



**HAL**  
open science

# Impact des perturbations sur les communautés végétales des écosystèmes prairiaux de moyenne montagne

Corentin Nicod

► **To cite this version:**

Corentin Nicod. Impact des perturbations sur les communautés végétales des écosystèmes prairiaux de moyenne montagne. Sciences agricoles. Université Bourgogne Franche-Comté, 2020. Français. NNT : 2020UBFCD037 . tel-03691261

**HAL Id: tel-03691261**

**<https://theses.hal.science/tel-03691261v1>**

Submitted on 9 Jun 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.

## Thèse de doctorat

Spécialité : Sciences de la Vie et de l'Environnement

Présentée par monsieur Corentin NICOD

Préparée au sein du Laboratoire Chrono-Environnement (UMR 6249 CNRS-UFC)

---

# Impact des perturbations sur les communautés végétales des écosystèmes prairiaux de moyenne montagne

---

Soutenue publiquement le 30 septembre 2020 à Besançon, devant le Jury composé de :

|   |             |
|---|-------------|
| <b>Anne Bonis</b> (Chargée de recherche, Université Clermont Auvergne)    | Rapportrice |
| <b>Didier Alard</b> (Professeur, Université de Bordeaux)                  | Rapporteur  |
| <b>Guillaume Decocq</b> (Professeur, Université de Picardie Jules Vernes) | Examineur   |
| <b>Sylvain Plantureux</b> (Professeur, Université de Lorraine)            | Président   |
| <b>François Gillet</b> (Professeur, Université de Franche-Comté)          | Directeur   |



# Résumé

---

En Europe, les prairies semi-naturelles de moyenne montagne sont principalement des écosystèmes ayant évolués au cours de plusieurs décennies d'activité humaine. Ces écosystèmes présentent une biodiversité remarquable et dépendent de régimes traditionnels de perturbations par la fauche ou le pâturage. Cependant, dans l'objectif d'augmenter leur production de fourrage, les prairies semi-naturelles sont soumises à des régimes de perturbations de plus en plus importants ainsi qu'à de nouveaux types de perturbations. Ce travail de thèse propose d'apporter de nouveaux éléments pour suivre et comprendre l'impact des perturbations sur la diversité des communautés végétales des prairies semi-naturelles.

Dans un premier temps, la comparaison de relevés de végétation anciens (2005 à 2009) avec des relevés récents (2019) a été réalisée dans des prairies de fauche de moyenne montagne. Cette comparaison a permis de mettre en évidence des évolutions contrastées de la diversité végétale et des régimes de perturbations entre deux massifs. Dans le massif des Vosges, la diversité végétale ainsi que les régimes de perturbations ne semblent pas avoir évolué. A l'inverse, dans le massif du Jura, la diversité végétale a fortement diminué, probablement en association avec une augmentation de la fréquence des régimes de perturbations et de la fertilisation.

Dans un second temps, l'impact de perturbations de forte intensité sur la diversité végétale a été évalué. Dans les prairies de fauche, les perturbations par les pullulations de campagnols terrestres semblent permettre une augmentation de la richesse spécifique par la réduction de la compétition pour la lumière. A l'inverse, ces perturbations semblent favoriser des espèces proches phylogénétiquement et entraîner une diminution de l'équitabilité phylogénétique. Dans les pelouses sèches, les perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres ne semblent pas impacter la diversité végétale. En revanche, la composition en espèces des milieux perturbés évolue vers des végétations de prairies productives suite à la perte des espèces typiques des pelouses.

Dans un troisième temps, l'utilisation d'espèces diagnostiques comme indicateurs des régimes de perturbations et de la diversité végétale dans les prairies pâturées du massif du Jura a été testée. Le nombre d'espèces diagnostiques dans un relevé de végétation s'est révélé être un bon indicateur de la diversité végétale et des régimes de fertilisation. Cependant, les espèces diagnostiques ne semblent pas être de meilleurs indicateurs que des espèces généralistes des prairies pour évaluer l'intensité des régimes de perturbations.

Nos résultats confirment que les changements de pratiques agricoles sont une menace majeure pour la diversité végétale des prairies semi-naturelles de moyenne montagne, en particulier dans le massif du Jura. Nos travaux mettent également en avant que l'augmentation de la fréquence des régimes de perturbations est susceptible d'avoir davantage d'effets négatifs sur la diversité végétale que des perturbations de forte intensité mais peu fréquentes. Néanmoins, certaines perturbations de forte intensité, comme l'utilisation de broyeurs de pierres, peuvent entraîner des modifications très importantes et irréversibles de la composition en espèces des milieux perturbés. Dans l'objectif de concilier enjeux sociétaux et environnementaux, il convient de maintenir des parcelles productives où les régimes de perturbations par la fauche ou le pâturage sont fréquents, ce qui permet d'assurer une production fourragère importante. Cependant, il est également nécessaire de limiter la fréquence et l'intensité des perturbations dans des parcelles encore peu intensifiées afin de protéger leur composition en espèces ainsi que leur diversité végétale.



# Abstract

---

In Europe, semi-natural grasslands are an essential component of the landscape and harbor a high biodiversity. They are mainly used for forage production or cattle grazing. Their high biodiversity results from centuries of traditional, extensive management. Nevertheless, to increase biomass production, agriculture undergo significant transformation towards more intensive disturbance regimes as well as new disturbance types. The aim of this work is to study the impact of these new disturbances on the plant community diversity of semi-natural grasslands.

First, we assessed the recent changes (since 10 to 15 years) in plant community diversity and composition of traditionally managed hay meadows in two mountain ranges, the Vosges Mountains and the French Jura Mountains. Our results showed that old and recent plant communities were overall not different in the Vosges Mountains. At the opposite, plant communities underwent a significant decrease in taxonomic, functional and phylogenetic diversity in the French Jura Mountains. This observed biodiversity loss was probably due to increased disturbance regimes and fertilization.

Secondly, we assessed the impact of disturbances of high intensity on plant community diversity. In hay meadow, our results support that disturbances by water voles allow species richness to increase through reduction of light competition. At the opposite, such disturbances might select for disturbance tolerance traits that are phylogenetically conserved, consequently decreasing phylogenetic evenness. In dry calcareous grasslands, disturbances by stone crushing did not impact plant community diversity. However, these disturbances seem to have long-lasting impacts on the plant community composition through the loss of typical species of dry calcareous grasslands.

Thirdly, we investigated the use of diagnostic species as indicators of disturbance regimes and plant community diversity in pastures. The number of diagnostic species in a grassland plot revealed to be a good indicator of plant diversity and fertilization intensity. However, in comparison to randomly selected species, diagnostic species were not better indicator to assess disturbance intensity.

Our results confirm that changes in agricultural practices are a major threat to plant community diversity in semi-natural grasslands, especially in the French Jura mountains. Our work also highlights that increasing the frequency of disturbances regimes is likely to have more detrimental effects than high intensity but infrequent disturbances. Nevertheless, high intensity disturbances such as stone crushing can result in major and irreversible changes in plant community composition. To consider both societal and environmental issues, it is important to have productive parcels where disturbance regimes by mowing or grazing are frequent. However, it is necessary to limit fertilization and disturbances (frequency and intensity) in the extensively managed grasslands to protect their high diversity.



# Remerciements

---

Cette thèse est le résultat de trois années de travail à l'Université Bourgogne Franche-Comté, au sein du laboratoire Chrono-Environnement. Elle a été rendue possible grâce aux financements du ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation.

Initialement non prévue, cette thèse est une opportunité qui m'a été proposée par François Gillet, professeur à l'université de Franche-Comté, suite à nos échanges le long de mon parcours de Master. Merci à toi François, pour ta confiance en mes capacités à mener à bien ce projet et pour nos nombreux échanges de passionnés d'écologie végétale.

Merci également aux membres de mon comité de suivi scientifique de thèse, Pascal Carrère, Bernard Amiaud et Sylvain Plantureux, pour votre regard extérieur à ce projet, vos nombreux conseils et éléments de réflexion. Vos interventions m'ont grandement aidé à structurer au mieux ce projet au départ très vaste.

Un grand merci également à tous ceux qui m'ont apporté leur aide lors de la réalisation de cette thèse. Nicolas Chemidlin Prévost-Bouré et Yvette Bouton pour m'avoir permis de rejoindre le projet IFEP (impacts de la fertilisation des prairies sur leur biodiversité et sur les transferts de microorganismes et de contaminants chimiques du sol au lait) et ainsi de commencer cette thèse dans les meilleures conditions. Geoffroy Couval et Herminie Piernavieja de la Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles de Franche-Comté ainsi que Patrick Giraudoux du laboratoire Chrono-Environnement, pour le partage de leurs connaissances sur la problématique du campagnol terrestre en Franche-Comté. Et enfin Jean Yves Vansteelant du Parc Naturel Régional du Haut-Jura, qui nous a offert la possibilité de travailler sur la problématique délicate du casse-cailloux.

