0									
<i>Xysticus erraticus</i>	8	AH	G	Sum	0	Both	1.1	5.2												
<i>Xysticus ferrugineus</i>	8.2	AH	O	Eury	0	Both	2.1	1.0	1.0											
<i>Xysticus kochi</i>	8	AH	G	Spr	1	Both		1.0	1.0		1.0									
<i>Xysticus luctuosus</i>	8	AH	F	Spr	0	Both	1.1	1.0												
<i>Zelotes apricorum</i>	9	GR	G	Sum	0	Both											1.0			
<i>Zelotes latreillei</i>	8	GR	G	Spr	1	Both		2.1	3.0	2.0	4.0									
<i>Zora spinimana</i>	7.7	GR	G	Eury	1	Both			4.0	1.0										
						Abundance	416.4	414.5	464.0	523.0	338.0	566.0	239.0	150.5	202.0	231.0	296.0	271.0	184.0	169.0
						Richness	32	39	38	42	39	40	25	23	25	25	20	17	16	26

Mean abundance per stage ± se

431.6 ± 216.2	475.7 ± 256.8	194.7 ± 120.1	243 ± 126.9	208 ± 112.5
1294.9	1427.0	389.5	729.0	624.0
36.3 ± 2.2	40.3 ± 0.9	24 ± 1	23.3 ± 1.7	19.6 ± 3.2
62	65	34	39	33

Total abundance

Mean richness per stage ± se

Total richness

# Chapitre 4

## Diversité fonctionnelle & succession

Gargominy, O., Terceirie, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelinck, C., Dupont, P., ... Poncet, L. (2014). TAXREF v8. 0, référentiel taxonomique pour la France: Méthodologie, mise en oeuvre et diffusion. Rapport SPN, 42, 2014.

**Appendix A4.** Carabids data including (i) functional traits and (ii abundance (standartised) assessed in each plot studied. Standartised abundance data corresponding to the total of individuals per species divided by trapping duration for only the traps that have operated throughout the study period. F: Forests specialists; O: Open habitat specialists; G: generalists; GP; Generalists predators; Omni: Omnivore; Phyto: Phytophageous; Eury: Eurychrone; Spr: Spring; Sum: Summer; Aut: Automn; NA: not assessed. Lengths are in mm. Nomenclature follows the national taxonomic reference for both groups (Gargominy *et al.*, 2014).

Species	Body	Guild	Habitat	Phenology	Dispersal	Activity	A1	A2	A3	B1	B2	B3	C1	C2	D1	D2	D3	E1	E2	E3
<i>Abax parallelepipedus</i>	20	GP	F	Spr	0	Nocturnal				18	29	8	4	18	97	136	71	130	109	108
<i>Acupalpus dubius</i>	2.9	GP	O	Spr	1	Diurnal						4								
<i>Agonum afrum</i>	8.8	GP	O	Spr	1	Diurnal											1			
<i>Anchomenus dorsalis</i>	6.7	GP	G	Sum	1	Nocturnal			1	12	2									
<i>Amara aenea</i>	7.5	Phyto	G	Spr	1	Diurnal	2.08													
<i>Amara aulica</i>	12.8	Phyto	O	Sum	1	Nocturnal				1	2	8								
<i>Amara communis</i>	7	Phyto	O	Spr	1	Diurnal	1.06	9.35	1	2	5	2								
<i>Amara convexior</i>	8	Phyto	O	Spr	1	Diurnal						1								
<i>Amara fulvipes</i>	9.8	Phyto	O	NA	1	Both		6.23												
<i>Amara lunicollis</i>	7.5	Phyto	O	Spr	1	Diurnal	6.36	40.5	14	1		8								
<i>Amara similata</i>	8.8	Phyto	G	Spr	1	Diurnal									1					
<i>Anisodactylus binotatus</i>	11	Phyto	O	Spr	1	Nocturnal		7.27	24	8	1									2
<i>Badister bullatus</i>	5.4	Omni	G	Spr	1	Diurnal			1						1					
<i>Metallina lampros</i>	3.5	GP	O	Spr	1	Diurnal	1.06			5	7									
<i>Phylla obtusa</i>	3.2	GP	G	NA	1	NA					1									
<i>Metallina properans</i>	3.8	GP	O	Spr	1	Diurnal						1								
<i>Bradycellus verbasci</i>	5	Phyto	O	Sum	1	Nocturnal			1											
<i>Carabus granulatus</i>	20	GP	O	Eury	1	Nocturnal	4.24	2.08		2	4	6		1.06			4			
<i>Carabus intricatus</i>	30	GP	F	Sum	0	Nocturnal				1					5	2	4	3	1	
<i>Carabus nemoralis</i>	23	GP	G	Spr	0	Nocturnal	8.47	1.04	25	5	10	14	1			1	2	2	2	
<i>Carabus problematicus</i>	25	GP	F	Sum	0	Nocturnal			2	1								1		
<i>Carabus violaceus purpurascens</i>	28.5	GP	F	Sum	0	Nocturnal	9.53	9.35	28	10	19	31	1	1.06	47	1	3	19	25	7
<i>Clivina fossor</i>	5.8	GP	O	Spr	1	Both							1				1			
<i>Elaphrus cupreus</i>	8	GP	O	Sum	1	Diurnal											1			
<i>Harpalus affinis</i>	10.2	Phyto	O	Spr	1	Nocturnal	1.06	1.04	6		1	1								
<i>Harpalus latus</i>	9.5	Phyto	O	Eury	1	Nocturnal	2.12	6.23	13	4	1	11		2.12						4
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	13.5	Omni	G	Sum	1	Nocturnal		1.04	3	2	1									
<i>Leistus ferrugineus</i>	6.3	GP	O	NA	1	Nocturnal				2	2	2		1.06						
<i>Leistus rufomarginatus</i>	8.5	GP	F	Sum	1	Nocturnal												1		
<i>Loricera pilicornis</i>	7	GP	O	Sum	1	Both			1		1		11	1.06		1	3	14	1	
<i>Nebria brevicollis</i>	10.8	GP	O	Spr	1	Nocturnal				1	2					8	4	37	2	9
<i>Notiophilus biguttatus</i>	4.8	GP	G	Spr	1	Diurnal				1	4		1		1	4	1	1	1	
<i>Notiophilus palustris</i>	5.8	GP	O	Spr	1	Diurnal			1											
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	5.4	GP	O	Spr	1	Nocturnal				1		5		1.06				1		
<i>Poecilus cupreus</i>	11	GP	O	Spr	1	Diurnal	120	455	101	2	6	81		1.06						
<i>Poecilus versicolor</i>	10	GP	O	Spr	1	Diurnal	103	750	130		3	105								
<i>Pterostichus diligens</i>	5.3	GP	O	Spr	1	Nocturnal	2.12	3.12	3	3	8	14	1	1.06						
<i>Pterostichus madidus</i>	15.5	GP	F	Sum	0	Nocturnal	64.6	135	147	53	161	106	16	23.3	561	418	425	509	464	366
<i>Pterostichus melanarius</i>	15	GP	O	Sum	1	Nocturnal	1.06	4.16	20			3					1			2
<i>Pterostichus vernalis</i>	6.7	GP	O	Spr	1	Nocturnal		4.16	2		1	4								
<i>Stenolophus teutonius</i>	6.3	GP	O	Spr	1	Nocturnal						1								
<i>Stomis pumicatus</i>	7.4	GP	F	Spr	1	Nocturnal					2									
<i>Synuchus vivalis</i>	7.5	Phyto	O	Sum	1	Nocturnal														1
<i>Trechus quadristriatus</i>	3.8	GP	G	Sum	1	Nocturnal			2	4	1	33	1	1.06	5	1				
Abundance							324	1438	526	112	290	461	37	51.9	718	572	521	717	606	501
Richness							13	17	21	17	25	27	9	11	8	9	13	10	9	9
Mean abundance per stage ± se							762.6 ± 342.5			287.7 ± 100.8			44.5 ± 7.5		603.7 ± 59			608 ± 62.4		
Total abundance							2287.9			863.0			88.9		1811.0			1824.0		
Mean richness per stage ± se							17 ± 2.3			23 ± 3.1			10 ± 1		10 ± 1.5			9.3 ± 0.3		
Total richness							25.0			34.0			14.0		16.0			16.0		

## **Partie 2 : *des boisements aux forêts***

*Différences de structure, de composition, de fonctionnement et de valeurs  
conservatoires entre des forêts anciennes et récentes*



## Chapitre 5 (Article 3)

# Valeur conservatoire des boisements féraux



*La forêt sur le hameau.* L.MOREL, Coetquidan (56), Octobre 2015.



## Spontaneous recovery of functional diversity and rarity of ground-living spiders shed light on the conservation importance of feral woodlands

Lois Morel, Benoît Dujol, Cyril Courtial, Manon Vasseur, Boris Leroy and Frédéric Ysnel

**Keywords:** Biodiversity conservation; Land abandonment; Land use changes; Functional rarity; Secondary woodlands; Spiders

### Abstract

Secondary forests, whose development is favoured by massive farmland abandonment, are increasingly seen as promising habitats that limit losses of biodiversity and ecosystem processes. The importance of temporal forest continuity (i.e. the duration of an uninterrupted forest state) for conservation of the forest fauna has been demonstrated for several taxa, but its influence on functional diversity and conservation importance of communities remains unclear. We studied how temporal continuity can shape taxonomic and functional composition and structure of forest-ground spider communities at a regional biogeographical scale. According to broad-scale ecological site characteristics – among which forest continuity ranks uppermost –, species composition and functional composition substantially diverge between ancient and regrowth forests. Yet, we did not evidence any significant differences in the community structure and conservation importance of the two forest categories, except for functional originality. Thus, in a conservation perspective, our study provides evidence that (i) as each forest harbours original communities, each of them should be paid special attention, (ii) this is mainly true for ancient forests, which are irreplaceable and functionally more original, but (iii) secondary woodlands have likewise a high potential to spontaneously recover typical forest fauna communities with very similar structural and functional profiles to those of ancient forests.

179

---

### Introduction

Land use change is considered as one of the major drivers of biodiversity changes in the terrestrial biosphere (Newbold *et al.*, 2015). It can result in loss of both local and regional biodiversity (Sala, 2000) or represent an opportunity for biological conservation through spontaneous rewilding (Hobbs *et al.*, 2013; Pereira and Navarro, 2015). Beyond modifications of species composition ( $\beta$ -diversity) and structure ( $\alpha$ -diversity) of assemblages, these changes may affect ecosystem functioning (e.g.



productivity, material cycling or resilience) by driving shifts of functional features of communities (Cadotte *et al.*, 2011). As a consequence, biodiversity conservation and related ecosystem processes are highly dependent on our understanding of the way historical and present land uses shape ecological communities. This is especially the case of mature ecosystems such as forest environments, which harbour high levels of biodiversity and numerous specialist species.

For centuries, regional species pools of woodlands have continuously been reshaped by successive periods of deforestation and reforestation (Kirby and Watkins, 2015). These oscillations of the forest cover have brought about a profound dichotomy in forest landscapes, with coexistence of ancient forests and recent woodlands. In Europe, this trend increased in the last decades following massive abandonment of agricultural land resulting from socio-economical changes in developed countries (Renwick *et al.*, 2013). Ancient forests are defined by the absence of a historical record of agricultural land use, and have been continuously wooded over the last 150-400 years (Hermy *et al.*, 1999). Recent woodlands result from spontaneous processes of ecosystem de-domestication; they have been described as "feral", and are considered as novel ecosystems by several authors (Hobbs *et al.*, 2013). This categorisation is not established yet (Murcia *et al.*, 2014; Miller and Bestelmeyer, 2016); it mainly relies on the importance of land-use legacies (e.g. soil condition) that can lead to major differences in community composition and diversity between ancient and feral forests (see reviews by Hermy and Verheyen, 2007; Spake *et al.*, 2015).

A growing effort has recently been done to improve our understanding of forest fauna responses to farmland abandonment, including invertebrate taxa (Bowen *et al.*, 2007; Spake *et al.*, 2015). In Europe, the key role of ancient forests for the conservation of arthropod communities has been demonstrated for carabid beetles (Assmann, 1999; Desender *et al.*, 1999; Goßner *et al.*, 2008), saproxylic weevils (Buse, 2012) or millipedes (Magura *et al.*, 2015). Thus, although significant recovery of entomofauna has been noted in secondary woodlands (Queiroz *et al.*, 2014), temporal forest continuity admittedly strongly influences species composition and richness of certain taxonomic groups through dispersal and recruitment limitations (Bowen *et al.*, 2007; Spake *et al.*, 2015).

Beyond these taxonomic differences, the functional responses of arthropod communities to forest continuity are still poorly known when trying to determine whether secondary forests can play a significant role in recovering biodiversity losses. Yet, by accounting for ecological differences among species, functional diversity may improve our understanding of ecosystem processes and functioning, e.g. community assembly or resilience (Cadotte *et al.*, 2011). In this perspective, several indices have recently been developed to assess the functional structure and composition of ecological communities. These indices complement taxonomic approaches by decomposing diversity into facets that provide insights into niche size and complementarity within communities (Pavoine and Bonsall, 2011). Additionally, recent

developments of trait-based ecology have demonstrated that other facets such as functional originality, specialisation and rarity were important to account for the ecology of outliers in conservation studies (Mouillot *et al.*, 2013b; Violle *et al.*, 2017): focusing on the conservation of functional diversity and rarity optimises biological feature preservation and decreases the probability of losing ecosystem functions (Mouillot *et al.*, 2013a; Leitão *et al.*, 2016). To further unravel forest fauna functional responses to temporal forest continuity, we developed an innovative approach based on spider communities. Spiders are one of the main ground-living predator arthropods, and thus an important determinant of ecosystem functioning because they hold a key trophic position and top-down regulate the soil biota. Moreover, contrary to taxonomic groups strongly dependent on a particular habitat (e.g. saproxylic organisms in old-growth forests) that are absent from pioneer ecosystems, their great diversity and abundance in numerous ecosystems makes them an excellent indicator of the way community structures are gradually reshaped by environmental changes (Marc *et al.*, 1999). Spider abundance and distribution are likely to change during reforestation depending on vegetation structure, associated microclimates and litter architecture, which vary with canopy recovery (Pearce and Venier, 2006). Therefore, shifts in environmental conditions during reforestation are expected to lead to variation in the composition and structure of ground-living spider assemblages (Ziesche and Roth, 2008).

We analysed taxonomic and functional  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity of forest-ground spider assemblages at a regional scale with three aims: (i) identify the main factors that influence variations in the composition of forest-ground spider communities within a regional biogeographical area; (ii) assess whether spider community structure differs in ancient and feral forests, and (iii) assess whether spider community conservation importance differs too, using a combination of indices based on assemblage rarity and specialisation. We used a large regional spider database to perform, for the first time to our knowledge, a comprehensive geographical assessment of taxonomic, structural, and functional comparisons of spider communities between ancient and feral forests at a broad regional scale.

## Materials and methods

### Study sites and spider species pool

We compiled data from a regional reference database including individual studies conducted in different forest environments in the Armorican Massif (western France) (Fig. S1). Based on this database, we selected two datasets to carry out our analyses: first, we selected the whole database including the 722 species recorded in the area to perform a rarity analysis (see Leroy *et al.*, 2013) for a presentation of the dataset); second, we restricted our investigations to data on woodland assemblages collected by applying a standardised sampling protocol using pitfall traps to focus on forest-ground spider communities. Then, to limit the influence of environmental heterogeneity and

stand maturity, we selected 56 plots of mesophilic oak-beech-dominated mature forest, resulting in 16 sites distributed across the regional biogeographical province (Table S2). Temporal forest continuity was checked by referring to the Cassini map layers (year 1790) and Napoleonic cadastre (year 1847). We defined ancient forests as forests uninterrupted for at least 220 years, and feral woodlands as forests no more than 80-100 years old. Our dataset included 12 ancient forests (n plots=37) and 4 feral woodlands (n plots=19). In each plot, the local species pool was derived from 3 pitfall traps spaced 10 m apart and all situated in the middle of the ~ 1-ha plot. Finally, our dataset included 5,719 adult individuals belonging to 110 spider species collected in the 16 woodlands from April to June in 2013, 2014 and 2015.

### **Environmental variables**

We considered nine environmental variables to assess the determinants of compositional variation of forest spider communities at the regional scale (see Table S1): geological substrate, forest continuity, site area, latitude, longitude, temperature maximum in 2015, mean annual rainfall, number of hours of solar radiation for the 1997-2006 period, and altitude. These variables describe biogeographical, climatic, historical and broad-scale ecological conditions, and are presumably tightly related to the distribution of ectothermic animals such as spiders (Entling *et al.*, 2007). We compiled them from data from the French National Geographic Institute ([www.geoportail.fr](http://www.geoportail.fr)) and the French weather forecast institute ([www.meteofrance.fr](http://www.meteofrance.fr)).

### **Data analysis**

#### *Sampling effort*

To analyse the dataset robustness, we assessed the completeness of the sites with three richness estimators (Chao2, Jackknife 1, and ICE) using the “fossil” R package (Vavrek and Vavrek, 2012). A completeness index (CI) was obtained for each site by dividing observed richness by richness estimated from estimators (Soberón *et al.*, 2007). Then, we used the average values from the three estimators to calculate CI.

#### *From life-history traits to functional distance between species*

We selected a set of five life-history traits available in the literature to describe the functional features of the 722 species recorded in the regional database (see Table S3 for references). These traits were chosen to obtain a multidimensional representation of functional features of spiders describing the main facets of their ecology: body size (continuous: maximum size of females), guilds (7 categories: ambush hunters, ground hunters, other hunters, sheet web, space web, orb web, wandering web), phenology (4 categories: spring, summer, autumn-winter, eurychron), daily activity (2 categories: surface, vegetation) and stratum utilisation (3 categories: diurnal, nocturnal, both). Body size (log-transformed to reach more symmetric distribution) influences a wide range of ecological and physiological characteristics of a species (e.g., locomotion, space

use, life history) and strongly affects resource use (Brose *et al.*, 2006). Guilds, phenology, stratum utilisation and daily activity are linked to resource partitioning among species and permits to analyse resource-use strategies across different sites. Seventy-seven species whose trait values were not available in the literature (i.e. phenology) were excluded from functional diversity assessments.

To measure functional  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity, we used euclidean-space-based approaches which represent the extent of niche space exploited by communities by simultaneously accounting for several traits. We built a multidimensional functional space based on the trait values of all species recorded within the biogeographical province for which trait data were available (645/722, including all 110 species observed in our dataset of woodland communities). Because several traits were categorical, we performed a principal coordinates analysis (PCoA; with Cailliez's correction) based on a Gower dissimilarity matrix computed on species traits (Villéger *et al.*, 2008). To find the best multidimensional space possible, we used the mean-squared deviation (mSD) criterion that measured how faithfully the initial functional distances (based on trait values) were represented in the final multidimensional PCoA-based space, as recommended by Maire *et al.* (2015). The lower the mean-squared deviation, the higher the quality of the functional space. We thus kept 4 dimensions for the functional space (mSD = 0.008).

*Taxonomic and functional composition of communities: insight into overall  $\beta$ -diversity patterns*

We used several methods to test biogeographical variation of the composition of ground-living spider communities. Firstly, to quantify overall compositional variation within communities, we measured pairwise dissimilarities with Jaccard's index for taxonomic diversity and Jaccard-derived dissimilarities for functional diversity (Villéger *et al.*, 2013). Functional  $\beta$ -diversity is based on the calculation of the ratio between unshared functional space and the total functional space filled by communities in the multidimensional space (Villéger *et al.*, 2013). Secondly, we applied permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) on dissimilarity matrices to check whether assemblages differed according to sites ('site effect'), and identify the main sources of variation by evaluating the share of variance explained by each environmental variable, including temporal forest continuity (Table S1). Then, to visualise the extent of compositional variation and highlight the structure of the species-by-site matrix, we performed non-metric dimensional scaling (NMDS) on taxonomic and functional matrices. Finally, to specifically measure the extent of compositional dissimilarities between ancient and feral woodlands, we partitioned taxonomic and functional  $\beta$ -diversity into strict turnover and nestedness-resultant components (i.e. Jaccard's index = turnover index + nestedness-resultant index), following the frameworks of Baselga (2010) and Villéger *et al.* (2013), respectively. The turnover index was independent of differences in species richness (Leprieur and Oikonomou, 2014), so we strictly focused on species and trait replacements in  $\beta$ -

diversity changes.  $\beta$ -diversity metrics were calculated using the betapart (Baselga and Orme, 2012) and vegan packages in R (Oksanen *et al.*, 2012).

*Taxonomic and functional structures of communities: insight into  $\alpha$ -diversity patterns*

Community structures were first investigated through three taxonomic diversity indices: species richness, species abundance (standardised based on the number of days a trap was active), and Pielou's evenness. To assess the functional structure of each community, we computed multivariate indices of functional diversity that measure functional distances of species from the volume of convex hull intersections in the multidimensional space.

**Table 1** Overview of the functional diversity indices used in the study at the alpha level. While the first two indices analysed functional structure in each local community, FOr and FSpe were measured from the whole pool, i.e. the 645 species included in the functional space.

FD Component	Index	Measurement type	Weighted abundance	Influence of richness
<b>Local communities</b>				
Functional richness	FRic	the volume of multidimensional space occupied by all species in a community within a functional space	No	Yes
Functional divergence	FDiv	the proportion of total abundance supported by species with the most extreme trait values within a community	yes	No
<b>Whole pool</b>				
Functional specialisation	FSpe	the mean distance of a species from the rest of the species pool in a functional space	yes	No
Functional originality	FOr	the isolation of a species in the functional space occupied by a given community	yes	No

Thus, for all 110 species listed in the global species-by-site matrix, species coordinates in the overall multidimensional space were extracted to measure two complementary facets of functional diversity for each assemblage: functional richness (FRic), and functional divergence (FDiv) (Villéger *et al.*, 2008) (see Table 1 for metric details). Furthermore, we estimated the functional redundancy (FR) of each assemblage by using the framework of Bello *et al.* (2007) which measures FR as the difference between species diversity and Rao's quadratic entropy based on their functional dissimilarity.

For both taxonomic and functional  $\alpha$ -diversity, values measured in each assemblage were averaged for the two categories of temporal forest continuity (ancient forest vs. feral woodland). Given the hierarchical structure of our sampling design, we used a linear mixed-effect model (LMM) to test for the effects of temporal forest continuity on continuous taxonomic and functional diversity. Abundance values were log-transformed to improve model fitness. For species richness, which is a discrete variable, we used generalised linear mixed-effect models (GLMM). We used temporal forest continuity as a fixed effect, and defined the hierarchical structure (sampling plots nested within study sites) as a random effect. We used the lme4 package (Bates *et al.*, 2016) for all statistical analyses.

*Taxonomic and functional conservation importance: insight into patterns of rarity, specialisation and originality of spider communities*

Contrary to previous analyses at a local scale, we evaluated the importance of each forest type for conservation using metrics that assessed each assemblage relatively to species pools. Concerning the taxonomic facet, we used the Index of Relative Rarity ( $I_{RR}$ ) of Leroy *et al.* (2012), which assesses the average rarity levels of each assemblage based on rarity weights of species calculated from regional occurrence data (i.e. the 645 species retained for our analyses). We calculated rarity weights for each species based on a method that can be adjusted according to a user-chosen rarity cut-off point relatively to a given scale (Leroy *et al.*, 2012, 2013). This method assigns rare species rarity weights that increase exponentially when their occurrence falls below a rarity cut-off point. We assessed rarity weights relatively to the global regional species pool and chose a standard cut-off point as recommended by the authors (occurrence at which the average proportion of rare species in local assemblages is 25%). The  $I_{RR}$  of a species assemblage was calculated as the average rarity weight of all the species of the assemblage, and subsequently normalised between 0 and 1. We used the "Rarity" package (Leroy, 2013) for these analyses.

Concerning the functional facet, we first used the recent framework proposed by Violle *et al.* (2017) to measure the functional rarity (FRar) of each assemblage. At a regional scale, this index is based on the two main components of species rarity (Violle *et al.* 2017), namely taxonomic restrictedness ( $R_i$ ) and functional uniqueness ( $U_i$ ). We applied the additive framework that combines regional taxonomic restrictedness and

functional uniqueness. Thus, FRar of species  $i$  was estimated as the addition of  $R_i$  and  $U_i$  for each species recorded in the regional dataset. Finally, FRar of species from woodland assemblages were summed and then divided by species richness so that the index depended on rare species proportions but not on species richness.

Finally, we completed the assessment of forest continuity for conservation by assessing functional specialisation (FSpe) and originality (FOri) of communities. We used two multidimensional indices implemented through the framework of Mouillot *et al.* (2013b), which assesses the functional features of each local community in view of the studied pool (i.e. the 110 species recorded in the woodland dataset; see Tab. 3 for metrics details).

Statistical analysis testing the means of each metrics used to characterise the conservation importance in ancient forest and feral woodland followed the same framework as the one used for taxonomic and functional  $\alpha$ -diversity (i.e. LMM, see above). However, FOri and FSpe were log-transformed to improve model fitness. All data analyses were performed using R version 3.3.3 (R Core Team, 2016).

## Results

### Site richness and completeness

On average,  $19.01 \pm 5.57$  (mean  $\pm$  sd) species were sampled per site, ranging from 13 to 47. Database completeness was altogether relatively high – 0.83 –, suggesting satisfactory robustness of our data (Table S4). Completeness of each site was also quite high, with average values ranging from 0.65 to 0.84. Two sites (Rennes, Stangala) displayed lower values, and four others had no estimable values because the number of samples was too low (Bois du Chap, Cranou, Menez, and Sœuvres).

### Biogeographical patterns of taxonomic and functional dissimilarities

Within the regional biogeographical area, pairwise taxonomic dissimilarity of spider assemblages was high, with a mean value of  $0.71 \pm 0.09$  (Table S2). Global taxonomic dissimilarity was similar in ancient forest and feral woodland, with a mean value of  $0.71 \pm 0.1$  and a high contribution of turnover ( $0.62 \pm 0.13$ ). Concerning overall biogeographical functional variation between each plot, pairwise dissimilarities were greater than taxonomic dissimilarities ( $0.79 \pm 0.17$ ). Global functional dissimilarity was higher than global taxonomic dissimilarity in the two forest categories, ( $0.77 \pm 0.19$ ) but with a lower contribution of turnover ( $0.46 \pm 0.26$ ).

### Sources of variation in taxonomic and functional dissimilarity

PERMANOVA results highlighted significant differences in the taxonomic composition of spider communities across the 16 forest sites (Table 2). The “site” factor explained more than half of overall variance in the biogeographical area (52%). When

PERMANOVA was run without the "site" factor, our model built with the nine environmental variables captured 48% of the overall variance of compositional taxonomic variation. In this model, "geological substrate" and "temporal forest continuity" captured around 1/10 of explained variance each (10% and 9%, respectively). Furthermore, the other seven variables captured a relatively low proportion of variance (< 6%; see Table 6 for details).

**Table 2** Summary of the permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) results testing the effects of several biogeographical, historical and ecological variables on the taxonomic and functional composition of spider communities.

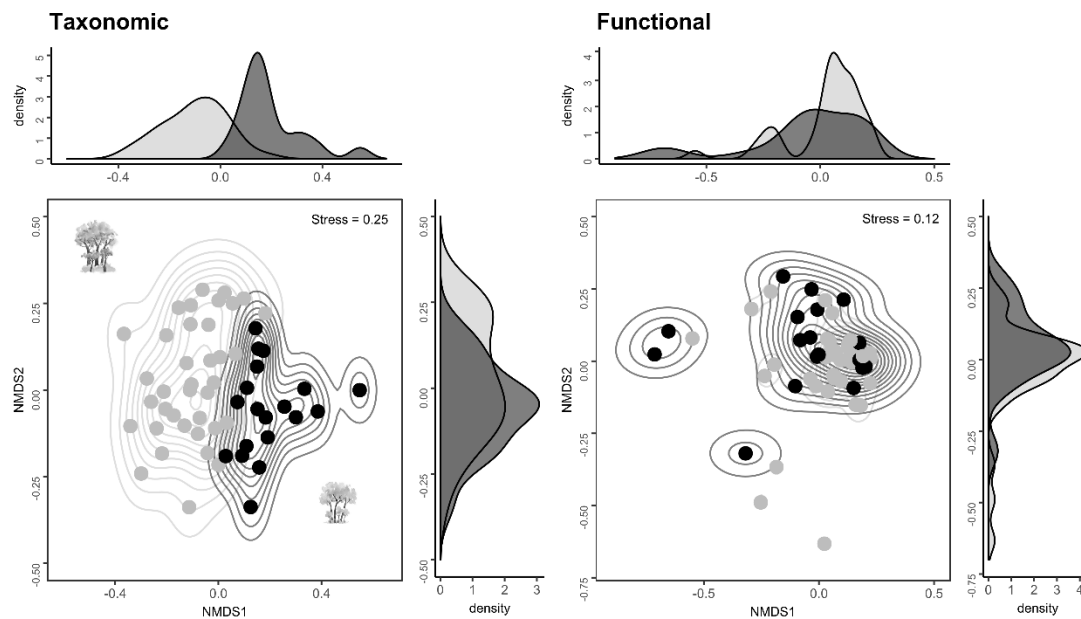
Source of variation	Taxonomic				Functional			
	d.f.	<i>F</i>	Part of variance explained (R <sup>2</sup> )	<i>P</i>	d.f.	<i>F</i>	Part of variance explained (R <sup>2</sup> )	<i>P</i>
<b>Site</b>	15	2.87	0.52	< 0.001	15	1.64	0.38	< 0.001
Residuals	40		0.48		40		0.62	
<b>Overall variables</b>								
Geological substrate	3	2.63	0.10	< 0.001	3	1.50	0.07	< 0.05
Temporal forest continuity	1	7.19	0.09	< 0.001	1	1.78	0.03	< 0.05
Surface [ha]	1	2.92	0.04	< 0.001	1	1.50	0.02	n.s.
Longitude	1	3.34	0.04	< 0.001	1	2.88	0.03	< 0.001
Latitude	1	4.91	0.06	< 0.001	1	3.17	0.05	< 0.001
Temperature maximum 2015 [°]	1	2.07	0.03	< 0.01	1	1.45	0.02	n.s.
Altitude [m]	1	2.11	0.02	< 0.01	1	1.32	0.02	n.s.
Rainfall 1997-2006 [mm]	1	1.64	0.03	< 0.05	1	1.13	0.04	< 0.01
Solar radiation 1997-2006 [hours]	1	1.66	0.02	< 0.05	1	0.94	0.01	n.s.
Residuals	41		0.57		41		0.70	

PERMANOVA analysis applied to functional composition also highlighted significant differences across the 16 forest sites, with 38% of variance explained by the "site" factor. Then, once again, both "geological substrate" and "temporal forest continuity"



had a significant influence on the functional composition of spider communities (7% and 3%, respectively). Finally, concerning the other seven variables, only “longitude”, “latitude” and “rainfall” significantly captured a – little– part of variance (5%, 3% and 4%, respectively).

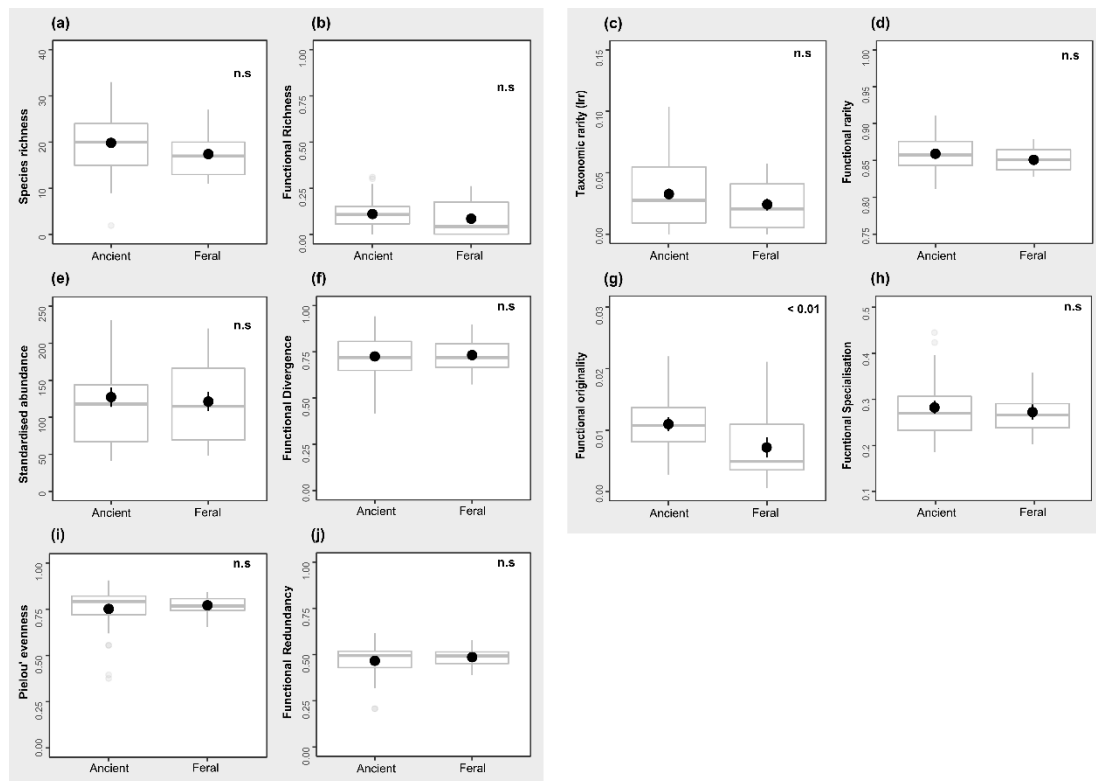
Additionally, NMDS evidenced a strong separation between spider communities of ancient and feral forests that was less clear for the functional facet (Fig. 1).



**Figure 1** Ordination of the taxonomic and functional compositions of spider assemblages by non-metric dimensional scaling (NMDS) for the 56 assemblages. Overlap between spider communities of ancient forests (grey) and feral woodlands (black) is illustrated with one- (top and right of each graph) and two-dimensional kernel density (outer hull for 75%). See Methods for further details on the calculation of these links, and Table 5 for associated results.

### Community structure and conservation importance

The mean values of all the metrics describing community structure at the taxonomic (species richness, standardised abundance, evenness) and functional (functional richness, divergence, redundancy) levels did not differ between ancient forest and feral woodland (Wald’s test;  $p > 0.05$ ). Similarly, the metrics describing community taxonomic ( $I_{RR}$ ) and FRar in the two forest environments did not differ, and nor did functional specialisation (Wald’s test;  $p > 0.05$ ). In contrast, average functional originality of ground-living spider communities was significantly higher in ancient forests than in feral woodlands (Wald’s test = 6.75;  $p = 0.009$ ); Fig. 2).



**Figure 2** Structure, taxonomic and functional  $\alpha$ -diversity of spider communities in ancient forests (n=37) and feral woodlands (n=19) (a, b, e, f, i, j), and composite view of conservation importance of spider communities of ancient forests and feral woodlands combining taxonomic indicators (c) and functional metrics (d,g,h). Graphs show boxplots and means  $\pm$  standard errors. See methods for further details on the calculation of these indices.

## Discussion

Our study provides new insights into the ecological specificity of ancient and feral forests by comparing taxonomic and functional  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity of ground-living spider assemblages at a regional biogeographical scale. We obtained three main findings: (i) taxonomic and functional composition of spider communities greatly varied within the biogeographical area although we expected biotic homogeneity at a regional scale, (ii) it strongly differed between ancient and feral forests, and (iii) community structure and conservation importance of the two forest categories did not reveal significant differences, except for functional originality.

### Compositional specificity of forest sites within the regional biogeographical area

We found strong site-to-site variations ( $\beta$ -diversity) of taxonomic and functional composition among the forests studied within the regional biogeographical area (Jaccard dissimilarities  $> 0.7$ , Table S5). These differences were strongly linked to site identity (see PERMANOVA results; Table 2). This result suggests that each forest site

harboured a specific composition of ground-living spider communities, and original, distinct combinations of species and life-history traits. While compositional variability within biogeographical regions has already been evidenced for several groups of forest arthropods (see Gossner *et al.*, 2014), our study demonstrates it at the taxonomic and functional levels for the first time.

Temporal forest continuity appears as one of the major factors leading to  $\beta$ -diversity among spider communities. However, other biogeographical and climatic characteristics of the sites also significantly influenced global dissimilarity (Table 2). These patterns may clearly be at least partly explained by the biogeographical distribution of species historically shaped by macroevolutionary contingencies, as suggested by the influence of latitude and longitude on dissimilarity across sites. However, the other variables suggest the influence of more deterministic factors. We found that the main source of taxonomic and functional  $\beta$ -diversity was geological substrate. Thus, although we restricted our investigations to one forest type (i.e. oak- and beech-dominated woodlands), this finding may suggest that our dataset included contrasting vegetation types and physiognomies linked to geological substrates and, as a corollary, distinct spider communities. Plant community composition indeed strongly influences arthropod assemblages, including predators, because of numerous causal factors (e.g. vegetation structure, predator-prey interactions, microclimatic conditions) that affect invertebrate distribution (Schaffers *et al.*, 2008). Likewise, the other main sources of  $\beta$ -diversity were geographical differences in parameters such as rainfall, temperature or solar radiation; these were expected because niche properties of spiders are mainly conditioned by a few abiotic factors strongly linked to climatic conditions, namely shading and moisture (Entling *et al.*, 2007). These environmental variations therefore lead to a significant biotic turnover among forest sites. The surface area of sites also captured a significant part of the variance of taxonomic dissimilarities, suggesting that site periphery influenced species composition. Landscape structure influences the composition of spider assemblages because it drives the availability of surrounding habitat sources (Öberg *et al.*, 2007) and edge habitats (Pearce *et al.*, 2005). More specifically, smaller forest patches could be occupied by open-habitat specialist spiders absent in large forests because their high edge-to-area ratio favours an edge effect and individual moving (Gallé, 2008).

Beyond these significant relationships between  $\beta$ -diversity and site broad-scale ecological characteristics, a large part of overall taxonomic and functional  $\beta$ -diversity remained unexplained (52% and 65% of total variance, respectively). A first explanation could be linked to fine-scale ecological parameters that we did not evaluate, and which could lead to environmental heterogeneity of forest biota. Several factors can affect spider community composition, such as vegetation structure, litter architecture, or abiotic conditions such as solar radiation, soil moisture, soil type, organic matter content, pH, fertility, as well as management practices (see Schaffers *et al.*, 2008, Prieto-Benítez and Méndez, 2011). A second explanation may arise from

stochastic processes such as probabilistic colonisation (Mallis and Hurd, 2005) or historical contingencies. The ranking and timing of species immigration during colonisation processes, known as priority effects, can affect local occurrence and abundance and generate various patterns of species composition (Fukami, 2015). Finally, temporal fluctuations of the abundance of spider populations affect their detectability and may also influence the geographical patterns observed in species composition (Gossner *et al.*, 2014).

### **Trees do not make forests: major compositional differences between feral and ancient forests**

Our findings provide one of the first empirical pieces of evidence that taxonomic and functional composition of ground-living spider communities significantly differed between ancient and feral forests. More precisely, 70% of species composition and 77% of functional composition shifted between ancient forest and feral woodland (Table S5). However, when variation in species richness was controlled by focusing on the contribution of turnover (87% and 59%, respectively), taxonomic shifts appeared stronger than functional shifts. This suggests that species replacement did not systematically lead to a shift in functional composition, probably because of trait redundancy in spider communities inhabiting forest environments.