Je tiens à remercier également le Conservatoire Botanique National du Massif Central ainsi que le Conservatoire Botanique d'Alsace, qui ont répondu favorablement et avec entrain à nos sollicitations pour l'acquisition de données floristiques. Je remercie chaleureusement toute l'équipe du Conservatoire Botanique National de Franche-Comté Observatoire Régional des Invertébrés, pour nos échanges, nos collaborations et les moments bryologie et botanique des lundi et mardi soir.

Je remercie par ailleurs toute l'équipe de Chrono-Environnement, pour cette bonne ambiance de travail dont j'ai pu profiter pendant ces trois années de thèse. Merci à vous Bérangère, Lisa, Sonia, Stéphane et Thibault, c'est à vos côtés que j'ai effectué mes premiers pas dans le monde de la recherche. Merci à tous les fous de tarot et de biathlon, Anne-Lise, Charles, Jonas, Kévin et Thomas, pour ces moments de détente le midi.

Merci également à tous les potes pour ces moments décalés le long de ces trois années. Thibaut et Laurent, déjà là avant que le mot thèse ne vienne enrichir mon vocabulaire. Kévin et Thomas, les copains naturalistes. Les frangins Quentin et Rémi et cet été 2018 mémorable. Maxime et notre chasse aux aurores boréales. Morgane et Charles pour nos rituels au resto. Et bien sûr l'équipage des chaloupés (ce bon vieux John, Asufelt et captain Flute), toujours prêt à embarquer pour l'aventure.

Enfin, merci à ma famille, pour leur soutien durant ces trois années. C'est quelque chose que d'être toujours soutenu peu importe ses choix professionnels.





# Publications et communications scientifiques

---

## Publications

Nicod C., Leys B., Ferrez Y., Manneville V., Mouly A., Greffier B., Hennequin C., Bouton Y., Chemidlin Prévost-Bouré N., Gillet F. (2019) Towards the assessment of biodiversity and management practices in mountain pastures using diagnostic species? *Ecol. Ind.* 107: Article 105584.

Nicod C., Couval G., Giraudoux P., Gillet F. (2020) Vole disturbances and plant community diversity in a productive hay meadow. *Acta Oecol.* 106: Article 103585

Nicod C., Guyonneau J., Vansteelant J.Y., Gillet F. Is stone crushing an effective way to restore overgrown dry calcareous grasslands? *Soumis à Applied Vegetation Science.*

Nicod C., Gillet F. Recent changes in extensive mountain hay meadows in eastern France: Contrasted evolutions between two mountain ranges. *Soumis à Applied Vegetation Science.*

Leys B., Nicod C., Letourneur C., Manneville V., Greffier B., Hennequin C., Bouton Y., Chemidlin Prévost-Bouré N., Gillet F. Plant community diversity of mountain pastures in response to fertilization, seasonal stocking rate and soil nutrient content. En préparation. Soumission prévue à *Basic and Applied Ecology.*

Nicod C., Gillet F. Diagnostic species as indicators of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in permanent grasslands? En préparation. Soumission prévue à *Ecological Indicators.*

## Communications orales externes

Nicod C., Leys B., Greffier B., Hennequin C., Ferrez Y., Gillet F. (2018). Assessing biodiversity and management impacts in mountain pastures using diagnostic species. *61<sup>st</sup> annual symposium of the International Association for Vegetation Science. Bozeman, Montana, USA, Juillet 2018.*

## Communications orales internes

Nicod C., Leys B., Ferrez Y., Mouly A., Greffier B., Hennequin C., Gillet F. (2018). Assessing biodiversity and management in mountain pastures using diagnostic species. *24<sup>em</sup> Forum des jeunes chercheurs. Besançon, Juin 2018.*

Nicod C. (2018). A first insight into the impact of disturbances by water voles on plant community diversity in the French Jura Mountains. *Journée des doctorants du laboratoire Chrono-Environnement. Besançon, Décembre 2018.*

Nicod C. (2019). Réouverture des pelouses par utilisation du casse-cailloux : quel impact sur leur biodiversité ? *Journée de rencontre « diversité, conservation et gestion des pelouses de Franche-Comté ». Besançon, Octobre 2019.*

Nicod C. (2020). Écosystèmes prairiaux et évolution des pratiques agricoles : quels effets sur la diversité végétale ? *Assemblée générale ordinaire de la société botanique de Franche-Comté. Visioconférence, Septembre 2020.*



# Avant-propos

---

Les écosystèmes prairiaux occupent une grande partie de la surface de la terre et constituent une composante majeure des paysages agricoles. Ils fournissent des services importants tels que la fixation du carbone atmosphérique, la prévention de l'érosion des sols ou encore la production de fourrage (Schirpke *et al.* 2017). En Europe, les prairies tempérées sont majoritairement des habitats semi-naturels créés par le défrichement de végétations forestières et dépendant d'une gestion permanente pour leur maintien (Ellenberg & Leuschner 2010). Les prairies tempérées semi-naturelles font partie des habitats les plus riches en espèces de la planète, abritant une grande diversité d'espèces animales et végétales (Duelli & Obrist 2003 ; Wilson *et al.* 2012). Cependant, ces écosystèmes font partie des plus menacés par les changements globaux à l'échelle mondiale (Hoekstra *et al.* 2005). L'intensification des terres, la fragmentation des habitats ainsi que la conversion de nombreuses prairies en forêts ou cultures ont fortement contribué au déclin de la superficie et de la biodiversité de ces écosystèmes.

Dans ce contexte de changements globaux, les prairies semi-naturelles qui ne sont pas abandonnées sont soumises à des régimes de perturbations anthropiques de plus en plus importants (Dengler *et al.* 2014 ; Gillet *et al.* 2016) ainsi qu'à de nouveaux types de perturbations (Apolloni *et al.* 2017). Dans un contexte global d'évolution rapide des régimes de perturbations, comprendre comment différents types de perturbations affectent la biodiversité des écosystèmes est important, car ces changements peuvent affecter profondément leur fonctionnement (Turner 2010). Les activités humaines modifient de plus en plus les régimes de perturbations et exercent une pression croissante sur la biodiversité et les services écosystémiques qui y sont associés (Eigenbrod *et al.* 2011). Il est donc important pour les chercheurs et les gestionnaires de comprendre comment les écosystèmes réagissent aux perturbations afin de pouvoir guider les efforts de conservation et de gestion des ressources écologiques (Hunter 2007 ; Dornelas 2010). En ce sens, l'utilisation d'indicateurs permettant d'évaluer la biodiversité et l'intensité des régimes de perturbations peut apporter une aide à la décision précieuse pour la gestion des écosystèmes.

Ce travail de thèse s'inscrit dans la continuité des études menées à l'université de Franche-Comté sur l'impact de la fertilisation et des régimes de perturbations sur la biodiversité des écosystèmes prairiaux (Mauchamp 2014). Il s'oriente principalement autour de la notion de perturbation et cherche à répondre à plusieurs interrogations. (1) Dans le contexte des changements globaux : est-ce qu'un déclin de la biodiversité est observé dans les prairies de fauche extensives de moyenne montagne (traditionnellement peu perturbées) en relation avec une intensification des régimes de perturbations ? (2) Quel est l'impact de perturbations apparues récemment sur la biodiversité des prairies semi-naturelles de moyenne montagne ? Le cas des pullulations de campagnols terrestres dans le massif du Jura (perturbation d'origine biotique) ainsi que celui de l'utilisation de broyeurs de pierres (perturbation d'origine abiotique) sont abordés. (3) Les espèces diagnostiques, utilisées en phytosociologie pour discriminer les différents types de communautés végétales, sont supposées être indicatrices de conditions écologiques particulières. De ce fait, peuvent-elles être utilisées pour évaluer la biodiversité et l'intensité des modes de gestion dans les prairies semi-naturelles ?



# Sommaire

---

|   |           |
|---|-----------|
| <b>1. Introduction générale</b> .....   | <b>1</b>  |
| A. Le concept de perturbation en écologie .....   | 3         |
| A.1. Perturbations et successions végétales .....   | 3         |
| A.2. Perturbations et assemblage des communautés .....  | 4         |
| A.3. Un concept aux définitions multiples.....  | 5         |
| A.4. Définition retenue dans le cadre de ce travail .....   | 6         |
| B. Les prairies semi-naturelles, des écosystèmes perturbés .....  | 6         |
| B.1. La notion de prairie .....   | 6         |
| B.2. Des écosystèmes façonnés par les perturbations .....   | 7         |
| C. La biodiversité, une notion complexe à appréhender .....   | 9         |
| C.1. La notion de biodiversité .....  | 9         |
| C.2. Les différentes facettes de la diversité végétale .....  | 9         |
| C.2.1. Diversité taxonomique .....  | 9         |
| C.2.2. Diversité fonctionnelle.....   | 9         |
| C.2.3. Diversité phylogénétique .....   | 14        |
| C.3. Relations entre les différentes facettes de la diversité végétale .....  | 16        |
| C.4. Échelles d'évaluations de la diversité végétale .....  | 17        |
| D. Impact des perturbations sur la biodiversité .....   | 18        |
| D.1. L'hypothèse de perturbation intermédiaire .....  | 18        |
| D.2. Une grande variété de réponses de la biodiversité .....  | 19        |
| E. La biodiversité, garante de la résilience des écosystèmes face aux perturbations .....   | 21        |
| E.1. Le concept de résilience .....   | 21        |
| E.2. Diversité et résilience des écosystèmes.....   | 22        |
| F. Contexte et objectifs du projet de thèse .....   | 23        |
| F.1. Des écosystèmes prairiaux de plus en plus perturbés.....   | 23        |
| F.2. De nouvelles perturbations à prendre en compte .....   | 24        |
| F.3. Un besoin d'indicateurs pour évaluer la diversité végétale et les régimes de perturbations ..  | 25        |
| F.4. Organisation du manuscrit .....  | 26        |
| <b>2. Évolution de l'intensité des régimes de perturbations et de la diversité végétale dans les prairies de fauche de moyenne montagne .....</b> | <b>27</b> |
| A. Recent changes in extensive mountain hay meadows in eastern France: Contrasted evolutions between two mountain ranges.....                     | 29        |
| A.1. Abstract .....   | 30        |

|  |           |
|--|-----------|
| A.2. Introduction .....  | 30        |
| A.3. Material and methods .....  | 32        |
| A.3.1. Study areas.....  | 32        |
| A.3.2. Selection of ancient data.....  | 32        |
| A.3.3. Vegetation sampling .....   | 33        |
| A.3.4. Diversity metrics.....  | 34        |
| A.3.5. Functional and ecological descriptors of plant communities.....                                     | 35        |
| A.3.6. Statistical analyses .....  | 35        |
| A.4. Results .....   | 36        |
| A.5. Discussion.....   | 39        |
| A.5.1. Methodological bias in resampling studies .....   | 39        |
| A.5.2. Changes in ecological indicator values.....   | 40        |
| A.5.3. Changes in plant community composition and diversity .....  | 41        |
| A.6. Conclusion .....  | 42        |
| A.7. Acknowledgements.....   | 42        |
| <b>3. Impact des perturbations par le campagnol terrestre sur la diversité végétale.....</b>               | <b>43</b> |
| A. Vole disturbances and plant community diversity in a productive hay meadow .....                        | 45        |
| A.1. Abstract.....   | 46        |
| A.2. Introduction .....  | 46        |
| A.3. Material and methods .....  | 48        |
| A.3.1. Study site and sampling design .....  | 48        |
| A.3.2. Diversity metrics and functional composition .....  | 49        |
| A.3.3. Statistical analyses .....  | 50        |
| A.4. Results .....   | 51        |
| A.4.1. Plant community composition .....   | 51        |
| A.4.2. Plant community diversity and functional composition.....   | 52        |
| A.5. Discussion.....   | 53        |
| A.5.1. Differences in plant community composition.....   | 54        |
| A.5.2. Differences in plant community diversity.....   | 55        |
| A.6. Conclusion .....  | 56        |
| A.7. Acknowledgements.....   | 56        |
| <b>4. Impact des perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres sur la diversité végétale.....</b> | <b>57</b> |
| A. Is stone crushing an effective way to restore overgrown dry calcareous grasslands? ...                  | 59        |
| A.1. Abstract.....   | 60        |
| A.2. Introduction .....  | 60        |
| A.3. Material and methods .....  | 62        |
| A.3.1. Study area.....   | 62        |

|   |           |
|---|-----------|
| A.3.2. Site selection.....  | 62        |
| A.3.3. Vegetation sampling .....  | 63        |
| A.3.4. Diversity metrics.....   | 64        |
| A.3.5. Functional and ecological descriptors of plant communities.....  | 65        |
| A.3.6. Statistical analyses .....   | 65        |
| A.4. Results .....  | 66        |
| A.5. Discussion.....  | 69        |
| A.6. Conclusion .....   | 71        |
| A.7. Acknowledgements.....  | 72        |
| <b>5. Utilisation des espèces diagnostiques pour évaluer la diversité végétale et l'intensité des modes de gestion dans les prairies pâturées .....</b> | <b>73</b> |
| A. Towards the assessment of biodiversity and management practices in mountain pastures using diagnostic species? .....                                 | 75        |
| A.1. Abstract.....  | 76        |
| A.2. Introduction .....   | 76        |
| A.3. Material and methods .....   | 78        |
| A.3.1. Study area and vegetation sampling .....   | 78        |
| A.3.2. Establishment of the list of diagnostic species.....   | 80        |
| A.3.3. Diversity metrics.....   | 80        |
| A.3.4. Management practices.....  | 81        |
| A.3.5. Statistical analyses .....   | 82        |
| A.4. Results .....  | 83        |
| A.4.1. Diagnostic species.....  | 83        |
| A.4.2. Relationships between diversity, management and number of diagnostic species .....   | 84        |
| A.4.3. Diagnostic species in comparison to randomly selected species .....  | 85        |
| A.5. Discussion.....  | 86        |
| A.5.1. Establishment of the list of diagnostic species.....   | 86        |
| A.5.2. Diagnostic species as biodiversity and management indicators.....  | 86        |
| A.5.3. Future direction for the use of diagnostic species in European grasslands.....   | 88        |
| A.6. Conclusion .....   | 89        |
| A.7. Acknowledgements.....  | 89        |
| <b>6. Synthèse et discussion générale .....</b>   | <b>91</b> |
| A. Intensification des régimes de perturbations .....   | 93        |
| A.1. Différences importantes entre les massifs étudiés .....  | 93        |
| A.2. Des effets sur la diversité végétale liés à la fertilisation .....   | 93        |
| B. Impact de perturbations de forte intensité sur la diversité végétale .....   | 94        |
| B.1. Comparaison de perturbations d'origine biotique et abiotique .....   | 94        |
| B.2. Un impact plus faible en comparaison de perturbations plus fréquentes ?.....   | 96        |



|   |            |
|---|------------|
| C. Vers une diminution de la qualité des services écosystémiques et de la résilience ? ....                           | 96         |
| D. Orientations pour la gestion future des perturbations.....   | 99         |
| D.1. Perturbations d'origine biotique .....   | 99         |
| D.2. Perturbations d'origine abiotique .....  | 101        |
| D.3. Les espèces diagnostiques : un outil pour adapter la gestion des perturbations ? .....                           | 102        |
| F. Limites de l'étude .....   | 103        |
| F.1. Diversité phylogénétique.....  | 103        |
| F.2. Diversité fonctionnelle.....   | 103        |
| F.3. Echelles d'évaluation de la diversité végétale .....   | 103        |
| F.4. Détermination et utilisation des espèces diagnostiques .....   | 104        |
| F.5. Approches descriptives.....  | 104        |
| G. Perspectives de recherche .....  | 105        |
| G.1. De futurs travaux intégrant des approches par modélisation .....   | 105        |
| G.2. Vers la mise en place de suivis diachroniques des perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres ? ..... | 105        |
| G.3. Identification des régimes de perturbations permettant le maintien d'une diversité végétale élevée.....          | 105        |
| G.4. Espèces diagnostiques et évaluation de l'état de conservation des habitats .....                                 | 106        |
| <b>7. Bibliographie .....</b>   | <b>107</b> |