These results are consistent with our expectations that forest continuity leads to ecological differences between woodlands and in turn generates various compositional patterns by affecting spider niche properties, as suggested by shifts in functional composition. Yet, it is now well known that secondary woodlands ecologically differ from ancient forests (see the review by Hermy and Verheyen, 2007). These ecological differences are mainly due to agricultural legacies that may sometimes strongly and lastingly impact soil properties such as pH, organic matter, carbon/nitrogen/phosphate contents, and in turn pedofauna and vegetation composition (Dupouey *et al.*, 2002a; Flinn and Marks, 2007). Changes in soil physicochemical properties and associated food webs (i.e. brown and green food webs) in turn affect upper trophic levels such as arthropod predators by influencing local microclimates, habitat structure or prey availability (Pearce and Venier, 2006; Ziesche and Roth, 2008). As a consequence, given the strong attachment of forest specialist arthropods to micro-habitats and physical conditions of woodlands (i.e. moisture and shadow), their potential establishment in recent re-growth forests needs time (Bowen *et al.*, 2007; Spake *et al.*, 2015). Otherwise, these patterns may also result from the temporary maintenance of species attached to earlier successional stages in feral woodlands that could modify their composition as compared to ancient forests. Moreover, temporal continuity could interact with stand maturity and cause variations in species composition (Janssen *et al.*, 2017). Thus, although we carefully selected forest plots with similar maturity, a few compositional differences may have been related to structural attributes such as dead-wood material or litter complexity, which also influence spider distribution (Bultman *et al.*, 1982; Buddle, 2001). Future investigations should account for this distinction and refine our

understanding of the influence of forest continuity on spider community structuring. Finally, some of these compositional differences may not be linked to deterministic factors: as predicted by the theory of community assembly, stochastic forces such as dispersal and historical contingency (e.g. priority effects) or neutral processes such as ecological drift may interact with environmental filtering and biotic interactions to shape communities and partly result in unpredictable assemblages (Chase, 2003; Fukami, 2015).

### **Trees make forests: convergence of community structures between feral and ancient forests**

Despite differences in taxonomic and functional composition, community structure and conservation importance were similar in the two forest types. A first consequence is that the degrees of functionality ensured by spider communities in both ancient and feral woodlands were highly similar. Thus, unchanged species / functional richness suggest that niche sizes (i.e. the volumes of functional space) exploited by spider communities were identical (Fig. 2a-b). Furthermore, the consistency of abundance values and the high values of Pielou's evenness index suggest that ecological niches were exploited with the same intensity, i.e. species shared available resources similarly in ancient and feral woodlands (Fig. 2e-i). The lack of differences in functional divergence shows that the degrees of niche differentiation in the communities were also similar (Fig. 2f) (Villéger *et al.*, 2008; Mouchet *et al.*, 2010). Additionally, the same levels of functional redundancy suggest that spider species performed similar functions in the two forest types and were therefore interchangeable, with little impact on ecosystem processes (Fonseca and Ganade, 2001). The low  $I_{RR}$  values revealed that the communities of the ancient and feral massifs were dominated by species otherwise widespread in western France. Moreover, ancient forests did not harbour communities with rarer functional features than feral woodlands relatively to the regional area (Fig. 2c-d). Similarly, functional specialisation of forest spider communities (assessed from forest assemblages for rarity metrics, not from the overall regional pool) did not differ over time, suggesting similar widths of the ecological niches exploited by spiders in all forest environments (Fig. 2h). Previous studies investigating biodiversity responses to farmland abandonment found that fauna taxonomic structure in secondary forest could rapidly resemble fauna taxonomic structure of ancient forest (Bowen *et al.*, 2007; Spake *et al.*, 2015). More precisely, no difference in  $\alpha$ -diversity between ancient and feral woodlands was found in communities of ground-living beetles (Assmann, 1999) and spiders (Hurd and Fagan, 1992) in temperate ecosystems. By highlighting similar trends with functional metrics, our results are in line with pioneer research showing that feral woodlands can spontaneously recover forest fauna weakly impeded by dispersal constraints, including many arthropod groups (Nordén *et al.*, 2014; Queiroz *et al.*, 2014).

In contrast with these similarities between the two forest types, we evidenced that ancient forests harbour functionally more original assemblages, with more isolated

species within the pool of forest spider communities (Fig. 2g). Compared to FRar, which is also linked to regional uniqueness of species functional features, our measurements of functional originality accounted for abundance values and were assessed solely for forest communities. Our results show that ancient forest communities harboured greater populations of spider species displaying the rarest combinations of life-history traits in the forest environments of the regional area. These findings provide functional perspectives to previous works highlighting the high conservation values of ancient forests because they can preserve highly stenoeuous and relict species (Assmann, 1999; Buse, 2012).

As completeness values were lower in feral woodland than in ancient forest, a larger sample would be preferable to confirm our findings, even if our values were relatively high. Beyond these methodological considerations, these results suggest the presence of a structural signature of the sylvatic state on  $\alpha$ -diversity. Forest floor resources are relatively homogeneous (e.g. litter and dead-wood fauna), so that diversification of ecological niches and associated species is not favoured. Thus, the structure of forest-ground arthropod communities may be shaped by deterministic forces such as abiotic factors, whereas its composition may be more stochastic because of probabilistic dispersal and priority effects.

### Concluding remarks

Spontaneous rewilding can represent an important strategy to conserve biodiversity, but the interest of secondary woodlands for recovering forest fauna communities is still poorly known. The present study shows that temporal forest continuity represents, in view of spider communities, one of the major factors shaping biodiversity at a regional biogeographical scale. Combined with broad-scale ecological factors, this temporal continuity contributes to generate original assemblages carrying unique combinations of species traits in each forest site. In a conservation perspective, this is a major result because it demonstrates that each forest, whether ancient or feral, is not equivalent and contributes to regional biodiversity. Thus, our results suggest that ground-living spider communities of ancient forests are irreplaceable because of their compositional uniqueness and high functional originality. However, by showing that communities with structural and functional profiles very similar to those of ancient forests can be recovered within a century, our results also highlight the promising conservation role possibly played by secondary woodlands in times of global land-use changes.

### Acknowledgements

This work was supported by the 'Région Bretagne', 'Conseil départemental des Côtes d'Armor', 'Conseil départemental Finistère', 'Conseil départemental d'Ille et Vilaine', 'Conseil départemental du Morbihan' and 'Communauté de communes de Plouha-Lanvollon' for technical and financial support. Moreover, we also would like to thank the military camp of St-Cyr-Coëtquidan and especially Alexandra Baudart and Sébastien

Gautier (ONCFS) as well as Nicolas Le Deuff, Guy Le Reste (ONF) and David Rolland (FDC 22) for their help in acquiring data. We are also very grateful to the many colleagues and friends who helped in the preparation, analysis and treatment of data: Bernard Clément, Pierre Devogel, Jean-Paul Lechapt, Régis Morel, Margot Morin, Melaine Roullaud and Manon Simoneau. We are also very grateful to Diane Morel for several drawings included in figures.

### **References**

All references were compiled at the end of the manuscript.

## Supplementary material

**Table S1** Environmental variables used to describe sites and plots.

Environmental variable	Type	Description and units
Geological substrate	Qualitative	[4] Granite rock ; Sandstone ; Schist ; Volcanic rock
Temporal continuity forest	Qualitative	[2] Ancient [>150years] ; Feral [60-70 years]
Area of sites	Quantitative	ha
Latitude	Quantitative	Coordinates
Longitude	Quantitative	Coordinates
Temperature maximum 2015	Quantitative	Degrees Celsius (2015)
Rainfall 1997-2006	Quantitative	Annual mean (mm)
Solar radiation 1997-2006	Quantitative	No hours per year
Altitude	Quantitative	m



**Table S2** Summary of forest description according to variables assessed at the site scale.

Sites	No of plots	Geological substrate	Distance to coast (Km)	Continuity	Area (ha)	Altitude (m)
Avaugour	6	Granite rock	23	Ancient	1100	169
Beaumanoir	3	Volcanic rock	20	Ancient	300	214
Beffou	5	Volcanic rock	21	Ancient	630	248
Bois du Chap	2	Sandstone	14	Ancient	40	91
Coat an noz	3	Volcanic rock	23	Ancient	1900	215
Coetquidan	6	Sandstone	57	Feral	4000	97
Corbières	3	Sandstone	55	Ancient	630	101
Cranou	2	Sandstone	10	Ancient	1300	206
Kério	6	Volcanic rock	9	Feral	200	94
Lorges	3	Schist	21	Ancient	2000	215
Menez	1	Sandstone	15	Ancient	10	310
Rennes	3	Schist	49	Ancient	3000	58
Sal	4	Granite rock	7	Feral	52	32
Soeuvres	2	Schist	61	Ancient	115	54
Stangala	3	Granite rock	19	Feral	57	59
Tremelin	4	Granite rock	18	Ancient	144	72

**Table S3** References used to inform trait categories.

Body size	Guilds	Phenology	Daily activity	Stratum utilisation
Roberts (1995)	Cardoso <i>et al.</i> , (2011)	Harvey <i>et al.</i> , (2002)	Cardoso <i>et al.</i> , (2011)	Harvey <i>et al.</i> , (2002)

Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R. and Coddington, J.A. (2011) Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders (ed M Somers). *PLoS ONE*, **6**, e21710.

Harvey, P.R., Nellist, D.R. and Telfer, M.G. (2002) *Provisional Atlas of British Spiders (Arachnida, Araneae)*, Biological Records Center. Huntington, UK.

Roberts, M.J. (1995) *Spiders of Britain and Northern Europe*. HarperCollins, London; New York.

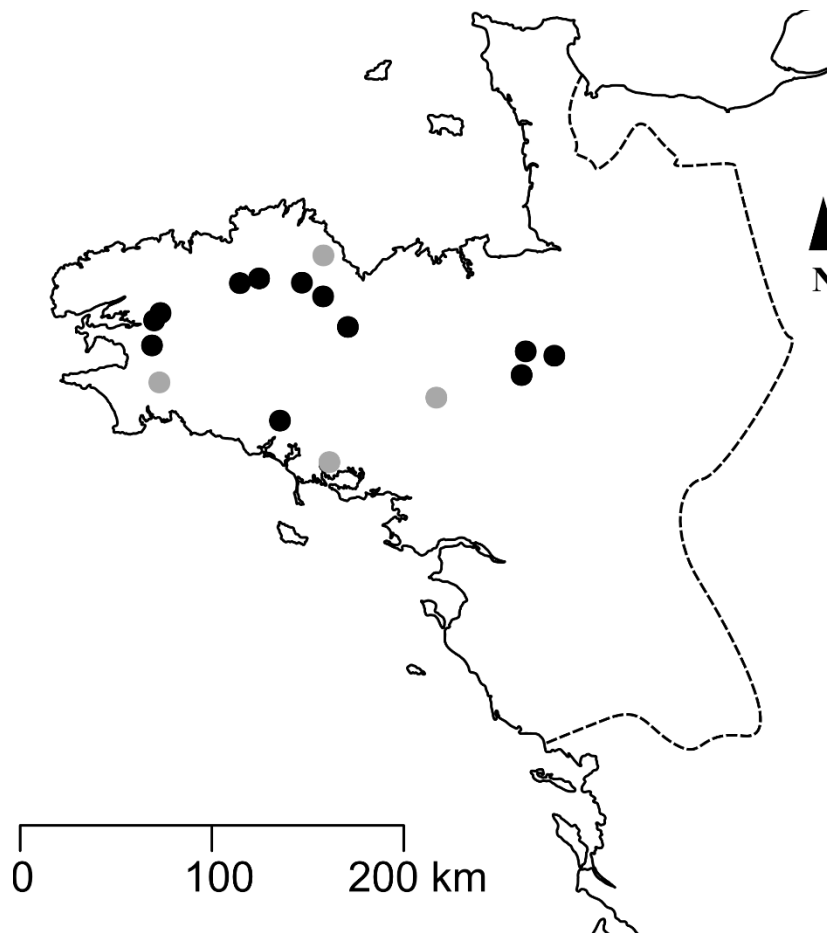
**Table S4** Completeness and species richness of each site of the database. Completeness is the ratio between observed and estimated richness (Soberón *et al.*, 2007). For each site, completeness was based on three estimators (Chao2, Jackknife 1 and ICE). Values are means  $\pm$  standard deviations, with 95% confidence intervals in brackets. Specifically for species richness, values are means  $\pm$  standard errors.

	No of plots	Total richness	Mean species richness $\pm$ sd	Completeness index
Database	56	110	19.02 $\pm$ 5.57	0.83
Feral woodlands	19	71	17.42 $\pm$ 4.87	0.64
Coetquidan	6	32	16 $\pm$ 2.83	0.83
Kério	6	38	17.33 $\pm$ 3.93	0.77
Stangala	3	21	12 $\pm$ 1	0.66
Sal	4	41	23.75 $\pm$ 3.95	0.78
Ancient forests	37	101	19.84 $\pm$ 5.8	0.78
Avaugour	6	28	13.33 $\pm$ 2.58	0.84
Beaumanoir	3	29	19.67 $\pm$ 1.53	0.80
Beffou	5	45	21.8 $\pm$ 4.21	0.79
Bois du Chap	2	19	-	-
Coat an noz	3	32	21.33 $\pm$ 7.51	0.73
Corbières	3	37	21.33 $\pm$ 2.31	0.70
Cranou	2	46	-	-
Lorges	3	24	16 $\pm$ 1	0.77
Menez	1	13	-	-
Rennes	3	49	28 $\pm$ 4.58	0.65
Soeuvres	2	33	-	-
Tremelin	4	40	22 $\pm$ 6.06	0.82

**Table S5** Summary of taxonomic and functional pairwise dissimilarities ( $\beta$ -diversity) between ancient and feral woodlands, and contribution of turnover to dissimilarities. Values are means  $\pm$  standard deviations, with 95% confidence intervals in brackets.

	Taxonomic	Functional
$\beta$ -diversity in ancient vs. feral woodlands		
Global ancient vs. feral	0.71 $\pm$ 0.1 [0.70 - 0.72]	0.77 $\pm$ 0.19 [0.75 - 0.79]
Contribution of turnover	0.62 $\pm$ 0.13 [0.61 - 0.63]	0.46 $\pm$ 0.26 [0.44 - 0.48]

**Fig. S1** Map of the 16 study sites in the west of France. See Table S2 for details of environmental features of each site and the specific sample design. Ancient forests are shown in black, and feral woodlands in grey.





## Chapitre 6 (Article 4)

# Diversités fonctionnelle, phylogénétique & capacités de résilience des boisements féraux



*Les communautés herbacées des boisements féraux, des assemblages paucispécifiques ?*  
L.MOREL, Kério (22), Juillet 2015.



## Secondary rewilded woodlands conserve high taxonomic, functional and phylogenetic diversity of understorey plants forest communities

Loïs Morel, Vincent Jung, Bernard Clément, Annik Schnitzler and Frédéric Ysnel

**Keywords** ancient forest, conservation importance, farmland abandonment, functional redundancy, land-use history, response diversity, resilience, temporal forest continuity

### Summary

1. Spontaneous rewilding is increasingly recognized as a promising tool to counterbalance biodiversity loss and recover native forest-based ecosystem services. In this perspective, a key question rarely assessed is the extent to which functional and phylogenetic diversity - two relevant proxies of assembly processes and ecosystem functioning - may recover in secondary woodlands. Considering these facets would help to focused conservation issues on ecological niche and evolutionary history of communities rather on species identity as it is commonly practiced.
2. Here, we compared understory plant communities of secondary woodlands (80-100 years) with those of ancient forests (uninterrupted forests for at least 220 years) in a farmland abandonment hotspot in Western Europe. We combined taxonomic, functional and phylogenetic diversity metrics to detect potential differences in community composition, structure (richness, divergence), conservation importance (functional originality and specialisation, evolutionary distinctiveness) and resilience (functional redundancy, response diversity) between secondary and ancient forests.
3. First, our findings showed that secondary woodlands have a higher taxonomic, functional and phylogenetic richness and a higher evolutionary distinctiveness than ancient forests. On the opposite, functional and phylogenetic divergences were higher in ancient forests. Combined with null models, most of these metrics assessed for both forest categories displayed values significantly different comparing to random expectations, except for functional richness in secondary woodlands and phylogenetic richness in ancient forests. Secondly, we did not find any significant differences of functional specialisation, originality, redundancy and response diversity between secondary and ancient forests. Finally, concerning composition, our results showed that ancient and secondary forests exhibit communities clearly distinct, especially regarding



taxonomic and phylogenetic facets. However, overall functional composition remains similar, despite significant shift of site-to-site  $\beta$ -diversity.

4. *Synthesis and applications.* This study is one of the first showing empirical evidence that secondary woodlands may recovered spontaneously plants communities highly diverse not only regarding species richness, but also with regard to functional and phylogenetic facets. Combining with the evidence that their functional composition, conservation importance and resilience capabilities are very similar to those of ancient forests, our findings highlight the crucial role that spontaneous rewilding can play in conserving or restoring forest's biodiversity and ecosystems functioning.

## Introduction

Study of historical land use legacies on ecological communities and secondary ecosystems (i.e. modified by past human land uses) has a long history in ecology and conservation science (Foster *et al.*, 2003). In the 19th century, Henry D. Thoreau, the great thinker and pioneer of nature conservation, already questioned the history of vegetation by seeking to understand how activities from the Amerindians and the American pioneers had modified and reshaped the historical ecosystems of New England (Foster, 2002). Almost 150 years after, considering the growing trend of farmland abandonment in developed country, understanding how land use history influences the structuring of ecological communities and the future of secondary ecosystems has become increasingly important from a conservation, restoration and a social perspective (Cramer, Hobbs and Standish 2008; Queiroz *et al.* 2014; Pereira and Navarro 2015). Besides, in this context, spontaneous rewilding and forest recovering are increasingly seen as a promising opportunity to restore native forest ecosystem services and reverse or mitigate massive forest and biodiversity losses (Proença, Honrado and Pereira 2012; Pereira and Navarro 2015).

Considerable efforts over the last decades has been deployed to pinpoint the ecological differences of plants communities between secondary woodlands (i.e. post-agricultural woodlands emerging spontaneously by a secondary succession process) and ancient forests (i.e. uninterrupted forests for the last 150-400 years, *sensu* (Hermy *et al.*, 1999) and to improve our understanding of mechanisms underlying such patterns. Most studies have provided evidences that temporal forest continuity (i.e. a forest state uninterrupted) strongly influence the taxonomic structure and composition (so-called  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity) of forest plants communities as well as the distribution of life-history traits, because of recruitment and dispersal limitations (Flinn and Vellend 2005; Hermy and Verheyen 2007). Thus, with varying degrees of intensity depending on localities or historical land uses, secondary woodlands are distinguished from ancient forests by a lack or low frequency of typical stenoceous forested species, mainly

characterized by low dispersal capacities (large seeds, low fecundity, unassisted dispersal (Verheyen *et al.*, 2003; Kimberley *et al.*, 2013). As a consequence, spontaneous rewilding resulting from farmland abandonment are often perceived negatively, especially in Europe where secondary woodlands are established on agroecosystems that have a great socio-cultural value (Queiroz *et al.*, 2014; Schnitzler, 2014).

On another hand, responses of other biodiversity facets, such as functional (FD) and phylogenetic (PD) diversity, remains a key knowledge gap to address to understand ecological consequences of farmland abandonment, especially in temperate biomes where it is now a massive phenomenon. Yet, by accounting for ecological differences among species, FD and PD allow to integrate biodiversity researches into the context of assembly processes and ecosystems functioning (Cadotte, Carscadden and Mirotnick 2011). For these reasons, FD and PD has great potential to improve conservation management actions aiming to restore and/or conserve ecosystems functioning (Cadotte, 2011).

Applying FD approaches into studies focusing on temporal forest continuity allows exploring the extent to which secondary woodlands support communities functionally distinct and more or less diverse to those of ancient forests and, in turn, have different ecosystems properties and services. Given this perspective, the use of multidimensional indices (i.e. multi-traits) is increasingly generalized because they capture a more comprehensive picture of ecosystem multifunctionality than individual trait-based approaches (Standish *et al.*, 2014). These indices allow to explore diversity components that reflect niches structures occupied by communities such as their size, complementarity and degree of specialisation or originality (Pavoine and Bonsall, 2011; Mouillot *et al.*, 2013b). Indeed, recent developments of trait-based ecology have demonstrated that functional originality, specialisation and rarity were important features to account for the ecology of outliers in conservation studies (Mouillot *et al.*, 2013b; Violle *et al.*, 2017): focusing on the conservation of functional diversity and rarity optimises biological feature preservation and decreases the probability of losing ecosystem functions (Mouillot *et al.*, 2013a; Leitão *et al.*, 2016). In addition, some others FD's indices, namely functional redundancy (FR) and response diversity (RD), are particularly relevant features to explore ecological resilience of ecosystems (Mori *et al.*, 2013; Standish *et al.*, 2014; Angeler and Allen, 2016), i.e. the amount of change needed to change an ecosystem from one set of processes and structures to a different set of processes and structures (Holling, 1973). FR, which refers to the number of species contributing to an ecosystem function, provides a powerful estimation of the community functional stability by indicating the extent to which the ecological functions are insured by multiple species. RD gives insight into the resilience of communities by measuring how functionally similar species response differently to disturbance (Elmqvist *et al.*, 2003). On the other hand, PD provides useful information to highlight the intrinsic conservation value of sites: it focuses on the proportion of

evolutionary history conserved within given ecological communities (Winter *et al.*, 2013).

In the present study, we used field data collected in one of the main hotspot of farmland abandonment in EU (Renwick *et al.*, 2013), namely the Armorican massif (western France), to assess how temporal forest continuity reshaped the taxonomic, functional and phylogenetic diversity of forest herbaceous plants communities. We investigated the extent to which alpha ( $\alpha$ ), beta ( $\beta$ ) and gamma ( $\gamma$ ) diversities of plants communities may recover in recent secondary woodlands (80-100 years) compared to ancient forests (uninterrupted forests for at least 220 years). More specifically, to detect potential differences of community structure, conservation importance and the functional resilience between secondary and ancient forests, we used several indices to assess (i) the main components of FD/PD' facets (richness, divergence), (ii) functional and phylogenetic distinctiveness as well as (iii) functional redundancy and responses diversity of the herbaceous forest plants communities.

## Material and methods

### Study sites and sampling effort

The study was conducted in different forest types in the Armorican Massif, western France (Fig. S1). To limit the influence of environmental heterogeneity and stand maturity, we selected 36 plots of mesophilic oak-beech dominated mature forests within the biogeographical province studied (Table S1). The verification of temporal forest continuity was carried out with the Cassini map layers (year 1790) and Napoleonic cadastre (year 1847). We defined ancient forests as uninterrupted forests for at least 220 years, and secondary woodlands as forests not older than 80-100 years. Our dataset included 6 ancient forests ( $n$  plots=24) and 2 secondary woodlands ( $n$  plots=12).

Vegetation composition of the understory (below 2 meters and including woody species) was analysed during June-July 2014 and 2015. The percent cover of each vascular plant species (101 in total) was recorded within 10 x 5m plots. Plots were at least 100 meters away from the nearest forest edge to minimize edge effects.

Several descriptors were used to characterise the habitat structure and the ecological conditions of the selected plots (Table S2). The variables describing habitat structure (canopy cover, basal area and DBH of the five largest trees) recorded no differences between secondary and ancient forests. On another hand, Ellenberg indicator values (EIV) showed that soils under secondary woodlands have significantly higher pH and nutrient concentration and less light than those under ancient forests (Table S2), which is consistent with previous studies investigating environmental conditions in post-agricultural woodlands (Koerner *et al.* 1997).

### Functional traits and phylogeny

We selected a set of nine functional traits from the LEDA database (Kleyer *et al.*, 2008) (Table S3). These traits were chosen to obtain a multidimensional representation of plant functional variability related to resource acquisition, competitive capacities, dispersal abilities, and regenerative strategies. We specifically selected (i) two vegetative traits linked to the leaf economic spectrum and associated to competitive abilities, resource use and allocation strategy (SLA, LDMC), (ii) four regenerative and dispersal traits (Dispersal syndrome, Pollination, Seed mass and Start of flowering), and (iii) three integrative traits of plant statues considering global life-history strategies (Height, Life span and Life form). Besides, these traits may be viewed as both responses and effects traits (Table S3). Concerning continuous data, all traits values available were averaged per species. Missing trait values (2.1% of the data) were estimated using Multivariate Imputation by Chained Equation (MICE), a procedure that efficiently predicts mean matching from observed life-history trait values (Penone *et al.*, 2014). Prior to analyses, continuous traits were log-transformed to make their distribution more symmetric and reduce variance between traits. We tested correlation between traits to reduce redundant information but given results – correlations were lower than 0.7 (Fig. S2) – we kept the nine traits to perform analyses.

To assess phylogenetic diversity, we used the global supertree of Zanne *et al.* (2014). Among the 101 species we collected, 99 (98%) species were included in (Zanne *et al.*, 2014). We added the two missing species in the global tree at the genus level by creating polytomies which remained at the genus level.

### Data analysis

#### *Taxonomic, functional and phylogenetic $\alpha$ -diversity*

We used species richness as an indicator of taxonomic diversity. For functional analyses, we selected multivariate indices, namely 'Functional Richness' (FRic) and 'Functional Divergence' (FDiv) that measure functional dissimilarities of communities within a multidimensional space (Villéger *et al.*, 2008). Several traits were categorical, so we performed a PCoA based on a Gower dissimilarity matrix computed on species traits. To find the best multidimensional space possible, we used the mean squared deviation (mSD) criterion which measured how the initial functional distances (based on trait values) were accurately represented in the final multidimensional PCoA-based space, as recommended by Maire *et al.* (2015). The lower the mean squared deviation is, higher the quality of the functional space is. We kept three dimensions for the functional space (mSD = 0.008). For phylogenetic structure analysis, we selected indices recommended by Tucker *et al.* (2016), namely 'phylogenetic diversity' (PD) for richness and 'mean pairwise distance' (MPD) for divergence. See Table 1 for details of metrics.

Furthermore, we compared these indices to null models to test whether the functional and phylogenetic structures differed from random expectations. Used together, these indices of richness and divergence provide good power to discriminate assembly processes (Mason *et al.*, 2013). Specifically, random communities (n=999) were generated by shuffling species labels across functional matrix or the phylogenetic dendrogram pool. This approach maintains the species richness of each community but makes the identities of those species random with regards to the whole pool. The standardized effect sizes (SES) was used to measure the difference between observed values and null expectations:  $SES = (FD_{obs} - \text{mean}(FD_{null})) / SD_{null}$ . Positive SES values indicate functional or phylogenetic overdispersion, whereas negative values indicate clustering. Null values (i.e. showing no difference with null distribution) indicate random patterns of assembly.

Values of  $\alpha$ -diversities measured of each assemblage were averaged for the two forest categories. Given the hierarchical structure of our sampling design, we used a linear mixed effects models (LMMs) to test for the effects of forest category on continuous responses variables. We used the forest category as fixed effect and defined the hierarchical structure (sampling plots nested within study sites) as random effect. Species richness was log-transformed to improve the fitness of models after a first test with generalized linear mixed effects models (GLMMs). We used Wilcoxon's signed-rank test to analyse the statistical significance of average functional and phylogenetic  $\alpha$ -diversity as compared to the null model.

#### *Functional and phylogenetic conservation importance and resilience*

Contrary to previous analyses focusing at local scale, the metrics used to evaluate the conservation importance and resilience of both forest categories, assessed each assemblage compared to species pool (i.e. the overall species recorded within the 36 plots).

First, we assessed the conservation importance of plants communities by selecting metrics which focused on the degree of specialisation and uniqueness/distinctiveness of functional/phylogenetic features of communities. Thus, we calculated functional specialisation (FSpe), functional originality (FOri) and evolutionary distinctiveness (ED) of each assemblage (see Table 1 for details of the metrics).

Second, we assessed the community stability and resilience of plants communities by calculating the functional redundancy (FR) and the response diversity (RD) of each assemblage. Traditionally, to assessed respectively RD and FR, species are distinguished into functional responses and effects groups (Laliberté *et al.*, 2010). However, in our case, we included all selected traits into both analyses because all of them can represent key plant responses to the environment as well as key plant effects on ecosystem processes and services (Table S3).

**Table 1** Overview of the functional and phylogenetic diversity indices used in the study at  $\alpha$ -level. Richness indicates whether indices are sensitive on species richness.

Measure	Type of measurement	Abundance weighted	Richness	Reference
<b>Richness</b>				
Functional richness (FRic)	volume of multidimensional space occupied by all species in a community within the functional space	No	Yes	Villéger <i>et al.</i> 2008
Faith's Phylogenetic Diversity (PD)	sum of the total phylogenetic branch lengths for all species within a community	No	Yes	Faith 1992
<b>Divergence</b>				
Functional divergence (FDiv)	proportion of total abundance supported by species with the most extreme trait values within a community	Yes	No	Villéger <i>et al.</i> 2008
Mean Pairwise Distances (MPD)	mean pairwise distances separating taxa in a community	Yes	No	Webb 2000
<b>Conservation importance</b>				
Functional specialization (FSpe)	mean distance of species of a community from the centroid of the overall functional space.	Yes	No	Mouillot <i>et al.</i> , 2013b
Functional originality (FOri)	mean distance of species of a community and between its nearest neighbours within the overall functional space.	Yes	No	Mouillot <i>et al.</i> , 2013b
Evolutionary distinctiveness (ED)	the sum of branch lengths between all nodes from the tip to the root, divided by the number of species subtending each branch	Yes	No	Isaac <i>et al.</i> 2007
<b>Resilience</b>				
Functional redundancy (FR)	difference between species diversity and Rao's quadratic entropy based on their functional dissimilarity	Yes	Yes	Bello <i>et al.</i> 2007
Responses diversity (RD)	the number of response traits present in a community that are adapted to dealing with various perturbations	No	Yes	Elmqvist, 2003

To calculate RD, we divided the species pool into functional groups to measure changes in species responses to environmental changes (Elmqvist *et al.*, 2003). Because it is no rationale to represent functional relatedness between species using a dendrogram (i.e.

assuming hierarchical differences), we used the  $k$ -means methods (MacQueen 1967) to partitioning functional groups within the functional space built previously. The appropriate number of clusters was determined using the Gap statistic (Tibshirani *et al.*, 2001). Thus, this process which allows avoiding a subjective delimitation of groups yielded nine functional groups (Figs S3-S4.). Then, we calculated the mean functional dispersion (FDis) in each sampled community within the nine functional groups (Laliberté *et al.*, 2010). See Table 1 for details of metrics.

Statistical analysis testing differences means of each metrics used to characterise conservation importance and resilience between ancient forests and secondary woodlands followed the same framework than those used for richness and divergence components (i.e. LMMs, see above).

#### *Taxonomic, functional and phylogenetic $\beta$ -diversity*

We used several methods to assess  $\beta$ -diversities of plants communities between ancient forests and secondary woodlands. Firstly, to quantify the overall compositional variation within communities, we measured pairwise dissimilarities with Jaccard's index (taxonomic) and Jaccard-derived dissimilarities for functional and phylogenetic facets (Baselga and Orme, 2012). Secondly, we applied permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) on dissimilarities matrices to evaluate whether assemblages differed between ancient forests and secondary woodlands. Third, principal coordinate analyses (PCoA) were used to visualise the overall  $\beta$ -diversities. To interpret patterns exhibited by PCoA analysis and assess the strength of gradients described by axis, the environmental variables (Table S2) was fitted onto ordinations. The significance of the explanatory power of the gradient in each case was evaluated with a Monte-Carlo randomization test (9999 permutations) and the strength links with ordinations were given by the squared correlation coefficient. Fourth, specifically to measure the extent of compositional' dissimilarities between forests categories,  $\beta$ -diversities were partitioned into strict turnover and nestedness-resultant components (see Baselga and Orme 2012). The turnover index is here independent from differences in species richness (Leprieur and Oikonomou, 2014) and thus allows to strictly focused on species and trait replacements comprised within changes of  $\beta$ -diversity.

Finally, to quantify site-to-site  $\beta$ -diversities within each stage, we used  $\beta$ -dispersion that measure distance of communities from centroid in a multivariate space (Anderson, Ellingsen and McArdle 2006). The significance of difference in the median distance was evaluated using permutation tests.

#### *Taxonomic, functional and phylogenetic $\gamma$ -diversity*

To compare the richness of the overall plants communities of the two forest categories, we calculated the species richness, the FRic and the Faith's PD of the overall species pools of the ancient forests and the secondary woodlands. Then, to assess the overall

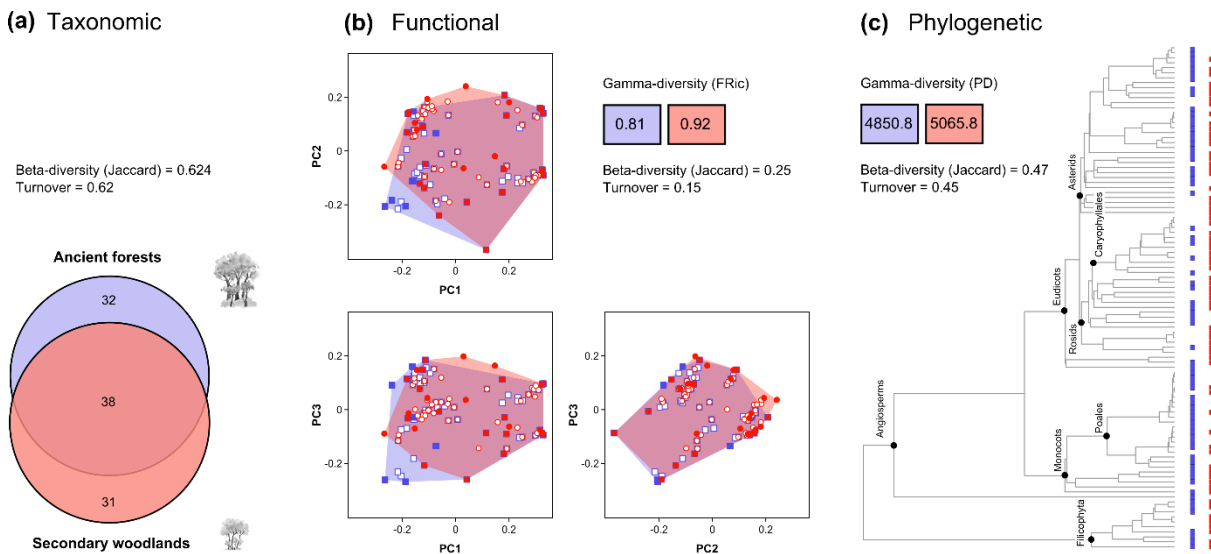
compositional variability between the two forest categories, we quantified the dissimilarity of the species pools with the Jaccard's index and Jaccard's derived dissimilarities. Finally, we also assessed the turnover by partitioning  $\beta$ -diversity into strict turnover and nestedness-resultant components.

All data analyses were performed using R version 3.3.3 (R Core Team, 2016), with the packages *Betapart*, *ggplot2*, *LABDSV*, *Lme4*, *MICE*, *Picante*, and *vegan* as well as the function *multidim*.

**Results**

**Taxonomic diversity**

A total of 101 plants species were collected across the 36 sampling plots. Among them, 38 species were found in the two forests categories, 32 specifically in ancient forests and 31 in secondary woodlands (Fig. 1). On average, species richness of communities was dramatically higher in secondary woodlands than in ancient forests ( $24.1 \pm 8$  vs.  $15.6 \pm 6.6$  (mean  $\pm$  sd);  $p < 0.05$  (Wald's test)) (Fig. 2).



**Figure 1** Plants pools  $\gamma$ -diversities of ancient forests and secondary woodlands. Overall  $\beta$ -diversity (i.e. dissimilarities between the two pools) and contribution of turnover is also shown. (a) Taxonomic  $\gamma$ -diversity; venn diagram shows the number of species collected from forest category, as well as the number of species shared in both forest categories. (b) Functional  $\gamma$ -diversity; species (points) are plotted in two-dimensional functional space according to their respective trait values, where axes are synthetic traits extracted from the PCoA (see methods for details). (c) Phylogenetic  $\gamma$ -diversity; colored squares indicate the presence of a species within ancient forests and/or secondary woodlands.



The overall  $\beta$ -diversity between ancient forests and secondary woodlands was important (0.62) and completely due to strict turnover (Fig. 1a). Similarly, the pairwise taxonomic dissimilarity was very high with a mean value of  $0.79 \pm 0.11$  with a high contribution of turnover ( $0.69 \pm 0.15$ ) (Table 2). The PERMANOVA results highlighted significant differences of the taxonomic composition of plants communities between both forest categories ( $p < 0.05$ ) (Fig. 4a). In complement, PCoA showed strong separation of species composition between plants communities of ancient and secondary forests (Fig. 4a). This dichotomy was significantly linked with soil reaction and nitrogen content and – in a less extent – with light and soil moisture (EIV indicators; Table S4).  $\beta$ -dispersion – a measure of site-to-site  $\beta$ -diversity – did not differ between ancient forests and secondary woodlands (permutation-based test;  $p > 0.05$ ) (Fig. 4b).

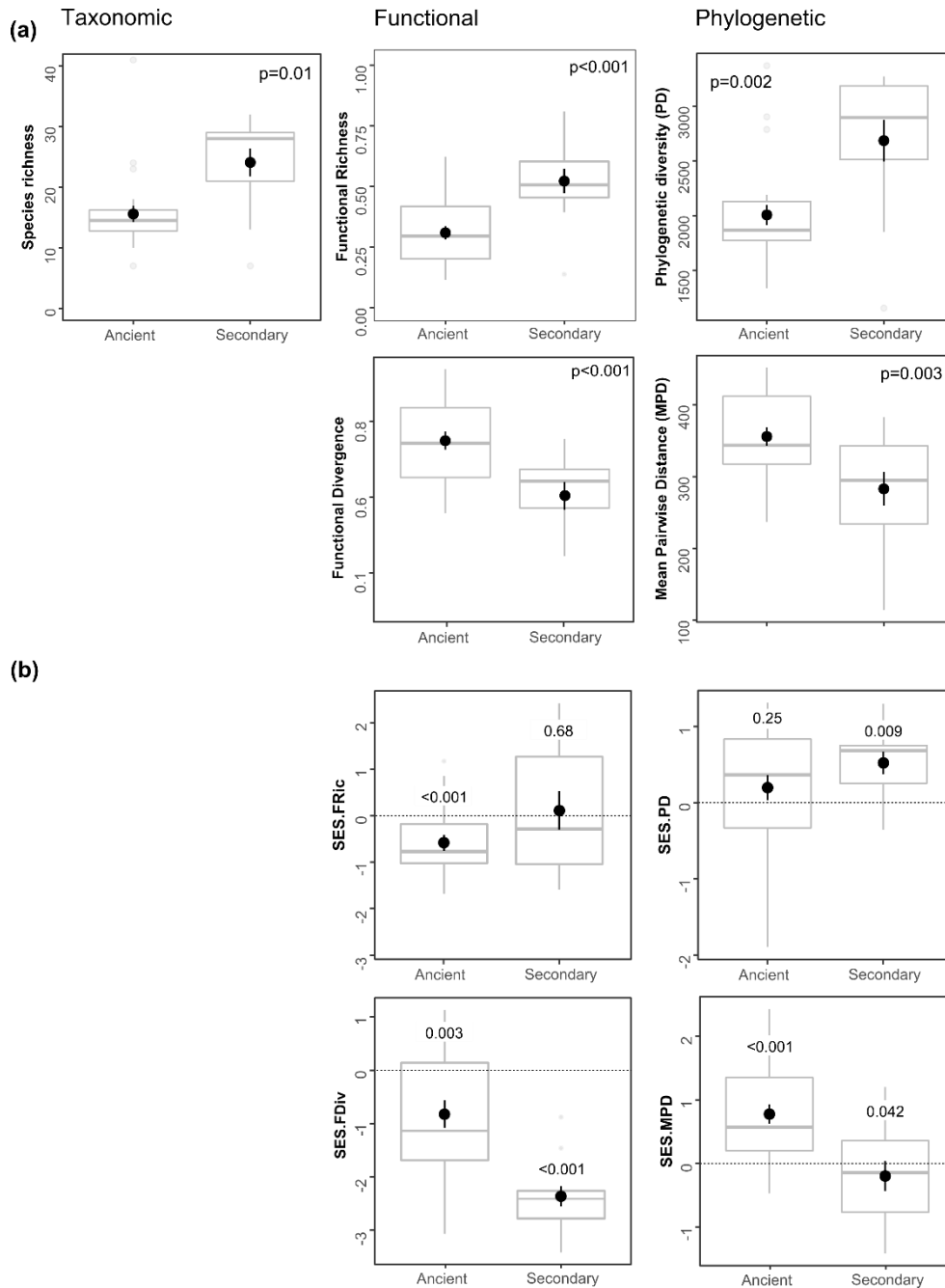
**Table 2** Summary of taxonomic, functional and phylogenetic mean pairwise dissimilarities ( $\beta$ -diversity; Jaccard' indices) between ancient forests and secondary woodlands and contribution of turnover to dissimilarities. Values are mean  $\pm$  standard deviation with confidence interval at 95% in brackets.

	Taxonomic	Functional	Phylogenetic
Overall $\beta$ -diversity	$0.79 \pm 0.11$ [0.77 - 0.80]	$0.58 \pm 0.18$ [0.56 - 0.60]	$0.53 \pm 0.10$ [0.52 - 0.54]
Contribution of turnover	$0.69 \pm 0.15$ [0.67 - 0.70]	$0.36 \pm 0.13$ [0.35 - 0.38]	$0.37 \pm 0.13$ [0.35 - 0.38]

### Functional diversity

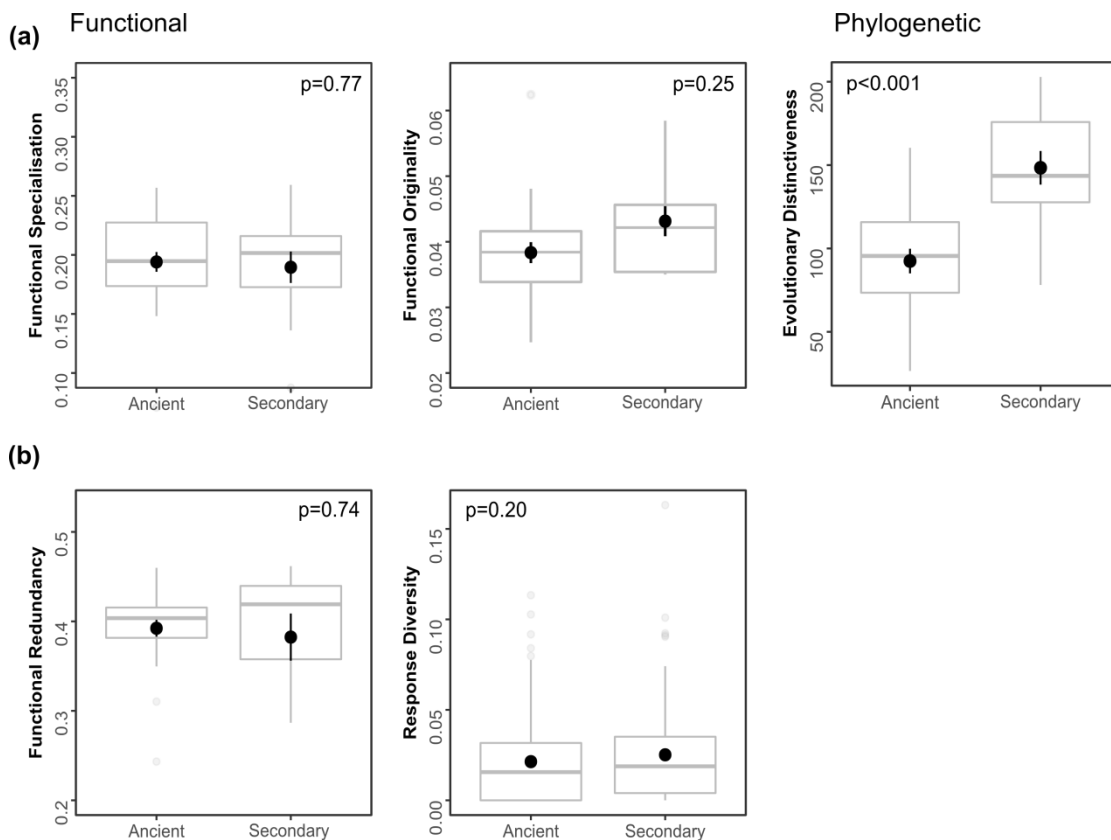
Functional  $\gamma$ -diversity of the species pool of the secondary woodlands was slightly higher than that of ancient forests (FRic = 0.92 vs. 0.81, Fig. 1b). On average, FRic on  $\alpha$ -level of secondary woodlands was also higher than that of ancient forests whereas it was the inverse for FDiv (Wald's test;  $p < 0.05$ ) (Fig. 2a). In addition, our results showed that SES.FRic values of plants communities from ancient forests were significantly lower than the null distribution whereas those of secondary woodlands did not differed from the random expectations. Concerning SES.FDiv, both forest categories exhibited clustered patterns with a farther position from null distribution for secondary woodlands (Wilcoxon rank's test;  $p > 0.05$ ) (Fig. 2b).

The two indices (FSpe and FOr) selected to assess conservation importance through a functional lens displayed no significant differences between both forest categories (Wald's test;  $p > 0.05$ ) (Fig. 3a). Similarly, both FR and RD did not differ between ancient forests and secondary woodlands (Wald's test;  $p > 0.05$ ) (Fig. 3b).



**Figure 2** Plants communities  $\alpha$ -diversities of ancient forests and secondary woodlands. (a) Richness (for the three diversity facets) and divergence (for functional and phylogenetic facets) of communities within each forest categories. (b) Functional and phylogenetic SES (Standardized Effect Size) values of richness and divergence-dispersion metrics of communities. Negative SES values indicate clustering, while positive values indicate overdispersion. Null values (i.e. showing no difference with null distribution) indicate random patterns of assembly. Graphs show both boxplots and mean  $\pm$  standard errors. See methods for further details on the calculation of these indices and statistical tests associated.

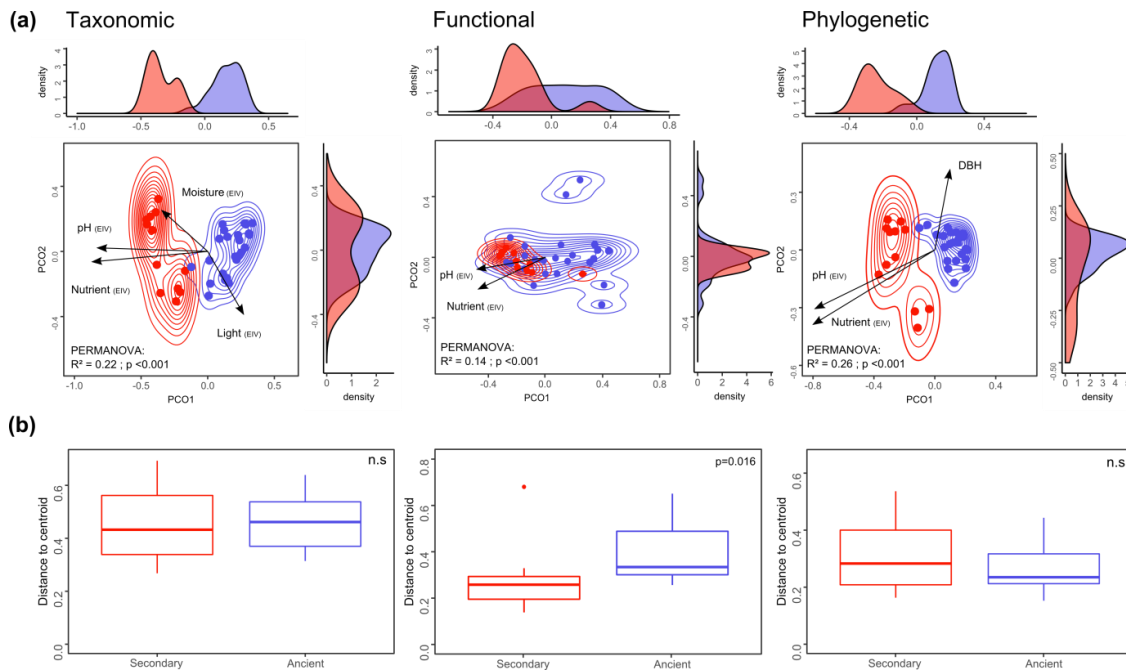
The overall functional  $\beta$ -diversity and their turnover contribution between ancient forests and secondary woodlands were clearly lower than those taxonomic (respectively 0.25 and 0.1) (Fig. 1b). In contrast, pairwise functional  $\beta$ -diversity was more important (but still lower than those taxonomic) with a mean value of  $0.58 \pm 0.10$  with a significant contribution of turnover ( $0.36 \pm 0.13$ ) (Table 2). PCoA showed weak but significant (see PERMANOVA results) separation of functional composition between both forest categories (Fig. 4a), linked with soil reaction and nitrogen content (Table S4). Moreover, here, functional composition of secondary woodlands appeared as a subpart of those of ancient forests.  $\beta$ -dispersion did not differ between the two forests categories (permutation-based test;  $p > 0.05$ ) (Fig. 4b).



**Figure 3** Composite view of conservation importance (a) and resilience (b) of plants communities of ancient forests and secondary woodlands combining functional and phylogenetic metrics. Graphs show both boxplots and mean  $\pm$  standard errors. See methods for further details on the calculation of these indices and statistical tests associated.

**Phylogenetic diversity**

Phylogenetic  $\gamma$ -diversity of the species pool of the secondary woodlands was higher than that of ancient forests (Faith's PD = 5065.8 vs. 4850.8, Fig. 1c). On average, similarly to the two other facets, phylogenetic richness (PD) was dramatically higher in secondary woodlands than in ancient forests. However, phylogenetic divergence (MPD) was higher in ancient forests (Wald's test;  $p < 0.05$ ) (Fig. 2a). SES.PD values of plants communities from ancient forests stages did not differed from the random expectations whereas those of secondary woodlands were significantly higher than the null distribution. In contrast, the opposite occurs for SES.MPD (Fig. 2b). Average values of ED were significantly higher in secondary woodlands than in ancient forests (Wald's test;  $p < 0.05$ ) (Fig. 3a).



**Figure 4** Plants communities  $\beta$ -diversities between pairs of plots of ancient forests and secondary woodlands. (a) Ordinations of taxonomic, functional and phylogenetic dissimilarities (Jaccard index) of assemblages by principal coordinate analyses (PCoA) for the 36 studied assemblages. Overlap between plants communities of ancient and secondary woodlands is illustrated with one (at up and right of each graphs) and two-dimensional kernel density (outer hull for 75%). Direction and the strength of ecological variables (Table 1) were represented by black arrow in each plot (only significant variables; see Table S4). The strength of the variable was show by the length of the arrow that is proportional to the correlation with ordination. PERMANOVAs tested the compositions of assemblages between ancient forests and secondary woodlands (10000 permutations). (b) Boxplots showing site-to-site  $\beta$ -diversity for both forest categories, based on the distance to group centroid within the PCoA (i.e.  $\beta$ -dispersion). A higher distance to centroid represents higher  $\beta$ -diversity.

The overall phylogenetic  $\beta$ -diversity shifted of half between ancient forests and secondary woodlands (Fig. 1c). In the same way, pairwise phylogenetic  $\beta$ -diversity was important with a mean value of  $0.53 \pm 0.10$  with a significant contribution of turnover ( $0.37 \pm 0.13$ ) (Table 2). Differences were significant (see PERMANOVA results; Fig. 4a). Similarly to taxonomic  $\beta$ -diversity, PCoA showed clear separation of phylogenetic composition between both forest categories (Fig. 4a), linked with soil reaction and nitrogen content and – in a less extent – DBH (Table S4). Within the PCoA ordination,  $\beta$ -dispersion did not differ between ancient forests and secondary woodlands (permutation-based test;  $p > 0.05$ ) (Fig. 4b).

## Discussion

### Shifts of taxonomic, functional and phylogenetic $\beta$ -diversity

Assessing conservation interest of secondary woodlands and optimizing their management policies urge a better understanding of their biological specificity. This study provides one of the first evidences that shifts of plants species composition between secondary and ancient forests may be paired with significant shifts of their functional and phylogenetical characteristics. More precisely, when we specifically focused on the contribution of turnover to the overall  $\beta$ -diversity (which is independent from variation of species richness), we showed that taxonomic changes are however two times more important than functional and phylogenetic ones (Table 2). This suggests that species replacement did not systematically lead to a shift in functional/phylogenetic composition, probably because of redundancy in the species pool of understory forest plants.

Nevertheless, our results suggest that ancient and secondary forests harbour communities clearly distinct, especially regarding taxonomic and phylogenetic composition. Concerning functional  $\beta$ -diversity, patterns differ from those of these two other facets (Figs 1-4.), despite similar levels of plots dissimilarities (Table 2). Indeed, plants functional composition of the secondary woodlands appeared as a subpart of those existing in ancient forests, as it is suggested by the lower overall turnover (Fig. 1b) and the lower site-to-site dissimilarity (Fig. 4b) as well as the distribution of plots nested within those of ancient forests and the lower part of variance explained by the temporal continuity (Fig. 4a). Thus, shifts in functional  $\beta$ -diversity seem more resulting from a lack of functional features in secondary woodlands compared to ancient forests rather than the emergence of novels assemblages functionally different. In addition, this also suggests that plants species specific to secondary woodlands, which remain since previous successional stages (i.e. recent forest species ; Bergès *et al.* 2016), little impact the nature of the understory plants niche. Consequently, these shifts do not lead to communities strongly different from a functional point of view.

First, this result, suggesting a limitation of ancient forest species' capacities to colonize secondary woodlands, is consistent with numerous studies showing compositional

dichotomy between ancient and secondary forests. In this perspective, two main mechanisms have been highlighted, namely the recruitment limitation and the dispersal limitation (see reviews of Flinn and Vellend 2005; Hermy and Verheyen 2007). Recruitment limitation results from agricultural legacies that may strongly and lastingly impact soil properties such as pH, organic matter, carbon/nitrogen/phosphate contents (Koerner *et al.* 1997; Dupouey *et al.* 2002a). Even if the magnitude and persistence of these differences vary strongly with regional and ecological context, soils of secondary woodlands generally exhibited higher pH and nutrient concentrations because of past agricultural fertilization (Flinn and Vellend, 2005; Hermy and Verheyen, 2007), as we noted in our case (Tables S2-S4, Fig. 4a).

Second, dispersal limitation results from the fact that ancient plant species are mainly slow-growing and poorly reproductive species, characterized by low dispersability (large seeds, low fecundity and seed-banker, unassisted dispersal) (Verheyen *et al.* 2003; Verheyen and Hermy 2004). Besides, dispersal traits being generally not independent from phylogeny (closely related species have similar dispersal capacities), dispersal limitation may also strongly contribute to the contrasting phylogenetic structure of the understory plants communities between both forest categories (Baeten *et al.*, 2015).

### **Responses of plants communities' richness and divergence to temporal continuity**

217

Plants communities of secondary woodlands exhibit higher taxonomic, functional and phylogenetic  $\alpha$ - and  $\gamma$ -richness compared to those of ancient forests. Besides, higher degrees of FRic and PD within secondary woodlands suggest that the gains of species richness lead to plants communities which fill a greater niche volume and bear a greater proportion of evolutionary history than those of ancient woodlands (Figs 1-2a.).

Similar patterns were already found for species richness (Hermy and Verheyen 2007). However, such cases remain less frequent than those exhibiting lower or similar richness between forest categories and seem to be a particularity observed within regions with acidic, nutrient-poor soils and species-poor communities (Flinn and Vellend, 2005). In these environments, such as in the Armorican massif (see material and methods; Table S1), agricultural legacies (e.g. disturbances, fertilization) may have facilitated the colonisation of secondary woodlands by a wider range of species than in ancient forests (Koerner *et al.* 1997; Graae 2000). By showing that FRic of plants communities of secondary woodlands did not differ from the null distributions and their PD were significantly higher than if communities were assembled randomly, results of SES were consistent with these assumptions (Fig 2b): in both cases, the lack of clustered patterns suggests that the habitat filtering did not affect the functional and phylogenetic richness of these plants communities (Cadotte and Tucker, 2017), as it is expected if the colonisation of secondary woodlands is weakly constrained.

However, whether secondary woodlands were richer, ancient forests harboured plants communities functionally and phylogenetically more divergent, i.e. with higher proportion of total abundance supported by species with the most extreme functional traits and phylogenetical positions (FDiv, MPD; Fig. 2a). Combined with results of SES.FDiv and SES.MPD which showed, for secondary woodlands, patterns significantly less divergent than expected by chance (clustering; Fig. 2b), these findings counterbalance those of richness components which suggest that plants communities of secondary woodlands are weakly constrained by environment. Indeed, although the causes underlying clustering are still debated because habitat filtering and biotic interactions are not easily separable (Cadotte and Tucker, 2017), this dichotomous pattern suggests that niche-based deterministic processes play a prominent role in the structuring of secondary forests assemblages. Yet, this is consistent with theoretical expectations: given plants species pools occurring in forest environments, we expected that plants communities of secondary woodlands were strongly marked by a species sorting mechanism because of recruitment and dispersal limitations (Hermý and Verheyen, 2007).

These contrasting patterns between the two components of functional diversity (i.e. richness vs. divergence) may results from the fact that FDiv accounts for the species abundances contrary to FRic. For these reasons, FDiv is considered as a finer and earlier indicator of community responses to environmental changes because it can reveal the mark of niche-based assembly processes without the environment being affected on species and functional richness (Mouillot *et al.*, 2013b). As a consequence, our results are in line with current theories of ecological communities which argue that community structures (of which FDiv is a marker) were mainly shaped by deterministic forces, whereas their compositions (of which FRic is a marker) may be more stochastic because of probabilistic dispersal and priority effects (Laughlin *et al.* 2017).

### **Beyond the singularities: convergence of conservation importance and resilience**

All metrics assessed to evaluate conservation importance and resilience of secondary woodlands did not differed with those from ancient forests, except for ED, higher in secondary woodlands (Fig. 3). Yet, these findings contrasting with commonly accepted models of secondary ecosystems development provide complementary results to better understand biodiversity responses to the temporal forest continuity. Indeed, given that secondary woodlands (i) are generally characterized by a lack of ancient forest species, which are likely composed with more specialized and rarest species compare to those inhabiting ancient forests (Verheyen *et al.*, 2004; Flinn and Vellend, 2005; Baeten *et al.*, 2015), and (ii) have experienced past land-uses known to reduce biodiversity and homogenize ecological communities (Vellend *et al.*, 2007; Flynn *et al.*, 2009), we expected that secondary woodlands would harboured degraded and more vulnerable communities, i.e. less original, distinct and resilient (Ghazoul *et al.*, 2015).

Results from this study found that secondary woodlands can spontaneously recover plants communities, certainly different from a compositional point of view, but nevertheless as equally specialized, original and potentially robust to disturbances as those harbored in ancient forests. However, even if these patterns suggest that the interruption of the temporal continuity have contrasting impacts on the conservation importance and the resilience on the plants communities of secondary woodlands, complementary assumptions are also conceivable. First, the relative rapid recovery of functional / phylogenetic structures (i.e. less than 100 years) may have been favored by low-intensity past land-use more frequent at the start of the twentieth century (Fraterrigo, 2016). This could explain why studies focusing on more recent abandon plots found different results. Second, these structural convergences may more reflect the degradation and the low conservation importance of ancient forests than the abilities of secondary woodlands to recover spontaneously plants communities highly resilient/original/specialized. Indeed, historical land-use and forest management may have been a strong impact on forest biodiversity and the occurrence of ancient plant species, thus potentially contributing to reduce structural differences between ancient and secondary forests (Hermy and Verheyen, 2007; Kirby and Watkins, 2015). Finally, a third potential explanation could be the result that the values of FD/PD within secondary woodlands could be risen by the fact that plants species characteristic of earlier successional stages may still remain temporarily. Thus, regarding a pool of forest plants species, these species may introduce novel functional and phylogenetic features which increase the overall values of secondary communities, whereas these species will necessarily disappear overtime. However, the pioneering work of (Baeten *et al.*, 2010) has shown that the differences between secondary and ancient forests persist over time, suggesting that this may be the same for the similarities.

### **Implications for conservation and restoration of forest biodiversity**

Our results provide evidences that secondary woodlands may play a significant role to conserve original and resilient forest plants' communities highly diversified not only regarding species richness, but also regarding functional and phylogenetic facets. Besides, whether ancient forests are important for the conservation of species and assemblages inherited from the pre-industrial period, the secondary woodlands, by harboring distinct communities, may increase the regional biodiversity of understory plants. In addition, since the degrees of originality and specialization (i.e. good proxies of rare functions performed; Mouillot *et al.* 2013b) are maintained, these woodlands potentially cover diverse and complex ecosystem properties comparable to those of ancient ones, even if the nature of these properties may slightly vary due to the little changes of functional composition. Finally, our results also highlight that secondary woodlands may act as reservoirs support in a proportion of evolutionary history of the understory plants communities similar to those recorded in ancient forests. Yet, this is crucial to conserve the regional eco-evolutionary potential (Winter *et al.*, 2013).



Thus, according to these findings, ecological consequences of farmland abandonment appeared not systematically negative for biodiversity and should be considered within biogeographical and ecological contexts (also see review of Queiroz *et al.* 2014). In some regions like the American Massif, spontaneous rewilding conducing to secondary woodlands may constitute a useful way to restore regional forest plants biodiversity and increase resilience, especially when forests areas were restricted and fragmented.

Finally, by showing that community composition seems more sensitive to stochasticity than structural profiles describing their functioning, resilience and conservation values, our results highlight the importance of combining biodiversity components and facets so as not to overestimate the consequences of past land-uses.

#### **Authors' contributions**

LM, VJ, BC, AS and FY conceived the ideas and designed methodology; LM collected and analysed the data; LM led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

#### **Acknowledgements**

This work was supported by the 'Région Bretagne', 'Conseil départemental des Côtes d'Armor', 'Conseil départemental d'Ille et Vilaine' and 'Communauté de communes de Plouha-Lanvollon' for technical and financial support. Moreover, we also would like to thank the military camp of St-Cyr-Coëtquidan and especially Alexandra Baudart and Sébastien Gautier (ONCFS) as well as Thomas Le Campion (GMB), Nicolas Le Deuff, Guy Le Reste (ONF), Lionel Picard (Gretia) and David Rolland (FDC 22) for their help in acquiring data. We thank Quentin Dilasser for his helpful comments and the correction of english.

#### **References**

All references were compiled at the end of the manuscript.

## Supplementary Information

**Table S1.** Summary of forest description according to variables assessed at site scale.

Sites	<i>n</i> plots	Geologic substrat	Continuity	Area (ha)	Altitude (m)
Avaugour	6	Granit rock	Ancient	1100	169
Beaumanoir	3	Volcanic rock	Ancient	300	214
Coat-an-noz	5	Volcanic rock	Ancient	1900	215
Coetquidan	6	Sandstone	Secondary	4000	97
Corbières	3	Sandstone	Ancient	630	101
Kério	6	Volcanic rock	Secondary	200	94
Lorges	5	Schist	Ancient	2000	215
Rennes	2	Schist	Ancient	3000	58

**Table S2** Mean value of structural and ecological parameters between both forest categories (mean  $\pm$  standard deviation). The structure was assessed from canopy cover (visually estimated vertically above each 25 m<sup>2</sup> plot), basal area (assess with chain-relascop) at the middle of the plot and diameter at breast height (DBH) of the 5th largest oak tree. To ensure the homogeneity of environmental conditions within the sampling design, several soil properties of each plot were also characterised based on Ellenberg indicator values (EIV) (light, moisture, reaction and nitrogen) with vegetation data adapted to the Western Europe of flora (Hill, 1999). Differences were determined using non-parametric Kruskal-Wallis analyses.

	Secondary woodlands	Ancient forests	p-value
<i>n</i> plots	12	24	
<b>Habitat structure</b>			
Canopy cover (%)	74.6 $\pm$ 3.1	79.4 $\pm$ 2.8	0.106
Basal area (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	27.6 $\pm$ 1.9	34.6 $\pm$ 1.6	0.069
DBH (5 largest trees) (cm)	55.2 $\pm$ 4.5	63.2 $\pm$ 2.3	0.158
<b>Ellenberg Indicator Value (EIV)</b>			
Moisture (F)	5.61 $\pm$ 0.04	5.47 $\pm$ 0.04	0.011
Reaction (R)	5.96 $\pm$ 0.04	4.67 $\pm$ 0.06	< 0.001
Nitrogen (N)	5.66 $\pm$ 0.03	4.40 $\pm$ 0.05	< 0.001
Light (L)	5.19 $\pm$ 0.04	5.41 $\pm$ 0.04	< 0.001

Hill, M.O. (1999) Ellenberg's Indicator Values for British Plants. DETR, Rotherham.

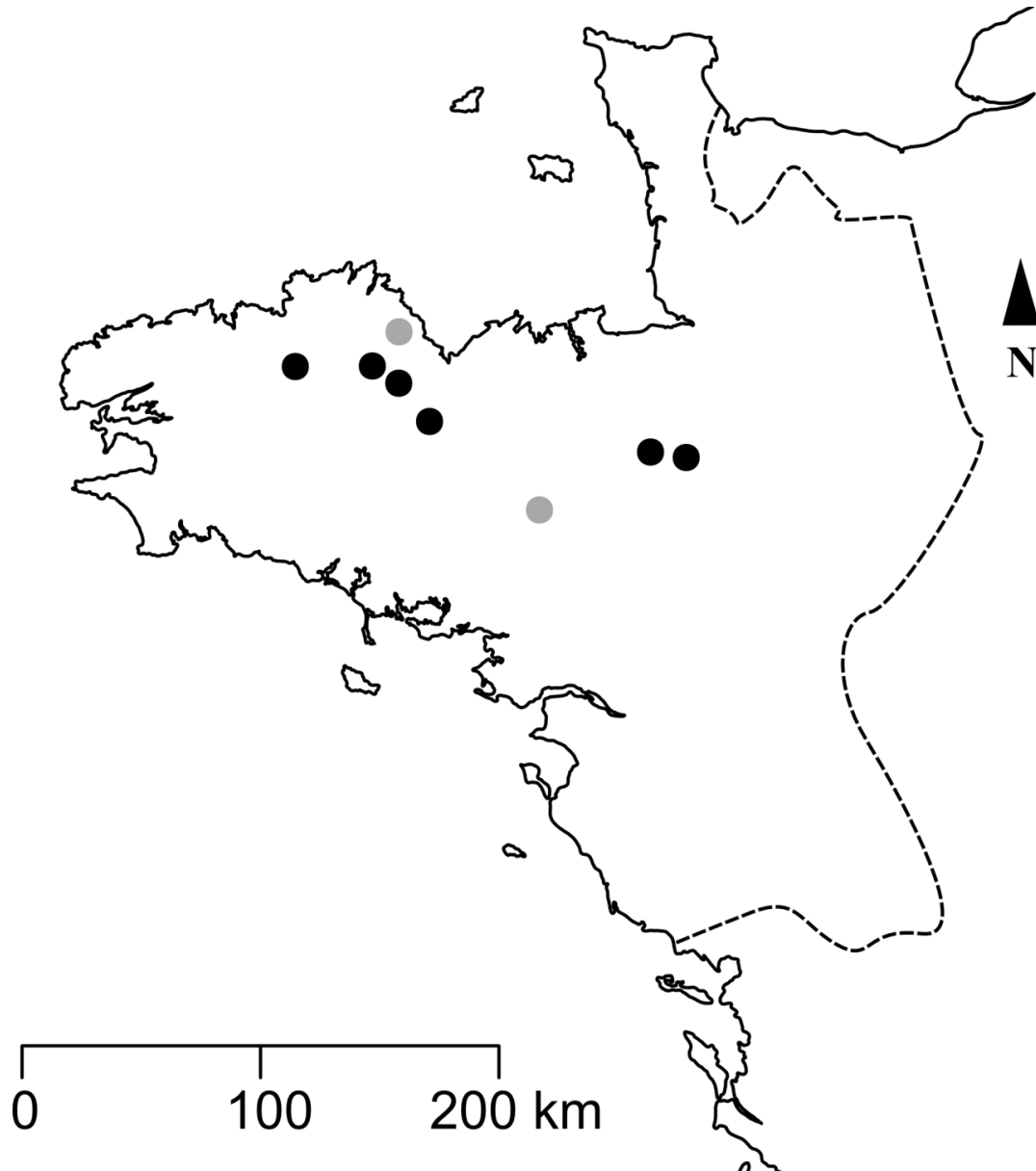
**Table S3** Functional traits of plants based on literature data. Information relative to responses and effects of traits were adapted from (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

Functional traits	Description and units	Responses	Effects
<b>Whole plant trait</b>			
Plant height (Height) * 99 (98%)	Quantitative Maximum vegetative height (m)	Response to soil resources and disturbance	Light competition strategy, Competitive ability
Plant life-form 101 (100%)	Qualitative [5] Geophytes; therophytes; hémicryptophytes; chamaephytes and phanerophytes	Response to soil resources, disturbance and stress intensities	Plant longevity, space-holding ability, disturbance tolerance
Plant life-span 101 (100 %)	Qualitative [3] Annuals; Perennials; poly-annuals	Response to stress intensities	Plant longevity, disturbance tolerance
<b>Leaf plant trait</b>			
Leaf dry matter content (LDMC) 96 (95%)	Quantitative mg.g <sup>-1</sup>	Response to soil resources	Resource capture rate, decomposition, leaf lifespan
Specific leaf area (SLA)* 101 (100%)	mm <sup>2</sup> . g-1	Response to soil resources	Plasticity, stress tolerance, evergreenness, leaf longevity
<b>Regenerative plant trait</b>			
Dispersal syndrome 101 (100%)	Qualitative [7] Anemochory; autochory; barochory; hydrochory; endozoochory; epizoochory and myrmecochory	Response to disturbance	Dispersal distance, longevity in seed bank
Pollination 101 (100%)	Qualitative [4] Anemogamy; autogamy; entomogamy; hydrogamy		
Seed dry mass 89 (88.1%)	Quantitative mg	Response to disturbance	Dispersal distance, longevity in seed bank, establishment in seed bank
Start of flowering 101 (100%)	Ordinal Months (1-12)		Stress and disturbance tolerance, attractive for fauna

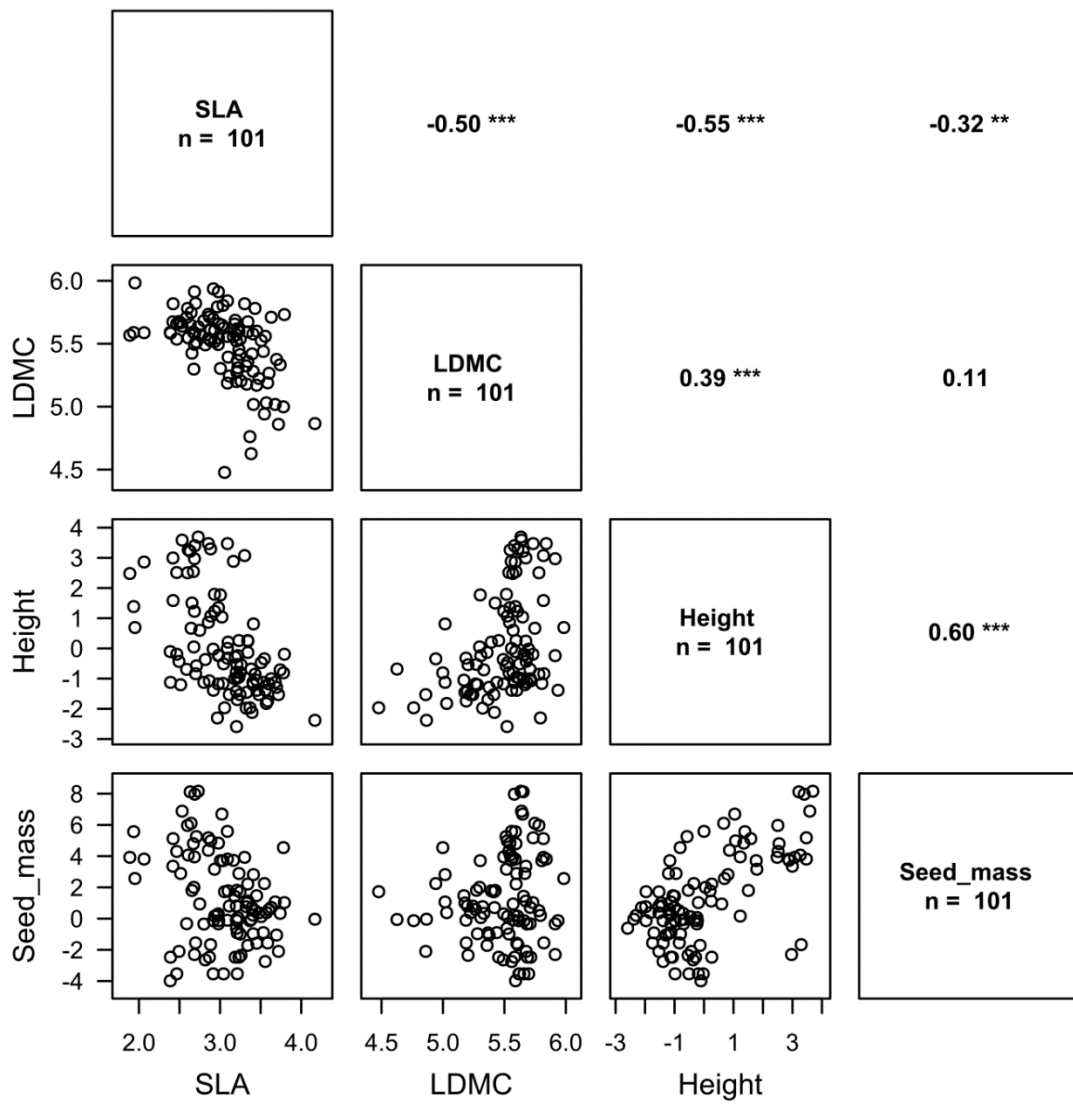
Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S. and Cornelissen, J.H.C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167.

**Table S4** Pearson's correlation coefficients of the seven ecological variables (Table 1) with the first and second axis of PCoA ordinations (Fig. 6),  $r^2$  is the coefficient of determination and describes the goodness of fit,  $p$  refers to the significance of the correlation between the gradient and the PCoA scores, based on a random permutation ( $n=999$ ).

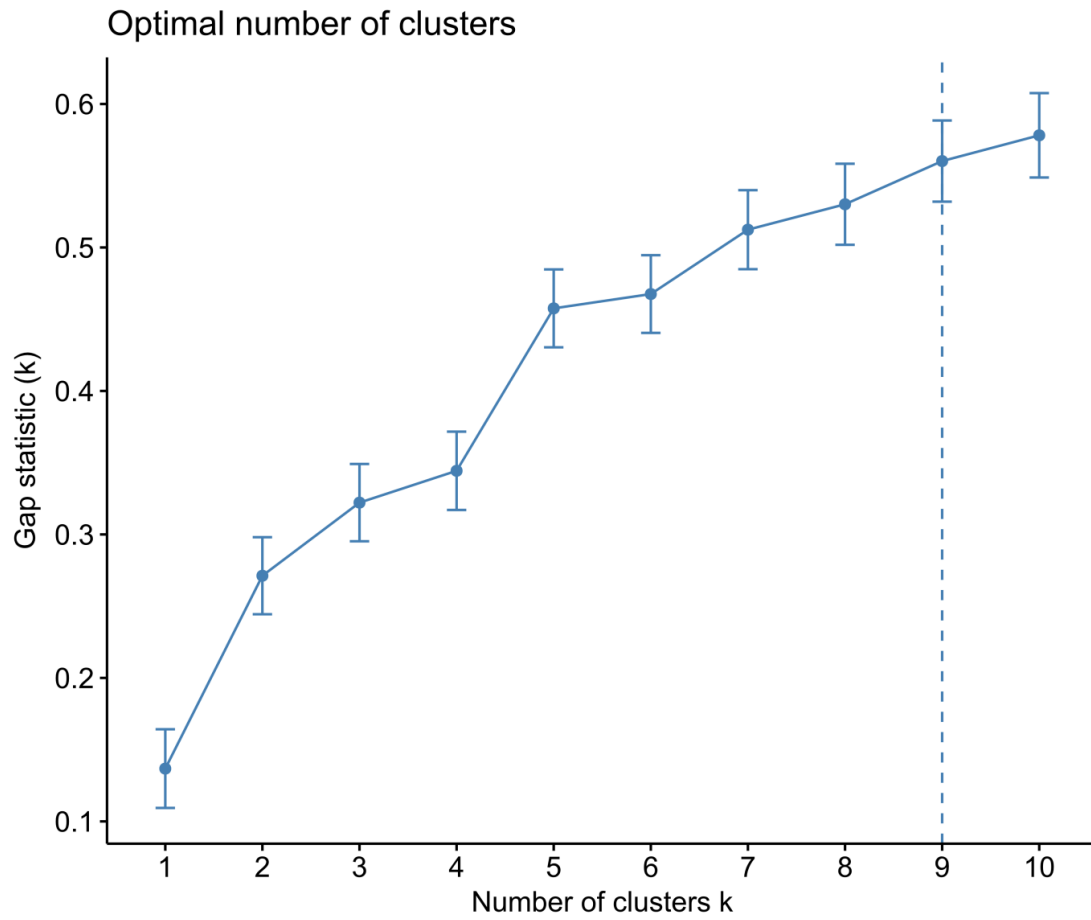
	Taxonomic				Functional				Phylogenetic			
	PC1	PC2	r2	P	PC1	PC2	r2	P	PC1	PC2	r2	P
<b>Sources of variation</b>												
Canopy cover (%)	0.99	-0.17	0.08	0.244	0.68	0.73	0.03	0.553	0.94	0.34	0.07	0.278
Basal area (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	0.99	-0.06	0.12	0.143	0.24	0.97	0.02	0.692	0.82	0.57	0.11	0.168
DBH (cm)	0.21	0.98	0.10	0.151	-0.44	-0.90	0.01	0.838	0.23	0.97	0.18	0.031
Moisture (F)	-0.81	0.59	0.18	0.047	0.09	-0.99	0.15	0.069	-0.58	-0.81	0.15	0.081
Reaction (R)	-0.99	0.03	0.68	0.001	-0.99	-0.16	0.24	0.014	-0.93	-0.36	0.71	0.001
Nitrogen (N)	-0.99	-0.07	0.75	0.001	-0.91	-0.41	0.27	0.007	-0.90	-0.44	0.79	0.001
Light (L)	0.57	-0.82	0.22	0.014	0.55	0.83	0.01	0.88	0.99	0.06	0.1	0.219



**Figure S1** Map of the 8 study sites in the West of France. See Table S1 for details of environmental features of each sites and specific sample design. Ancient forests are showed in black and secondary woodlands in grey.