# Liste des figures

---

|  |    |
|--|----|
| Figure 1.1 : Représentation schématique d'un processus de succession classique en milieu tempéré.  | 3  |
| Figure 1.2 : Schéma présentant les différents filtres successifs intervenant dans l'assemblage d'une communauté végétale à partir du pool global d'espèces. ....   | 4  |
| Figure 1.3 : Illustrations de la physionomie d'une prairie de fauche et d'une prairie pâturée. ....  | 8  |
| Figure 1.4 : Représentation schématique de la classification fonctionnelle des graminées fourragères pérennes. ....  | 12 |
| Figure 1.5 : Représentation du triangle CSR de Grime. ....   | 13 |
| Figure 1.6 : Représentation schématique des stratégies LHS de Westoby. ....  | 14 |
| Figure 1.7 : Arbre phylogénétique théorique d'une communauté végétale illustrant les éléments les plus importants de l'arbre. ....   | 15 |
| Figure 1.8 : Représentation schématique des deux concepts de diversité beta en écologie des communautés. A) turnover dans la structure d'une communauté le long d'un gradient. B) variation dans la structure d'une communauté entre différentes unités d'échantillonnages dans une zone délimitée. .... | 17 |
| Figure 1.9 : Représentation graphique de l'hypothèse de perturbation intermédiaire, qui prédit que la diversité est plus élevée pour des niveaux intermédiaires de perturbation. ....  | 19 |
| Figure 1.10 : Schéma illustrant les phases de résistance et de récupération qui conditionnent la résilience d'une communauté en réponse à une perturbation ....  | 22 |
| <br>   |    |
| Figure 2.1: Location of the 66 floristic relevés resampled in 2019. ....   | 33 |
| Figure 2.2: Nonmetric multidimensional scaling of the Bray-Curtis dissimilarity matrix of the old and recent floristic relevés realized in the Vosges Mountains ....   | 36 |
| Figure 2.3: Nonmetric multidimensional scaling of the Bray-Curtis dissimilarity matrix of the old and recent floristic relevés realized in the French Jura Mountains ....  | 37 |
| <br>   |    |
| Figure 3.1: Nonmetric multidimensional scaling of the Bray-Curtis dissimilarity matrix of the 32 vegetation plots. ....  | 51 |
| <br>   |    |
| Figure 4.1: Location of the 19 selected dry calcareous grasslands ....   | 63 |
| Figure 4.2: Redundancy analysis performed on the Hellinger-transformed species cover matrix constrained by the type of livestock, the type of work and the variable Recent. ....   | 67 |
| Figure 4.3: Redundancy analysis performed on the response matrix of all standardized diversity metrics, CSR strategies, sociological-ecological groups and ecological indicator values, constrained by the type of livestock, the type of work and the variable Recent. ....                             | 68 |
| Figure 4.4: Comparison of the relative percentage cover of species of oligotrophic grasslands between undisturbed and disturbed communities. ....  | 69 |

Figure 5.1: Location of the 311 phytosociological relevés used to compute the diagnostic species list of mesic pastures and of the 45 grassland plots sampled in 2017. .... 79

Figure 5.2: Principal component analysis of the Hellinger-transformed species composition of the 45 grasslands plots, with fitted diversity metrics, agronomic variables and number of diagnostic species observed in the grassland plot. .... 84

Figure 6.1 : Représentation schématique de l'impact des perturbations étudiées sur la résilience des prairies semi-naturelles.. .... 99

Figure 6.2 : Représentation schématique des relations entre le nombre d'espèces diagnostiques, la diversité végétale et l'intensité de l'utilisation des terres dans les prairies pâturées du massif du Jura. .... 102

# Liste des tables

---

|  |    |
|--|----|
| Table 2.1: Degree of joint fidelity of the species associated with recent or old floristic relevés obtained after 5000 permutations.....   | 38 |
| Table 2.2: Results of the Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests comparing diversity metrics, community weighted mean of CSR strategies and ecological indicator values between the old and the recent relevés.....  | 39 |
| Table 3.1: Degree of joint fidelity of the species associated with one group (“low density units” or “high density units”) obtained after 5000 permutations. ....  | 52 |
| Table 3.2: Results of the paired Wilcoxon-Mann-Whitney rank tests comparing community descriptors between vegetation plots located in “low density units” and “high density units”.....  | 53 |
| Table 5.1: Degree of joint fidelity of the eight diagnostic species of mesic pastures, obtained after 5000 permutations on the 311 phytosociological relevés.. ....  | 83 |
| Table 5.2: Spearman rank correlations between diversity metrics or agronomic variables and the number of diagnostic species observed in the grassland plot.....  | 85 |
| Table 5.3: Number of greater and lower Spearman rank correlations between diversity metrics or agronomic variables and the number of species in 1000 random samples, as compared to the correlations calculated using the set of eight diagnostic species..... | 86 |
| Tableau 6.1 : Tableau récapitulatif des principaux résultats des études sur les perturbations par le campagnol terrestre et par des broyeurs de pierres. ....  | 95 |



## Liste des annexes

---

1. Impact de la fertilisation sur la structure et la diversité végétale des prairies semi-naturelles.... 141
2. Supporting information to the paper “Vole disturbances and plant community diversity in a productive hay meadow” ..... 145
3. Supporting information to the paper “Towards the assessment of biodiversity and management practices in mountain pastures using diagnostic species?” ..... 149



# **1. Introduction générale**





## A. Le concept de perturbation en écologie

### A.1. Perturbations et successions végétales

En écologie des communautés, les premières mobilisations du concept de perturbation sont liées au concept de succession végétale, qui mène les communautés de la colonisation d'un espace stérile par des espèces pionnières à des communautés très complexes appelées climaciques (Clements 1916). Une succession végétale est un processus unidirectionnel par lequel les communautés se remplacent successivement jusqu'à ce qu'une communauté stable, la communauté climacique, soit atteinte (Small & Witherick 1986 ; Allaby 1994) (figure 1.1). Au début du développement de l'écologie, deux types de changements des communautés ont été reconnus : l'autogenèse et l'allogenèse (White 1979). Dans le premier cas, le changement est induit par les propriétés biologiques de la communauté en question alors que dans le second, un événement extérieur à la communauté force le changement. Les facteurs responsables de changements dans les communautés ont donc été divisés en facteurs endogènes (propres à la communauté) et exogènes (extérieurs à la communauté). Les perturbations, qu'elles soient d'origines naturelles ou anthropiques, ont traditionnellement été considérées comme des facteurs exogènes peu fréquents et anormaux qui déclenchent un processus de succession, processus qui se poursuit en l'absence de nouvelles perturbations (Johnson & Miyanishi 2007). Les perturbations de très grande ampleur permettent de déclencher des successions primaires, par exemple après l'éruption d'un volcan. Dans cette situation, le processus de succession démarre dans une zone dépourvue de vie. Dans le cas de perturbations moins sévères, un processus de succession secondaire est initié à partir de divers résidus biologiques (par exemple la banque de graines du sol) qui subsistent après la perturbation (Willig & Presley 2018).

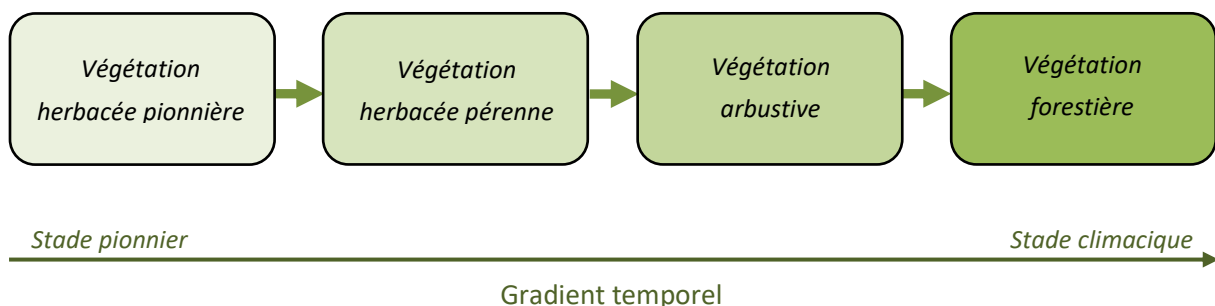


Figure 1.1 : Représentation schématique d'un processus de succession classique en milieu tempéré.