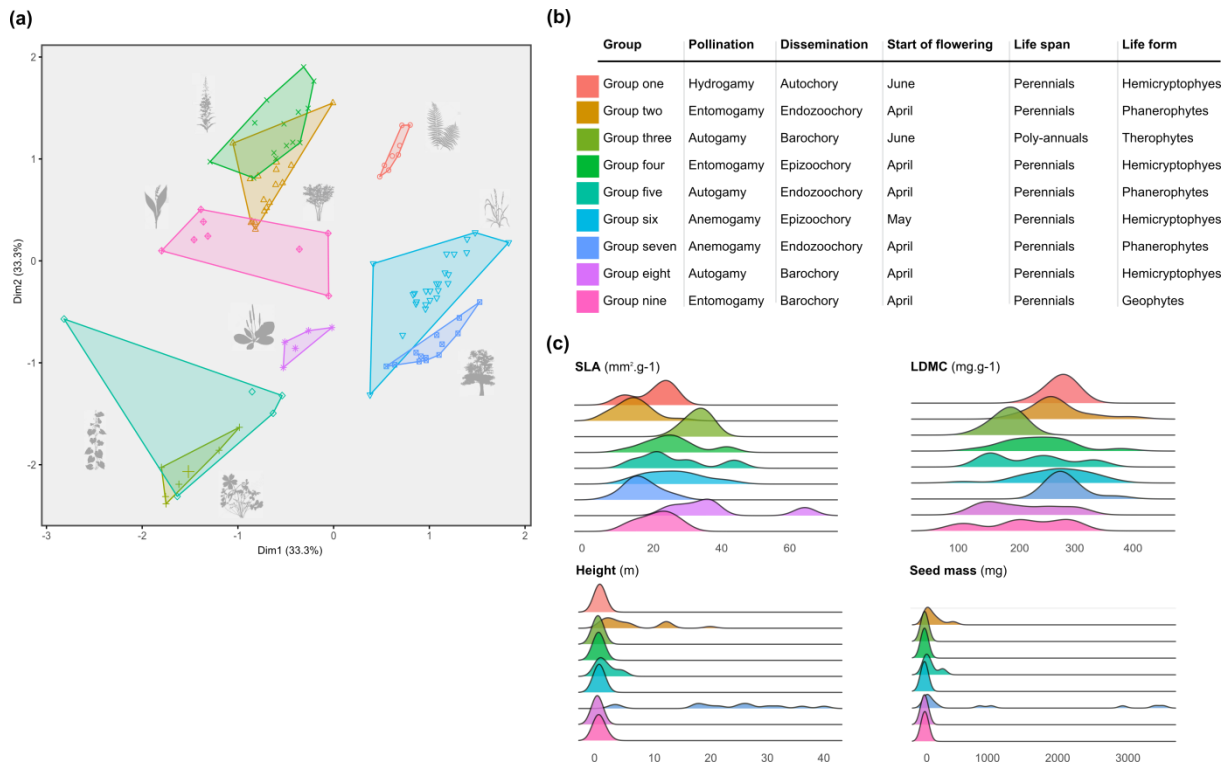


**Figure S2** Plot of pearson's correlations ( $r$ ) between the four continuous plant functional traits available for analyses. \*  $p \leq 0.05$  ; \*\*  $p \leq 0.01$  ; \*\*\*  $p \leq 0.001$



**Figure S3** Number of optimal cluster- $k$  findings by the gap statistic procedure (see methods for details).





**Figure S4** Functional groups identified by the k-means method. (a) Amount of the multidimensional space occupied by the nine functional groups. For visual facilitation, only the two first PCoA axes are displayed (66.6% explained variance). Symbols represented species. (b) Dominant class of the categorical traits (Pollination, Dissemination, life span and life form) and the ordinal trait (Start of flowering) within each functional group (i.e. the class for which there was greater species richness). (c) Distributions of the values of the four continuous traits within each functional group.

## Chapitre 7 (Article 5)

# Diversité sombre & continuité temporelle



*Tapis herbacé forestier avec inversion des teintes.* L.MOREL, Forêt de la Perche (22), Avril 2014.



## From taxonomic to functional *Dark diversity*: An application to explore biodiversity responses to ecosystem's temporal continuity

Loïs Morel

### Introduction

Récemment Pärtel, Szava-Kovats et Zobel (2011) ont proposé d'introduire le concept de *dark diversity* en écologie de manière à tenir compte de la biodiversité potentielle des assemblages et d'élargir ainsi le concept de communauté écologique. La *dark diversity* – ou diversité sombre – vise à décrire les espèces absentes localement (au sein de communautés dites focales) alors qu'elles pourraient potentiellement être présentes compte-tenu de conditions biogéographiques et environnementales favorables ; i.e. présentes dans le pool régional mais absentes d'habitats où les facteurs écologiques sont compatibles avec la réalisation de leurs cycles biologiques (Pärtel, Szava-Kovats et Zobel, 2011). Ce concept a d'importantes applications pour la conservation et la restauration des écosystèmes ; e.g. en identifiant les taxons les plus fréquemment absents (e.g. Moeslund *et al.*, 2017), les habitats dégradés ou, à l'inverse, les habitats les plus complets (i.e. avec les taux de *dark diversity* les plus faibles) (Lewis *et al.*, 2017).

231

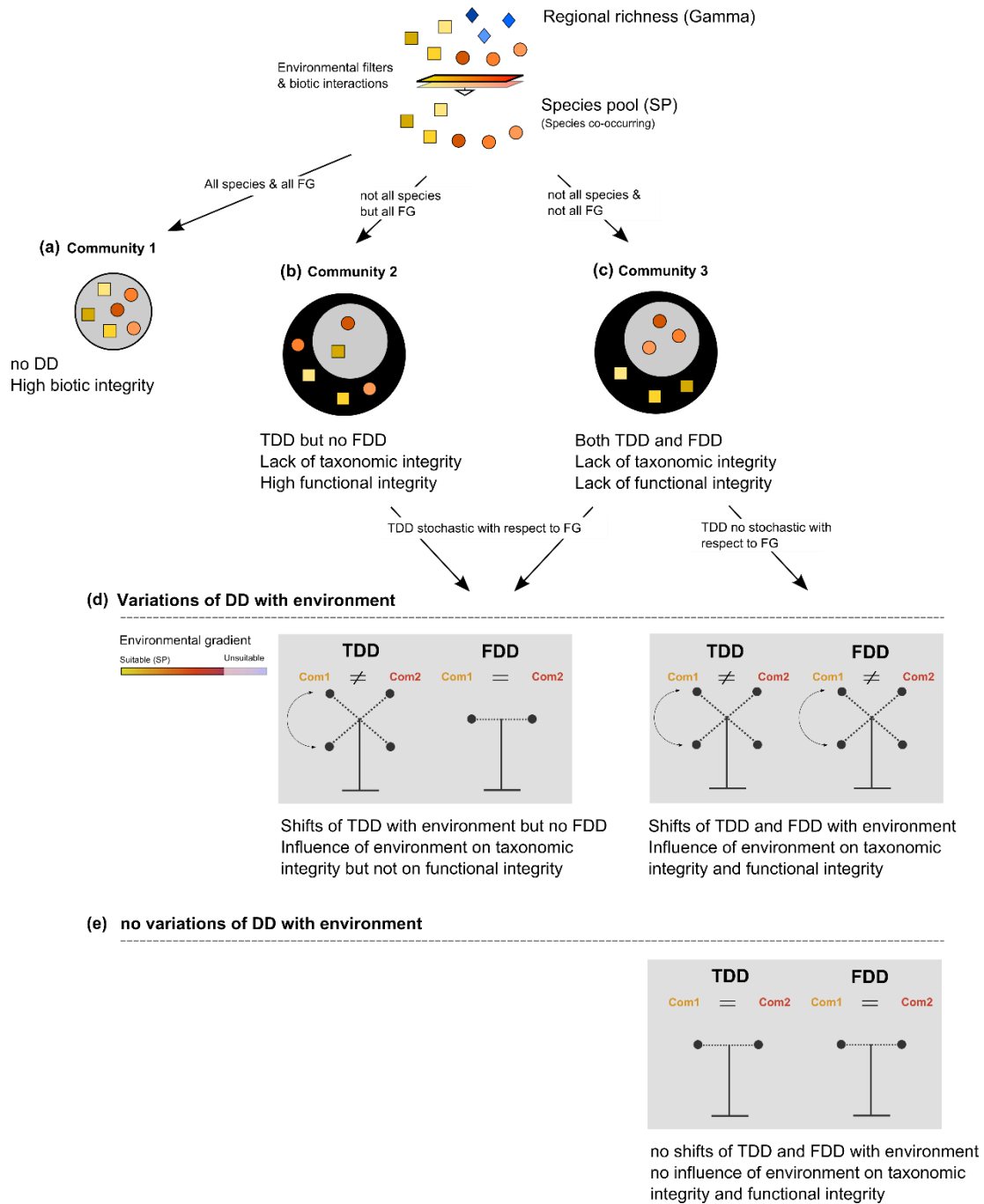
---

Bien que la définition du concept et le développement des outils associés soient très récents, l'idée d'évaluer la valeur de conservation des habitats par une prise compte de la diversité sombre avait déjà été abordée par différents auteurs, ainsi que le souligne Pärtel (2014). L'écologie historique notamment, qui vise à étudier l'influence des usages passés sur la structuration actuelle des communautés (Swetnam, Allen et Betancourt, 1999; Foster *et al.*, 2003), tient compte implicitement de la diversité sombre en comparant des communautés d'écosystèmes qui ont évolué différemment à partir des mêmes pools d'espèces, sur des sites analogues, au cours du temps. Un bon exemple est la comparaison des listes d'espèces entre forêts anciennes et boisements récents. En effet, les forêts récentes, issues de successions secondaires après défrichement, ont généralement un déficit d'espèces spécialisées, qui nécessitent un état boisé permanent sur plusieurs siècles. Leurs absences résultent principalement de plus faibles capacités de dispersion ainsi que d'exigences écologiques élevées qui en font des espèces caractéristiques des forêts anciennes (Grashof-Bokdam et Lawesson, 1999; Verheyen *et al.* 2003; Verheyen et Hermy, 2004; Flinn et Vellend, 2005; Hermy *et al.* 2007; Baeten *et al.*, 2009).

Ainsi, appliquée dans le cadre de l'écologie historique, l'estimation de la *dark diversity* offre un cadre d'analyse qui permet de distinguer aisément les espèces absentes du fait des contraintes de dispersion (espèces inscrites dans la *dark diversity*) de celles

absentes du fait des contraintes de recrutement (espèces absentes mais non intégrées dans la *dark diversity*). Par conséquent, le concept de *dark diversity* apparaît comme un nouvel outil prometteur pour faciliter la définition des stratégies de conservation appliquées aux écosystèmes anciens et récents en identifiant les communautés qui présentent des cortèges complets ou potentiellement complets.

Toutefois, en dépit de ces applications prometteuses, les outils actuellement disponibles pour estimer la *dark diversity* peuvent sembler partiellement incomplets du fait qu'ils ne considèrent pas les différences écologiques entre les taxons. En effet, en restant centré sur une approche taxonomique, le concept de *dark diversity* n'intègre pas l'existence de la redondance/similarité fonctionnelle entre espèces d'un même niveau trophique. Or, au sein d'un même groupe fonctionnel, il a été montré que les variations de composition entre communautés pouvaient être considérablement influencées par des mécanismes de coexistence de type neutraliste (Fukami, Martijn Bezemer, Mortimer et van der Putten, 2005). En d'autres termes, si l'assemblage de différents groupes fonctionnels semble bel et bien régi par des processus déterministes basés sur les niches écologiques, la composition au sein de ces groupes apparaît plus stochastique et par conséquent peu prévisible. Ainsi, l'estimation de la *dark diversity* des communautés pourrait être enrichie par l'évaluation des groupes fonctionnels pouvant être potentiellement présents dans les communautés, autrement dit par la détermination de la *dark diversity* fonctionnelle. Une telle approche permettrait alors de s'affranchir – au moins partiellement – de l'influence des processus neutralistes et par conséquent de se focaliser exclusivement sur la structure fonctionnelle des communautés, i.e. la facette de la biodiversité soumise aux processus déterministes et conditionnant la fonctionnalité des écosystèmes (Violle *et al.*, 2007). Ainsi, il devient envisageable de détecter si, au-delà d'un manque d'espèces, tous les groupes fonctionnels pouvant potentiellement être recrutés dans la communauté sont présents (Fig. 1b) ou non (Fig. 1c). Par la suite, si les communautés étudiées ne comprennent pas toutes les espèces ou les groupes fonctionnels potentiels et que les niveaux de *dark diversity* varient en fonction des conditions environnementales (Fig. 1d), il est possible d'étudier les facteurs qui influencent la complétude – ou l'intégrité – biotique des communautés ; e.g. si les variations environnementales accentuent les niveaux de *dark diversity* taxonomique et si cela influence en retour les niveaux de *dark diversity* fonctionnelle (Fig. 1e).



**Figure 1** Schéma théorique illustrant les changements de *dark diversity* taxonomique et fonctionnelle avec les variations environnementales et leurs conséquences sur l'intégrité biotique des communautés. GF : Functional Group ; DD : *Dark diversity* ; TDD : Taxonomic *Dark diversity* ; FDD : Functional *Dark diversity*.

Dans la présente étude, nous proposons – pour la première fois – d'analyser les patterns de *dark diversity* taxonomique et fonctionnelle entre des communautés de

plantes et d'araignées de sous-bois de forêts anciennes et de boisements récents évoluant sous climats et sols comparables. Notre objectif est de comparer ces deux aspects de la *dark diversity* de manière à identifier si (i) les boisements récents abritent des communautés moins complètes que celles des forêts anciennes – ainsi que cela est attendu par la théorie et si (ii) ces absences d'espèces s'accompagnent également par des absences de groupes fonctionnels. Pour ce faire, nous proposons d'identifier des groupes fonctionnels (GF) au sein des deux pools d'espèces étudiés et, à partir de matrices sites x GF, d'appliquer la méthode de calcul suggérée par Lewis, Szava-Kovats, and Pärtel (2016) basée sur des mesures des probabilités de co-occurrence, pour estimer conjointement la TDD et la FDD.

## **Matériel et Méthodes**

### **Sites d'études et sélection des données**

Les différences de *dark diversity* taxonomique et fonctionnelle entre des forêts anciennes et des boisements récents ont été analysées à partir de jeu de données collectées dans les strates basses (herbacées, buissons) en compilant des relevés floristiques (végétation des tapis herbacés) et faunistiques (araignées des sols forestiers). Les données d'échantillonnages sont issues de 9 massifs forestiers (8 dans les cas des araignées) de l'ouest de la France (Bretagne) : deux massifs issus de déprise agricole (massifs récents) et 7 (6 dans le cas araignées) massifs n'ayant pas connu d'interruption de leur état boisé (massifs anciens) depuis au moins 1847 (d'après les données historiques des cartes d'état-major (1847)). Les parcelles forestières ont été choisies de manière à minimiser la variabilité des conditions stationnelles et des stades de maturité des peuplements. Sur la base de ces vérifications préalables, 43 parcelles (31 anciennes ; 12 récentes) ont été retenues pour l'étude concernant la végétation et 32 parcelles dans les cas des peuplements arachnologiques (20 anciennes ; 12 récentes).

La composition du tapis herbacé a été évaluée entre juin et juillet 2014/2015 au sein de relevés de 50m<sup>2</sup> (10 x 5) positionnés au milieu des parcelles forestières étudiées. 101 espèces ont été ainsi identifiées.

Concernant les peuplements d'araignées, l'ensemble du jeu de données est extrait de la base de données « Biodiversité du massif armoricain (Base de données EA GTUBE 7462 – GRETIA pour Groupe d'Etude des Invertébrés Armoricaïns) et concerne l'ensemble des échantillonnages standardisés effectués par piégeage au sol dans des parcelles répliquées au sein des 8 massifs forestiers. L'échantillonnage effectué entre avril et juin 2013/2014/2015 a collecté 89 espèces.

### **Caractérisation fonctionnelle des communautés**

#### *Végétation*

8 traits fonctionnels issus de la base de données LEDA (Kleyer *et al.*, 2008) ont été sélectionnés pour décrire la variabilité fonctionnelle des plantes en fonction des stratégies d'acquisition des ressources, de compétition, de régénération et de dispersion (Tableau S1). Ainsi ont été sélectionnés : deux traits végétatifs liés au leaf economic spectrum et associés à des aptitudes concurrentielles, à l'utilisation et à la stratégie d'allocation des ressources (SLA, LDMC), (ii) quatre traits régénératifs liés au taux de croissance et à la capacité de dispersion dans l'espace et le temps (Syndrome de dispersion, type de pollinisation, masse des graines et date de début de la floraison), ainsi que (iii) deux traits intégratifs de la stature des plantes (hauteur et type biologique). Le jeu de données de traits concernant la végétation comprend 20 valeurs manquantes, soit 2.5% de la matrice.

#### *Araignées*

5 traits fonctionnels disponibles dans la littérature ont été sélectionnés pour décrire la variabilité fonctionnelle des araignées en fonction des stratégies d'acquisition des ressources, de compétition, de régénération et de dispersion (Tableau S2).

### **Démarche d'analyse : calcul de la diversité et de la *Dark diversity***

235

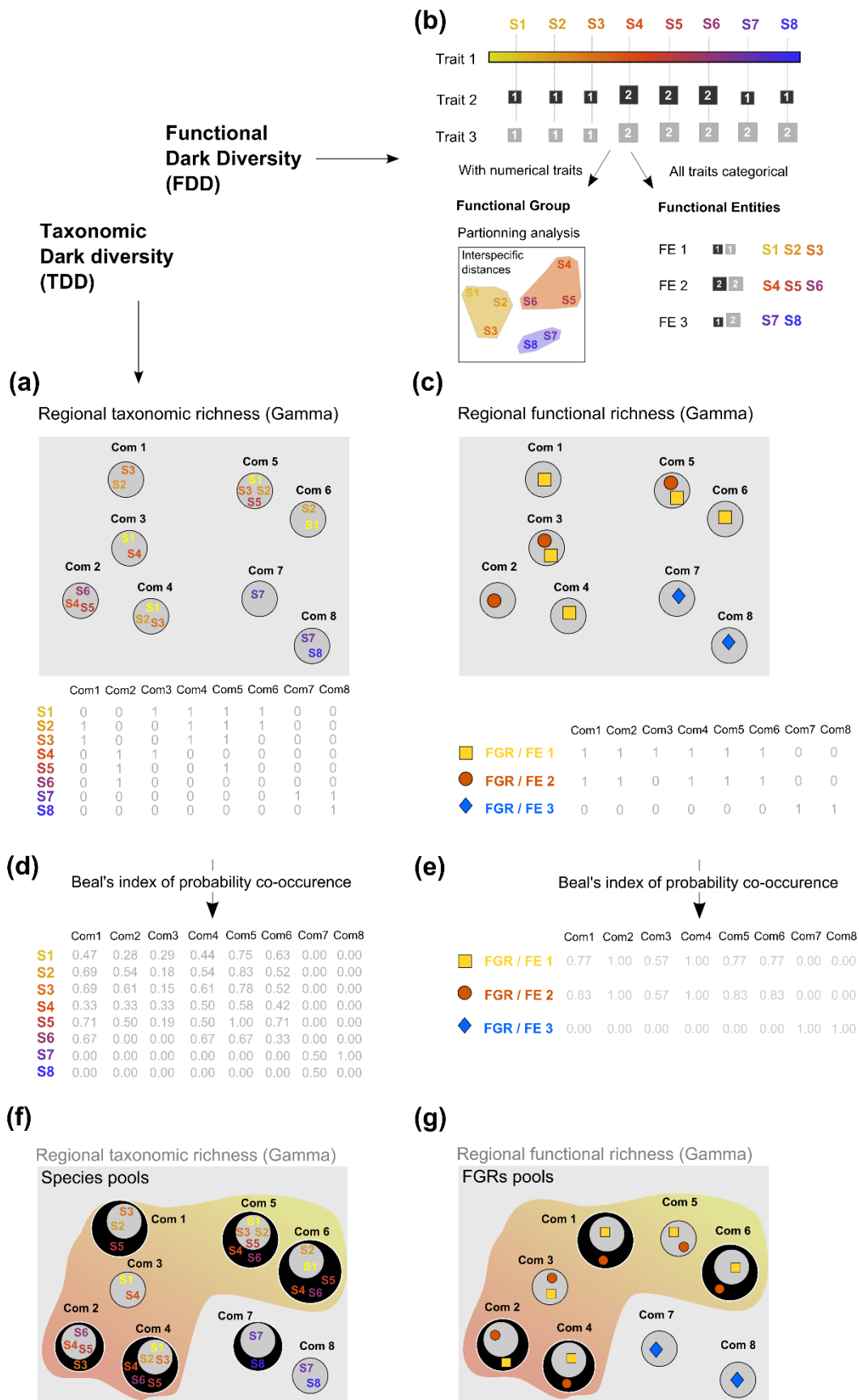
---

Dans un premier temps, la richesse spécifique par communauté a été utilisée comme mesure de diversité au niveau taxonomique. Au niveau fonctionnel, l'estimation de la diversité a été réalisée à partir de groupes fonctionnels (GF) lorsque des traits continus étaient considérés ou à partir des entités fonctionnelles (EF) lorsque tous les traits étaient catégoriels (Fig 2).

Dans le cas de la matrice de traits « plantes », comprenant des traits continus et des traits catégoriels, l'identification des groupes fonctionnels s'est faite via un partitionnement par la méthode des *k-means* (MacQueen, 1967). Cette méthode permet d'identifier des groupes sans postuler de différences hiérarchiques entre les espèces (contrairement aux Classifications Ascendantes Hiérarchiques ; Villéger *et al.*, 2017). Pour identifier le nombre optimal de groupes, la méthode des gap-statistique a été utilisée (Tibshirani, Walther et Hastie, 2001). Ainsi 9 GF ont été identifiés (Fig. S1 ; Tableaux S3, S4).

Dans le cas de la matrice de traits « araignées », comprenant uniquement des traits catégoriels, l'identification des groupes fonctionnels s'est faite via la méthode des entités fonctionnelles (FE) (i.e. nombre de combinaison uniques de catégories de traits ; Mouillot *et al.*, 2014). Ainsi 35 FE ont été identifiés (Tableaux S5, S6).





**Figure 2** Schéma théorique illustrant la démarche d'analyse de la *dark diversity* au niveau taxonomique et fonctionnel. Au niveau taxonomique, l'échantillonnage de différentes communautés écologiques permet de renseigner la diversité  $\alpha$  de chaque assemblage ainsi que d'estimer la diversité  $\gamma$  à une échelle globale (i.e. régionale) (a). A partir de la matrice communautés-espèces (présence-absence) renseignée, le calcul de l'indice de co-occurrence de Beal permet de renseigner les probabilités de présence de chaque espèce au sein de chaque communauté (d). Une espèce absente d'une communauté mais ayant une probabilité forte de co-occurrencer avec les autres espèces présentes au sein de la communauté focale sera ensuite intégrée dans la *dark diversity* taxonomique de cette communauté (f). Au niveau fonctionnel, la première étape consiste à regrouper les espèces échantillonnées au sein de différents groupes fonctionnels à partir d'une matrice de traits. Si le jeu de traits inclus des traits numériques, le calcul des groupes fonctionnels (GF) se fait à partir d'une analyse de partitionnement au sein d'un espace multidimensionnel représentant les distances entre espèces (distance euclidienne si tous les traits sont numériques, distance de gower si la base de traits inclus des traits catégoriels). Si l'ensemble des traits renseignés sont catégoriels, le calcul des groupes fonctionnels se fait à partir du calcul des entités fonctionnelles (i.e. nombre de combinaison uniques de catégories de traits) (b). La diversité en groupes fonctionnels  $\alpha$  et  $\gamma$  est ensuite estimée (c) afin de calculer la probabilité de co-occurrence de ces groupes au sein de chaque communauté (e). Un GF absent d'une communauté mais ayant une probabilité forte de co-occurrencer avec les autres GF présents au sein de la communauté focale sera ensuite intégré dans la *dark diversity* fonctionnelle de cette communauté (f).

Dans un second temps, la *dark diversity* taxonomique a été calculée suivant l'indice de co-occurrence de Beal (1984), i.e. une méthode considérée par Lewis, Szava-Kovats et Pärtel, (2016) comme l'une des plus efficaces. Cette méthode repose sur un calcul de co-occurrence permettant d'identifier les espèces comprises dans la *dark diversity* car absentes de communautés avec lesquelles elles partagent pourtant une forte probabilité de coexister (Fig. 2a,d,f). De la même manière, la *dark diversity* fonctionnelle a été calculée en évaluant les probabilités de co-occurrence des groupes/entités fonctionnels (Fig. 2b,c,e).

237

Enfin, dans le but de mettre en évidence les taxons et les GF/FE associés aux valeurs de *dark diversity* propres aux forêts anciennes, aux boisements récents et ceux enregistrés dans les deux catégories de forêts, des diagrammes de Venn ont été réalisés.

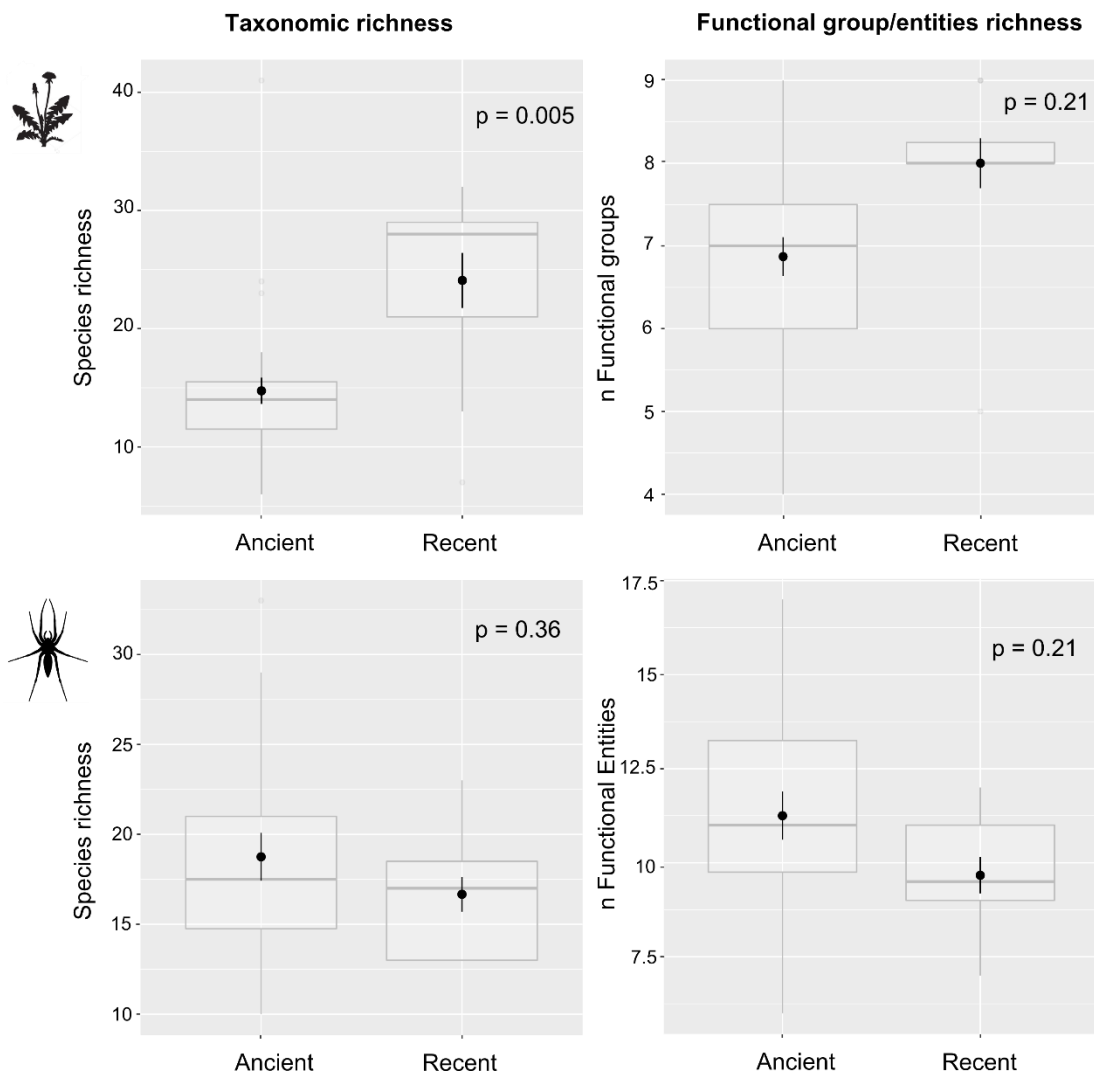
#### Analyse des données

Compte-tenu de (i) la structure emboîtée des jeux de données analysés et (ii) et de la nature discrète des variables réponses, les comparaisons des diversités taxonomique et fonctionnelle ont été effectuées à partir de modèles linéaires généralisés mixte (GLMMs), avec comme facteur fixe la continuité temporelle et comme facteur aléatoire l'identité des massifs forestiers.

#### Résultats

Concernant la richesse spécifique, les valeurs moyennes par communautés de plantes est plus faible dans les forêts anciennes que dans les boisements récents ( $14.7 \pm 6.2$  vs.  $24.1 \pm 8$  ;  $p < 0.05$  ; moy  $\pm$  et). En revanche, il n'y a pas de différences significatives dans le cas des communautés d'araignées ( $18.8 \pm 6$  vs.  $16.6 \pm 3.3$  ;  $p > 0.05$ ) (Fig. 3).

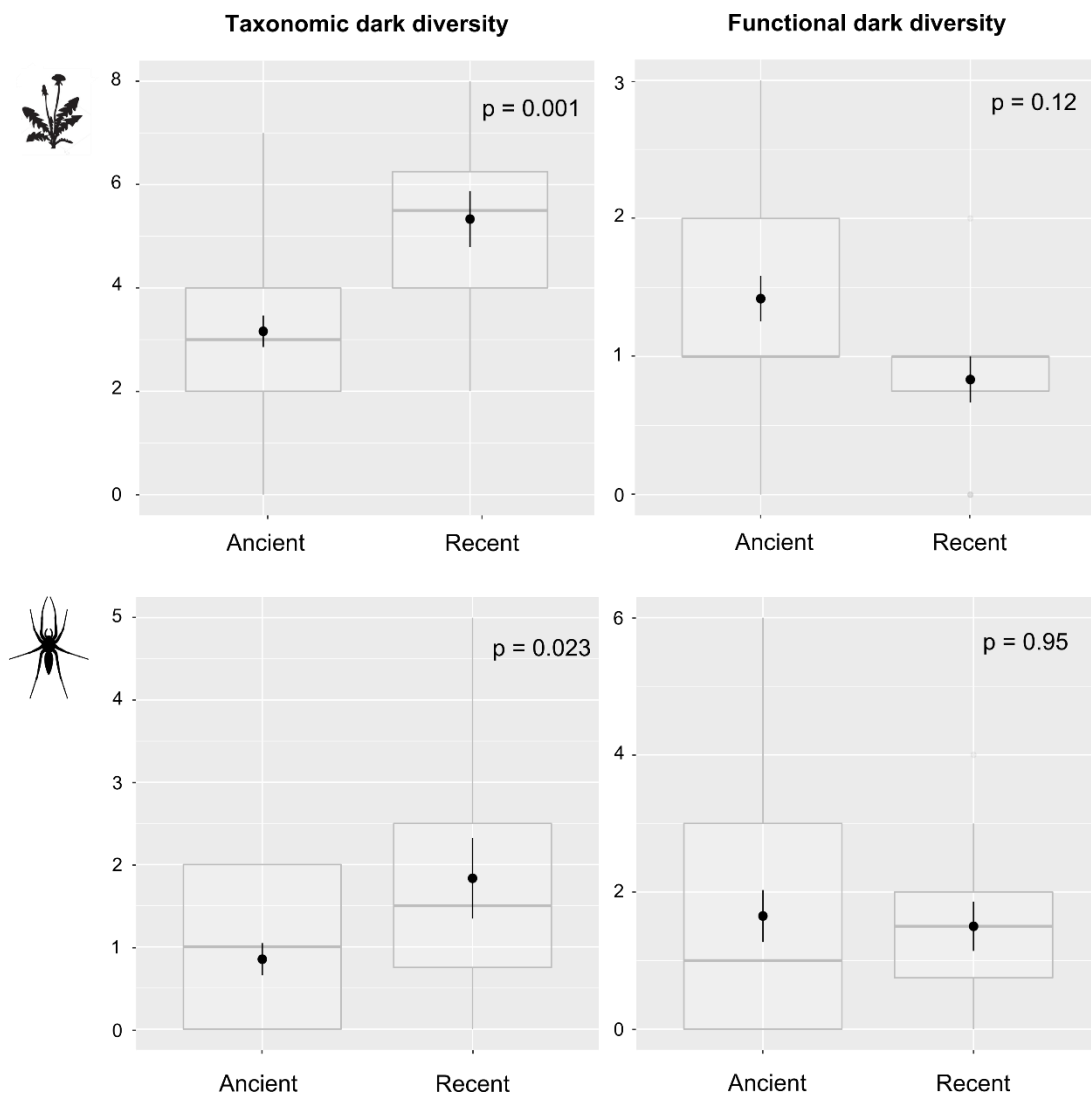
Au niveau fonctionnel, il n'y a pas de différences significatives entre les forêts anciennes et les boisements récents concernant le nombre moyen de GF (plantes ;  $14.7 \pm 6.2$  vs.  $24.1 \pm 8$  ;  $p > 0.05$ ) et de EF (araignées ;  $11.2 \pm 2.9$  vs.  $9.7 \pm 1.7$  ;  $p > 0.05$ ) (Fig. 4).



**Figure 3** Comparaisons des valeurs moyennes ( $\pm$  es) de richesse spécifique taxonomique et de nombre de groupes (plantes) et d'entités fonctionnelles (araignées) entre les forêts anciennes et récentes pour les communautés herbacées de plantes et d'araignées au sol.  $n = 12$  parcelles de boisements récents et 20 (araignées) et 31 (plantes) pour les forêts anciennes.

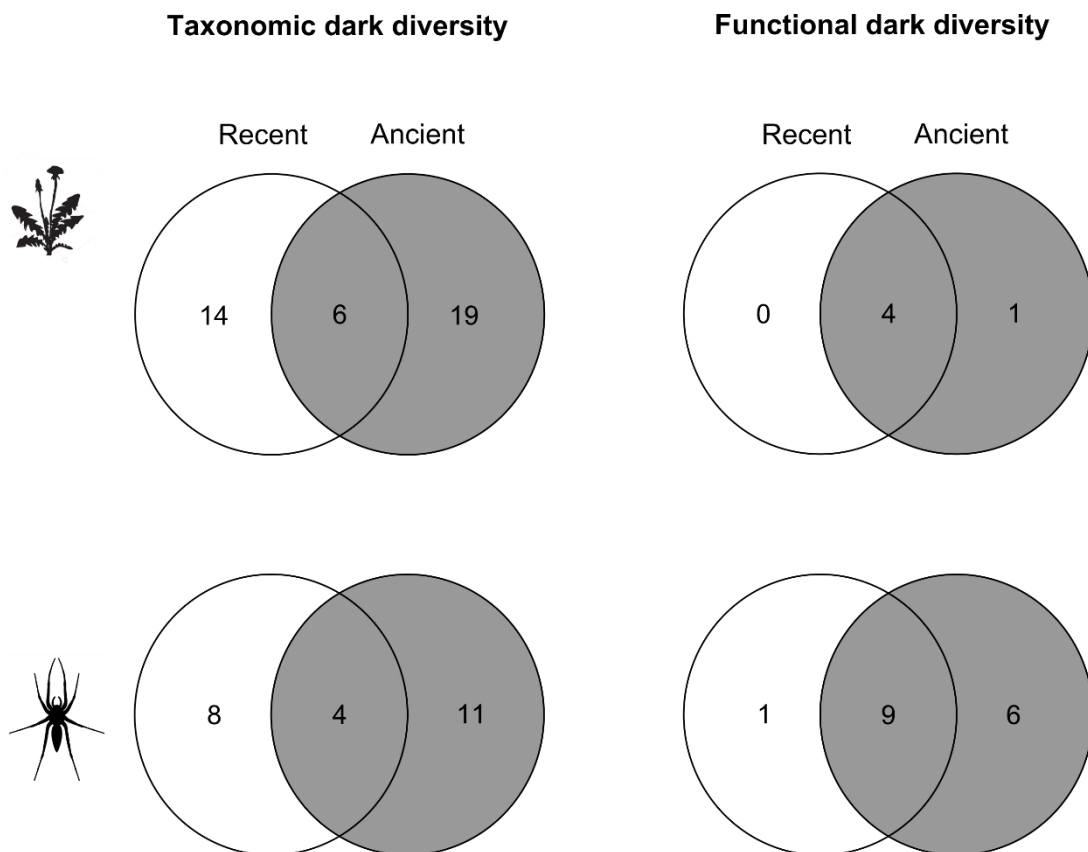
Concernant la *dark diversity* taxonomique, les forêts anciennes présentent des valeurs significativement inférieures à celles observées dans les boisements récents pour les communautés de plantes ( $3.2 \pm 1.7$  vs.  $5.3 \pm 1.9$ ;  $p < 0.05$ ), comme pour celles des araignées ( $0.85 \pm 0.88$  vs.  $1.83 \pm 1.7$ ;  $p < 0.05$ ) (Fig. 4).

En revanche, concernant la *dark diversity* fonctionnelle, entre les forêts anciennes et les boisements récents, il n'y a pas de différences significatives concernant les communautés de plantes ( $1.4 \pm 0.9$  vs.  $0.8 \pm 0.6$ ;  $p > 0.05$ ) et celles des araignées ( $1.65 \pm 1.7$  vs.  $1.5 \pm 1.2$ ;  $p > 0.05$ ) (Fig. 4).



**Figure 4** Comparaisons des valeurs moyennes ( $\pm$  es) de *dark diversity* au niveau taxonomique et fonctionnel entre les forêts anciennes et récentes pour les communautés herbacées de plantes et d'araignées au sol.  $n = 12$  plots de boisements récents et 20 (araignées) et 31 (plantes) pour les forêts anciennes.

Enfin, l'analyse de la fréquence d'association des taxons et des GF/FE aux différentes catégories de forêts étudiées révèle que plusieurs espèces – et dans une moindre mesure – quelques GF/FE sont propres aux forêts anciennes (19 espèces et un GF de plantes ; 11 espèces et 6 FE d'araignées) et aux boisements récents (14 espèces de plantes ; 8 espèces et une FE d'araignées). 6 espèces et 4 GF de plantes ainsi que 4 espèces et 9 FE d'araignées sont inscrits dans les valeurs de *dark diversity* des deux catégories de forêts (Fig. 5).



**Figure 5** Diagrammes de Venn présentant le nombre d'espèces enregistrées dans les *dark diversity* taxonomique et fonctionnelle dans (i) l'ensemble des parcelles de massifs récents, dans (ii) les forêts anciennes et (iii) dans les deux catégories de forêts.

### Discussion

La comparaison des valeurs de *dark diversity* entre les forêts anciennes et les boisements récents des communautés de plantes et d'araignées des sous-bois a mis en évidence trois résultats principaux : (i) une proportion significativement plus importante d'espèces absentes dans les boisements récents pour les deux groupes taxonomiques étudiés, (ii) à l'inverse, aucune différence de *dark diversity* fonctionnelle entre les deux catégories de forêts (Fig. 4) et (iii) que les espèces et – dans une moindre mesure – les groupes / entités fonctionnels enregistrés dans les valeurs de *dark*

*diversity* diffèrent entre les forêts anciennes et les boisements récents (Fig. 5). A notre connaissance, ces travaux révèlent ainsi pour la première fois que la rupture de la continuité temporelle de l'état boisé peut induire une plus grande biodiversité potentielle dans les boisements récents. Ce pattern peut résulter de plusieurs mécanismes non-exclusifs :

Premièrement, cela peut révéler une plus grande capacité des boisements récents à supporter la diversité biologique que les forêts anciennes, ainsi que cela est aussi suggéré par les valeurs de richesse spécifique significativement plus élevées dans le cas des communautés de plantes de sous-bois (Fig. 3). En effet, bien que cette dichotomie boisements récents riches vs. forêts anciennes appauvries ne soit pas le cas le plus commun (Hermy et Verheyen, 2007), de tels *patterns* pour la végétation ont déjà été mentionnés par d'autres auteurs, notamment dans les régions où les substrats sont majoritairement acides et pauvre en nutriments et où les pools d'espèces régionaux sont relativement restreints (Flinn et Vellend, 2005). L'hypothèse proposée pour expliquer ces contrastes de richesse spécifique entre les boisements récents et les forêts anciennes réside dans l'idée que les activités agricoles passées des terres récemment boisées (fertilisation, labour) peuvent – au moins temporairement – faciliter la colonisation des boisements récents par une plus large gamme d'espèces que dans les forêts anciennes ; e.g. permettant à des espèces plus nitrophiles d'être recrutées (Koerner *et al.* 1997; Graae, 2000).