Dans l'appréhension du concept de succession végétale, les perturbations sont importantes car elles peuvent empêcher les communautés climaciques de s'installer. Les perturbations réinitialisent « l'horloge » de succession d'un écosystème sans influencer sa trajectoire ultime et prévisible, qui mène à une communauté climacique définie. Dans une telle situation, la communauté en place est éliminée par la perturbation, mais les paramètres physiques et biotiques du site reviennent à leur état antérieur par autogenèse. Néanmoins, il est de nos jours établi que ce type de situation est restreint dans l'environnement car la perturbation en elle-même introduit des influences stochastiques sur la composition de la communauté, réduisant la prévisibilité de sa réponse (White & Pickett 1985). A la fin du 20<sup>e</sup> siècle, la plupart des exemples classiques de successions (Cowles 1899 ; Shelford 1911 ; Cooper 1923) ont été réétudiés et jugés non conformes à l'idée originale définissant le processus de succession comme prévisible (Olson 1958 ; Jackson *et al.* 1988 ; Fastie 1995). Cependant, la

tendance à voir les changements de végétation comme des stades d'un processus de succession a persisté en écologie (Egler 1981 ; Burrows 1990), conduisant à faire évoluer le concept de succession végétale. Le processus de succession est de nos jours défini comme le changement dans la structure et le fonctionnement d'un écosystème au cours du temps en réponse à une perturbation (Willig & Walker 1999 ; Willig & Presley 2018). Les perturbations déclenchent un processus de succession et influencent sa trajectoire ultérieure, le rendant ainsi peu prévisible.

## A.2. Perturbations et assemblage des communautés

Le point de vue selon lequel les perturbations sont des événements rares et imprévisibles a évolué pour considérer les perturbations comme étant majoritairement des processus communs qui se produisent à différentes échelles spatiales et temporelles (White 1979 ; Rykiel 1985 ; White & Pickett 1985). Les perturbations sont de nos jours considérées comme des facteurs qui conditionnent l'assemblage des communautés, et pas seulement les causes d'une réinitialisation d'un processus de succession. Les communautés végétales peuvent être vues comme le résultat d'une hiérarchie de filtres qui contraignent successivement quelles espèces, depuis un pool global, peuvent persister dans un site donné (Keddy 1992 ; de Bello *et al.* 2013). Les facteurs déterminants la composition d'une communauté à partir d'un pool global d'espèces sont la limitation de la dispersion, les contraintes abiotiques et les interactions biotiques (Thuiller *et al.* 2004 ; Soberón 2007). L'importance de chaque facteur est différente en fonction de l'échelle spatiale considérée (Lortie *et al.* 2004 ; Boulangeat *et al.* 2012). Selon Lortie *et al.* (2004), l'organisation d'une communauté est le résultat de trois filtres majeurs (figure 1.2) :

- Un filtre biogéographique (barrières géographiques, organisation du paysage, etc.), qui détermine le pool d'espèces pouvant coloniser un site donné.
- Un filtre abiotique concernant les conditions environnementales (pH du sol, humidité, température, etc.) ainsi que la disponibilité en ressources (nutriments, lumière, etc.).
- Un filtre biotique, résumant les interactions entre les organismes de la communauté.

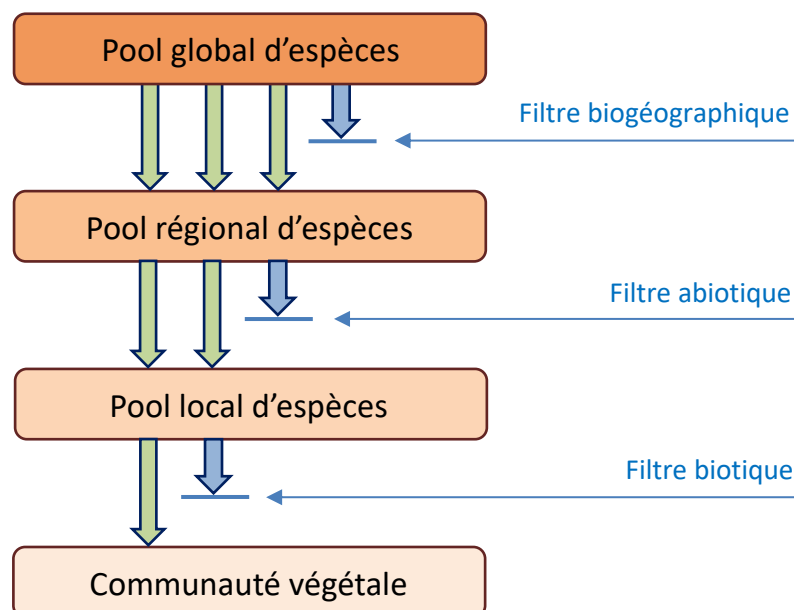


Figure 1.2 : Schéma présentant les différents filtres successifs intervenant dans l'assemblage d'une communauté végétale à partir du pool global d'espèces (d'après Lortie *et al.* 2004).

Les perturbations, parce qu'elles impactent fortement les relations entre espèces et la disponibilité en ressources (Huston 1994 ; Grime 2001 ; Platt & Connell 2003), modifient les filtres biotiques et abiotiques. Les perturbations ont été généralement perçues comme des événements négatifs (Rykiel 1985), car elles peuvent impliquer la destruction de ressources existantes et induire une mortalité directe des organismes d'une communauté (White & Pickett 1985). Cependant, elles permettent également de libérer des ressources non disponibles (Bazzaz 1983) et de créer des habitats essentiels pour de nombreuses espèces (Sousa 1984 ; Lindenmayer 2009). De ce fait, certaines communautés sont dépendantes de perturbations particulières pour leur maintien. Supprimer une perturbation à laquelle une communauté est adaptée conduit donc à un changement de la structure et de la composition de cette communauté (Rykiel 1985).

### A.3. Un concept aux définitions multiples

Beaucoup de travaux sur les successions végétales et la réponse des communautés aux perturbations ont été conduits au cours du 20<sup>e</sup> siècle. Cependant, il n'existe pas de théorie universelle du concept de perturbation qui couvre toutes les situations étudiées (Pulsford *et al.* 2016). Au contraire, le concept de perturbation est souvent défini de différentes manières, bien que les définitions utilisées se chevauchent ou utilisent des termes différents pour décrire des phénomènes similaires. Les perturbations ont premièrement été définies comme des événements peu fréquents et massivement destructeurs. Cependant, cette vision du concept de perturbation a été majoritairement révisée lors de la reconnaissance de l'omniprésence des perturbations dans l'environnement (White 1979). De ce fait, deux types de perturbations ont été distingués : les événements destructeurs, de plus ou moins grande ampleur, ainsi que les fluctuations environnementales (Neilson & Wullstein 1983). Les perturbations sont souvent définies comme des événements distincts dans le temps qui modifient la structure des communautés en impactant les organismes ainsi que l'environnement physique, peu importe qu'elles soient ou non perçues comme normales pour un système particulier (White & Pickett 1985). Une telle définition donne des limites très larges au concept de perturbation. Ainsi, d'autres auteurs ont proposés d'autres définitions, considérant qu'une perturbation est un événement qui endommage ou cause la mortalité des individus (Sousa 1984), ou qui détruit la biomasse d'un système donné (Grime 1979 ; Huston 1994).

Selon les définitions, le concept de perturbation recoupe d'autres concepts comme par exemple celui de stress. Le stress est évoqué chez les organismes vivant aux limites de leurs niches écologiques, où les conditions environnementales dépassent les exigences requises pour une croissance et un développement optimal (Roelofs 2008). Au niveau de la communauté, le stress peut être défini comme les contraintes extérieures limitant l'acquisition des ressources, la croissance et la reproduction des organismes (Grime 1989). Un changement rapide des conditions environnementales peut donc être défini comme un stress et une perturbation. Un épisode de sécheresse, par exemple, est considéré comme un stress à l'échelle des organismes (Seki *et al.* 2007 ; Farooq *et al.* 2009) mais souvent comme un stress et une perturbation à l'échelle des communautés (Wang *et al.* 2007 ; van Ruijven & Berendse 2010 ; Mariotte *et al.* 2013).

Il est important de considérer qu'une perturbation est un événement relatif aux dimensions spatiales et temporelles du système perturbé (Pickett *et al.* 1999), pouvant se répéter dans le temps et avoir un impact plus ou moins homogène sur les communautés. Chaque perturbation possède plusieurs attributs définissant un régime de perturbation. Selon Collins *et al.* (1998), la réponse d'un écosystème à une perturbation est influencée par quatre attributs : l'intensité de la perturbation, la taille de la zone impactée, la durée de la perturbation et sa fréquence (le nombre d'évènements par unité de temps).

Miller *et al.* (2011) considèrent ces mêmes attributs en y additionnant la date de début de la perturbation, pouvant conditionner des réponses différentes du système étudié. Willig & Presley (2018) y ajoutent la notion de sévérité, traduisant les conséquences de la perturbation sur les composants des systèmes écologiques.