Deuxièmement, ces résultats illustrant une dichotomie des valeurs de *dark diversity* taxonomique sont cohérents avec de nombreux travaux précédents ayant illustré que les communautés des boisements récents diffèrent de celles des forêts anciennes du fait de l'absence des espèces les plus spécialistes, i.e. les plus forestières. Ainsi, plusieurs espèces végétales inscrites ici dans la *dark diversity* taxonomique correspondent à des espèces connues pour être plus fréquemment observées en forêts anciennes que dans les boisements secondaires. Plus précisément, sur les 14 espèces inscrites dans la *dark diversity* des communautés végétales des boisements récents (Fig. 5), deux d'entre elles (*Euphorbia amygdaloides*, *Athyrium filix-femina* ; Tableau S7) sont considérées comme des espèces indicatrices de l'ancienneté de l'état boisé du domaine biogéographique des plaines et collines (Naman *et al.*, 2013). Généralement, deux mécanismes complémentaires et difficiles à distinguer sont invoqués pour expliquer l'absence de ces espèces, i.e. les limites de dispersion et les limites de recrutement (Hermy *et al.*, 1999; Flinn et Vellend, 2005; Hermy et Verheyen, 2007). Or, le fait que ces taxons soient ici inscrits dans la *dark diversity* suggèrent que ce n'est pas les contraintes de recrutement qui induits ces patterns mais plutôt les limites de dispersion, généralement importantes chez les espèces forestières (Baeten *et al.*, 2009b). En effet, ces espèces sont considérées comme appartenant à la biodiversité potentielle des communautés de ces boisements car elles en sont absentes alors que d'autres espèces avec lesquelles elles cooccurrent couramment sont, elles, bien présentes. Bien que dans le cas des araignées de telles listes mentionnant le caractère indicateur des taxons par

rapport à l'ancienneté des forêts ne soient pas disponibles, nos résultats sont convergents avec ceux des communautés végétales : plusieurs espèces typiquement forestières (e.g. *Agroeca brunnea*, *Agyneta ramosa*, *Dicymbium tibiale*) sont inscrites dans la *dark diversity* des boisements récents. L'hypothèse selon laquelle une part significative de la biodiversité de ces boisements récents peut - après 70-100 ans de développement de l'écosystème forestier - être recrutée est ainsi renforcée par les congruences des *patterns* entre les deux groupes taxonomiques étudiés. Par conséquent, l'approche développée ici, basée sur l'estimation de la *dark diversity*, apparaît comme un outil pertinent pour révéler le *crédit d'immigration* des écosystèmes secondaires, i.e. le nombre d'espèces pouvant potentiellement être recrutées dans un habitat du fait de conditions environnementales devenues favorables (Jackson et Sax, 2010).

Bien qu'une part significative du surplus d'espèces absentes dans les boisements récents par rapport aux forêts anciennes puisse être liée aux fortes contraintes de dispersion caractéristiques des espèces typiquement forestières, d'autres hypothèses peuvent également apporter des explications complémentaires. Ainsi, il est intéressant de noter que, parmi les taxons les plus fréquemment inscrits dans la *dark diversity* des communautés végétales des boisements récents, beaucoup sont des espèces ligneuses (e.g. *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Prunus avium*, *Quercus robur* ; Tableau S7). Or ces espèces sont généralement fréquentes dans le paysage qui constitue le cadre de cette étude (i.e. massif armoricain), voire dans les strates arborescentes des parcelles étudiées ici. Par conséquent, comparés aux espèces typiquement forestières circonscrites dans les grands massifs forestiers de la région (10% de la surface du territoire), il est probable que leurs absences respectives témoignent - au moins partiellement - d'un autre mécanisme que celui des limites de dispersion. Ainsi, ces *patterns* pourraient être la marque de phénomènes stochastiques de colonisation et des contingences historiques (Fukami, 2015) : à la différence des forêts anciennes qui n'ont pas connu d'interruption de l'état boisé *via* des opérations de défrichements et de mise en culture ces derniers siècles, les banques de graines des boisements récents sont en cours de reconstitution. Contrairement aux forêts anciennes, les peuplements ligneux sont relativement récents et n'alimentent encore que peu le sol par une abondante et fréquente *pluie* de graines. Par conséquent, les tapis herbacés présentent une certaine variabilité d'une communauté à l'autre (diversité-beta) du fait qu'ils résultent principalement de l'expression des espèces « ayant eu la chance » de coloniser ces habitats secondaires nouvellement apparus. Dans ces conditions, plusieurs espèces, en particulier des taxons ligneux relativement communs, peuvent apparaître comme manquant dans plusieurs communautés de boisements récents car (i) ils sont bien représentés dans ces habitats (donc ils sont intégrés dans les espèces potentielles) mais (ii) présentent des patrons de distribution hétérogène - par paquets - liés à des colonisations aléatoires.

Un dernier point intéressant à noter, révélé par les patterns de *dark diversity* taxonomique, est la mise en évidence qu'une partie des espèces et des GF/FE considérés comme faisant partie de la biodiversité potentielle des communautés herbacées et d'araignées diffèrent entre les catégories de forêts étudiées (Fig. 5). Ces résultats suggèrent concrètement que les pools d'espèces attachés aux forêts anciennes et aux boisements récents ne sont pas (totalement) identiques. Ainsi, si quelques espèces considérées comme des taxons indicateurs de l'ancienneté de l'état boisé appartiennent d'ores et déjà à la biodiversité potentielle des boisements récents, d'autres taxons restent spécifiques aux forêts anciennes (e.g. *Blechnum spicant*, *Carex pilulifera*). Dans ce contexte, il semble cohérent de penser que les limites de recrutement jouent un rôle majeur dans ces *patterns*, i.e. que les boisements récents ne présentent pas (encore ?) les conditions stationnelles favorables nécessaires aux recrutements de ces espèces. Ainsi, certaines espèces typiquement forestières (e.g. *Hyacinthoides non-scripta*), bien que pouvant être parfois observées dans les boisements récents, ne sont pas intégrées dans leurs valeurs de *dark diversity*. A l'inverse, elles peuvent être associées à celles des forêts anciennes (Tableau S7). Ces résultats soulèvent d'intéressantes perspectives pour les recherches futures en écologie historique, en particulier dans le cadre des travaux visant à caractériser le degré de nouveauté des écosystèmes émergents (e.g. Hobbs *et al.*, 2009, 2013).

Enfin, probablement le résultat le plus original de cette étude réside dans l'illustration de l'absence de différences significatives de *dark diversity* fonctionnelle pour les deux groupes étudiés alors que des différences au niveau taxonomique ont été mises en évidence (Fig. 4). Ainsi, cela suggère que les boisements récents, bien qu'apparemment incomplets au regard de la diversité spécifique, semblent ne pas « manquer » de groupes fonctionnels, du moins pas plus, statistiquement, que ce qui peut être observé localement dans les forêts anciennes. Cela s'explique probablement du fait de l'existence d'une redondance/similarité fonctionnelle au sein des taxons qui augmente la probabilité de recrutement des GF/FE par rapport aux recrutements des espèces : si certains taxons typiquement forestiers limités dans leurs capacités de colonisation sont fréquemment absents des boisements récents, d'autres espèces, proches fonctionnellement et favorisées par des traits de dispersion plus performants ou des contextes/événements plus favorables (cf. contingence historique) pourront, elles, être recrutées. Au regard de ces résultats, les communautés de plantes et d'araignées des boisements récents ont donc probablement une fonctionnalité assez proche de celles des forêts anciennes et ceux malgré les différences de structure et de composition des assemblages. De nouveau, ces résultats illustrent le potentiel d'analyse des approches centrées sur la diversité sombre des communautés, en particulier lorsque les facettes taxonomiques et fonctionnelles sont croisées.



## Remerciements

Nous remercions chaleureusement Benoît Dujol, Simon Chollet et Vincent Jung pour avoir contribué à la réflexion qui a mené à la rédaction de ce manuscrit. Par ailleurs nous remercions également Vincent Jung, Boris Leroy, Annik Schnitzler, Sébastien Villéger et Frédéric Ysnel pour leurs relectures et leurs conseils.

## Références

Toutes les références sont compilées à la fin du manuscrit.

## Annexes

**Tableau S1** Traits fonctionnels des plantes basées sur les données LEDA. Types de traits : 1: quantitatif, 2: qualitatif, 3: ordinal. \* Traits log-transformés.

Functional traits	Type	Description and units
Dispersal syndrome 101 (100%)	2	Anemochory; autochory; barochory; hydrochory; endozoochory; epizoochory and myrmecochory
Leaf dry matter content (LDMC) 96 (95%)	1	mg.g-1
Plant height (Height) * 99 (98%)	1	Maximum vegetative height (m)
Plant life-form 101 (100%)	2	Geophyte; therophyte; hemicryptophytes; chamaephytes and phanerophytes
Seed dry mass * 88 /101	1	mg
Pollination 101 (100%)	2	Anemogamy; autogamy; entomogamy; hydrogamy
Specific leaf area (SLA)* 101 (100%)	1	mm <sup>2</sup> . g-1
Start of flowering 101 (100%)	3	Months (1-12)

**Tableau S2.** Traits fonctionnels des araignées renseignés à partir de la littérature.

Functional traits	Description and units	References
Body size	Categorical (3) Small (<9 mm); Medium (9-15mm); Large (> 15mm)	Roberts (1995)
Guilds	Categorical (7) Ambush hunters, Ground hunters, Others hunters, Sheet web, Space web, Orb web, Wandering web	Cardoso <i>et al.</i> , (2011)
Phenology	Categorical (4) Spring, Summer, Autumn-Winter, Eurychron	Harvey <i>et al.</i> , (2002)
Daily activity	Categorical (3) Diurnal, Nocturnal, Both	Cardoso <i>et al.</i> , (2011)
Strata	Categorical (2) Soil, Vegetation	Buchar and Ruzicka, (2002)

Buchar, J. and Ruzicka, V. (2002) *Catalogue of Spiders of the Czech Republic*.

Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R. and Coddington, J.A. (2011) Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders (ed M Somers). *PLoS ONE*, **6**, e21710.

Harvey, P.R., Nellist, D.R. and Telfer, M.G. (2002) *Provisional Atlas of British Spiders (Arachnida, Araneae)*, Biological Records Center. Huntington, UK.

Roberts, M.J. (1995) *Spiders of Britain and Northern Europe*. Harper Collins, London; New York.

**Tableau S3** Description des entités fonctionnelles identifiées pour les plantes. Les traits catégoriels mentionnés correspondent aux catégories de traits dominantes au sein du groupe.

<b>Group</b>	<b>Pollinisation</b>	<b>Dissemination</b>	<b>Flowering</b>	<b>Life-form</b>	<b>SLA (mm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>)</b>
Group1	Hydrogamy	Autochory	June	Hemicryptophyes	19.4
Group2	Entomogamy	Endozoochory	April	Phanerophytes	15.0
Group3	Autogamy	Epizoochory	April	Therophyte	38.4
Group4	Autogamy	Barochory	June	Hemicryptophyes	26.9
Group5	Entomogamy	Barochory	April	Geophyte	22.3
Group6	Anemogamy	Epizoochory	May	Hemicryptophyes	27.3
Group7	Anemogamy	Endozoochory	April	Phanerophytes	16.6
Group8	Anemogamy	Barochory	June	Hemicryptophyes	24.9
Group9	Entomogamy	Epizoochory	April	Hemicryptophyes	26.9

	<b>LDMC (mg.g<sup>-1</sup>)</b>	<b>Height (m)</b>	<b>Seed mass (mg)</b>	<b>n species</b>
Group1	277.9	0.6	18.0	10
Group2	265.2	6.0	121.7	19
Group3	169.7	0.3	14.3	8
Group4	244.5	0.5	1.2	6
Group5	203.5	0.6	33.5	9
Group6	272.3	0.5	1.1	14
Group7	284.5	24.7	991.1	12
Group8	254.6	0.6	0.9	10
Group9	231.8	0.4	1.8	13

# Chapitre 7

## Diversité sombre & continuité temporelle

**Tableau S4** Description des caractéristiques fonctionnelles en fonction des GF pour les plantes.

Species	Group	Pollination	Dissemination	Start of flowering	Life form	SLA	LDMC	Height	Seed mass
<i>Athyrium filix-femina</i>	1	Hydrogamy	Autochory	6	Hemicryptophyte	12.1	292.0	0.7	NA
<i>Blechnum spicant</i>	1	Hydrogamy	Autochory	6	Hemicryptophyte	10.9	266.0	0.3	NA
<i>Dryopteris aemula</i>	1	Hydrogamy	Autochory	6	Hemicryptophyte	24.8	275.4	0.4	NA
<i>Dryopteris affinis</i>	1	Hydrogamy	Autochory	6	Hemicryptophyte	25.3	233.6	1.3	NA
<i>Dryopteris carthusiana</i>	1	Hydrogamy	Autochory	6	Hemicryptophyte	24.8	275.4	0.4	NA
<i>Dryopteris dilatata</i>	1	Hydrogamy	Autochory	6	Hemicryptophyte	21.0	277.0	0.6	NA
<i>Dryopteris filix-mas</i>	1	Hydrogamy	Autochory	6	Hemicryptophyte	24.2	295.0	0.8	NA
<i>Polypodium vulgare</i>	1	Hydrogamy	Autochory	3	Geophyte	12.4	289.0	0.3	18.0
<i>Polystichum setiferum</i>	1	Hydrogamy	Autochory	5	Hemicryptophyte	19.8	NA	0.8	NA
<i>Pteridium aquilinum</i>	1	Hydrogamy	Autochory	4	Geophyte	18.4	298.0	1.0	NA
<i>Buxus sempervirens</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	3	Phanerophyte	7.0	396.9	2.0	13.0
<i>Cornus sanguinea</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	5	Phanerophyte	17.4	255.0	2.4	79.6
<i>Crataegus monogyna</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	5	Phanerophyte	11.3	336.1	4.9	167.6
<i>Cytisus scoparius</i>	2	Entomogamy	Autochory	4	Phanerophyte	14.5	200.0	1.1	7.4
<i>Euonymus europaeus</i>	2	Entomogamy	Myrmecochory	4	Phanerophyte	14.6	243.5	3.4	52.1
<i>Frangula alnus</i>	2	Anemogamy	Endozoochory	4	Phanerophyte	19.7	256.0	3.9	125.9
<i>Hedera helix</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	9	Phanerophyte	11.8	253.8	12.4	73.7
<i>Ilex aquifolium</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	5	Phanerophyte	6.6	261.9	12.0	50.6
<i>Lonicera periclymenum</i>	2	Autogamy	Endozoochory	6	Phanerophyte	14.2	227.0	4.5	6.1
<i>Malus communis</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	4	Phanerophyte	18.8	248.8	6.0	23.6
<i>Prunus avium</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	7	Phanerophyte	13.5	NA	12.2	390.0
<i>Prunus laurocerasus</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	6	Phanerophyte	6.9	267.5	4.0	262.6
<i>Prunus spinosa</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	4	Phanerophyte	14.0	313.5	2.0	448.2
<i>Pyrus pyraster</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	5	Hemicryptophyte	11.2	NA	20.0	28.6
<i>Ribes rubrum</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	5	Phanerophyte	28.2	269.0	1.3	9.2
<i>Rosa arvensis</i>	2	Autogamy	Endozoochory	5	Phanerophyte	22.0	259.3	1.0	267.2
<i>Sambucus nigra</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	6	Phanerophyte	20.2	201.0	5.9	40.9
<i>Sorbus aucuparia</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	4	Phanerophyte	14.4	268.8	12.8	121.4
<i>Viburnum opulus</i>	2	Entomogamy	Endozoochory	4	Phanerophyte	17.9	250.5	2.9	145.2
<i>Anemone nemorosa</i>	3	Autogamy	Myrmecochory	3	Geophyte	27.7	205.0	0.1	2.1
<i>Circaea lutetiana</i>	3	Autogamy	Epizoochory	6	Geophyte	36.7	193.5	0.3	1.8
<i>Galeopsis tetrahit</i>	3	Autogamy	Barochory	7	Therophyte	31.5	176.0	0.4	4.3
<i>Galium aparine</i>	3	Autogamy	Epizoochory	6	Therophyte	34.7	140.0	0.7	9.4
<i>Geranium robertianum</i>	3	Autogamy	Autochory	4	Therophyte	32.4	185.7	0.2	1.5
<i>Moehringia trinervia</i>	3	Autogamy	Barochory	5	Therophyte	36.1	179.3	0.2	0.2
<i>Oxalis acetosella</i>	3	Autogamy	Autochory	4	Hemicryptophyte	64.6	129.8	0.1	1.0
<i>Polygonatum multiflorum</i>	3	Autogamy	Endozoochory	4	Geophyte	43.8	148.2	0.4	94.4
<i>Ajuga reptans</i>	4	Autogamy	Myrmecochory	4	Hemicryptophyte	35.5	153.0	0.2	1.5
<i>Geum urbanum</i>	4	Autogamy	Epizoochory	5	Hemicryptophyte	37.7	302.0	0.4	2.0
<i>Hypericum pulchrum</i>	4	Autogamy	Anemochory	6	Hemicryptophyte	17.6	303.0	0.3	0.1
<i>Lysimachia nemorum</i>	4	Autogamy	Barochory	4	Hemicryptophyte	30.2	196.5	0.3	0.4

## Chapitre 7

### Diversité sombre & continuité temporelle

<i>Potentilla sterilis</i>	4	Autogamy	Barochory	3	Hemicryptophyte	24.6	250.0	0.1	0.5
<i>Rubus fruticosus</i>	4	Autogamy	Endozoochory	6	Hemicryptophyte	15.6	262.7	1.8	2.6
<i>Calluna vulgaris</i>	5	Entomogamy	Anemochory	7	Chamaephyte	11.8	287.0	0.8	0.0
<i>Conopodium majus</i>	5	Entomogamy	Barochory	6	Geophyte	22.5	189.3	0.2	2.2
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	5	Entomogamy	Barochory	4	Geophyte	21.2	88.0	0.1	5.6
<i>Listera ovata</i>	5	Entomogamy	Anemochory	4	Geophyte	29.0	116.9	0.1	NA
<i>Mercurialis perennis</i>	5	Entomogamy	Epizoochory	4	Geophyte	25.7	224.5	0.2	5.6
<i>Ruscus aculeatus</i>	5	Entomogamy	Endozoochory	9	Chamaephyte	15.0	248.0	0.6	191.3
<i>Tamus communis</i>	5	Entomogamy	Endozoochory	3	Geophyte	30.3	151.0	2.3	16.8
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5	Autogamy	Endozoochory	4	Chamaephyte	20.8	331.8	0.3	40.8
<i>Vinca minor</i>	5	Entomogamy	Barochory	2	Chamaephyte	24.7	195.0	0.6	6.1
<i>Arrhenatherum elatius</i>	6	Anemogamy	Epizoochory	5	Hemicryptophyte	28.3	291.3	1.3	3.1
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	6	Anemogamy	Epizoochory	6	Hemicryptophyte	44.4	308.5	0.8	2.8
<i>Carex pilulifera</i>	6	Anemogamy	Myrmecochory	4	Hemicryptophyte	19.4	328.0	0.1	1.2
<i>Carex remota</i>	6	Anemogamy	Hydrochory	5	Hemicryptophyte	25.8	254.0	0.5	0.4
<i>Carex sylvatica</i>	6	Anemogamy	Epizoochory	5	Hemicryptophyte	30.9	324.0	0.4	1.7
<i>Dactylis glomerata</i>	6	Anemogamy	Epizoochory	4	Hemicryptophyte	24.5	262.5	0.5	0.9
<i>Deschampsia cespitosa</i>	6	Anemogamy	Epizoochory	6	Hemicryptophyte	14.8	337.3	0.4	0.2
<i>Holcus lanatus</i>	6	Anemogamy	Epizoochory	5	Hemicryptophyte	34.2	230.2	0.3	0.4
<i>Holcus mollis</i>	6	Anemogamy	Epizoochory	6	Hemicryptophyte	40.3	216.0	0.3	0.3
<i>Juncus effusus</i>	6	Anemogamy	Epizoochory	6	Geophyte	10.9	267.9	0.9	0.0
<i>Luzula multiflora</i>	6	Anemogamy	Myrmecochory	5	Hemicryptophyte	24.8	214.0	0.2	0.4
<i>Luzula sylvatica</i>	6	Anemogamy	Myrmecochory	5	Hemicryptophyte	16.5	294.0	0.3	0.7
<i>Melica uniflora</i>	6	Anemogamy	Myrmecochory	5	Hemicryptophyte	39.6	NA	0.3	2.9
<i>Urtica dioica</i>	6	Anemogamy	Epizoochory	4	Geophyte	28.3	212.5	0.9	0.2
<i>Betula pendula</i>	7	Anemogamy	Anemochory	4	Phanerophyte	17.9	273.0	27.0	0.2
<i>Carpinus betulus</i>	7	Anemogamy	Anemochory	4	Phanerophyte	23.7	258.7	17.9	41.8
<i>Castanea sativa</i>	7	Anemogamy	Endozoochory	6	Phanerophyte	14.7	265.3	30.0	2891.9
<i>Corylus avellana</i>	7	Anemogamy	Endozoochory	4	Phanerophyte	20.5	283.8	2.8	805.7
<i>Fagus sylvatica</i>	7	Anemogamy	Endozoochory	4	Phanerophyte	17.4	309.3	32.2	177.1
<i>Fraxinus excelsior</i>	7	Anemogamy	Anemochory	4	Phanerophyte	13.6	256.5	26.1	58.4
<i>Populus tremula</i>	7	Anemogamy	Anemochory	3	Phanerophyte	14.6	369.8	19.5	0.1
<i>Quercus petraea</i>	7	Anemogamy	Endozoochory	4	Phanerophyte	12.6	281.3	36.1	974.7
<i>Quercus robur</i>	7	Anemogamy	Endozoochory	5	Phanerophyte	15.3	280.0	40.0	3487.5
<i>Quercus rubra</i>	7	Anemogamy	Endozoochory	4	Phanerophyte	13.9	285.0	25.0	3360.1
<i>Taxus baccata</i>	7	Anemogamy	Endozoochory	4	Phanerophyte	7.9	267.2	17.5	45.3
<i>Tilia cordata</i>	7	Anemogamy	Anemochory	7	Phanerophyte	27.2	NA	21.7	50.6
<i>Agrostis capillaris</i>	8	Anemogamy	Barochory	6	Hemicryptophyte	35.0	259.7	0.3	0.1
<i>Agrostis curtisii</i>	8	Anemogamy	Anemochory	6	Hemicryptophyte	22.0	344.0	NA	NA
<i>Carex laevigata</i>	8	Anemogamy	Hydrochory	5	Hemicryptophyte	18.8	272.0	NA	1.2
<i>Carex pallescens</i>	8	Anemogamy	Barochory	5	Hemicryptophyte	30.1	264.6	0.3	1.3
<i>Carex pendula</i>	8	Anemogamy	Barochory	5	Hemicryptophyte	13.3	301.5	0.5	0.7
<i>Milium effusum</i>	8	Anemogamy	Barochory	5	Hemicryptophyte	33.4	251.0	0.6	1.1

**Tableau S5** Description des entités fonctionnelles identifiées pour les araignées.

# FE	Functional entities	Body	Phenology	Daily_activity	Hunting	n species
1	Bla_Peu_Dbo_Hgr	Large	Eurychron	Both	Ground_hunters	3
2	Bsm_Psu_Dbo_Hsh	Small	Summer	Both	Sheetweb	1
3	Bla_Psu_Ddi_Hgr	Large	Summer	Diurnal	Ground_hunters	6
4	Bme_Peu_Dbo_Hgr	Medium	Eurychron	Both	Ground_hunters	2
5	Bla_Peu_Dbo_Ham	Large	Eurychron	Both	Ambush_hunters	1
6	Bsm_Peu_Dbo_Hsh	Small	Eurychron	Both	Sheetweb	10
7	Bsm_Pau_Dbo_Hsh	Small	Autumn-Winter	Both	Sheetweb	4
8	Bme_Peu_Dbo_Hsh	Medium	Eurychron	Both	Sheetweb	6
9	Bsm_Psu_Dbo_Hwa	Small	Summer	Both	Wandering_web	4
10	Bla_Psu_Dno_Hot	Large	Summer	Nocturnal	Otherhunters	1
11	Bla_Peu_Dno_Hot	Large	Eurychron	Nocturnal	Otherhunters	1
12	Bla_Psp_Dno_Hsh	Large	Spring	Nocturnal	Sheetweb	1
13	Bsm_Peu_Dbo_Hwa	Small	Eurychron	Both	Wandering_web	15
14	Bla_Psp_Dbo_Hgr	Large	Spring	Both	Ground_hunters	1
15	Bla_Peu_Dno_Hgr	Large	Eurychron	Nocturnal	Ground_hunters	1
16	Bme_Peu_Dbo_Hsp	Medium	Eurychron	Both	Spaceweb	2
17	Bla_Pau_Dbo_Hsh	Large	Autumn-Winter	Both	Sheetweb	1
18	Bme_Peu_Dbo_Hwa	Medium	Eurychron	Both	Wandering_web	5
19	Bme_Psu_Dbo_Hwa	Medium	Summer	Both	Wandering_web	1
20	Bla_Psu_Dbo_Hgr	Large	Summer	Both	Ground_hunters	3
21	Bla_Psp_Ddi_Hgr	Large	Spring	Diurnal	Ground_hunters	1
22	Bla_Peu_Dbo_Hsh	Large	Eurychron	Both	Sheetweb	1
23	Bme_Psp_Dbo_Hsh	Medium	Spring	Both	Sheetweb	1
24	Bla_Psu_Dbo_Hor	Large	Summer	Both	Orbweb	1
25	Bsm_Peu_Ddi_Hot	Small	Eurychron	Diurnal	Otherhunters	1
26	Bme_Peu_Dbo_Ham	Medium	Eurychron	Both	Ambush_hunters	2
27	Bla_Peu_Dbo_Hor	Large	Eurychron	Both	Orbweb	1
28	Bme_Peu_Dbo_Hor	Medium	Eurychron	Both	Orbweb	1
29	Bla_Peu_Ddi_Hgr	Large	Eurychron	Diurnal	Ground_hunters	3
30	Bsm_Psu_Dbo_Hgr	Small	Summer	Both	Ground_hunters	1
31	Bsm_Psp_Dbo_Hwa	Small	Spring	Both	Wandering_web	2
32	Bsm_Pau_Dbo_Hwa	Small	Autumn-Winter	Both	Wandering_web	1
33	Bsm_Psu_Dbo_Hsp	Small	Summer	Both	Spaceweb	1
34	Bme_Psp_Dbo_Hwa	Medium	Spring	Both	Wandering_web	1
35	Bla_Psu_Dbo_Ham	Large	Summer	Both	Ambush_hunters	2

**Tableau S6** Description des caractéristiques fonctionnelles en fonction des FE pour les araignées.

Species	# FE	FE	Body	Phenology	Daily activity	Hunting
<i>Agroeca brunnea</i>	1	Bla_Peu_Dbo_Hgr	Large	Eurychron	Both	Ground hunters
<i>Cicurina cicur</i>	1		Large	Eurychron	Both	Ground hunters
<i>Zora spinimana</i>	1		Large	Eurychron	Both	Ground hunters
<i>Agyneta ramosa</i>	2	Bsm_Psu_Dbo_Hsh	Small	Summer	Both	Sheet web
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	3	Bla_Psu_Ddi_Hgr	Large	Summer	Diurnal	Ground hunters
<i>Pardosa hortensis</i>	3		Large	Summer	Diurnal	Ground hunters
<i>Pardosa prativaga</i>	3		Large	Summer	Diurnal	Ground hunters
<i>Pardosa saltans</i>	3		Large	Summer	Diurnal	Ground hunters
<i>Pirata uliginosus</i>	3		Large	Summer	Diurnal	Ground hunters
<i>Piratula hygrophila</i>	3		Large	Summer	Diurnal	Ground hunters
<i>Apostenus fuscus</i>	4	Bme_Peu_Dbo_Hgr	Medium	Eurychron	Both	Ground hunters
<i>Scotina celans</i>	4		Medium	Eurychron	Both	Ground hunters
<i>Atypus affinis</i>	5	Bla_Peu_Dbo_Ham	Large	Eurychron	Both	Ambush hunters
<i>Bathyphantes gracilis</i>	6	Bsm_Peu_Dbo_Hsh	Small	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Centromerus dilutus</i>	6		Small	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Centromerus serratus</i>	6		Small	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Diplostyla concolor</i>	6		Small	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Hahnia helveola</i>	6		Small	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Iberina montana</i>	6		Small	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Maro minutus</i>	6		Small	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Microneta viaria</i>	6		Small	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Palliduphantes pallidus</i>	6		Small	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Tenuiphantes cristatus</i>	6		Small	Autumn-Winter	Both	Sheet web
<i>Tenuiphantes flavipes</i>	6		Small	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Centromerus brevipalpus</i>	7	Bsm_Pau_Dbo_Hsh	Small	Autumn-Winter	Both	Sheet web
<i>Hahnia ononidum</i>	7		Small	Autumn-Winter	Both	Sheet web
<i>Saloca diceros</i>	7		Small	Autumn-Winter	Both	Sheet web
<i>Centromerus sylvaticus</i>	8	Bme_Peu_Dbo_Hsh	Medium	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Macrargus rufus</i>	8		Medium	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Neriene clathrata</i>	8		Medium	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Saaristoa abnormis</i>	8		Medium	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Tenuiphantes tenuis</i>	8		Medium	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Tenuiphantes zimmermanni</i>	8		Medium	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Ceratinella scabrosa</i>	9	Bsm_Psu_Dbo_Hwa	Small	Summer	Both	Wandering web
<i>Diplocephalus picinus</i>	9		Small	Summer	Both	Wandering web
<i>Gongyliidium latebricola</i>	9		Small	Summer	Both	Wandering web
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	9		Small	Summer	Both	Wandering web
<i>Clubiona comta</i>	10	Bla_Psu_Dno_Hot	Large	Summer	Nocturnal	Other hunters
<i>Clubiona terrestris</i>	11	Bla_Peu_Dno_Hot	Large	Eurychron	Nocturnal	Other hunters
<i>Coelotes terrestris</i>	12	Bla_Psp_Dno_Hsh	Large	Spring	Nocturnal	Sheet web

## Chapitre 7

### Diversité sombre & continuité temporelle

<i>Dicymbium tibiale</i>	13	Bsm_Peu_Dbo_Hwa	Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Diplocephalus latifrons</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Erigone atra</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Gongyliellum vivum</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Jacksonella falconeri</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Micrargus apertus</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Micrargus herbigradus</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Monocephalus fuscipes</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Ostearius melanopygius</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Parapelecopsis nemoralis</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Sintula corniger</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Walckenaeria cucullata</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Walckenaeria cuspidata</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Wiehlea calcarifera</i>	13		Small	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Drassyllus lutetianus</i>	14	Bla_Psp_Dbo_Hgr	Large	Spring	Both	Ground hunters
<i>Dysdera erythrina</i>	15	Bla_Peu_Dno_Hgr	Large	Eurychron	Nocturnal	Ground hunters
<i>Enoplognatha thoracica</i>	16	Bme_Peu_Dbo_Hsp	Medium	Eurychron	Both	Space web
<i>Robertus lividus</i>	16		Medium	Eurychron	Both	Space web
<i>Eratigena picta</i>	17	Bla_Pau_Dbo_Hsh	Large	Autumn-Winter	Both	Sheet web
<i>Gonatum rubellum</i>	18	Bme_Peu_Dbo_Hwa	Medium	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Oedothorax apicatus</i>	18		Medium	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Walckenaeria acuminata</i>	18		Medium	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Walckenaeria incisa</i>	18		Medium	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Walckenaeria obtusa</i>	18		Medium	Eurychron	Both	Wandering web
<i>Gongyliidium rufipes</i>	19	Bme_Psu_Dbo_Hwa	Medium	Summer	Both	Wandering web
<i>Haplodrassus silvestris</i>	20	Bla_Psu_Dbo_Hgr	Large	Summer	Both	Ground hunters
<i>Trachyzelotes pedestris</i>	20		Large	Summer	Both	Ground hunters
<i>Zelotes apricorum</i>	20		Large	Summer	Both	Ground hunters
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i>	21	Bla_Psp_Ddi_Hgr	Large	Spring	Diurnal	Ground hunters
<i>Labulla thoracica</i>	22	Bla_Peu_Dbo_Hsh	Large	Eurychron	Both	Sheet web
<i>Linyphia hortensis</i>	23	Bme_Psp_Dbo_Hsh	Medium	Spring	Both	Sheet web
<i>Metellina mengei</i>	24	Bla_Psu_Dbo_Hor	Large	Summer	Both	Orb web
<i>Neon reticulatus</i>	25	Bsm_Peu_Ddi_Hot	Small	Eurychron	Diurnal	Other hunters
<i>Ozyptila praticola</i>	26	Bme_Peu_Dbo_Ham	Medium	Eurychron	Both	Ambush hunters
<i>Ozyptila trux</i>	26		Medium	Eurychron	Both	Ambush hunters
<i>Pachygnatha clercki</i>	27	Bla_Peu_Dbo_Hor	Large	Eurychron	Both	Orb web
<i>Pachygnatha degeeri</i>	28	Bme_Peu_Dbo_Hor	Medium	Eurychron	Both	Orb web
<i>Pardosa pullata</i>	29	Bla_Peu_Ddi_Hgr	Large	Eurychron	Diurnal	Ground hunters
<i>Trochosa ruficollis</i>	29		Large	Eurychron	Diurnal	Ground hunters
<i>Trochosa terricola</i>	29		Large	Eurychron	Diurnal	Ground hunters
<i>Phrurolithus festivus</i>	30	Bsm_Psu_Dbo_Hgr	Small	Summer	Both	Ground hunters
<i>Pocadicnemis pumila</i>	31	Bsm_Psp_Dbo_Hwa	Small	Spring	Both	Wandering web
<i>Walckenaeria dysderoides</i>	31		Small	Spring	Both	Wandering web



## Chapitre 7

### Diversité sombre & continuité temporelle

---

<i>Tapinocyba mitis</i>	32	Bsm_Pau_Dbo_Hwa	Small	Autumn-Winter	Both	Wandering web
<i>Theridion mystaceum</i>	33	Bsm_Psu_Dbo_Hsp	Small	Summer	Both	Space web
<i>Walckenaeria mitrata</i>	34	Bme_Psp_Dbo_Hwa	Medium	Spring	Both	Wandering web
<i>Xysticus cristatus</i>	35	Bla_Psu_Dbo_Ham	Large	Summer	Both	Ambush hunters
<i>Xysticus luctator</i>	35		Large	Summer	Both	Ambush hunters

---

**Tableau S7** Fréquence des espèces enregistrées dans la *dark diversity* des communautés de plantes des forêts anciennes et des boisements récents.

Species	Recent	Ancient
<i>Corylus avellana</i>	0.33	0.32
<i>Tamus communis</i>	0.50	0.13
<i>Polygonatum multiflorum</i>	0.33	0.29
<i>Quercus robur</i>	0.42	0.06
<i>Castanea sativa</i>	0.25	0.06
<i>Prunus spinosa</i>	0.25	0.03
<i>Digitalis purpurea</i>	0.42	0.00
<i>Dryopteris dilatata</i>	0.42	0.00
<i>Carpinus betulus</i>	0.33	0.00
<i>Teucrium scorodonia</i>	0.33	0.00
<i>Ajuga reptans</i>	0.25	0.00
<i>Athyrium filix-femina</i>	0.25	0.00
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	0.25	0.00
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	0.25	0.00
<i>Dryopteris affinis</i>	0.17	0.00
<i>Fraxinus excelsior</i>	0.17	0.00
<i>Prunus avium</i>	0.17	0.00
<i>Crataegus monogyna</i>	0.08	0.00
<i>Viburnum opulus</i>	0.08	0.00
<i>Viola reichenbachiana</i>	0.08	0.00
<i>Carex pilulifera</i>	0.00	0.39
<i>Fagus sylvatica</i>	0.00	0.29
<i>Blechnum spicant</i>	0.00	0.26
<i>Polypodium vulgare</i>	0.00	0.23
<i>Sorbus aucuparia</i>	0.00	0.23
<i>Stellaria holostea</i>	0.00	0.16
<i>Molinia caerulea</i>	0.00	0.10
<i>Quercus petraea</i>	0.00	0.10
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0.00	0.06
<i>Holcus mollis</i>	0.00	0.06
<i>Hypericum pulchrum</i>	0.00	0.06
<i>Ilex aquifolium</i>	0.00	0.06
<i>Populus tremula</i>	0.00	0.06
<i>Agrostis capillaris</i>	0.00	0.03
<i>Dactylis glomerata</i>	0.00	0.03
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	0.00	0.03
<i>Milium effusum</i>	0.00	0.03
<i>Pteridium aquilinum</i>	0.00	0.03
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.00	0.03

**Tableau S8** Fréquence des GF enregistrés dans la *dark diversity* fonctionnelle des communautés de plantes des forêts anciennes et des boisements récents.

Group	Recent	Ancient
Group_8	0.33	0.35
Group_5	0.33	0.29
Group_9	0.08	0.39
Group_6	0.08	0.10
Group_3	0.00	0.29

**Tableau S9** Fréquence des espèces enregistrées dans la *dark diversity* des communautés d'araignées des forêts anciennes et des boisements récents.

Species	Recent	Ancient
<i>Ozyptila trux</i>	0.33	0.05
<i>Robertus lividus</i>	0.25	0.05
<i>Centromerus sylvaticus</i>	0.08	0.05
<i>Macrargus rufus</i>	0.08	0.05
<i>Agroeca brunnea</i>	0.17	0.00
<i>Ozyptila praticola</i>	0.17	0.00
<i>Pardosa saltans</i>	0.17	0.00
<i>Tenuiphantes tenuis</i>	0.17	0.00
<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	0.17	0.00
<i>Agyneta ramosa</i>	0.08	0.00
<i>Dicymbium tibiale</i>	0.08	0.00
<i>Diplocephalus latifrons</i>	0.08	0.00
<i>Dysdera erythrina</i>	0.00	0.10
<i>Walckenaeria acuminata</i>	0.00	0.10
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	0.00	0.05
<i>Centromerus brevipalpus</i>	0.00	0.05
<i>Centromerus serratus</i>	0.00	0.05
<i>Eratigena picta</i>	0.00	0.05
<i>Hahnia helveola</i>	0.00	0.05
<i>Micrargus apertus</i>	0.00	0.05
<i>Monocephalus fuscipes</i>	0.00	0.05
<i>Piratula hygrophila</i>	0.00	0.05
<i>Walckenaeria cucullata</i>	0.00	0.05

**Tableau S10** Fréquence des FE enregistrés dans la *dark diversity* fonctionnelle des communautés d'araignées des forêts anciennes et des boisements récents.

FE	Recent	Ancient
Bla_Peu_Dbo_Hgr	0.25	0.2
Bla_Peu_Dno_Hgr	0.167	0.2
Bla_Psp_Dno_Hsh	0.167	0.2
Bsm_Psu_Dbo_Hsh	0.25	0.05
Bla_Psu_Ddi_Hgr	0.167	0.1
Bme_Peu_Dbo_Hsp	0.083	0.15
Bla_Peu_Ddi_Hgr	0.083	0.1
Bme_Peu_Dbo_Hgr	0.083	0.05
Bsm_Psu_Dbo_Hwa	0.083	0.05
Bme_Peu_Dbo_Ham	0.167	0
Bla_Peu_Dno_Hot	0	0.05
Bla_Psu_Dno_Hot	0	0.05
Bme_Peu_Dbo_Hwa	0	0.05
Bla_Pau_Dbo_Hsh	0	0.2
Bme_Psp_Dbo_Hwa	0	0.1
Bsm_Pau_Dbo_Hsh	0	0.1

Figure S1

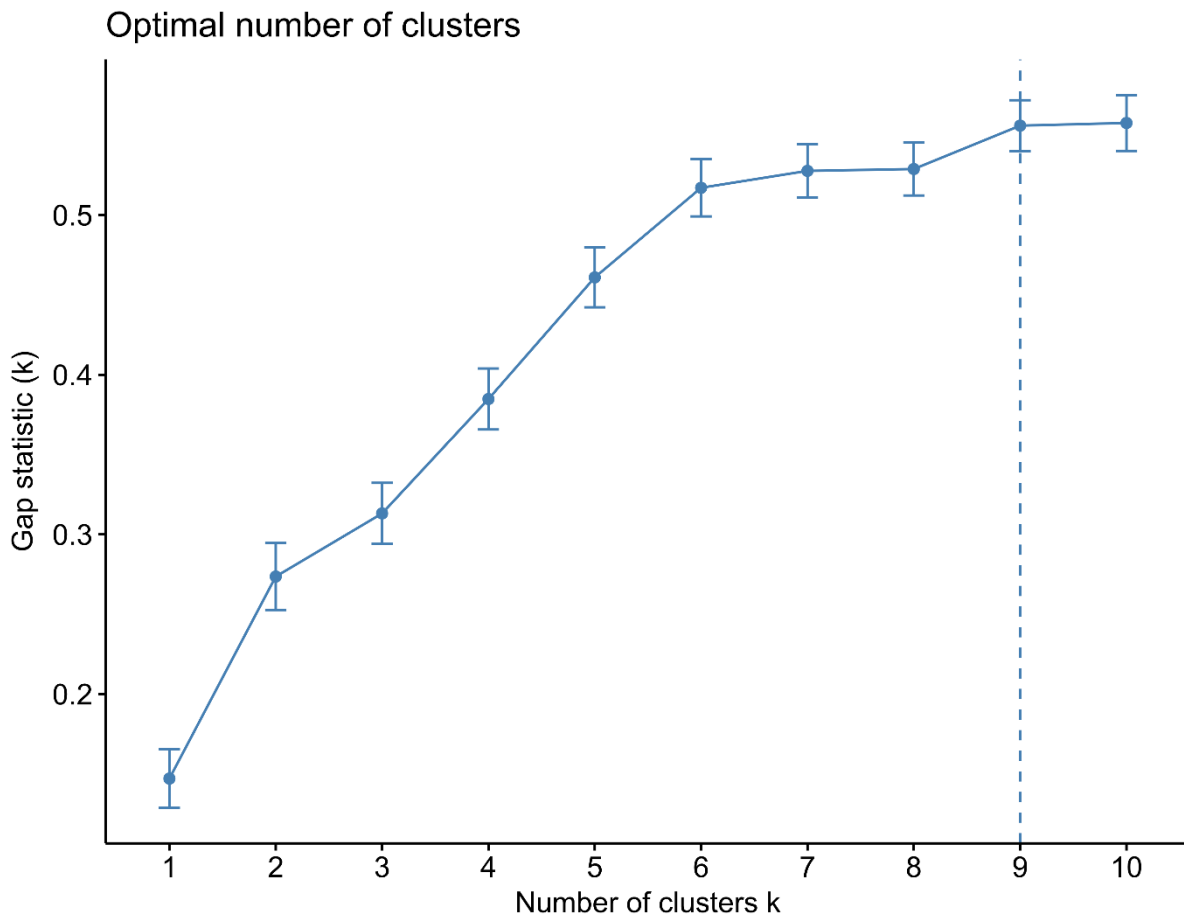


Figure S20 Nombre optimal de clusters identifiés par la méthode de « Gap stat » au sein de la matrice de traits des plantes.

## Chapitre 8

# Discussion générale

*Synthèse et perspectives*



*Et la forêt ?* L.MOREL, Bialoweza (Pologne), Mai 2015.



## Discussion générale

L'étude des *mécanismes de ré-organisation de la biodiversité au cours des processus successionnels* ainsi que les *spécificités écologiques des communautés et des écosystèmes féraux* n'est pas nouvelle. Bien au contraire, ces deux champs thématiques complémentaires constituent, de longue date, des domaines de recherches très actifs en écologie et ils ont considérablement contribué à l'amélioration de notre connaissance du fonctionnement des systèmes vivants. C'est du moins ce que suggèrent les enquêtes menées auprès d'écologues sur les concepts et les théories-clés de notre discipline (Reiners *et al.*, 2017).

Cependant, en appliquant des cadres conceptuels et méthodologiques novateurs qui permettent de mieux apprécier les processus structurants la biodiversité dans le temps et l'espace, nos travaux - dont les résultats majeurs sont discutés ici - apportent quelques éclairages originaux sur les enjeux d'un redéploiement spontané des boisements en Europe de l'Ouest.

### 1 Considérations méthodologiques

259

---

Avant de discuter des implications fondamentales et appliquées de nos travaux, il convient d'en dresser les limites méthodologiques afin de mieux cerner dans quels cadres nos résultats peuvent être interprétés. Or, indépendamment des biais inhérents à de telles études (identification des espèces, complétude des communautés, mesures de terrain et collecte des métadonnées, sélection des variables explicatives, choix des groupes taxonomiques, rigueur des analyses statistiques...), deux points essentiels méritent d'être soulignés ici : (i) les spécificités du dispositif d'échantillonnage et (ii) les analyses de processus inférées *via* l'observation de *patterns*.

#### 1.1 Dispositifs d'études

Concernant le premier point, si la chronoséquence sélectionnée peut présenter quelques limites caractéristiques des dispositifs remplaçant le *temps par l'espace* (cf. Johnson et Miyanishi 2008), elle répond à suffisamment de critères de fiabilité pour que nos résultats puissent être considérés comme robustes (cf. II.1.3.1). Toutefois, une prise en compte du contexte paysager pourrait améliorer la qualité du dispositif en



permettant d'identifier concrètement l'influence de l'architecture spatiale du site sur la structuration des assemblages. En effet, même si le motif en mosaïque du paysage semble ici relativement homogène, il est probable que l'on puisse détecter des *effets lisière* significatifs, en particulier sur la richesse spécifique des communautés étudiées (cf. Gonzalez *et al.*, 2010; Alignier et Deconchat, 2013). Par conséquent, une caractérisation des structures paysagères permettrait, en les incluant dans les analyses, de mieux cerner les réponses véritablement liées au gradient successional. Toutefois, le fait que nos résultats relatifs aux changements de richesse spécifique soient très semblables à ceux de la littérature suggère que nos interprétations reliées à la dynamique successionale sont cohérentes (cf. chap. 4).

En revanche, concernant le réseau de sites forestiers, il présente quelques particularités qui peuvent interférer avec l'effet de l'ancienneté et, en ce sens, elles doivent être soulignées :

- *Le déséquilibre du nombre de parcelles étudiées entre les forêts anciennes et les boisements féraux :*

260

Ce déséquilibre résulte d'une sélection progressive, initiée à l'origine dans le but de déterminer le degré d'affinités sylvatiques des assemblages féraux étudiés à Kério. Par conséquent, il semble plus juste de considérer cette sélection comme un *prodrome* des sous-bois anciens plus que comme un véritable échantillonnage représentatif de la diversité des forêts anciennes et récentes en Bretagne.

Cependant, bien qu'un dispositif plus équilibré dans l'espace comme entre les deux catégories étudiées soit souhaitable, nos résultats suggèrent que cette sélection permet – malgré tout – une analyse correcte de l'ancienneté des forêts. En effet, le principal risque de ce déséquilibre réside dans une évaluation minorée des métriques calculées pour les boisements féraux : étant donné qu'ils sont moins représentés dans l'échantillonnage, la probabilité d'obtenir des valeurs élevées de diversité  $\alpha$  ou  $\gamma$ , de spécialisation ou d'originalité des assemblages est plus réduite que pour les forêts anciennes. Or, nos résultats illustrent dans la plupart des cas que les communautés férales sont autant, si ce n'est plus, riches et originales que celles des forêts anciennes. De la même manière, dans le cas de la diversité  $\beta$ , nos résultats illustrant un turnover fonctionnel des communautés végétales

relativement restreint (chap. 6, VIII.3) pourraient potentiellement impliquer le déséquilibre d'échantillonnage. Cependant, le fait qu'au niveau taxonomique, le turnover est particulièrement significatif suggère que ces résultats traduisent plus un réel contraste taxonomique/fonctionnel qu'un problème de standardisation du dispositif.

- *Les conditions abiotiques et paysagères des stations forestières étudiées :*

L'analyse des patrons floristiques et des valeurs indicatrices d'Ellenberg révèle une certaine hétérogénéité des conditions stationnelles des parcelles étudiées, en particulier entre les forêts anciennes. Ainsi, les communautés végétales des forêts anciennes apparaissent *globalement* plus acidiphiles et plus oligotrophiles (Tab VI.S2 ; Fig. VI.4). Comme discuté plus loin, même si ces différences entre forêts anciennes et férales vont dans le sens des modifications connues pour être induites par les héritages des activités agricoles passées, il est difficile de garantir qu'elles ne reflètent pas une différence stationnelle préexistante. De la même manière, d'un point de vue phytosociologique, ces différences se traduisent par une certaine diversité syntaxonomique : quelques relevés des forêts anciennes présentent des affinités assez fortes avec les phytocoenoses de l'alliance du *Quercion roboris* Malcuit 1929<sup>39</sup>, alors que de tels syntaxons ne s'observent pas dans les boisements féraux (Clément, B., *comm pers.*). Par conséquent, même si cette hétérogénéité d'échantillonnage reste circonscrite au sein d'un ensemble de végétation relativement homogène – notamment par rapport à l'humidité –, il convient de préciser que nos résultats seraient renforcés si un meilleur calage des séries floristiques avait été réalisé. Compte-tenu de la faible représentativité des forêts en Bretagne et du fait que les facteurs physiographiques conditionnent probablement les catégories forestières<sup>40</sup>, ce type de calage préalable nécessiterait une vaste investigation difficilement réalisable dans le cadre de cette étude. Mais, à l'avenir, l'étude de l'ancienneté des forêts du massif armoricain devrait pouvoir gagner en précision si de telles démarches étaient mises en place. Dans cette perspective, un renseignement à la fois plus exhaustif et plus précis de variables environnementales permettrait de mieux sélectionner les parcelles et d'identifier

<sup>39</sup> i.e. végétations forestières abritant une strate herbacée relativement peu diversifiée et se développant généralement sur des humus mal décomposés (Delassus *et al.* 2016).

<sup>40</sup> e.g. forêts anciennes sur les sols peu profonds au sommet des massifs collinéens et boisements féraux dans les vallons.

les facteurs confondants pouvant interagir avec l'ancienneté (e.g. descripteurs de la maturité des peuplements, Janssen, 2017; caractérisation du paysage permettant de mieux tenir compte de l'effet lisière, Gonzalez *et al.*, 2010). A ce propos, une caractérisation précise des conditions édaphiques serait souhaitable, ne serait-ce que pour éviter les problèmes de circularité induits par l'utilisation des indices d'Ellenberg. Car, bien qu'ils présentent de nombreux avantages, il est délicat d'inférer les déterminismes abiotiques qui conditionnent la végétation à partir des données de végétation.

Toutefois, ces imperfections du dispositif ne doivent pas conduire à sous-estimer la signification et la fiabilité de nos résultats. Ainsi, si certaines communautés végétales des forêts anciennes semblent indiquer des différences stationnelles, ce n'est pas toujours le cas. D'autres assemblages décrits présentent des similarités de composition et de physionomie très fortes avec leurs homologues des forêts anciennes (cas de certaines parcelles échantillonnées à Kério et en forêts de Rennes présentant des cortèges proches des végétations du *Carpinion-betuli* Issler, 1931). Aussi, lorsqu'on analyse la diversité  $\beta$ , l'effet de l'ancienneté est tel que l'ensemble des forêts anciennes est aggloméré dans une même unité et ce, indépendamment des variations des valeurs indicatrices d'Ellenberg (Fig. VI.4). De plus, nous observons également cette très nette dichotomie pour le groupe des araignées, un taxon *a priori* bien moins dépendant des facteurs abiotiques évoqués ici (cf. Entling *et al.* 2007, illustrant que la niche fondamentale des araignées est d'abord dépendante de l'ombrage et de l'humidité). Enfin, le fait que le rattachement phytosociologique des communautés végétales férales soit moins évident que celui des forêts anciennes est cohérent avec l'un des arguments que nous développons : que ce caractère incertain puisse être la marque d'un rôle majoré des facteurs stochastiques (cf. VIII.3).

## 1.2 Inférer des processus *via* des patterns

Que ce soit dans le cas des *réponses* de la biodiversité à l'environnement ou de ses *effets* sur l'écosystème, nous n'avons pas mesuré directement les processus que nous avons tenté d'étudier. Nous les avons inférés *via* la structure – fonctionnelle et phylogénétique principalement – des communautés. Et qui plus est, celle de trois

communautés taxonomiques, soit une fraction très restreinte de la diversité biologique des systèmes étudiés. Ainsi, même si ces démarches s'appuient sur un échafaud théorique et méthodologique relativement solide (cf. § I.3.3), il ne faut pas perdre de vue qu'ils ne sont que des approximations – des *proxys* – des mécanismes écologiques.

Concernant les processus d'assemblages, de plus en plus de travaux mettent en évidence que les mêmes *patterns* peuvent être générés par des mécanismes distincts, voire opposés (cf. encadré I.3.1). Cadotte et Turner (2017) par exemple, dans l'objectif de limiter les interférences entre processus, suggèrent à propos de l'*habitat filtering*, de combiner l'évaluation de la structure des communautés à des mesures concrètes des variations de la *fitness* des organismes (corrélations croissance-environnement). De la même manière, à propos des processus neutralistes, Cavender-Bares *et al.* (2009) rappellent que *l'absence de preuve n'est pas toujours la preuve de l'absence* : affirmer que la non différenciation des structures fonctionnelles et phylogénétiques avec celles générées aléatoirement soit une marque indiscutable de la dérive écologique est peut-être erronée. Ce peut également être le résultat de l'interaction des processus déterministes d'*habitat filtering* et de *limiting similarity*. C'est pourquoi, nos analyses ont visé à croiser des facettes, des dimensions et des composantes (Fig. 8) relativement indépendantes. A travers cette démarche, en parallèle des prédictions théoriques basées sur la diversité fonctionnelle  $\alpha$ <sup>41</sup>, nous avons cherché à confirmer le signal potentiel de l'absence de sélection par la niche. En ce sens, les approches récemment proposées par Tucker *et al.* 2016 et utilisant des modèles nuls développés spécialement pour distinguer les mécanismes véritablement neutralistes, devraient permettre, à l'avenir, d'appuyer nos résultats de manière plus précise.

Concernant les relations biodiversité-fonctionnement des écosystèmes, des limites méthodologiques comparables sont aussi évoquées dans la littérature (e.g. cf. Garnier et Navas, 2013). La recherche en écologie des processus devrait encore occuper les écologues pendant quelques temps.

Pour ces raisons, nous pensons qu'il faut considérer nos travaux comme une ébauche de ce que pourrait être notre compréhension des dynamiques d'afforestation si nous

---

<sup>41</sup> Prediction 5c [of ecological drift] « *The distribution of traits values among locally co-occurring species is not significantly different from that in random samples from the regional species pool* ». Vellend, 2016, p142.

avons pu/pouvions véritablement décrire et mesurer les processus écologiques impliqués.

## 2 Le caractère *climacique* des théories successionales en question<sup>42</sup>

Si les implications fondamentales et appliquées de nos résultats relatifs aux mécanismes de ré-organisation temporelle de la biodiversité sont déjà discutés dans les chapitres dédiés, il semble utile de souligner ici quelques points qui apparaissent particulièrement intéressants.

### 2.1 Une part certaine d'incertitude dans les dynamiques successionales ?

#### *A la recherche de la dérive écologique*

L'un de ces principaux résultats a été la mise en évidence du rôle potentiellement joué par les processus neutralistes et stochastiques dans les successions écologiques (chap. 3). En effet, même si la démonstration d'un changement des processus d'assemblages au cours du temps, dans le cas des trois taxons étudiés (chap. 3 et 4), représente déjà un apport conceptuel notable du fait qu'il ait été encore relativement peu illustré dans les successions secondaires en milieu tempéré, il s'appuie sur un corpus théorique suffisamment robuste pour ne pas être véritablement original (voir § 1.2.2 et références). En d'autres termes, il aurait été très peu probable de démontrer que l'intensité relative des filtres de sélection ne varient pas dans le temps, ne serait-ce du fait que, au cours des successions, les facteurs environnementaux peuvent parfois changer drastiquement.

En revanche, en illustrant que les structures fonctionnelle et phylogénétique des communautés végétales des stades transitoires ne diffèrent pas de celles attendues aléatoirement (chap. 3, Fig. 2), nous apportons des éléments concrets qui suggèrent un relâchement ponctuel de l'intensité de la sélection des espèces par la niche ; soit une importance accrue de la dérive écologique du fait d'une baisse d'intensité des processus déterministes (Vellend, 2016). En effet, ce *pattern* correspond à l'une des prédictions

---

<sup>42</sup> En référence à l'article de Meiners *et al.* (2015a) « *Is successional research nearing its climax ? New approaches for understanding dynamic communities* »

théoriques d'un effet prédominant de la dérive écologique sur la structuration des communautés :

« *One more important point [...] is that we may expect the conditions under which drift plays an important role to be relatively rare in nature. However, studies of selection can provide some clues as to where to look. For example, [...], moving along an environmental gradient often shifts the fitness advantage from one species to another, such that at some point in the middle of the gradient we might expect species to approach functional equivalence, with neither species enjoying a fitness advantage* ». Vellend (2016)<sup>43</sup>

Ainsi, ces résultats peuvent apporter des compléments à la théorie de la dynamique écosystémique encore très ancrée dans un paradigme déterministe. En effet, en témoignant qu'au cours du temps, l'importance relative des filtres abiotiques a tendance à régresser au profit de celle des filtres biotiques, la majorité des travaux intégrant les processus d'assemblages dans le cadre des successions ont principalement souligné l'importance des processus déterministes (Meiners *et al.*, 2015a et références).

Il faut cependant reconnaître que nos conclusions puissent être – au moins partiellement - influencées par un biais cognitif : ainsi que le rappelle Vellend (2010), tous les *patterns* peuvent potentiellement s'observer dans la nature et être générés par des processus très différents. Par conséquent, il est aisé d'établir un lien entre un *pattern* identifié et sa causalité recherchée. Or, la mise en évidence d'un relâchement temporaire, au cours des successions de déprise, de l'intensité des processus déterministes était, dès le départ de nos travaux, un objectif clairement identifié. En effet, cette hypothèse est née d'une *intuition de terrain* visant à expliquer la grande supériorité de la variabilité de composition floristique des friches, en comparaison de celles des milieux prairiaux et des boisements. Pour être plus clair, visiter une friche embroussaillée garantissait l'utilisation de la *flore* pour identifier de nouvelles espèces alors que, au contraire, elle restait au fond du sac dans la grande majorité des autres parcelles prospectées. Or, étant donné que, ces observations étaient faites au sein d'un territoire très restreint partageant une histoire et des conditions environnementales

<sup>43</sup> p 139 ; Vellend, 2016. *The Theory of Ecological Communities*, Princeton, 229p.

*communes, est-ce que cette singularité des stades intermédiaires ne pouvait pas être la marque d'un rôle prépondérant de processus stochastiques ?*

Nos résultats tendent à confirmer l'hypothèse d'un relâchement temporaire des filtres environnementaux, même si – *in fine* – elle ne semble pas expliquer les *patterns* qui l'ont suggérée : lorsque la diversité  $\beta$  est analysée en contrôlant la part de variance liée à la variabilité de la richesse spécifique, il apparaît que tous les stades successionnels ont une dissimilarité intra-site équivalente (Fig. III.4). Ainsi, la divergence pressentie au sein des stades intermédiaires, en réalité, n'est pas détectable au niveau taxonomique mais se perçoit au regard des facettes fonctionnelle et phylogénétique. C'est un résultat intéressant puisque cela confirme le paradigme de l'écologie fonctionnelle suggérant que les filtres environnementaux – abiotiques comme biotiques – conditionnent la structure des communautés *via* les valeurs traits et – indirectement – la phylogénie (voir Fukami *et al.* (2005) pour des résultats et des conclusions similaires au cours des successions écologiques).

*Les trajectoires écosystémiques, sous l'influence des processus d'assemblages*

266

Le corollaire de cette mise en lumière d'une réduction, même ponctuelle, de l'intensité de l'action des filtres environnementaux sur la structuration des communautés, a été la recherche d'une influence des changements de processus d'assemblage sur la trajectoire des communautés végétales. Cramer (*in* Cramer et Hobbs, 2007), dans un texte arguant la nécessité d'intégrer explicitement les processus d'assemblages dans les successions pour tenir compte de la complexité des réponses de la biodiversité à la déprise agricole, évoque ainsi les liens, encore peu étudiés, entre processus d'assemblages et trajectoires écosystémiques :

« [...] *viewing old-field as complex, non linear systems allows for a paradigm expansion, where the interplay between determinism and stochasticity expressed over various time and spatial scale leads to the possibility of multiple assembly trajectories and ecosystems states.* »

Remis ainsi en perspective, nos résultats illustrant que plus les structures fonctionnelles et phylogénétiques des communautés sont indifférenciées de celles attendues aléatoirement, plus les dissimilarités de composition intra-stade sont fortes,

suggèrent qu'en effet la réduction de l'intensité de la sélection par la niche peut influencer les trajectoires écosystémiques (Fig. III.5). Car, au cours des successions, ces dissimilarités intra-stades conduisent à réduire les convergences structurelles initiales des communautés prairiales, liées à l'homogénéité des conditions abiotiques et des pratiques culturales (fauches). En illustrant de tels liens, notre démarche - très « *computer intensive* » - permet de s'émanciper des autres sources de divergences potentielles comme l'hétérogénéité environnementale ou les contingences historiques (e.g. les compositions floristiques initiales ; Egler, 1954) : c'est bien le lien entre une structure neutre, *a priori* non sélectionnée, et la diversité  $\beta$ , qui est illustré ici.

Ainsi, comme suggéré par certains auteurs (Cramer et Hobbs, 2007 ; Walker, Walker et Hobbs, 2007 ; Zhou *et al.*, 2013 ; Meiners, 2015b ; Chang et HilleRisLambers, 2016), il semble que le modèle des *états stables alternatifs* qui reconnaît que les trajectoires écosystémiques peuvent être déviées des bassins d'attractions climatiques sous l'influence de facteurs externes telles les perturbations, pourrait être enrichie par la reconnaissance des processus d'assemblages comme une source supplémentaire de divergence mais, dans ce cas, de nature *intrinsèque*.

Bien évidemment, de tels propos doivent être remis dans un contexte spatial précis ; l'idée n'est pas de reproduire le débat stochasticité-déterminisme en *réduisant* les dynamiques écosystémiques à quelques mécanismes neutralistes. A l'échelle d'un paysage, en l'absence de perturbations intenses et fréquentes, les déterminismes environnementaux et contingenciels sont largement dominants et induisent une forme d'homogénéité des trajectoires (Decocq, 2006). Kério - notre site d'étude - ne fait pas exception : après l'abandon des pratiques agricoles, les prairies évoluent en boisements de feuillus dont les compositions sont conditionnées par celles des *pools* et des conditions environnementales. En ce sens, des modèles nuls incluant l'ensemble de la flore d'Armorique auraient très probablement mis en évidence un rôle significatif des processus déterministes. Les échelles d'analyses influencent considérablement la perception de l'intensité et de la nature des processus d'assemblages (e.g. Münkemüller *et al.*, 2014). Toutefois, nos travaux témoignent, qu'à l'échelle de parcelles de surfaces relativement modestes ( $\pm 1$  ha), les changements environnementaux qui caractérisent les successions écologiques peuvent induire, du fait d'un relâchement ponctuel de l'intensité des processus déterministes, une augmentation de la diversité  $\beta$  qui, en



retour, participe à générer, du moins temporairement, des combinaisons d'espèces différenciées.

Pour conclure, ces travaux relatifs aux variations d'intensité des processus d'assemblages au cours des successions et aboutissant à l'émergence de boisements féraux, recouvrent un caractère relativement original et prometteur au sens où ils s'inscrivent dans la continuité des travaux de Chase (2010) arguant que la balance stochasticité-déterminisme est fonction des circonstances écologiques. Comme rappelé en introduction, pour Chase, les environnements les moins contraints (e.g. les plus fertiles comme des mares eutrophes ou - ici - des jeunes boisements transitoires aux sols perturbés par d'anciens usages agricoles), tendent à favoriser l'expression d'un plus grand nombre d'espèces que leurs homologues écologiquement stressants (e.g. stress hydrique, conditions oligotrophes ; Chase, 2007, 2010). D'un point de vue fondamental, nos résultats tendent à illustrer l'intérêt des démarches conseillées par Meiners *et al.* (2015a) ou Vellend *et al.* (2014) qui préconisent de concentrer *l'écologie des processus* sur la reconnaissance des conditions qui les favorisent plutôt que sur les *patterns* qu'ils génèrent. D'un point de vue plus appliqué, concernant notre compréhension des dynamiques écosystémiques, ces résultats, comme ceux de Mi *et al.* (2016) dans la Chine subtropicale, suggèrent qu'une investigation plus explicite des processus neutralistes et stochastiques pourrait nous amener à pondérer notre vision déterministe de l'organisation des systèmes vivants. Ainsi que le rappelle Alain Pavé (2011), le hasard peut être « *producteur de diversité* » ; et plaide – dans un texte intitulé « *Vers une révolution copernicienne : celle de l'écologie* »<sup>44</sup> pour la reconnaissance de « *la nécessité du hasard* » :

« *Il y a donc une diversité d'être vivants et de relations possibles entre eux et leurs milieux ; certains s'implantent ; ils établissent alors des relations au coup par coup et...c'est pour cela que ça marche, sinon les contraintes seraient trop grandes pour avoir un écosystème qui s'installe, avec des organismes à leur place, qui se maintiennent et qui, alors, ne puisse changer (évoluer) au cours du temps. [...] Identifier et démontrer les mécanismes qui l'engendrent [le hasard] permettra de mieux comprendre, voire de mieux gérer de nombreux phénomènes biologiques et écologiques, en particulier ceux qui interviennent dans la dynamique de la biodiversité.* »

<sup>44</sup> p75 ; Pavé, 2011. *La course de la gazelle. Biologie et écologie à l'épreuve du hasard*, EDP Sciences.

Et ce hasard contingent des dynamiques se surimpose au hasard des environnements, multipliant ainsi les probabilités du (re)nouvellement écologique :

*« Cela étant, il reste le hasard de l'environnement et de ses variations, celui qui va jouer sur les mécanismes de sélection : un environnement changeant et hétérogène est favorable à l'installation d'êtres vivants différents et donc à une croissance de la biodiversité. »*

## **2.2 Les successions, un processus de remplacement ou de changement ?**

En parallèle de ces travaux centrés sur la végétation, nos investigations traitant deux groupes bien moins étudiés dans le contexte des reboisements spontanés que sont les communautés d'araignées et des carabiques du sol (chap. 4), ont permis d'apporter de nouveaux éléments sur la *manière* dont la biodiversité répond à la déprise agricole. En effet, dans ces contextes précis, nos connaissances sont *principalement* basées sur les modifications de la composition et de la structure taxonomique de ces assemblages. Or, ces travaux ont une résonance certaine dans la manière dont les conséquences de la déprise agricole sur la biodiversité sont perçues (Queiroz *et al.*, 2014; Russo, 2007) : en témoignant qu'au cours des successions secondaires, les communautés diversifiées et spécialisées des prairies disparaissent au profit de cortèges forestiers paucispécifiques, ces travaux tendent à attribuer une plus grande valeur patrimoniale aux milieux ouverts. Aussi, si les vieilles forêts naturelles sont unanimement reconnues comme des *cathédrales* de biodiversité (Vallauri, 2003), les jeunes boisements féraux sont souvent considérés par de nombreux gestionnaires comme une cause supplémentaire de réduction de la diversité et d'homogénéisation des biocénoses (Génot, 2008; Schnitzler et Génot, 2012; Génot, 2014).

Par conséquent, en mettant en évidence que les niveaux d'originalité et de spécialisation fonctionnelle de ces communautés peuvent se maintenir – ou augmenter – malgré un fort déclin des richesses taxonomiques et fonctionnelles, nos résultats illustrent que l'installation spontanée de boisements n'est pas systématiquement synonyme d'une homogénéisation biotique.

Nous sommes bien conscients que ces résultats, établis à partir de métriques complexes, dépassent la réalité observable et en ce sens peuvent conduire à une vision

très conceptuelle de la structure des communautés (Barataud, 2017). Ici, par exemple, la spécialisation ne traduit pas directement l'étendue de la niche des espèces comme elle est classiquement définie en écologie (e.g. Devictor *et al.*, 2010). Elle illustre à quel point les espèces arborent des valeurs de traits fonctionnels distinctes par rapport à l'ensemble du *pool* étudié (Mouillot *et al.*, 2013b). Mais, en s'inscrivant, du moins partiellement, dans une tradition scientifique réductionniste, l'écologie moderne est à la recherche de valeurs numériques à même de lui permettre de comparer différents écosystèmes et d'en déduire le fonctionnement (Levêque, 2013). C'est pourquoi, souligner le degré d'originalité et de spécialisation fonctionnelle des communautés férales, certes composées d'espèces relativement communes (Devogel P., *comm. pers.* dans le cas des carabiques)<sup>45</sup>, permet de mettre en lumière que la féralité a autre chose à offrir que la perte de diversité, et ce même au regard de guildes animales occupant une portion réduite de l'écosystème.

Par ailleurs, nos résultats illustrent que, contrairement à la facette taxonomique, les changements de composition fonctionnelle le long du gradient sont largement induits par la disparition de certaines valeurs de traits présentes dans les stades initiaux (Fig. IV.5). Ce contraste fort/faible turnover taxonomique/fonctionnel semble suggérer que les (quelques) espèces qui colonisent les boisements féraux possèdent des caractéristiques fonctionnelles déjà présentes – au moins partiellement – dans les stades initiaux.

C'est là un second résultat notable qui tend à pondérer l'idée selon laquelle les mécanismes de remplacement seraient dominants au cours des successions. En outre, ainsi que nous l'évoquons en discussion, il ouvre d'intéressantes perspectives en écologie fondamentale comme appliquée : le fait que, au sein d'un *pool* local, les attributs fonctionnels des espèces forestières préexistent chez les espèces prairiales, ne pourrait-il pas être un héritage de la manière dont les faunes se sont mises en place au début de l'Holocène ? Car, à en croire nos connaissances sur les paléoenvironnements, les écosystèmes forestiers de l'Holocène se sont développés en lieu et place d'écosystèmes à dominance steppique (Kirby et Watkins, 2015). Dans ces conditions, il est envisageable que la grande richesse spécifique des milieux ouverts de certaines guildes attachées au sol, soient, au moins partiellement, liée au fait qu'ils ont dominé

<sup>45</sup> e.g. *Carabus intricatus*, *Notiophilus biguttatus* ; Chap. 4, Figure S3.

l'Europe pendant les longues périodes glaciaires, favorisant ainsi les phénomènes de spéciation (Dengler *et al.*, 2014). Par conséquent, ainsi que le soulignent certains auteurs (e.g. Pärtel *et al.*, 2011 et références), les comparaisons de richesse spécifique entre écosystèmes très contrastés devraient pouvoir gagner en pertinence si elles étaient pondérées par la richesse globale ( $\gamma$ ) des *pools* auxquels les écosystèmes sont associés.

Bien évidemment, l'idée ici n'est pas de déprécier l'intérêt de l'utilisation de la richesse spécifique et des analyses qu'elle suggère : comprendre pourquoi, au niveau du sol, les prairies semblent offrir aux arthropodes prédateurs plus de niches écologiques que dans les sous-bois est essentiel pour comprendre les facteurs qui régissent l'organisation de la biodiversité. Par conséquent, notre hypothèse ne doit pas être vue comme une alternative exclusive des interprétations basées sur la niche. De la même manière, il est aussi envisageable que ces résultats soient influencés par le contexte paysager de la chronoséquence (cf. § VIII.1.1). Toutefois, si ces effets étaient très importants pourquoi alors observe-t-on une dichotomie entre le turnover taxonomique et fonctionnel ? Car il ne s'agit pas là d'espèces ubiquistes, mais bien d'espèces absentes des milieux ouverts qui possèdent des attributs fonctionnels proches de ceux des cortèges prairiaux. Quoi qu'il en soit, l'hypothèse d'une influence de la structuration historique des *pools* sur la richesse spécifique des habitats est – simplement – une possible explication alternative et complémentaire aux hypothèses plus classiques.

Dans une perspective de conservation, cette hypothèse apparaît particulièrement intéressante : en sous-estimant les contingences évolutives et macro-écologiques à l'origine de la structuration des *pools* d'habitats, il est possible que nous hiérarchisions les valeurs patrimoniales des habitats sur la base de critères inadaptés. Ces arguments vont donc dans le sens des dynamiques d'atlas et de base de données naturalistes que nous voyons émerger au sein de nos territoires : en comparant la richesse spécifique par taxon et par types d'habitats, nous devrions disposer d'outils nous permettant d'apprécier si les variations de richesse spécifique sont le reflet de celles des *pools* où si elles témoignent de la capacité des écosystèmes à supporter la diversité biologique.

### 3 Unité et diversité des communautés forestières

#### 3.1 L'arbre fait-il la forêt ?

*Forêts anciennes, boisements féraux en Bretagne : des communautés de sous-étages forestiers distinctes*

En d'autres termes, *est-ce que le retour des peuplements ligneux ayant conduit, au sein d'anciennes terres agricoles, au développement d'écosystèmes présentant une physiologie forestière<sup>46</sup>, induit nécessairement – après  $\pm 100$  ans de libre évolution - l'émergence spontanée de communautés sylvatiques, i.e. présentant des assemblages semblables à ceux observés dans des forêts anciennes ?*

Indéniablement, non. Nos résultats présentés dans les chapitres 5 et 6 illustrent clairement que les communautés d'araignées vivant au sol ainsi que les communautés végétales des tapis herbacés, en termes de *composition spécifique*, diffèrent significativement entre les forêts anciennes et les boisements récents. C'est un résultat d'autant plus significatif que l'on a observé une grande congruence de ces *patterns* entre deux groupes taxonomiques dont les exigences écologiques diffèrent et ce, indépendamment du nombre d'échantillons considérés (i.e. nombre de parcelles et de massifs forestiers ; cf. chap 5 et 6). De plus, les analyses réalisées dans le cadre du septième chapitre suggèrent qu'au-delà des différences observées, les *pools* d'espèces attachés à chaque catégorie forestière (i.e. la biodiversité potentielle ou *dark diversity*) diffèrent également.

Ces résultats confirment ceux de travaux antérieurs ayant mis en évidence que la rupture de la continuité temporelle de l'état boisé induit des variations de composition parfois très importantes (voir les revues de Flinn et Vellend, 2005 et de Hermy et Verheyen, 2007 pour la flore et de Bowen *et al.*, 2007; Russo, 2007 et Spake *et al.*, 2015 pour la faune au sein du biome tempéré). Nos travaux confortent ainsi l'importance de l'ancienneté des forêts dans la structuration de la biodiversité des sous-étages forestiers, dans une zone biogéographique encore peu explorée, et, en complément de la végétation, au sein d'une guildes peu étudiée, les araignées. Dans le contexte

---

<sup>46</sup> Le terme *forêt* – en langage commun – désigne une grande étendue de terrain couverte d'arbres ; ensemble des grands arbres qui occupent, qui couvrent cette étendue (Larousse, 2017).

spécifique de la Bretagne, l'ancienneté est même l'un des facteurs les plus déterminants de la variabilité des communautés forestières à l'échelle régionale (chap. 5) : les parcelles des massifs récents présentent des communautés plus proches entre elles qu'elles ne le sont des parcelles des massifs anciens, et ce indépendamment de leurs distances spatiales ou des contextes biogéographiques (e.g. les massifs récents de la Bretagne méridionale sont plus proches de leurs homologues situés au nord qu'ils ne le sont des forêts anciennes voisines géographiquement).

Bien que l'effet de l'ancienneté de l'état boisé sur la biodiversité forestière soit désormais bien établi, il n'est pas systématique car très dépendant des contextes géographiques (Hermy *et al.*, 1999; Dupouey *et al.*, 2002b; De Frenne *et al.*, 2011; Naman *et al.*, 2013). Ainsi, très récemment dans les Préalpes du Nord (France), Philippe Janssen a illustré un *effet très limité, voire inexistant pour certains groupes taxonomiques* de l'ancienneté sur les communautés de plantes, de lichens épiphytes, de collemboles et de coléoptères saproxyliques (Janssen, 2017)<sup>47</sup>. Par conséquent si l'effet de l'ancienneté est fortement dépendant des contextes géographiques, il est délicat de statuer *a priori* sur son ampleur au sein d'un territoire uniquement sur la base des résultats acquis dans d'autres régions. En d'autres termes, dans le cas spécifique de l'Europe de l'Ouest, moins étudiée que les territoires de l'Europe du Nord et centrale (§ I.4.1), la réponse des communautés écologiques à la rupture de la continuité temporelle de l'état boisé était encore assez peu renseignée. Par conséquent, l'un des principaux apports de nos travaux réside dans la mise en évidence, qu'à l'extrême Ouest de l'Europe, au sein du massif armoricain, les communautés de sous-étages des boisements récents, même après 120 ans de maturation sylvigénétique (cas du massif de Coëtquidan), ne sont pas équivalentes à celles des forêts anciennes<sup>48</sup>.

Par ailleurs, toujours au regard des différences entre les forêts anciennes et les boisements récents, nos travaux illustrent des résultats plus originaux car moins fréquents ou relatifs à des aspects peu étudiés. Ainsi, au-delà des différences taxonomiques, nous avons mis en évidence que les communautés de plantes et d'araignées des basses strates se distinguent aussi en termes de composition

---

<sup>47</sup> L'auteur évoque ici, en particulier, le fort recouvrement forestier du territoire d'étude pour expliquer pourquoi les différences entre forêts anciennes et récentes sont très réduites.

<sup>48</sup> Rappelons ici que nous traitons spécifiquement de peuplements partageant des attributs de maturité comparables. Ce n'est donc pas l'âge qui est étudié ici – et dont on sait qu'il faut au moins 300 ans à une forêt pour atteindre le stade de maturité (Schnitzler, 2002) – mais l'ancienneté.

fonctionnelle et phylogénétique (chap. 5 et 6). Les implications de ces résultats sur le fonctionnement des écosystèmes et la valeur conservatoire de leurs assemblages sont discutées plus loin.

Si nos résultats sont convergents entre les modèles au regard des variations de composition des communautés, ce n'est pas le cas des niveaux de richesse spécifique et d'originalité fonctionnelle et phylogénétique<sup>49</sup> : au sein des mêmes massifs forestiers, nous enregistrons des variations importantes de la structure des communautés végétales (chap. 6) alors que, dans le cas des araignées, à l'exception de l'originalité fonctionnelle, la structure de leurs assemblages au sein des boisements récents est identique à celle des communautés des forêts anciennes (chap. 5). Cependant, malgré ces différences, ces résultats illustrant la complexité des réponses de la biodiversité à la déprise agricole ne témoignent pas de tendances opposées, bien au contraire. Dans les deux cas, nous mettons en évidence que les structures des communautés férales ne présentent pas de profils *dégradés* par rapport à celles des communautés observées dans les massifs anciens (au regard de la richesse notamment). Du fait de leurs originalités (ces *patterns* sont contradictoires avec l'idée que les boisements féraux présentent des communautés appauvries par rapport à celles des forêts anciennes), ces résultats constituent un autre point important de nos travaux dont les implications fondamentales (processus d'assemblages générant ces *patterns*) comme appliquées (valeurs conservatoires des communautés) sont discutées plus loin.

*Des différences exacerbées par un contexte biogéographique singulier*

Ces résultats illustrant l'étendue des différences biologiques entre les forêts anciennes et les boisements récents soulèvent nécessairement une question sur laquelle il est utile de revenir en complément des éléments discutés dans les chapitres : *pourquoi, dans le cas spécifique de la Bretagne, observe-t-on une telle dichotomie entre les deux types de forêts ?*

En effet, au regard des résultats acquis au sein d'autres régions et ayant principalement traités aux variations de composition et de richesse spécifique, nos résultats illustrent des différences très importantes, rarement mises en évidence ailleurs en Europe. Ainsi, bien que nous attestions de l'existence d'un *fond d'espèce* commun entre les forêts

---

<sup>49</sup> Ce qui, en ce sens, confirme la complémentarité et la relative indépendance des facettes (cf. § 1.3.1)

anciennes et récentes, nous illustrons – pour les deux taxons cibles – que plusieurs espèces fondamentalement attachées aux environnements forestiers ne s’observent qu’au sein des massifs anciens (chap. 5-6). Or, de nombreux travaux semblables ont montré que les modifications de composition liées à l’ancienneté résident *plus* dans les variations des fréquences d’occurrence de chaque taxon que dans une distribution différentielle des biocénoses (e.g. voir Dupouey *et al.*, 2002b). Autrement dit, même si la présence de certaines espèces sont connues pour être de bon indicateur de l’ancienneté (comme les géophytes vernalles aux faibles capacités de dispersion, Hermy *et al.*, 1999; Hermy *in* Kirby and Watkins, 2015), ces dichotomies de composition dans la présence/absence des espèces n’est pas systématique (Naman *et al.*, 2013).