#### A.4. Définition retenue dans le cadre de ce travail

Dans le cadre de ce travail, les perturbations étudiées concernent des événements destructeurs. En ce sens, nous retenons comme définition que les perturbations sont des événements qui détruisent tout ou partie de la biomasse d'un système donné (Grime 1979 ; Huston 1994), ce qui permet d'appréhender le concept de perturbation de manière ciblée. De plus, nous considérons que les perturbations ne sont pas uniquement des événements imprévisibles mais également des événements prévisibles et communs. Lorsque l'on étudie les effets des perturbations sur un système particulier, il convient de définir l'entité écologique étudiée qu'un certain événement pourrait perturber (Pickett 1989). Dans le cadre de ce travail, l'entité écologique considérée est la communauté végétale de l'écosystème prairial.

## B. Les prairies semi-naturelles, des écosystèmes perturbés

### B.1. La notion de prairie

Les prairies sont définies comme des types de végétations herbacées qui sont principalement dominées par les graminées (*Poaceae*) ou d'autres espèces graminéoïdes (*Cyperaceae*, *Juncaceae*). Le couvert végétal y est relativement dense et supérieur à 25% (Janišová *et al.* 2011 ; Hejčman *et al.* 2013). Dans la zone paléarctique (Olson *et al.* 2001), les prairies peuvent être divisées en quatre catégories principales :

- Les steppes

Les steppes sont des prairies naturelles se développant sur de grandes surfaces, dans les régions trop sèches pour permettre la croissance de forêts, mais suffisamment humides pour permettre le développement d'une végétation herbacée (Dengler *et al.* 2014). Les steppes forment une immense zone continue du sud de l'Ukraine au nord de la Chine (Lapola *et al.* 2008 ; Werger & van Staalduinen 2012).

- Les prairies alpines et arctiques

Les prairies alpines et arctiques sont des prairies naturelles qui se développent à de hautes altitudes ou latitudes, où les conditions sont trop froides pour supporter la croissance de forêts (Dengler *et al.* 2014). Seule une partie des environnements arctiques et alpins est couverte de prairies, le reste étant occupé par des landes, des communautés de mousses et de lichens ou des déserts froids.

- Les prairies azonales

Les prairies azonales sont des prairies naturelles présentes localement, à petite échelle, dans des habitats forestiers sur des sols trop extrêmes (trop secs, trop peu profonds, etc.) pour permettre la croissance des arbres (Janišová *et al.* 2011). Ce type de prairie peut également se développer en tant que stade d'une succession secondaire à la suite d'une perturbation du milieu forestier (Hejčman *et al.* 2013).

## - Les prairies semi-naturelles

Les prairies semi-naturelles sont des prairies d'origine anthropique se développant sur des sites dont la végétation naturelle est forestière. Elles représentent une part essentielle des paysages culturels européens et résultent de plusieurs siècles d'utilisation extensive des terres (Poschlod *et al.* 2009). En 2010, 13,1% de la surface totale des 28 états membres de l'Union Européenne plus la Suisse, L'Islande, la Norvège et le Monténégro était recouverte de prairies semi-naturelles, soit 35,3% de la surface agricole utile (Dengler *et al.* 2014).

Dans le cadre de ce travail, nous nous focalisons sur les prairies semi-naturelles car elles concentrent une grande partie des enjeux de conservation de la biodiversité (Dengler *et al.* 2014).

## B.2. Des écosystèmes façonnés par les perturbations

Les prairies semi-naturelles sont des écosystèmes maintenus ouverts par des perturbations anthropiques qui bloquent un processus de succession secondaire. L'abandon de la gestion des prairies semi-naturelles conduit à la colonisation progressive du milieu par des espèces herbacées de grandes tailles (Krahulec *et al.* 2001 ; Valkó *et al.* 2012) puis des arbustes et des arbres (Öckinger *et al.* 2006 ; Stevens *et al.* 2015). La dynamique des prairies semi-naturelles est principalement gouvernée par deux types de perturbations : la fauche et le pâturage (Ansquer *et al.* 2004). Ces deux régimes de défoliation sont des pratiques affectant fortement la structure, la fonction et la composition des communautés végétales (Collins *et al.* 1998 ; Ansquer *et al.* 2009 ; Garnier & Navas 2012).

### - La fauche

La fauche est une perturbation non sélective et équivalente sur toutes les espèces de la communauté végétale (Fischer & Wipf 2002), conduisant à l'homogénéisation de sa structure (Gaujour *et al.* 2012) (figure 1.3). La compétition pour la lumière étant importante entre chaque coupe, un régime de fauche favorise des espèces de grande taille (Crawley 1997 ; Moog *et al.* 2005). Les effets de ce régime sur la composition d'une prairie dépendent de la fréquence des coupes et de la date de la première coupe de l'année (Barbaro *et al.* 2004 ; Garnier *et al.* 2007). Une fréquence de coupe élevée favorise des espèces capables de se développer rapidement (Gaujour *et al.* 2012) et une première coupe très tôt dans l'année permet uniquement la survie des espèces clonales, les plantes dépendantes d'une reproduction sexuée n'ayant pas le temps de produire de graines (Smith & Haukos 2002 ; Plantureux *et al.* 2005).

### - Le pâturage

Le pâturage est une perturbation dépendante des préférences alimentaires du bétail (Fischer & Wipf 2002 ; Kohler *et al.* 2004 ; Rook *et al.* 2004). Par la défoliation sélective des organes des plantes par les herbivores, le pâturage favorise l'hétérogénéité structurale de la végétation prairiale par la création de zones de refus (Adler *et al.* 2001 ; Rook & Tallowin 2003) (figure 1.3). L'hétérogénéité de la canopée permet à la lumière d'atteindre les couches de végétation proches du sol, donnant la possibilité aux espèces de petites tailles de se développer (Louault *et al.* 2005). Les plantes étant fréquemment consommées par le bétail, le pâturage favorise des espèces adaptées à une défoliation fréquente (Garnier *et al.* 2007 ; Pakeman *et al.* 2009). De ce fait, les plantes en rosettes ainsi que les espèces stolonifères sont très abondantes dans les prairies pâturées (Ansquer *et al.* 2009 ; Díaz *et al.* 2007c ; Kahmen & Poschold 2008 ; Gaujour *et al.* 2012). La composition en espèces d'une prairie pâturée est également fortement influencée par le type de bétail présent, les préférences alimentaires ainsi que l'impact du piétinement étant différents selon les animaux utilisés (Illius & Cordon 1993 ;

Sebastià *et al.* 2008 ; Tóth *et al.* 2016). D'une manière générale, les perturbations dues au piétinement impactent fortement la composition végétale des prairies pâturées (Kohler *et al.* 2004). Elles permettent la création de trous dans la végétation et facilitent la dispersion des espèces à croissance végétative latérale ainsi que le recrutement depuis la banque de graine du sol (Kotanen 1997). Le fait que le pâturage soit une perturbation hétérogène est également dû au fait que l'activité du bétail est plus faible autour de ses déjections (Gillet *et al.* 2010).

La dichotomie entre prairies pâturées et prairies fauchées est difficilement applicable de nos jours, car il est fréquent d'associer un régime de pâturage à une prairie de fauche (Marini *et al.* 2007 ; Ansquer *et al.* 2009 ; Targetti *et al.* 2013).



Figure 1.3 : Illustrations de la physionomie d'une prairie de fauche (homogène, en haut) et d'une prairie pâturée (hétérogène, en bas).

Les prairies semi-naturelles font parties des écosystèmes les plus diversifiés en espèces (Erikson *et al.* 2002 ; Poschlod & WallisDeVries 2002). Les prairies européennes utilisées de manière extensive sont les écosystèmes qui présentent le record mondial du nombre d'espèces de plantes vasculaires par mètre carré, établi à 89 espèces (Wilson *et al.* 2012). Ces écosystèmes présentent donc un intérêt particulier pour le maintien et la protection de la biodiversité à une échelle globale. Les prairies semi-naturelles sont pour la plupart des écosystèmes qui ont évolués au cours de plusieurs décennies d'activité humaine (Mašková *et al.* 2009). Les méthodes traditionnelles de gestion (fauche et pâturage extensifs) ont été essentielles pour modeler la biodiversité de ces milieux (Královec *et al.* 2009 ; Schermer *et al.* 2016). Les prairies semi-naturelles sont donc des écosystèmes dont la biodiversité remarquable dépend étroitement de perturbations d'origine anthropique (Neuenkamp *et al.* 2016 ; Yuan *et al.* 2016).

## C. La biodiversité, une notion complexe à appréhender

### C.1. La notion de biodiversité

La biodiversité, contraction de diversité biologique, est une expression désignant la variété et la diversité du monde vivant. La convention sur la diversité biologique, ouverte lors du sommet de la Terre à Rio de Janeiro le 5 juin 1992, définit le terme de diversité biologique comme la « 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 ». La biodiversité désigne donc la diversité du monde vivant à tous les niveaux d'organisation (écosystèmes, communautés, populations, espèces, individus, gènes, etc.), ce qui en fait une notion générale difficile à manipuler. Dans le cadre de ce travail, nous nous intéressons à la diversité végétale au niveau de la communauté.

### C.2. Les différentes facettes de la diversité végétale

#### C.2.1. Diversité taxonomique

Au sein d'une communauté végétale, la diversité taxonomique s'intéresse à l'identité des taxons, le plus souvent des espèces. La richesse spécifique, égale au nombre total d'espèces, est la mesure de diversité taxonomique la plus utilisée en écologie des communautés (Devictor *et al.* 2010 ; Cadotte *et al.* 2013). L'utilisation importante de cet indice est basée sur le fait qu'une diminution de la richesse spécifique entraîne une diminution du niveau de fonctionnement et de la stabilité de l'écosystème étudié (Hooper *et al.* 2005 ; Tilman *et al.* 2006). Cependant, certaines espèces ayant un impact plus important que d'autres sur le fonctionnement d'un écosystème, s'intéresser au nombre d'espèces dans une communauté n'est pas toujours adapté pour étudier son fonctionnement (Mokany *et al.* 2008). La richesse spécifique est reconnue comme une mesure de diversité incomplète car elle ne permet pas de rendre compte de l'abondance des espèces dans une communauté (Wilsey *et al.* 2005). Ainsi, d'autres indices de diversité taxonomique, prenant en compte l'abondance des espèces dans la communauté, sont utilisés. L'équitabilité, par exemple, mesure les différences d'abondance entre les espèces de la communauté (Jost 2010). Cet indice varie entre 0 (une seule espèce dominante) et 1 (toutes les espèces présentent la même abondance). Les indices de diversité de Shannon et de Simpson, dérivés du calcul de l'entropie généralisée (Hill 1973 ; Jost 2007), prennent en compte à la fois la richesse spécifique et l'abondance des espèces. La diversité de Shannon s'interprète comme le nombre d'espèces abondantes dans la communauté et la diversité de Simpson comme le nombre d'espèces dominantes.

#### C.2.2. Diversité fonctionnelle

##### - La notion de trait fonctionnel

De nos jours, la diversité végétale est de plus en plus évaluée en s'appuyant sur le rôle fonctionnel des espèces dans la communauté, qui est déterminé par leurs traits fonctionnels. Un trait fonctionnel est défini comme toute caractéristique mesurable d'un individu qui affecte sa performance individuelle via ses effets sur la croissance, la survie et la reproduction (Violle *et al.* 2007 ; Cadotte *et al.* 2011). Les traits fonctionnels sont donc des caractéristiques morphologiques, biochimiques, physiologiques, structurelles ou phénologiques qui sont exprimées dans les phénotypes d'organismes individuels. On



distingue communément deux catégories de traits fonctionnels, les traits de réponses et les traits d'effets. Un trait de réponse est un trait fonctionnel dont les valeurs varient en réponse à des changements de conditions environnementales. Les traits de réponses influencent les capacités des espèces à coloniser et à prospérer dans un habitat ainsi qu'à faire face à des changements environnementaux (Lavorel *et al.* 2011 ; Díaz *et al.* 2013). A l'inverse, un trait d'effet est un trait fonctionnel qui reflète l'impact d'une espèce sur les conditions environnementales, la communauté ou les propriétés de l'écosystème (Violle *et al.* 2007). Néanmoins, pour un trait fonctionnel donné, il est très souvent difficile de déterminer si celui-ci est un trait d'effet ou de réponse (Suding *et al.* 2008).

#### - Exemples de traits fonctionnels

Lors de l'évaluation de la diversité fonctionnelle des communautés végétales des prairies semi-naturelles, certains traits fonctionnels, comme le LDMC (*Leaf Dry Matter Content*) et le SLA (*Specific Leaf Area*) sont communément utilisés. Ces traits fonctionnels renseignent sur l'utilisation des ressources et la stratégie de croissance de la plante (Grime 1977 ; Westoby *et al.* 2002 ; Wright *et al.* 2004). Les espèces à stratégie d'acquisition des ressources possèdent un SLA élevé et un LDMC faible. A l'inverse, les espèces à stratégie de conservation des ressources possèdent un SLA faible et un LDMC élevé (Garnier *et al.* 2004). Un SLA élevé est associé à une photosynthèse rapide, une absorption élevée d'azote et une durée de vie des feuilles courtes (Ryser & Urbas 2000 ; Wright *et al.* 2004 ; Garnier *et al.* 2007). À l'opposé, un LDMC élevé est associé à une longue durée de vie des feuilles et un temps de résidence des nutriments dans la plante qui est long (Weiher *et al.* 1999 ; Ryser & Urbas 2000 ; Kazakou *et al.* 2007). Un autre trait fonctionnel communément pris en compte lors de l'évaluation de la diversité fonctionnelle est la hauteur végétative, qui est un facteur morphologique important pour la capacité compétitive d'une espèce (Tilman 1988 ; Williams *et al.* 2015). La hauteur végétative, le SLA et le LDMC caractérisent ainsi la capacité d'une espèce à persister dans une communauté donnée (Lososová *et al.* 2016).

#### - La diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle d'une communauté est définie comme la valeur, l'étendue et l'abondance relative des traits présents dans cette dernière (Tilman 2001 ; Díaz *et al.* 2007a). La diversité fonctionnelle quantifie l'hétérogénéité des valeurs de traits au sein d'une communauté et reflète ainsi l'ampleur des différences de traits entre les espèces (Dainese *et al.* 2015). Il est admis qu'une plus grande diversité de traits fonctionnels permet à la communauté d'avoir accès à une part plus importante des ressources totales du milieu (Fornara & Tilman 2008). Dans une communauté, une diversité fonctionnelle plus élevée reflète donc une diversité de stratégies d'utilisations des ressources plus élevée (Petchey *et al.* 2004 ; Hooper *et al.* 2005 ; Spehn *et al.* 2005). Lorsque la diversité fonctionnelle augmente, la communauté augmente son partitionnement de toutes les ressources disponibles (McGill *et al.* 2006). De ce fait, il est admis qu'une diversité fonctionnelle élevée améliore les services de l'écosystème (Diaz *et al.* 2007b). Cependant, ce qui est évalué comme diversité fonctionnelle n'est qu'une approximation, basée sur un sous ensemble de traits, de la diversité fonctionnelle réelle d'une communauté (Cadotte *et al.* 2011). Il est donc important de caractériser la stratégie fonctionnelle des espèces en identifiant une combinaison pertinente de traits (Mouillot *et al.* 2013) car la réponse de la diversité fonctionnelle à certaines conditions environnementales dépend étroitement de l'identité des traits considérés (Cadotte *et al.* 2011).

La diversité fonctionnelle d'une communauté est souvent calculée et représentée de deux manières : à partir d'indices prenant en compte un seul trait, ou à partir d'indices prenant en compte plusieurs traits (Petchey & Gaston 2006 ; Villéger *et al.* 2008 ; Laliberté & Legendre 2010 ; Butterfield & Suding 2013 ; Díaz *et al.* 2013). Considérer les traits fonctionnels séparément ou de manière combinée peut

conduire à des interprétations et conclusions différentes (Schumacher & Roscher 2009). En effet, condenser plusieurs traits en un ou plusieurs indices composites peut masquer des réponses divergentes de traits individuels à différents gradients environnementaux (Butterfield & Suding 2013). Cependant, alors que les indices basés sur un trait peuvent offrir une plus grande flexibilité en détectant des relations simples, certaines relations plus complexes sont seulement détectables avec des indices multi-traits (Villéger *et al.* 2011).