Au-delà des éventuelles implications des choix méthodologiques (e.g. sélection des sites, métriques sélectionnés) discutées précédemment, l’une des hypothèses susceptibles d’expliquer ces *patterns* originaux est la spécificité du contexte armoricain. En effet, ainsi que cela a été rappelé en introduction, le massif armoricain est un territoire singulier à plusieurs égards : (i) les surfaces forestières sont particulièrement restreintes et très fragmentées ( $\pm 10$  % du territoire breton), (ii) les *pools* d’espèces attachés aux milieux forestiers sont relativement peu diversifiés du fait de la situation péninsulaire et de l’homogénéité des conditions abiotiques (en comparaison avec d’autres régions européennes) et (iii) les sols présentent un degré d’acidité particulièrement marqué à l’origine d’une certaine pauvreté trophique (e.g. les humus de type *mull*, riches en éléments nutritifs et présentant une forte capacité d’échange cationique, sont très rares en Bretagne ; Clément B., *comm. pers.*). Ces particularités régionales peuvent influencer considérablement les limites de dispersion et de recrutement, qui sont les deux principales contraintes écologiques induisant les différences entre les communautés des forêts anciennes et récentes (Flinn et Vellend, 2005; Hermy et Verheyen, 2007).

Concernant les contraintes de dispersion, plusieurs auteurs ont démontré qu’elles sont significativement accrues par la fragmentation spatiale (e.g. pour la végétation : Honnay *et al.*, 2002 ; Jamoneau *et al.*, 2012). Par conséquent, on observe d’importantes disparités régionales des réponses des communautés végétales à l’ancienneté : la dissimilarité des communautés entre forêts anciennes et récentes augmente avec les



distances spatiales et sera d'autant plus forte dans les territoires où les forêts sont fragmentées et isolées (De Frenne *et al.*, 2011).

Par ailleurs, si le contexte spécifique de la Bretagne induit une amplification des contraintes de dispersion, il semblerait qu'il favorise également des contraintes de recrutement très importantes. En effet, dans les contextes acides, les modifications des conditions physico-chimiques des sols induites par les anciens usages agricoles apparaissent plus importantes et plus durables que dans les contextes calcaires (voir discussion *in* Janssen, 2017). Dans ces environnements, les sols généralement plus fertiles et riches en carbonates peuvent masquer les effets des usages passés (Sciama *et al.*, 2009). Or, malgré les précautions prises pour restreindre les variabilités stationnelles indépendantes de l'ancienneté, nos résultats témoignent de différences abiotiques significatives (pH, luminosité et degré globale de fertilité ; chap. 6). Ces paramètres étant inférés indirectement *via* la composition des communautés végétales (coefficient d'Ellenberg), il est délicat de distinguer si ces variations de quelques facteurs abiotiques-clés sont une cause (différence de végétation due à une variabilité stationnelle préexistante) ou une conséquence (réponse de la végétation aux modifications physico-chimique des sols) des *patterns* différentiels de composition. Toutefois, ces résultats allant dans le sens de précédents travaux illustrant *comment* les pratiques agricoles passées conditionnent les paramètres physico-chimiques des sols (e.g. augmentation de la fertilité et du pH ; Koerner *et al.*, 1997 ; Honnay *et al.*, 1999), il est probable qu'ils reflètent – au moins en partie – les héritages d'une ancienne exploitation agricole. Aussi, bien qu'il soit délicat de discriminer l'importance relative des contraintes de dispersion et de recrutement (Baeten *et al.*, 2009), nos résultats présentés dans le chapitre 7 suggèrent que les contraintes de recrutement ont une influence majeure sur la distinctivité des communautés férales : aucune espèce propre aux massifs anciens n'a été intégrée dans la *dark diversity* des boisements récents, suggérant qu'elles n'appartiennent pas (encore ?) à leur biodiversité potentielle. Bien évidemment, cela soulève des questions d'ordre méthodologique, notamment pour savoir si ces approches sont réellement aptes à distinguer les espèces absentes du fait des contraintes de dispersion de celles liées aux contraintes de recrutement. Cependant, analysés dans leur ensemble, nos résultats relatifs à l'effet de l'ancienneté suggèrent fortement que les boisements récents présentent des conditions abiotiques

assez distinctes de celles des forêts anciennes, ce qui contraint probablement le recrutement d'espèces pouvant potentiellement réduire la dissimilarité observée entre les deux types de forêts étudiés.

Par ailleurs, le fait que nos résultats illustrent des structures d'assemblages des communautés férales proches (chap. 5) voire plus complexes (i.e. plus riche et plus originale) de celles des communautés des forêts anciennes (chap. 6), tend à confirmer l'hypothèse selon laquelle le contexte biogéographique induit des mécanismes de réponse très disparates entre différents territoires. Il semble en effet que, dans les conditions particulières des régions où les *pools* d'espèces sont restreints et les sols globalement stressants du fait d'une oligotrophie et d'une acidité marquée, les modifications physico-chimiques induites par les activités agricoles passées peuvent favoriser localement l'expression de la diversité biologique. Ce mécanisme, déjà évoqué dans la synthèse de Flinn et Vellend (2005), se traduit par un recrutement d'espèces plus important au sein des boisements récents du fait d'une restriction des contraintes abiotiques. En d'autres termes, en augmentant la disponibilité en nutriments et en réduisant les contraintes liées à l'acidité des sols, les héritages abiotiques des anciens usages agricoles, facilitent la colonisation des boisements émergents par une plus large gamme d'espèces. Il est intéressant de noter ici que ces hypothèses font échos à nos résultats du chapitre 3 et aux travaux de Chase (2010) arguant que les environnements moins stressants (e.g. plus riches en nutriments) favorisent l'expression des processus neutralistes de type dérive écologique, i.e. l'évolution stochastique des abondances entre espèces écologiquement et démographiquement similaires (§ I.2.2).

Une nouvelle fois, en témoignant de tels *patterns*, relativement peu communs si l'on en croit les quelques revues actuellement disponibles sur l'effet de l'ancienneté (Flinn et Vellend, 2005 ; Hermy et Verheyen, 2007), nos travaux contribuent à souligner l'importance de la prise en compte des contextes dans l'appréciation des conséquences de la déprise agricole sur les communautés biologiques.

### 3.2 Vers de nouveaux assemblages ?

*Au-delà des différences : vers une convergence des structures fonctionnelles*

Si l'arbre ne fait pas la forêt, *les boisements féraux bretons peuvent ils être alors qualifiés de nouveaux écosystèmes ?*

Formulée ainsi cette question nécessite quelques précisions sémantiques. Le concept de *nouveau écosystème* a été proposé assez récemment pour offrir un cadre de réflexion permettant d'analyser les variations de composition et de structure des écosystèmes sans préjuger qu'elles soient systématiquement le témoin d'une dégradation (Hobbs, Higgs et Hall, 2013). Ainsi, considérant que certains écosystèmes présentent des variations tellement importantes avec leurs homologues historiques (e.g. des boisements féraux riches en espèces allochtones vs. des forêts anciennes en bon état de conservation), les dépositaires de ce concept (très) polémique, ont souhaité insister sur le potentiel d'émergence spontanée de nouvelles fonctionnalités écologiques plutôt que sur la perte systématique des structures passées. Dans l'ouvrage de référence dédié à cette question, Hobbs, Higgs et Hall (2013) proposent ainsi de considérer comme nouveaux des *écosystèmes dont les originalités de composition spécifique induisent en retour un fonctionnement global différent*. En ce sens, ils se distinguent des *écosystèmes hybrides* du fait que les changements dont ils témoignent sont irréversibles. En dépit des nombreuses critiques soulignant le risque de ne plus pouvoir considérer les écosystèmes peu impactés comme les *gardes-fous* d'une anthropisation globalisée de la biosphère (Aronson *et al.*, 2014; Murcia *et al.*, 2014), ce concept a le mérite d'interroger concrètement le degré d'originalité des écosystèmes en libre évolution (Marris *in* Hobbs, Higgs et Hall, 2013; Miller et Bestelmeyer, 2016). En conséquence, il semble approprié dans le cas précis de la *dé-domestication* des agroécosystèmes bretons, de reprendre cette définition pour tenter de répondre à la question posée en préambule.

Ainsi, dans ce cadre conceptuel relativement précis, il apparaît que les boisements féraux émergents au sein du massif armoricain ne peuvent être véritablement qualifiés de nouveaux écosystèmes. C'est ce qu'une analyse plus fine de nos résultats au regard des variations de la composition et de la structure fonctionnelle des assemblages suggère : globalement, les boisements récents divergent

considérablement moins d'un point de vue fonctionnel que d'un point de vue taxonomique et phylogénétique.

En effet, dans le cas des communautés végétales, si la dissimilarité fonctionnelle inter-sites à l'échelle des parcelles est relativement importante, elle est beaucoup plus restreinte à l'échelle globale où la composition de l'ensemble des boisements récents est comparée à celle de l'ensemble des forêts anciennes (chap. 6). Dans ces conditions, le taux de dissimilarité fonctionnelle entre les forêts anciennes et férales, strictement lié au turnover, n'est plus que de l'ordre de 10% alors qu'il se maintient à des taux avoisinants les 50 % dans le cas des facettes taxonomiques et phylogénétiques (Fig. VI.1). Cela suggère que si plusieurs communautés férales sont (encore ?) assez différentes des communautés des forêts anciennes – potentiellement les plus récemment établies – globalement, l'espace fonctionnel occupé par le pool d'espèce floristique actuellement observable dans les boisements féraux ne peut être véritablement distingué de celui occupé par la flore des massifs anciens. En d'autres termes, au sein des pools d'espèces végétales des écosystèmes forestiers du massif armoricain, la redondance fonctionnelle est suffisamment importante pour que les différences de composition spécifique entre les forêts anciennes et récentes n'entraînent pas de changements majeurs des structures fonctionnelles.

Mais le résultat peut-être le plus significatif corroborant l'hypothèse selon laquelle les boisements féraux étudiés ici présentent un fonctionnement écologique assez similaire de celui des forêts anciennes, est illustré par l'évaluation des capacités de résilience des communautés végétales (chap. 6). En effet, alors que les éléments évoqués précédemment reposent sur l'hypothèse selon laquelle le fonctionnement des écosystèmes peut être inféré directement par la structure fonctionnelle des assemblages (e.g. productivité ; Violle *et al.*, 2007), l'analyse des niveaux de redondance fonctionnelle et de la diversité des réponses (i.e. *response diversity*) permet d'évaluer concrètement le degré de stabilité des écosystèmes (Angeler et Allen, 2016); i.e. l'une des trois principales catégories de fonctionnement écologique (Pacala *et al.*, 2002; Song *et al.*, 2014). Par conséquent, en illustrant qu'au moins une grande fonction écosystémique, i.e. la capacité à résister<sup>50</sup> et à absorber<sup>51</sup> des perturbations potentielles

---

<sup>50</sup> Décrit par les métriques de redondance fonctionnelle (Angeler et Allen, 2016)

<sup>51</sup> Décrit par les métriques de *response diversity* (Angeler et Allen, 2016)

(e.g. incendie, tempête), semble présenter des propriétés comparables entre les forêts anciennes et férales, nos résultats tendent à indiquer que les deux catégories de forêts convergent d'un point de vue de leurs fonctionnalités ; du moins celles assurées par les communautés végétales des sous-bois (e.g. formation des sols).

Concernant les peuplements d'araignées, nos résultats, en illustrant des changements fonctionnels significatifs entre les forêts anciennes et férales sont un peu différents (chap. 5). Ils peuvent ainsi suggérer une certaine modification des fonctionnalités assurées par ces guildes (notamment au regard du recyclage de la matière *via* un contrôle de type *top-down* de la pédofaune). Toutefois, ainsi que dans le cas de la végétation, il semble délicat de considérer que ces changements soient véritablement la marque de l'émergence d'un nouveau type d'écosystème forestier. D'une part car il s'agit là d'un seul groupe taxonomique, dont les influences sur le fonctionnement global de l'écosystème sont probablement bien moins importantes que ne le sont celles de la végétation. Et d'autre part car nos résultats présentés dans le chapitre 7, illustrant que la *dark diversity* fonctionnelle des deux taxons ne diffèrent que très peu d'un point de vue compositionnel et, pas du tout d'un point de vue structurel, suggèrent que, dans l'ensemble, les caractéristiques fonctionnelles des pools sont assez similaires. Ainsi, comme dans le cas de la végétation précédemment évoqué, une analyse plus fine, variant les échelles d'interprétation, permet de mieux saisir dans quelles mesures les changements taxonomiques peuvent induire – ou non – des conséquences sur les fonctionnalités assurées par les communautés écologiques.

Globalement, ces résultats peuvent suggérer que les boisements féraux étudiés ici se sont développés sur des parcelles dont les héritages des usages agricoles anciens sont en deçà des seuils pouvant conduire à l'émergence d'écosystèmes véritablement nouveaux (Cramer, Hobbs et Standish, 2008). De plus, ces boisements féraux abritent peu d'espèces allochtones (à l'exception de quelques témoins des plantations de résineux et d'essences nord-américaines établies un peu partout sur le territoire). De fait, les combinaisons d'espèces, certes significativement différentes de celles observées dans les forêts anciennes, résultent d'un processus de colonisation *via* un pool d'espèces majoritairement indigène. Par conséquent, ces résultats tendent à renforcer l'idée selon laquelle les conséquences des usages anciens sur les dynamiques écosystémiques doivent être étudiées localement, en tenant compte du contexte et de

l'intensité des forçages anthropiques passés (Cramer, Hobbs et Standish, 2008, Hobbs, Higgs et Hall, 2013) : de fortes différences taxonomiques ne sont pas systématiquement synonymes de divergences fonctionnelles.

Par ailleurs, de telles convergences somme toute assez rapides (en quelques décennies), pouvant contrebalancer l'hypothèse que les forçages anthropiques impriment durablement la structuration de la biodiversité, sont à nuancer avec – de nouveau – la prise en compte du contexte territorial dans lequel l'étude a été menée. En effet, ces résultats et en particulier ceux consacrés à l'évaluation des valeurs conservatoires des assemblages (*via* les degrés de rareté et d'originalité notamment ; chap. 5), peuvent tout autant illustrer la dégradation globale des communautés des forêts anciennes armoricaines que la capacité auto-organisatrice des boisements féraux. Comme précisé précédemment, l'Armorique est un territoire où les surfaces forestières sont particulièrement morcelées et où les peuplements ligneux sont exploités de manière intensive de longue date, et donc très jeunes. Dans de telles conditions, il est probable que plusieurs espèces plus spécialisées des éco-unités forestières très matures, soient absentes du territoire, limitant ainsi les différences potentielles entre les forêts dites anciennes et les boisements émergents spontanément. De même, dans le cas plus spécifique de la flore, il est également reconnu que la distinctivité des forêts anciennes peut être accentuée du fait qu'elles abritent des espèces historiquement favorisées par des siècles de conduites sylvicoles de type taillis (e.g. espèces des synusies vernaies telles *Primula elatior*, *Anemone nemorosa*, *Hyacinthoides non-scripta* ; Hermy et Verheyen, 2007 ; Kirby et Watkins, 2015). Par conséquent, ces conduites n'étant pas pratiquées dans les boisements récents spontanés, il est probable que leur tapis herbacé soit moins diversifié et plus épars, et ce sans nécessairement préjuger d'une éventuelle dégradation des sols liés aux usages agricoles anciens.

Enfin, il semble également utile de rappeler que, du fait de l'existence de décalages entre les réponses des organismes aux modifications environnementales (Jackson et Sax, 2010), ces résultats peuvent traduire des perceptions partiellement biaisées de l'étendue des différences écologiques entre les forêts anciennes et récentes (voir § 1.3.5). Ainsi, la plus grande richesse taxonomique/fonctionnelle/phylogénétique des communautés végétales férales (chap. 6) ainsi que les convergences de structure des

assemblages d'araignées entre les deux catégories forestières (chap. 5), peuvent résulter du maintien temporaire de quelques espèces des stades pionniers dans les jeunes stades forestiers, i.e. des espèces amenées nécessairement à disparaître (*dette d'extinction*). A l'inverse, ainsi que le suggèrent certains de nos résultats illustrant que quelques espèces végétales indicatrices de l'ancienneté appartiennent d'ores et déjà à la biodiversité potentielle de certains boisements féraux (chap. 7), il est aussi envisageable que la dissimilarité entre les deux types de forêts puisse se réduire avec le temps ; autrement dit du fait que certaines espèces présentent un *crédit de colonisation*.

Evaluer concrètement l'importance relative de ces phénomènes d'inertie entre les changements abiotiques et biotiques permettrait d'aborder une question assez proche de celle posée en préambule mais au pouvoir prospectif bien plus évident : *est-ce que l'arbre va plus vite que la forêt ?* En d'autres termes, est-ce que les différences entre forêts anciennes et boisements féraux seront progressivement réduites du fait d'une homogénéisation des biotopes et des biocénoses ? Rien n'est moins sûr : plusieurs travaux ont illustré que les différences phytocoenotiques induites par les activités passées des sociétés humaines peuvent être très tenaces, même 1700 ans après le retour des sylves (Dupouey *et al.*, 2002a) ; et ce d'autant plus que la distribution de la flore des massifs anciens continue à régresser, rendant de plus en plus précaire sa capacité à recoloniser les boisements récents (Baeten *et al.*, 2010).

#### 4 Implications pour la conservation de la biodiversité

Les sciences du vivant – l'écologie en tête – partagent cette singularité étonnante de devoir justifier leurs raisons d'être. Ainsi, en comparaison avec les sciences dites de la matière, la société n'attend pas seulement d'elles une description et une interprétation du *cosmos* mais également une projection de leurs recherches dans le champ sociétal (Lévêque, 2013). Aussi, si cette exigence des consommateurs de savoirs écologiques peut représenter une contrainte importante pour les producteurs de ces savoirs, notamment au regard de la sacro-sainte objectivité scientifique, elle peut aussi être pourvoyeuse de sens : l'écologie, la *science de la maison*, nous permet de mieux comprendre les rouages de la communauté vivante dans laquelle nous évoluons. Ainsi, que la conservation soit motivée par une vision anthropocentrée ou par une éthique reconnaissant une valeur intrinsèque à la nature, ces savoirs permettent aux sociétés

de *penser comme une montagne* (Leopold, 1949), c'est-à-dire d'agir avec l'idée que nos sociétés sont imbriquées dans un tissu vivant complexe et interdépendant. Tissu dont nous préférons désormais la sonorité numérique et comptable du terme de biodiversité, à celui, plus flou mais peut-être aussi plus riche de sens, de nature (Blandin *in* Burgat et Nurock, 2013; Génot, 2017).

Dans cette perspective, nos travaux apportent quelques éléments utiles pour poser les bases d'une réflexion sur les enjeux écologiques que recouvre l'émergence massive des boisements féraux en Europe de l'Ouest, et en particulier au sein du massif armoricain.

Ainsi qu'ils ont été décrits et discutés dans les chapitres dédiés, ils peuvent être résumés en quelques points-clés :

- Nos résultats confirment la grande valeur écologique des forêts anciennes (chap. 5-6-7). En effet, en illustrant qu'elles abritent des combinaisons d'espèces originales, fondamentalement distinctes de celles des boisements féraux, nos résultats témoignent du caractère – *a priori* – irremplaçable de ce patrimoine hérité des sociétés pré-industrielles. Cela est d'autant plus important que plusieurs de nos résultats convergent également en faveur de l'hypothèse qu'elles ont été – malgré tout – très impactées par des siècles d'exploitation sylvatique. En d'autres termes, il s'agit là de souligner l'intérêt de préserver le *peu* (?) qui reste de la biodiversité *originelle* des forêts d'Armorique. Ainsi, ces massifs semblent être les derniers bastions d'une flore et d'une arthropofaune véritablement sylvatiques dans nos territoires de l'Ouest. A l'heure où la demande en bois explose du fait des transformations sociétales, ces mises en perspective de nos résultats apparaissent essentielles pour bien saisir les enjeux de conservation de ces quelques fragments.

- Plus étonnant, nos travaux illustrent aussi la grande valeur – du moins potentielle – des boisements féraux. Ainsi, contrairement à plusieurs idées reçues et résultats acquis dans d'autres régions (§. I.3.3), les communautés férales étudiées ici présentent des structures très similaires à celles des forêts anciennes (chap. 5-6-7). Par conséquent, si les boisements féraux n'abritent pas les mêmes combinaisons d'espèces, nos résultats suggèrent que leurs fonctionnalités sont tout aussi complexes que celles des forêts anciennes, du moins celles assurées par les communautés étudiées ici. De même, leurs capacités de résilience sont comparables à celles des forêts anciennes. Ces jeunes



boisements n'apparaissent pas moins aptes à répondre à des perturbations telles les modifications climatiques qui caractérisent notre époque. Or, dans un contexte territorial où les forêts sont rares, de tels attributs permettant d'assurer une forme de permanence spatio-temporelle des réseaux trophiques forestiers ont une grande valeur. Enfin, nos investigations relatives à la diversité phylogénétique révèlent le rôle que peuvent potentiellement jouer les boisements féraux dans la conservation de l'héritage évolutif régional des lignées considérées. A ce propos, Winter *et al.* (2013) ont souligné l'intérêt, en termes de conservation, de ne pas sous-estimer cette facette de la diversité biologique : même à l'échelle des communautés, une grande richesse et une grande distinctivité phylogénétique peuvent être considérées comme les *proxys* d'un potentiel évolutif à même d'optimiser la capacité de réponse aux changements environnementaux (e.g. Lavergne et al., 2010).

Bien évidemment, ainsi que nous l'avons souligné préalablement, ces résultats soulèvent des questions méthodologiques et conceptuelles, notamment pour s'assurer qu'ils sont bien le reflet d'une réalité et non d'artefacts. Ils peuvent aussi refléter des niveaux de richesse boostés par la combinaison de cortèges en transition et dont le remboursement d'une hypothétique *dette d'extinction* conduirait à réduire l'écart entre les forêts anciennes et férales. Mais, selon nous, cela n'enlève pas la valeur de ces résultats : ils ont le mérite de souligner que, en l'état actuel de nos connaissances, les phénomènes d'afforestations spontanés semblent être porteurs de véritables opportunités pour améliorer la conservation, non seulement de la nature, mais aussi de la biodiversité forestière.

- Enfin, le dernier point que nous souhaitons aborder ici concerne nos résultats relatifs à l'étude des processus d'assemblages au cours des successions. En mettant en évidence l'influence que peut avoir un relâchement temporaire des déterminismes sur la trajectoire des écosystèmes, nos travaux soulignent l'importance de ces processus intrinsèques dans la génération et la structuration de la biodiversité. À la lumière de ces résultats, les friches et les délaissés, bien qu'ils soient bel et bien circonscrits par quelques déterminismes, apparaissent comme des *espaces de divagations*, des *champs des possibles* susceptibles de favoriser des combinaisons d'espèces originales. Par conséquent, ces mises en relief peuvent nous amener à considérer les dynamiques spontanées comme de véritables outils pour la gestion, la restauration et la

conservation de la diversité biologique. Elles permettent notamment de nous décentrer d'une vision de la conservation très statique, basée sur l'idée que la biodiversité serait un état, vers une vision plus dynamique pensant la biodiversité comme un processus.



# Références bibliographiques



## Références bibliographiques

- Abgrall, C., Chauvat, M., Langlois, E., Hedde, M., Mouillot, D., Salmon, S., Winck, B., Forey, E., 2016. Shifts and linkages of functional diversity between above- and below-ground compartments along a flooding gradient. *Functional Ecology*, 31, 350-360.
- Acot, P., 1988. Histoire de l'écologie. PUF, Paris.
- Agnoletti, M., 2014. Rural landscape, nature conservation and culture: Some notes on research trends and management approaches from a (southern) European perspective. *Landscape and Urban Planning*, 126, 66-73.
- Alignier, A. and Deconchat, M., 2013. Patterns of forest vegetation responses to edge effect as revealed by a continuous approach. *Annals of Forest Science*, 70, 601-609.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. McArdle, B.H., 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters*, 9, 683-693.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C., Swenson, N.G., 2011. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19-28.
- Annezo, N., Magnanon, S., Malengreau, D., 1999. Bilan régional de la flore bretonne, CBNB.
- Angeler, D.G., Allen, C.R., 2016. Quantifying resilience. *Journal of Applied Ecology*, 53, 617-624.
- Assmann, T., 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). *Biodiversity and Conservation*, 8, 1499-1517.
- Aronson, J., Murcia, C., Kattan, G.H., Morenon-Mateos, D., Dixon, K., Simberloff, D. 2014. The road to confusion is paved with novel ecosystem labels: a reply to Hobbs et al. *Trends in Ecology and Evolution*, 29, 646-647.
- Audino, L. D., Louzada, J., and Comita, L., 2014. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? *Biological Conservation*, 169, 248-257.
- Baeten, L., Davies, T.J., Verheyen, K., Van Calster, H., Vellend, M., 2015. Disentangling dispersal from phylogeny in the colonization capacity of forest understorey plants. *Journal of Ecology*, 103, 175-183.
- Baeten, L., Hermy, M., Van Daele, S., Verheyen, K., 2010. Unexpected understorey community development after 30 years in ancient and post-agricultural forests. *Journal of Ecology*, 98, 1447-1453.
- Baeten, L., Jacquemyn, H., Van Calster, H., Van Beek, E., Devlaeminck, R., Verheyen, K., Hermy, M., 2009. Low recruitment across life stages partly accounts for the slow colonization of forest herbs. *Journal of Ecology*, 97, 109-117.
- Baeten, L., Verstraeten, G., De Frenne, P., Vanhellefont, M., Wuyts, K., Hermy, M., Verheyen, K., 2011. Former land use affects the nitrogen and phosphorus concentrations and biomass of forest herbs. *Plant Ecology*, 212, 901-909.
- Bagaria, G., Helm, A., Rodà, F., Pino, J., 2015. Assessing coexisting plant extinction debt and colonization credit in a grassland-forest change gradient. *Oecologia*, 179, 823-834.

- Barraud, R., Périgord, M., 2014. L'Europe ensauvagée : émergence d'une nouvelle forme de patrimonialisation de la nature ? *L'Espace géographique*, 42, 254–269.
- Barataud, M., 2017. La publication scientifique est-elle encore à la portée des naturalistes ? Réflexions sur l'importance accordée aux analyses statistiques informatives. *Plume de naturalistes*, 1, 113-126.
- Barber, H., 1931. Traps for cave-inhabiting insects. *J. Elis. Mit. Sci. Soc.*, 46, 259-266.
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.
- Baselga, A., Orme, C.D.L., 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808–812.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., Dai, B., Grothendieck, G., Green, P., Bolker, M.B., 2016. Package 'lme4,' in: *R Package Version 1.1–10*.
- Becerra, J.X., Venable, D.L., 2008. Sources and Sinks of Diversification and Conservation Priorities for the Mexican Tropical Dry Forest. *PLoS ONE*, 3, e3436.
- Bell, J. R., Bohan, D. A., Shaw, E. M., Weyman, G. S., 2005. Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, 95.
- Bello, F., Lepš, J., Lavorel, S., Moretti, M., 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology*, 8, 163–170.
- Bennett, J.A., Lamb, E.G., Hall, J.C., Cardinal-McTeague, W.M., Cahill, J.F., 2013. Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. *Ecology Letters*, 16, 1168–1176.
- Bergès, L., Avon, C., Arnaudet, L., Archaux, F., Chauchard, S., Dupouey, J.-L., 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understorey plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions*, 22, 3–16.
- Bertrand, R., Riofrío-Dillon, G., Lenoir, J., Drapier, J., de Ruffray, P., Gégout, J.-C., Loreau, M., 2016. Ecological constraints increase the climatic debt in forests. *Nature Communications*, 7, 12643.
- Bhaskar, R., Dawson, T.E., Balvanera, P., 2014. Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Functional Ecology*, 28, 1256-1265.
- Bihn, J.H., Gebauer, G., Brandl, R., 2010. Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, 91, 782–792.
- Blandin, P. 2009. *De la protection de la nature au pilotage de la biodiversité*, éditions Quæ, Versailles.
- Blondel, J., 1995. *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson.
- Böhnke, M., Kröber, W., Welk, E., Wirth, C., Bruelheide, H., 2014. Maintenance of constant functional diversity during secondary succession of a subtropical forest in China. *Journal of Vegetation Science*, 25, 897-911.
- Boulanger, V., Baltzinger, C., Saïd, S., Ballon, P., Picard, J.-F. and Dupouey, J.-L., 2014. Decreasing deer browsing pressure influenced understory vegetation dynamics over 30 years. *Annals of Forest Science*, 72, 367–378.
- Bourget, E., Le Dû-Blayo, L. 2010. Définitions d'unités paysagères par télédétection en Bretagne : méthodes et critiques. *Noroi*[En ligne], 216 | 2010/3, mis en ligne le 01 décembre 2012. URL : <http://noroi.revues.org/3399> ; DOI : 10.4000/noroi.3399.

- Bowen, M.E., McAlpine, C.A., House, A.P.N., Smith, G.C., 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: A review of their habitat values for recovering forest fauna. *Biological Conservation*, 140, 273–296.
- Brose, U., 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia*, 135, 407–413.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E.L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., Blanchard, J.L., Brey, T., Carpenter, S.R., Blandenier, M.-F.C., Cushing, L., Dawah, H.A., Dell, T., Edwards, F., Harper-Smith, S., Jacob, U., Ledger, M.E., Martinez, N.D., Memmott, J., Mintenbeck, K., Pinnegar, J.K., Rall, B.C., Rayner, T.S., Reuman, D.C., Ruess, L., Ulrich, W., Williams, R.J., Woodward, G., Cohen, J.E., 2006. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology*, 87, 2411–2417.
- Brunet, J., De Frenne, P., Holmström E., Mayr, M.L., 2012. Life-history traits explain rapid colonization of young post-agricultural forests by understory herbs. *Forest Ecology and Management*, 278, 55–62.
- Buddle, C.M., 2001. Spiders (Araneae) associated with downed woody material in a deciduous forest in central Alberta, Canada. *Agricultural and Forest Entomology*, 3, 241–251.
- Bultman, T.L., Uetz, G.W., Brady, A.R., 1982. A comparison of cursorial spider communities along a successional gradient. *Journal of Arachnology*, 10, 23–33.
- Burgat, F., Nurock V. (coords.) 2013. Le multinaturalisme. Mélanges à Catherine Larrère. Widlproject, Marseille.
- Buse, J., 2012. “Ghosts of the past”: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *Journal of Insect Conservation*, 16, 93–102.
- Butterfield, B.J., Suding, K.N., 2013. Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. *J Ecol* 101, 9–17.
- Buuren, S., Groothuis-Oudshoorn, K., 2011. mice: Multivariate imputation by chained equations in R. *Journal of statistical software*, 45.
- Cadotte, M.W., 2011. The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1067–1069.
- Cadotte, M.W., Albert, C.H., Walker, S.C., Mooers, A., 2013. The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology Letters*, 16, 1234–1244.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotnick, N., 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services: Functional diversity in ecology and conservation. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079–1087.
- Cadotte, M.W., Tucker, C.M., 2017. Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends in Ecology and Evolution*, 32, 429–437.
- Cateau, E., Larrieu, L., Vallauri, D., Savoie, J.-M., Touroult, J., Brustel, H., 2015. Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d’un écosystème forestier. *Comptes Rendus Biologies*, 338, 58–73.
- Canard, A., 1981. Utilisation comparée de quelques méthodes d’échantillonnage pour l’étude de la distribution des araignées en landes. *Atti. Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem., Ser. B.* 88(Suppl.), 84–94.
- Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R., Coddington, J.A., 2011. Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders (ed M Somers). *PLoS ONE*, 6, e21710.



- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- Ceașu, S., Hofmann, M., Navarro, L.M., Carver, S., Verbug, P., Pereira, H., 2015. Mapping opportunities and challenges for rewilding in Europe. *Conservation Biology*, 29, 1017–1027.
- Chai, Y., Yue, M., Liu, X., Guo, Y., Wang, M., Xu, J., Zhang, C., Chen, Y., Zhang, L., Zhang, R., 2016. Patterns of taxonomic, phylogenetic diversity during a long-term succession of forest on the Loess Plateau, China: insights into assembly process. *Scientific Reports*, 6, 27087.
- Chang, C., HilleRisLambers, J., 2016. Integrating succession and community assembly perspectives. *F1000Res* 5.
- Chase, J.M., 2010. Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in More Productive Environments. *Science*, 328, 1388–1391.
- Chase, J.M., 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *PNAS* 104, 17430–17434.
- Chase, J.M., 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136, 489–498.
- Chase, J.M., Kraft, N.J.B., Smith, K.G., Vellend, M., Inouye, B.D., 2011. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in  $\alpha$ -diversity. *Ecosphere* 2, art24.
- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*, University of Chicago Press, Chicago and London.
- Chase, J.M., Myers, J.A., 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2351–2363.
- Chazdon, R.L., Peres, C.A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A.E., Lamb, D., Stork, N.E., Miller, S.E., 2009. The Potential for Species Conservation in Tropical Secondary Forests, *Conservation Biology*, 23, 1406–1417.
- Clark, J.A., May, R.M., 2002. Taxonomic bias in conservation research. *Science*, 297, 191–192.
- Clément, B., Touffet, J., 1979. Contribution à l'étude des groupes préforestiers issus des landes mésohygrophiles, des tourbières et des prairies marécageuses de Bretagne, in Cramer, J. (ed.), *Les lisières forestières, Colloques phytosociologiques*, Liechtenstein, Vaduz, 8, 229–237.
- Clément, B., 1987. *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse, Université de Rennes 1.
- Clements, F.E., 1916. *Plant succession, an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
- Compton, J.E., Boone, R.D., 2000. Long-Term Impacts of Agriculture on Soil Carbon and Nitrogen in New England Forests. *Ecology*, 81, 2314.
- Connell, J., Slatyer, R., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111, 1119–1144.
- Couvet, D. et Teyssède-Couvét, A. 2010. *Ecologie et Sociétés*. Belin, Paris.
- Cramer, V.A., Hobbs, R.J., 2007. *Old fields dynamics and restoration of abandoned farmland*, Society for Ecological Restoration International. Island Press, Washington.
- Cramer, V.A., Hobbs, R.J., Standish, R.J., 2008. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 104–112.

- Crawley, M.J., 1986. *Plant ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Curt, T., Prevosto, B., Bergonzini, J.-C., 2004. *Boisements naturels des terres agricoles en déprise*, CEMAGREF éditions, coll. "Écosystèmes Forestiers", Paris.
- Dambrine, E., Dupouey, J.-L., Laüt, L., Humbert, L., Thinon, M., Beaufils, T., Richard, H., 2007. Present forest biodiversity pattern in France related to former roman agriculture. *Ecology*, 88, 1430–1439.
- Davies, F., 1991. *La chasse aux loups et autres chasses en Bretagne*. Sked.
- De Bakker, D., Maelfait, J.-P., Baertt, J.-B., Hendrickx, F., 2001. Spider diversity and community structure in the forest of Ename (Eastern Flanders Belgium). *Bull Inst Sci Nat Belg*, 71, 45–54.
- De Beaulieu, F. (coord), 2003. *La Bretagne. La géologie, les milieux, la flore, la faune, les hommes*. Delachaux et Niestlé.
- Decocq, G., 2006. Determinism, chaos and stochasticity in plant community successions : consequences for phytosociology and conservation ecology, 254-266, in Gafta and Akeroyd (eds.). *Nature Conservation, Concepts and Practice*, Springer Nature.
- De Frenne, P., Baeten, L., Graae, B.J., Brunet, J., Wulf, M., Orczewska, A., Kolb, A., Jansen, I., Jamoneau, A., Jacquemyn, H., Hermy, M., Diekmann, M., De Schrijver, A., De Sanctis, M., Decocq, G., Cousins, S.A.O., Verheyen, K., 2011. Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests: Recovery of post-agricultural forest. *Journal of Ecology*, 99, 600–609.
- Delassus, L. et Magnanon, S., (coords), 2014. *Classification phytosociologique et phytosociologique des végétations de Basse-Normandie, Bretagne et Pays de la Loire*. CBNB.
- Déléage, J.P., 1991. *Une histoire de l'écologie, La découverte*, Paris.
- Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C., 2014. Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 182, 1–14.
- Desender, K., Eryvynck, A., Tack, G., 1999. Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. *Belgium Journal of Zoology*, 139–156.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47, 15-25.
- Diamond, J.M., 1972. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *PNAS*, 69, 3199–3203.
- Diamond, J.M., 1973. Distributional ecology of New Guinea birds. *Science*, 7, 129-146.
- Diamond, J.M., 1975. The island dilemma : lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 7, 129-146.
- Dinnage, R., Cadotte, M. W., Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., Tilman, D., 2012. Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity. *Ecology Letters*, 15, 1308–1317.
- Dini-Andreote, F., Stegen, J.C., van Elsas, J.D., Salles, J.F., 2015. Disentangling mechanisms that mediate the balance between stochastic and deterministic processes in microbial succession. *PNAS*, 112, E1326–E1332.
- Diquelou, S. 1997. *Dynamique de la végétation après abandon des terres agricoles en bocage breton*. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1.
- Dray, S., Dufour, A.-B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–20.

- Dupouey, J.-L., Dambrine, E., Laffite, J.-D., Moares, C., 2002a. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83, 2978–2984.
- Dupouey, J.-L., Sciama, D., Koerner, W., Dambrine, E., Rameau, J.-C., 2002b. La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française*, 6, 521–532.
- Edwards, D.P., Massam, M.R., Haugaasen, T., Gilroy, J.J., 2017. Tropical secondary forest regeneration conserves high levels of avian phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 209, 432–439.
- Egler, F.E., 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 412–417.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., Norberg, J., 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 488–494.
- Elton, C.S., 1927. *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- Entling, W., Schmidt, M.H., Bacher, S., Brandl, R., Nentwig, W., 2007. Niche properties of Central European spiders: shading, moisture and the evolution of the habitat niche. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 440–448.
- Escurat J.-M., 1995. Histoire et évolution de la sylviculture - Cours de l'Etablissement Public Local d'Enseignement Agricole de Mirecourt, 6 p.
- FAO, 2015. Global Forest Resources Assessment <http://www.fao.org> (accessed 11.1.17).
- Fernández, N., Navarro, L.M., Pereira, H., 2017. Rewilding: A Call for Boosting Ecological Complexity in Conservation. *Conservation Letters*, 10, 276–278.
- Flensted KK, Bruun HH, Ejrnaes R et al., 2016. Red-listed species and forest continuity—a multi-taxon approach to conservation in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 378, 144–159. doi: 10.1016/j.foreco.2016.07.029.
- Flinn, K.M., Marks, P.L., 2007. Agricultural Legacies in Forest Environments: Tree Communities, Soil Properties, and Light Availability. *Ecological Applications*, 17, 452–463.
- Flinn, K.M., Vellend, M., 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3, 243–250.
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., DeClerck, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12, 22–33.
- Fonseca, C.R., Ganade, G., 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89, 118–125.
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., Knapp, A., 2003. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *AIBS Bulletin* 53, 77–88.
- Foster, D.R., 2002. Thoreau's country: a historical–ecological perspective on conservation in the New England landscape. *Journal of Biogeography*, 29, 1537–1555.
- Fountain-Jones, N.M., Baker, S.C., Jordan, G.J., 2015. Moving beyond the guild concept: developing a practical functional trait framework for terrestrial beetles. *Ecological Entomology*, 40, 1–13.
- Fraterrigo, J.M., 2016. Land-use legacies and the role of persistence traits in species recovery. *Applied Vegetation Science*, 19, 555–556.
- Fukami, T., 2015. Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46.

- Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S.R., van der Putten, W.H., 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, 8, 1283–1290.
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-Dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., Tscharrntke, T., Weisser, W., Bommarco, R., 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282, 20142620–20142620.
- Gallé, R., 2008. The effect of a naturally fragmented landscape on the spider assemblages. *North-West Journal of Zoology*, 4, 61–71.
- Gargominy, O., Tercerie, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelinck, C., Dupont, P., Vandiel, E., Daszkiewicz, P., Poncet, L., 2014. TAXREF v8. 0, référentiel taxonomique pour la France: Méthodologie, mise en oeuvre et diffusion. Rapport SPN 42, 2014.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Cruz, P., Louauly, F., Navas, M.-L., Quétier, F., Theau, J.-P., Thébault, A., Soussana, J.-F., 2008. Conséquences de la déprise agricole sur la végétation : vers une approche fonctionnelle. *Les cahiers d'Orphée*.
- Garnier, E., Navas, M.-L., 2013. Diversité fonctionnelle des plantes. de Boeck, Bruxelles.
- Gause, G.F., 1935. Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Hermann, Paris.
- Gauthier-Clerc, M., Mesléard F., Blondel J., (coords.) 2014. Sciences de la conservation. De boeck éditions.
- Génot J.-C., 2006. Vers un changement climacique. *Le courrier de l'environnement de l'INRA*, 53, 129-132.
- Génot, J.-C., 2008. La nature malade de la gestion. Sang de la terre, Paris.
- Génot, J.-C., 2014. Plaidoyer pour une nouvelle écologie de la nature, L'Harmattan, Paris.
- Génot, J.-C., 2017. Nature : le réveil du sauvage, L'Harmattan, Paris.
- Génot, J.-C., Schnitzler A. 2013. Naturalité, la lettre des forêts sauvages. 12.
- Gerisch, M., Agostinelli, V., Henle, K., Dziocck, F., 2012. More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos*, 121, 508–515.
- Gerhold, P., Cahill, J.F., Winter, M., Bartish, I.V., Prinzing, A., 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, 29, 600–614.
- Gerlach, J., Samways, M., Pryke, J., 2013. Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups. *Journal of Insect Conservation*, 17, 831–850.
- Gibb, H., Cunningham, S. A., 2010. Revegetation of farmland restores function and composition of epigeic beetle assemblages. *Biological Conservation*, 143, 677–687.
- Ghazoul, J., Burivalova, Z., Garcia-Ulloa, J., King, L.A., 2015. Conceptualizing Forest Degradation. *Trends in Ecology and Evolution*, 30, 622–632.
- Gleason, H.A., 1927. Further views on the succession concept. *Ecology*, 8, 299–326.
- Gloaguen, J.C, Rozé, F., Clément, B., Touffet, J., Forgeard, F. 1994. Etude des successions après abandon des pratiques culturales en Bretagne. *Acta Botanica Gallica*, 141, 691-706.
- Goßner, M., Engel, K., Jessel, B., 2008. Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history? *Biodiversity and Conservation*, 17, 3165–3180.

- Gonzalez, M., Ladet, S., Deconchat, M., Cabanettes, A., Alard, D., Balent, G., 2010. Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: An example for woody plants. *Forest Ecology and Management*, 259, 266–274.
- Gossner, M.M., Fonseca, C.R., Pašalić, E., Türke, M., Lange, M., Weisser, W.W., 2014. Limitations to the use of arthropods as temperate forests indicators. *Biodiversity and Conservation*, 23, 945–962.
- Gotelli, N.J., 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81, 2606–2621.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, 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*, 87, 111–127.
- Gouyon, P., 2001. *Les harmonies de la Nature à l'épreuve de la biologie, Évolution et Biodiversité*. INRA éditions, Paris.
- Graae, B. J., 2000. The effect of landscape fragmentation and forest continuity on forest floor species in two regions of Denmark. *Journal of Vegetation Science*, 11, 881–892.
- Grashof-Bokdam, C., geertsema, W. The effect of isolation and history on colonization patterns of plant species in secondary woodland. *Journal of Biogeography*, 25, 837–846.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology letters*, 9, 399–409.
- Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250, 26–31.
- Grime, J.P., 1979. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*, 2nd edition. ed. John Wiley and Sons, Ltd, Chichester.
- Grinnell J., 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*, 34, 427–433.
- Gunnell, Y., 2009. *Écologie et société, repères pour comprendre les questions d'environnement*. Colin, Paris.
- Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J. M. H., Tilman, D., 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters*, 12, 1029–1039.
- Hallé, F., 1999. *Éloge de la plante. Pour une nouvelle biologie*. Editions du Seuil.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O., Townshend, J.R.G., 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342, 850–853.
- Hanski, I., 1994. A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal. Ecology*, 63, 151–162.
- Harper, K.A., MacDonald, E., Burton, P.J., Chen, J., Brososke, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Esseen, P.-A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19, 768–782.
- Helsen, K., Hermy, M., Honnay, O., 2012. Trait but not species convergence during plant community assembly in restored semi-natural grasslands. *Oikos*, 121, 2121–2130.
- Hermy, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., Lawesson, J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological conservation*, 91, 9–22.

- Hermy, M., Verheyen, K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Restoration*, 22, 361–371.
- Hérault, B., 2011. Rebuilding community ecology from functional traits. Thèse HDR, Université Antilles-Guyane.
- Hervé, M., 2014. RVAideMemoire: diverse basic statistical and graphical functions.
- Higgins, S.I., 2017. Ecosystem Assembly: A Mission for Terrestrial Earth System Science. *Ecosystems*, 20, 69–77.
- Hillebrand, H., Matthiessen, B., 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 12, 1405–1419.
- Hill, M.O., 1999. Ellenberg's indicator values for British plants. DETR, Rotherham.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M. ; Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 227-248.
- Hobbs, R.J., Higgs, E., Hall, C.M., (coords), 2013. Novel ecosystems intervening in the new ecological world order. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Hobbs, R.J., Higgs, E., Harris, J.A., 2009. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 599–605.
- Hodecek, J., Kuras, T., Sipos, J., Dolny, A., 2015. Post-industrial areas as successional habitats: Long-term changes of functional diversity in beetle communities. *Basic and Applied Ecology*, 16, 629–640.
- Holling, C.S, 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 4, 1-23.
- Honnay, O., Hermy, M., Coppin, P., 1999. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management*, 115, 157–170.
- Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., Hermy, M., 2002. Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*, 5, 525–530.
- Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hurd, L.E., Fagan, W.F., 1992. Cursorial spiders and succession: age or habitat structure? *Oecologia*, 92, 215–221.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 22, 415–427.
- Isaac, N.J.B., Turvey, S.T., Collen, B., Waterman, C., Baillie, J.E.M., 2007. Mammals on the EDGE: Conservation Priorities Based on Threat and Phylogeny. *PLOS ONE* 2, e296.
- Iversen, C.M., McCormack, M.L., Powell, A.S. et al., 2017. A global Fine-Root Ecology Database to address belowground challenges in plant ecology. *New Phytologist*, DOI :10.1111/1365-2745.12769.
- Jackson, S.T., Sax, D.F., 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 153–160.
- Jamoneau, A., Chabrierie, O., Closset-Kopp, D., Decocq, G., 2012. Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities. *Ecography*, 35, 124–133.

- Janssen, P., 2016. Influences relatives de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité : implications pour la conservation en forêts de montagne. Thèse de doctorat, Université Grenoble Alpes.
- Janssen, P., Fuhr, M., Cateau, E., Nusillard, B., Bouget, C., 2017. Forest continuity acts congruently with stand maturity in structuring the functional composition of saproxylic beetles. *Biological Conservation*, 205, 1–10.
- Johnson, E.A., Miyanishi, K., 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11, 419–431.
- Jukes, M. R., Peace, A. J., Ferris, R., 2001. Carabid beetle communities associated with coniferous plantations in Britain: the influence of site, ground vegetation and stand structure. *Forest Ecology and Management*, 148, 271–286.
- Kardol, P. 2007. Plant and soil community assembly in secondary succession on ex-arable land. Fundamental and applied approaches. PhD thesis Wageningen University.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., BöNisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van BODEGOM, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin Iii, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., MüLLer, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, ü., NöLlert, S., NüSke, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., OrdoñEz, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., PatiñO, S., Paula, S., Pausas, J.G., PeñUelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY - a global database of plant traits: TRY - A GLOBAL DATABASE OF PLANT TRAITS. *Global Change Biology*, 17, 2905–2935.
- Keenleyside, C., Tucker, G., McConville, A., 2010. Farmland Abandonment in the EU: an Assessment of Trends and Prospects. London: WWF and IEEP.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., Webb, C.O., 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Kimberley, A., Blackburn, G.A., Whyatt, J.D., Kirby, K., Smart, S.M., 2013. Identifying the trait syndromes of conservation indicator species: how distinct are British ancient woodland indicator plants from other woodland species? *Applied Vegetation Science*, 16, 667–675.
- Kirby, K., Watkins, C., 2015. Europe's Changing Woods and Forests: From Wildwood to Managed Landscapes. CABI, 363p.
- Kleyer, M., Bekker, R. m., Knevel, I. c., Bakker, J. p., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J. m., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G. m., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J. g., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W. a., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H. j., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J. h. c.,

- Eriksson, O., Garnier, E., Peco, B., 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96, 1266–1274.
- Koerner, W., Dupouey, J.L., Dambrine, E., Benoit, M., 1997. Influence of Past Land Use on the Vegetation and Soils of Present Day Forest in the Vosges Mountains, France. *Journal of Ecology*, 85, 351–358.
- Kotze, J., et al., 2011. Forty years of carabid beetle research in Europe. *ZooKeys* 100.
- 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.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R., Ackerly, D.D., 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science*, 322, 580-582.
- Kraft, N.J.B., Comita, L.S., Chase, J.M., Sanders, N.J., Swenson, N.G., Crist, T.O., Stegen, J.C., Vellend, M., Boyle, B., Anderson, M.J., Cornell, H.V., Davies, K.F., Freestone, A.L., Inouye, B.D., Harrison, S.P., Myers, J.A., 2011. Disentangling the Drivers of Diversity Along Latitudinal and Elevational Gradients. *Science*, 333, 1755–1758.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Laliberté, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., McNamara, S., Morgan, J.W., Merlos, D.S., Vesk, P.A., Mayfield, M.M., 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13, 76–86.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., 2014. FD: Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology (Version 1.0-12).
- Landres, P. B., J. Verner, and J. W. Thomas, 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conservation Biology*, 2, 316–328.
- Lange, M., Gossner, M.M., Weissr, W.W., 2011. Effect of pitfall trap type and diameter on vertebrate by-catches and ground beetle (Coleoptera: Carabidae) and spider (Araneae) sampling. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 185-190.
- Larrère, 1993. La notion de climax, *Études rurales*, 129-130, 15-32.
- Larrère, C., Larrère R. 1997. Du bon usage de la nature. Pour une philosophie de l'environnement, Aubier, Paris.
- Larrère, C., Larrère R. 2015. Penser et agir avec la nature, une enquête philosophique. La découverte, Paris.
- Lasanta, T., Arnaez, J., Pascual, N., Ruiz-Flano, P., Errea, M.P, Lana-Renault, N., 2017. Space-time process and drivers of land abandonment in Europe. *CATENA*, 149, 810-823.
- Laughlin, D.C., 2014. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology*, 102, 186–193.
- Laughlin, D.C., Strahan, R.T., Moore, M.M., Fulé, P.Z., Huffman, D.W. Covington, W.W., 2017. The hierarchy of predictability in ecological restoration: are vegetation structure and functional diversity more predictable than community composition? *Journal of Applied Ecology*, 54, 1058-1069.
- Laurent, C., 1992. A la recherche de la déprise agricole. *Le courrier de l'environnement de l'INRA*, 17, 5-26.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., Ronce, O., 2010. Biodiversity and climate change: Integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 41, 321–350.



- Lavorel, S. et Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545-556.
- Lecointre, G., 2014. *L'évolution, question d'actualité ?* éditions Quæ.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601-613.
- Leitão, R.P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S.E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mendonça, F.P., Mouillot, D., 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proc. R. Soc. B*, 283, 20160084.
- Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P. and Brisse, H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th Century. *Science*, 320, 1768-1771.
- Lenth, R.V., 2016. Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software* 69.
- Leopold, A.S., 1949. *A Sand county almanac*, Oxford University Press, New-York.
- Lepart, J., Escarré, J., 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bulletin d'écologie*, 14, 133-178.
- Leprieur, F., Oikonomou, A., 2014. The need for richness-independent measures of turnover when delineating biogeographical regions. *Journal of Biogeography*, 41, 417-420.
- Leroy, B., 2013. Rarity : Calculation of rarity indices for species and assemblages of species. R package version 1.3.6.
- Leroy, B., Canard, A., Ysnel, F., 2013. Integrating multiple scales in rarity assessments of invertebrate taxa. *Diversity and Distribution*, 19, 794-803.
- Leroy, B., Pétilion, J., Gallon, R., Canard, A., Ysnel, F., 2012. Improving occurrence-based rarity metrics in conservation studies by including multiple rarity cut-off points: Multiple cut-offs in rarity metrics. *Insect Conservation and Diversity*, 5, 159-168.
- Lévêque, C. 2013. *L'écologie est-elle encore scientifique ?* éditions Quæ, Versailles.
- Lévêque, C. 2017. *La biodiversité, avec ou sans l'homme ? Réflexions d'un écologue sur la protection de la nature en France*, éditions Quæ, Versailles.
- Lewis, R.J., Szava-Kovats, R., Pärtel, M., 2016. Estimating dark diversity and species pools: an empirical assessment of two methods. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 104-113.
- Lewis, R.J., de Bello, F., Bennett, J., A., Fibich, P., et al., 2017. Applying the dark diversity concept to nature conservation: Dark Diversity and Nature Conservation. *Conservation Biology*, 31, 40-47.
- Li, S., Cadotte, M.W., Meiners, S.J., Hua, Z., Jiang, L., Shu, W., 2015. Species colonisation, not competitive exclusion, drives community overdispersion over long-term succession. *Ecology Letters*, 18, 964-973.
- Li, S., Cadotte, M.W., Meiners, S.J., Pu, Z., Fukami, T., Jiang, L., 2016. Convergence and divergence in a long-term old-field succession: the importance of spatial scale and species abundance. *Ecology Letters*, 19, 1101-1109.
- Linnaei, C. 1735. *Systema naturae per regna tria naturae : secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, sinonimis, locis*, Tomus I (Regnum animale), Leyde.
- Logue, J.B., Mouquet, N., Petre, H., Hillebrand, H. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 482-491.

- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, 89–96.
- Lotka, A.J., 1925. *Elements of physicoal biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Lozupone, C., Knight, R., 2005. UniFrac: a New Phylogenetic Method for Comparing Microbial Communities. *Applied Environmental Microbiology*, 71, 8228–8235.
- MacArthur, R., Wilson, E.O., 1967. *The theory of islands biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MacQueen, J. 1967. Some methods for classification and analysis of multivariate observations. In: *Proceedings of the Fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, Volume 1: Statistics*, . pp. 281–297. University of California Press, Berkeley, CA, US.
- Magura, T., Bogyó, D., Mizser, S., Nagy, D.D., Tóthmérész, B., 2015. Recovery of ground-dwelling assemblages during reforestation with native oak depends on the mobility and feeding habits of the species. *Forest Ecology and Management*, 339, 117–126.
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., Villéger, S., 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces: Assessing functional space quality. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 728–740.
- Mallis, R.E., Hurd, L.E., 2005. Diversity among ground-dwelling spider assemblages: habitat generalists and specialists. *Journal of Arachnology* 33, 101–109.
- Marc, P., Canard, A., Ysnel, F., 1999. Spiders (Araneae) useful for pest limitation and bioindication. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74, 229–273.
- Marris, E., 2009. Ecology: ragamuffin earth. *Nature News*, 460, 450–453.
- Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., Dray, S., 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24, 794–806.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- Mayfield, M.M., Levine, J.M., 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093.
- McCook, L.J., 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio*, 110, 115–147.
- McGeoch, M. A., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73, 181–201.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 178–185.
- Meiners, S.J., Cadotte, M.W., Fridley, J.D., Pickett, S.T.A., Walker, L.R., 2015a. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. *Functional Ecology*, 29, 154–164.
- Meiners, S.J., Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., 2015b. *An Integrative Approach to Successional Dynamics: Tempo and Mode of Vegetation Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mezec, J.L., 1991. *L'Histoire de Pléguien*, Association culturelle de Pléguien.

- Mi, X., Swenson, N.G., Jia, Q., Rao, M., Feng, G., Ren, H., Bebbler, D.P., Ma, K., 2016. Stochastic assembly in a subtropical forest chronosequence: evidence from contrasting changes of species, phylogenetic and functional dissimilarity over succession. *Scientific Reports*, 6.
- Michaud, J.-P., Schoenly, K.G., Moreau, G., Dykhuizen, H.E.D., 2015. Rewriting ecological succession history: did carrion ecologists get there first? *The Quarterly Review of Biology*, 90, 45–66.
- Miller, J.R., Bestelmeyer, B.T., 2016. What's wrong with novel ecosystems, really? *Restoration Ecology*, 24, 577–582.
- Mitchell-Olds, T., Shaw, R. G., 1987. Regression Analysis of Natural Selection: Statistical Inference and Biological Interpretation. *Evolution*, 41, 1149–1161.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W. 2015. Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology and Evolution*, 30, 241–247.
- 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. *Journal of Applied Ecology*, 54, 1730–1741.
- Monbiot, G. 2013. *Feral, Searching for enchantment on the frontiers of rewilding*. Allen Lane, London.
- Moretti, M., Dias, A. T. C., de Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., ... Berg, M. P., 2016. Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31, 558–567.
- Mori, A.S., Furukawa, T., Sasaki, T., 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 88, 349–364.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Mouillot, D., Culioli, J. M., Pelletier D., and Tomasini, J. A., 2008. Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation*, 141, 1569–1580.
- Mouillot, D., Bellwood, D.R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Lavergne, S., Lavorel, S., Mouquet, N., Paine, C.E.T., Renaud, J., Thuiller, W., 2013a. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLOS Biology*, 11, e1001569.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013b. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 167–177.
- Mouillot, D., Villeger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-Gonzalez, J.E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S.R., Friedlander, A., Vigliola, L., Bellwood, D.R., 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *PNAS*, 111, 13757–13762.
- Münkemüller, T., Gallien, L., Lavergne, S., Renaud, J., Roquet, C., Abdulkhak, S., Dullinger, S., Garraud, L., Guisan, A., Lenoir, J., Svenning, J.-C., Van Es, J., Vittoz, P., Willner, W., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N.E., Thuiller, W., 2014. Scale decisions can reverse conclusions on community assembly processes. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 620–632.
- Murcia, C., Aronson, J., Kattan, G.H., Moreno-Mateos, D., Dixon, K., Simberloff, D., 2014. A critique of the 'novel ecosystem' concept. *Trends in Ecology and Evolution*, 29, 548–553.

- Myers, J.A., Chase, J.M., Jiménez, I., Jørgensen, P.M., Araujo-Murakami, A., Paniagua-Zambrana, N., Seidel, R., 2013. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, 16, 151–157.
- Naaf, T., Kolk, J., 2015. Colonization credit of post-agricultural forest patches in NE Germany remains 130–230 years after reforestation. *Biological Conservation*, 182, 155–163.
- Naman, S., Amandier, L., Beaudesson, P., Laporte, M., 2013. Les plantes et l'ancienneté de l'état boisé. Centre National de la Propriété Forestière, Paris.
- Navas, M.-L., Roumet, C., Bellmann, A., Laurent, G., Garnier, E., 2012. Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession: Plant traits and succession. *Plant Biology*, 12, 183–196.
- Ness, J.H., Morin, D.F., 2008. Forest edges and landscape history shape interactions between plants, seed-dispersing ants and seed predators. *Biological Conservation*, 141, 838–847.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., ... Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520, 45–50.
- Nogués-Bravo, D., Simberloff, D., Rahbek, C., Sanders, N.J., 2016. Rewilding is the new Pandora's box in conservation. *Current Biology*, 26, R87–R91.
- Nordén, B., and T. Appelqvist, 2001. Conceptual problems of ecological continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 10, 779–791.
- Nordén, B., Dahlberg, A., Brandrud, T.E., Fritz, Ö., Ejrnaes, R., Ovaskainen, O., 2014. Effects of Ecological Continuity on Species Richness and Composition in Forests and Woodlands: A Review. *Ecoscience*, 21, 34–45.
- Öberg, S., Ekblom, B., Bommarco, R., 2007. Influence of habitat type and surrounding landscape on spider diversity in Swedish agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 122, 211–219
- Odum, E.P., 1969. The Strategy of Ecosystem Development. *Science*, 164, 262–270.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2012. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2–0.
- Pacala, S.W., Kinzig, A.P., 2002. Introduction to theory and the common ecosystem model in Kinzig, A.P., Tilman, D., Pacala, S. (Eds.), *Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*, Princeton University Press, Princeton.
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., et al., 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24, 101–112.
- Pakeman, R. J., Stockan, J. A., 2014. Drivers of carabid functional diversity: abiotic environment, plant functional traits, or plant functional diversity? *Ecology*, 95, 1213–1224.
- 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.
- Pärtel, M., 2014. Community ecology of absent species: hidden and dark diversity. *Journal of Vegetation Science*, 25, 1154–1159.
- Pärtel, M., Szava-Kovats, R., Zobel, M., 2011. Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 124–128.
- Pavoine, S., Bonsall, M.B., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, 86, 792–812.

- Pavé, 2011. La course de la gazelle. Biologie et écologie à l'épreuve du hasard, EDP Sciences.
- Pearce, J.L., Venier, L.A., 2006. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review. *Ecological Indicators*, 6, 780–793.
- Pearce, J.L., Venier, L.A., Eccles, G., Pedlar, J., MCKenney, D., 2005. Habitat Islands, Forest Edge and Spring-active Invertebrate Assemblages. *Biodiversity and Conservation*, 14, 2949–2969.
- Pellissier, V., Bergès, L., Nedeltcheva, T., Schmitt, M.-C., Avon, C., Cluzeau, C., Dupouey, J.-L., 2013. Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *Journal of Vegetation Science*, 24, 9–24.
- Penone, C., Davidson, A.D., Shoemaker, K.T., Di Marco, M., Rondinini, C., Brooks, T.M., Young, B.E., Graham, C.H., Costa, G.C., 2014. Imputation of missing data in life-history trait datasets: which approach performs the best? *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 961–970.
- Pereira, H.M., Navarro, L.M. (Eds.), 2015. *Rewilding European Landscapes*. Springer International Publishing.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167.
- Prach, K., Walker, L.R., 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 119–123.
- Prescott, G.W., Gilroy, J.J., Haugaasen, T., Medina Uribe, C.A., Foster, W.A., Edwards, D.P., 2016. Reducing the impacts of Neotropical oil palm development on functional diversity. *Biological Conservation*, 197, 139–145.
- Prieto-Benítez, S., Méndez, M., 2011. Effects of land management on the abundance and richness of spiders (Araneae): a meta-analysis. *Biological Conservation*, 144, 683–691.
- Proença, V., Honrado, J., Pereira, H.M., 2012. From Abandoned Farmland to Self-Sustaining Forests: Challenges and Solutions. *Ecosystems*, 15, 881–882.
- Pulsford, S.A., Lindenmayer, D.B., Driscoll, D.A., 2014. A succession of theories: purging redundancy from disturbance theory. *Biological Reviews*, 91, 148–167.
- Purschke, O., Schmid, B.C., Sykes, M.T., Poschlod, P., Michalski, S.G., Durka, W., et al., 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101, 857–866.
- Queiroz, C., Beilin, R., Folke, C., Lindborg, R., 2014. Farmland abandonment: threat or opportunity for biodiversity conservation? A global review. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12, 288–296.
- R Core Team, 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Raevel, V., Violle, C., Munoz, F., 2012. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos*, 121, 1761–1770.
- Raunkiaer, C., 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, London.

- Reiners, W.A., Lockwood, J.A., Reiners, D.S., Prager, S.D, 2017. 100 years of ecology : what are our concepts and are they useful. *Ecological Monographs*, 87, 260-277.
- Renwick, A., Jansson, T., Verburg, P.H., Revoredo-Giha, C., Britz, W., Gocht, A., McCracken, D., 2013. Policy reform and agricultural land abandonment in the EU. *Land Use Policy*, 30, 446–457.
- Rey, F., Gosselin, F., Doré, A. (coords.), 2014. *Ingénierie écologique. Actions par et/ou pour le vivant ?* éditions Quæ, Versailles.
- Rey Benayas, J., Martins, A., Nicolau J.M., Schulz J., 2007. Abandonment of agricultural land : an overview of drivers and consequences, *CAB Reviews*, 2.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I. S., Foster, G. N., 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, 82, 1112–1129.
- Ricklefs, R. E., 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- Roberts, D.W., 2012. Package “labdsv.”  
<http://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/labdsv.pdf>
- Rohou, J., 2005. *Fils de ploucs*. Éditions Ouest France.
- Roughgarden, J., 2009. Is there a general theory of community ecology? *Biological Philosophy*, 24, 521–529.
- Russo, D., 2007. Effects of land abandonment on animal species in Europe: conservation and management implications. *Integrated Assessment of Vulnerable Ecosystems under Global Change in European Union*. Project Report. European Commission, Community Research, Sustainable Development, Global Change and Ecosystems.
- Sala, O.E., 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Schaffers, A.P., Raemakers, I.P., Sýkora, K.V., Ter Braak, C.J., 2008. Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology*, 89, 782–794.
- Schnitzler, A., 2002. *Ecologie des forêts naturelles d’Europe. Biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires*, éditions Tec et Doc, Lavoisier, Paris.
- Schnitzler, A., Génot, J-C., 2012. *La France des friches*, éditions Quæ, Versailles.
- Schnitzler, A., 2014. Towards a new European wilderness: Embracing unmanaged forest growth and the decolonisation of nature. *Landscape and Urban Planning* 126, 74–80.
- Schowalter, T. D. (Ed.), 2011. *Insect Ecology (Third Edition)*. San Diego: Academic Press.
- Sciama, D., Augusto, L., Dupouey, J.-L., Gonzalez, M., Domínguez, C.M., 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecology and Management*, 258, 600–608.
- Siemann, E., Haarstad, J., Tilman, D., 1999. Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography*, 22, 406–414.
- Simberloff, D., 1978. Using islands biogeographic data to determine if colonization is stochastic. *American Naturalist*, 112, 713-726.
- Soberón, J., Jiménez, R., Golubov, J., Koleff, P., 2007. Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography* 30, 152–160.
- Soga, M., Yamaura, Y., Koike, S., 2013. From ecological pessimism to conservation chance: reviving living dead in changing landscapes. *Animal Conservation*, 16, 16–18.

- Song, Y., Wang, P., Li, G., Zhou, D., 2014. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 85-91.
- Soulé, M., E., 1985. What is conservation biology ? *BioScience*, 35, 727-734.
- Southwood, T. R. E., Brown, V. K., Reader, P. M., 1979. The relationships of plant and insect diversities in succession. *Biological Journal of the Linnean Society*, 12, 327-348.
- Spake, R., Ezard, T.H.G., Martin, P.A., Newton, A.C., Doncaster, C.P., 2015. A meta-analysis of functional group responses to forest recovery outside of the tropics. *Conservation Biology*, 29, 1695-1703.
- Spake, R., Barsoum, N., Newton, A. C., Doncaster, C. P., 2016. Drivers of the composition and diversity of carabid functional traits in UK coniferous plantations. *Forest Ecology and Management*, 359, 300-308.
- Spence, J. R. and Niemelä, J., 1994. Sampling carabid assemblages with pitfall traps: the madness and the method. - *The Canadian Entomologist*, 126, 881-894.
- Standish, R.J., Hobbs, R.J., Mayfield, M.M., Bestelmeyer, B.T., Suding, K.N., Battaglia, L.L., Eviner, V., Hawkes, C.V., Temperton, V.M., Cramer, V.A., Harris, J.A., Funk, J.L., Thomas, P.A., 2014. Resilience in ecology: Abstraction, distraction, or where the action is? *Biological Conservation*, 177, 43-51.
- Srivastava, D.S., Cadotte, M.W., MacDonald, A.A., Marushia, R.G., Mirorchnick, N., 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems, *Ecology Letters*, 15, 637-648.
- Swenson, N., 2014. *Functional and Phylogenetic Ecology* in R. Springer Science and Business Media.
- Swenson, N.G., 2011. Phylogenetic Beta Diversity Metrics, Trait Evolution and Inferring the Functional Beta Diversity of Communities. *PLoS ONE*, 6, e21264.
- Swetnam, T.W., Allen, C.D., Betancourt, J.L., 1999. Applied Historical Ecology: Using the Past to Manage for the Future. *Ecological Applications*, 9, 1189-1206.
- Tansley, A.G., 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology*, 16, 284.
- Tansley, A.G., 1939. *The British Islands and their vegetation*. Cambridge Univ. Press.
- Terrasson, F. 2007. *La peur de la nature. Sang de la Terre*, Paris.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, 79-92.
- Thakur, M.P., 2017. Putting community ecology in a better order. *Trends in Ecology and Evolution*, 32, 6-7.
- Tibshirani, R., Walther, G., Hastie, T., 2001. Estimating the number of clusters in a data set via the gap statistic. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 63, 411-423.
- Tilman, D., 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58, 3-15.
- Tilman, D., 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*, 125, 827-852.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. and Nowak, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371, 65-66.
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Marshall, E.J.P., 1998. Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia*, 116, 103-112.

- Topping, C.J., K.D. Sunderland, 1992. Limitations to the pitfall traps in ecological studies exemplified by a study of spiders in a field of winter-wheat. *Journal of Applied Ecology*, 29, 485–491.
- Tucker, C.M., Cadotte, M.W., Carvalho, S.B., Davies, T.J., Ferrier, S., Fritz, S.A., Grenyer, R., Helmus, M.R., Jin, L.S., Mooers, A.O., Pavoine, S., Purschke, O., Redding, D.W., Rosauer, D.F., Winter, M., Mazel, F., 2016. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology: A guide to phylogenetic metrics for ecology. *Biological Reviews*, 92, 698-715.
- Tucker, C.M., Schoemaker, L.G., Davies, K.F., Nemergut, D.R., Melbourne, B.A., 2016. Differentiating between niche and neutral assembly in metacommunities using null models of  $\beta$ -diversity. *Oikos*, 125, 778-789.
- Tyler, G., 2007. The ground beetle fauna (Coleoptera:Carabidae) of abandoned fields, as related to plant cover, previous management and succession stage. *Biodiversity and Conservation*, 17, 155–172.
- Uetz, G. W., 1991. Habitat structure and spider foraging in Bell, McCoy, Mushinsky (Eds.), *Habitat Structure*. Springer Netherlands.
- Vallauri, D., (coord), 2003. Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France. éditions Tec et Doc, Lavoisier.
- Vallauri, D., Grel, A., Granier, E., Dupouey, J.-L., 2012. Les forêts de Cassini. Analyse quantitative et comparaison avec les forêts actuelles. Rapport WWF/INRA, Marseille.
- Vavrek, M.J., Vavrek, M.M.J., 2012. Package ‘fossil.’ Palaeoecological and palaeogeographical analysis tools.
- Vellend, M., 2016. *The Theory of Ecological Communities*, Princeton University Press.
- Vellend, M., Agrawal, M., A., 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters*, 8, 767-781.
- Vellend, M., Geber, A., 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85, 183–206.
- Vellend, M. and Kharouba, H.M., 2013. Setting conservation priorities when what you see is not what you get. *Animal Conservation*, 16, 14–15.
- Vellend, M., Srivastava, D.S., Anderson, K.M., Brown, C.D., Jankowski, J.E., Kleynhans, E.J., Kraft, N.J.B., Letaw, A.D., Macdonald, A.A.M., Maclean, J.E., Myers-Smith, I.H., Norris, A.R., Xue, X., 2014. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123, 1420–1430.
- Vellend, M., Verheyen, K., Flinn, K.M., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G., Graae, B.J., Bellemare, J., Honnay, O., Brunet, J., Wulf, M., Gerhardt, F., Hermy, M., 2007. Homogenization of forest plant communities and weakening of species–environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology*, 95, 565–573.
- Verburg, P.H., Overmars, K.P., 2009. Combining top-down and bottom-up dynamics in land use modeling: exploring the future of abandoned farmlands in Europe with the Dyna-CLUE model. *Landscape Ecology*, 24, 1167.
- Verheyen, K., Hermy, M., 2004. Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *Journal of Vegetation Science*, 15, 125–134.
- Verheyen, K., Hermy, M., Thompson, K., 2004. Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *Journal of Vegetation Science* 15, 125–134.



- Verheyen, K., Bossuyt, B., Hermy, M., Tack, G., 1999. The land use history (1278–1990) of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. *Journal of Biogeography*, 26, 1115–1128.
- Verheyen, K., Honnay, O., Motzkin, G., Hermy, M., Foster, D.R., 2003. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology*, 91, 563–577.
- Villéger, S., Grenouillet, G., Brosse, S., 2013. Decomposing functional  $\beta$ -diversity reveals that low functional  $\beta$ -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages: Decomposing functional  $\beta$ -diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 671–681.
- Villéger, S., Maire, E., Leprieur, F., 2017. On the risks of using dendrograms to measure functional diversity and multidimensional spaces to measure phylogenetic diversity: a comment on Sobral et al., 2016. *Ecology Letters*, 20, 554–557.
- Villéger, S., Mason, N.W., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Violle, C., Borghy, B., Choler, P., 2015. Trait databases: misuses and precautions. *Journal of Vegetation Science*, 26, 826–827.
- 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.
- Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N.J.B., Cadotte, M.W., Livingstone, S.W., Mouillot, D., 2017. Functional Rarity: The Ecology of Outliers. *Trends in Ecology and Evolution*, 32, 356–367.
- Volterra, V., 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118, 558–560.
- Humboldt, A., V., Bonpland, A., 1805. *Essai sur la géographie des plantes*. Chez Levrault, Schoell, Paris.
- Walker, L.R., Walker, J., Hobbs, R.J., 2007. *Linking restoration and ecological succession*. Springer, New York.
- Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D. and Clarkson, B.D., 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98, 725–736.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. and Donoghue, M.J., 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Weihner, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., Bentivenga, S., 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2403–2413.
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213–227.
- Whitfield, T.J.S., Lasky, J.R., Damas, K., Sosanika, G., Molem, K., Montgomery, R.A., 2014. Species Richness, Forest Structure, and Functional Diversity During Succession in the New Guinea Lowlands. *Biotropica*, 46, 538–548.
- Whittaker, R.H., 1953. A consideration of climax theory : the climax as a population and pattern. *Ecological Monthly*, 43, 41–78.
- Wilson, J. B., Peet, R. K., Dengler, J., Pärtel, M., 2012. Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science*, 23, 796–802.
- Winter, M., Devictor, V. and Schweiger, O., 2013. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 199–204.

- Wulf, M., 2004. Plant species richness of afforestations with different former use and habitat continuity. *Forest Ecology and Management*, 195, 191–204
- Young, T.P., Chase, J.M., Huddleston, R.T., 2001. Community succession and assembly comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological restoration*, 19, 5–18.
- Zanne, A.E., Tank, D.C., Cornwell, W.K., Eastman, J.M., Smith, S.A., FitzJohn, R.G., McGlenn, D.J., O'Meara, B.C., Moles, A.T., Reich, P.B., Royer, D.L., Soltis, D.E., Stevens, P.F., Westoby, M., Wright, I.J., Aarssen, L., Bertin, R.I., Calaminus, A., Govaerts, R., Hemmings, F., Leishman, M.R., Oleksyn, J., Soltis, P.S., Swenson, N.G., Warman, L., Beaulieu, J.M., 2014. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.
- Zhang, H., Qi, W., John, R., Wang, W., Song, F., Zhou, S., 2015. Using functional trait diversity to evaluate the contribution of multiple ecological processes to community assembly during succession. *Ecography*, 38, 1176–1186.
- Zhou, J., Deng, Y., Zhang, P., Xue, K., Liang, Y., Nostrand, J.D.V., Yang, Y., He, Z., Wu, L., Stahl, D.A., Hazen, T.C., Tiedje, J.M., Arkin, A.P., 2014. Stochasticity, succession, and environmental perturbations in a fluidic ecosystem. *PNAS*, 111, E836–E845.
- Zhou, J., Liu, W., Deng, Y., Jiang, Y.-H., Xue, K., He, Z., Nostrand, J.D.V., Wu, L., Yang, Y., Wang, A., 2013. Stochastic Assembly Leads to Alternative Communities with Distinct Functions in a Bioreactor Microbial Community. *mBio*, 4, e00584-12.
- Ziesche, T.M., Roth, M., 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: What makes the difference, tree species or microhabitat? *Forest Ecology and Management* 255, 738–752.
- 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.

## **De la ruralité à la féralité: Dynamique de recomposition des facettes taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés d'espèces lors des processus de reboisements spontanés**

L'accélération du phénomène de déprise agricole en Europe (estimé à 30 millions d'hectares en 2030) suscite actuellement un regain d'intérêt pour l'étude des mécanismes dynamiques de ré-assemblage des communautés. Ainsi, notre travail se propose de (i) décrire les changements de structure et de composition taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique de plusieurs groupes d'espèces des basses-strates (végétation, araignées et carabiques) le long de gradients (successionnel et d'ancienneté de l'état boisé) pour (ii) en inférer les processus d'assemblages, et, (iii) évaluer les différences potentielles de fonctionnalités et de valeur conservatoire des forêts anciennes et férales. Concernant le gradient successional, nos résultats mettent en évidence que les changements graduels des processus d'assemblages induisent un relâchement temporaire de l'intensité des filtres de sélection, qui, en retour, influence la trajectoire des écosystèmes en augmentant la dissimilarité entre les communautés. Concernant le gradient d'ancienneté, si nos résultats illustrent de forts changements taxonomiques, il semble qu'il n'entraîne que peu de modifications fonctionnelles. Par ailleurs, nos résultats ont permis de souligner (i) la grande valeur conservatoire des forêts anciennes, (ii) la richesse et l'originalité biologique des boisements féraux et (iii) l'intérêt de croiser les regards (taxons, facettes et composantes de la biodiversité) pour enrichir notre compréhension de la dynamique des écosystèmes.

---

## **From rurality to ferality: Re-organisation of taxonomic, functional and phylogenetic facets of ecological communities during spontaneous afforestation processes**

The increase of farmland abandonment in Europe (estimated to be 30 million hectares in 2030) is currently generating renewed interest in the study of the dynamic mechanisms of re-assembly of communities. In this context, our work aims to (i) describe the changes in the structure and taxonomic, functional, and phylogenetic composition of several taxa living in the understorey (vegetation, spiders, and carabids) along gradients (successions and temporal continuity) so as to (ii) infer the processes of assemblages, and (iii) evaluate the potential differences in ecosystem functioning and conservation value of ancient and feral woodlands. Regarding the successional gradient, our results show that gradual changes in assembly processes induce a temporary slackening of the intensity of selection filters, which in turn influences the trajectory of ecosystems by increasing dissimilarity among communities. Regarding ancient *versus* feral forests, while our results show strong taxonomic changes, it seems that they lead to few functional changes. In addition, our results highlight (i) the high conservation value of ancient forests, (ii) the richness and the biological originality of feral woodlands, and (iii) the importance of crossing approaches (taxa, facets, and components of biodiversity) to enrich our understanding of ecosystem dynamics.

---

**Mots-clés :** Arthropodes, déprise agricole, diversité fonctionnelle et phylogénétique, Végétation, Succession écologique, processus d'assemblages

**Key-words :** Arthropods, farmland abandonment, functional and phylogenetic diversity, vegetation, ecological succession, assembly processes

Equipe *Géoarchitecture, Territoires, Urbanisation, Biodiversité et Environnement* (GTUBE EA 7462)  
Université de Rennes 1, Université de Brest, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes, France