- Variabilité des traits fonctionnels

Les valeurs des différents traits fonctionnels peuvent varier aussi bien entre espèces qu'au sein d'une même espèce (Albert *et al.* 2010 ; Hulshof & Swenson 2010 ; Messier *et al.* 2010 ; Bolnick *et al.* 2011). Pour une espèce donnée, les valeurs d'un trait fonctionnel peuvent être différentes en fonction des conditions du milieu dans lequel les individus se développent. La question de la variabilité intra-spécifique des traits fonctionnels a conduit à s'interroger sur le fait que les valeurs de traits peuvent être mesurées directement sur le terrain ou obtenues à partir de bases de données. En effet, la méthodologie employée affecte l'estimation de la diversité fonctionnelle (Lavorel *et al.* 2008). La prise en compte de valeurs moyennes de traits à partir de bases de données est moins fiable que des mesures directes sur le terrain (Cordlandwehr *et al.* 2013). Cependant, bien qu'il soit préférable de mesurer les valeurs de traits sur le terrain, cela n'est pas toujours réalisable par contraintes de temps. L'utilisation de bases de données est donc courante (Kattge *et al.* 2011 ; Kleyer *et al.* 2008). De plus, bien que la variation intra-spécifique des traits soit importante chez les plantes, la variabilité inter-spécifique est supérieure à la variabilité intra-spécifique pour la plupart des traits (Albert *et al.* 2010 ; Hulshof & Swenson 2010 ; Jung *et al.* 2010 ; Kattge *et al.* 2011 ; Kazakou *et al.* 2013). La variabilité intra-spécifique des traits est cependant à prendre en compte à des échelles fines afin de pouvoir capturer des processus écologiques agissant à petite échelle (Messier *et al.* 2010 ; Albert *et al.* 2011 ; Violle *et al.* 2012). À l'inverse, pour comprendre et prédire des processus locaux et globaux, la variabilité des traits au sein d'une espèce est souvent ignorée car elle est intraitable à ces échelles (Violle *et al.* 2012). D'une manière générale, si les contraintes d'une étude conduisent à utiliser des valeurs de traits issues de bases de données, il convient de privilégier des traits peu variables au sein d'une même espèce (Lavorel *et al.* 2008).

Lors de l'utilisation de valeurs de traits issues de bases de données, il arrive fréquemment que plusieurs valeurs ne soient pas disponibles pour certaines espèces de la communauté étudiée. Ceci pose des problèmes lors du calcul des indices de diversité fonctionnelle, car ces derniers perdent en fiabilité avec les valeurs de traits manquantes (Schleuter *et al.* 2010). Les méthodes utilisées pour compenser ce problème sont de supprimer les espèces avec des valeurs de traits manquantes, de se focaliser sur les espèces dominantes (Pakeman & Quested 2007) ou, lorsque le jeu de données est conséquent, de calculer les valeurs de traits manquantes par imputation (Penone *et al.* 2014 ; Taugourdeau *et al.* 2014).

- Les traits moyens des communautés

Certains auteurs avancent que l'influence d'une espèce sur un écosystème est proportionnelle à sa contribution relative à la biomasse totale de la communauté (Garnier *et al.* 2004 ; Quested *et al.* 2007). De ce fait, les propriétés de l'écosystème peuvent être étudiées en se focalisant sur les traits des espèces dominantes (Garnier *et al.* 2004). Cette affirmation est basée sur une hypothèse nommée *Biomass Ratio Hypothesis* qui avance que l'ampleur à laquelle les traits d'une espèce affectent les propriétés de l'écosystème dépend de l'abondance de cette espèce dans la communauté (Garnier & Navas 2012). Ainsi, les processus de l'écosystème seraient déterminés en majeure partie par les traits fonctionnels des espèces dominantes (Mokany *et al.* 2008 ; Griffin *et al.* 2009). En accord

avec cette hypothèse, l'évaluation des valeurs de traits moyens est très souvent réalisée lors d'études fonctionnelles des communautés (Vandewalle *et al.* 2010). En effet, pour un trait fonctionnel donné, considérer la moyenne des valeurs de traits dans la communauté pondérée par l'abondance relative de chaque espèce est important pour évaluer les propriétés de l'écosystème (Garnier *et al.* 2004 ; Quétier *et al.* 2007).

- Classifications fonctionnelles

De nombreux auteurs ont proposés des classifications fonctionnelles des espèces de plantes. La plupart de ces classifications sont basées sur des sous-ensembles de traits fonctionnels, utilisés pour regrouper les espèces qui accomplissent des fonctions similaires au sein d'un écosystème.

Un exemple de ce type de classification est celle des graminées fourragères pérennes (Cruz *et al.* 2002 ; Cruz *et al.* 2010), construite à partir de plusieurs traits fonctionnels (LDMC, SLA, durée de vie des feuilles, date de floraison, résistance des feuilles à la cassure et hauteur végétative). Cette classification définit quatre grands types fonctionnels de graminées selon leur stratégie de capture ou de conservation des ressources, et selon le fait que le recyclage des feuilles soit rapide ou lent (figure 1.4).

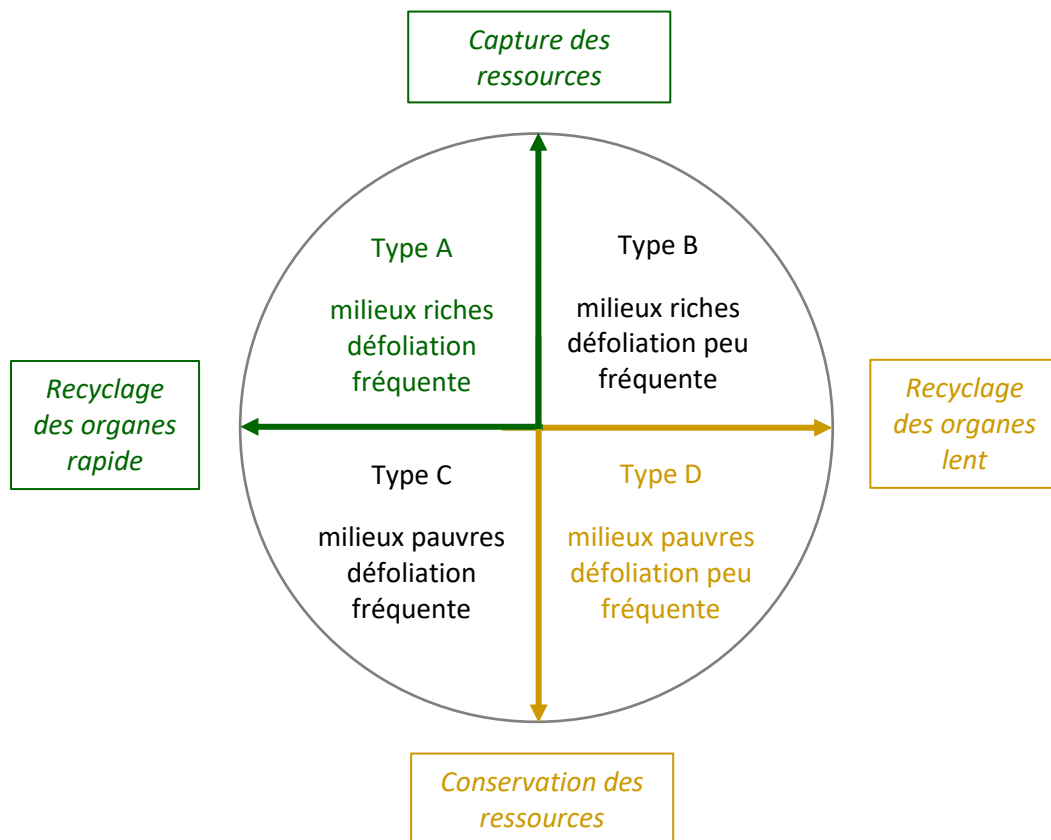


Figure 1.4 : Représentation schématique de la classification fonctionnelle des graminées fourragères pérennes (d'après Cruz *et al.* 2002 et Cruz *et al.* 2010).

Le type A regroupe des espèces précoces, présentant un fort taux de croissance mais ne pouvant pas accumuler beaucoup de biomasse de par leur petite taille. Ce sont des espèces de milieux fertiles fréquemment perturbés. Le type B regroupe des espèces de milieux fertiles, d'assez grande taille et possédant une forte capacité à accumuler de la biomasse sur pied. Les espèces du type C sont des

espèces de petite taille adaptées aux milieux pauvres, dont les feuilles résistent peu à la cassure. Pour finir, le type D regroupe des espèces à phénologie tardive, se développant dans des milieux peu fertiles et possédant une grande résistance à la cassure.

Une classification très utilisée en écologie végétale est celle des stratégies CSR de Grime ([Grime 1974](#) ; [Grime 1977](#) ; [Grime 2001](#)), qui sépare les espèces de plantes selon trois stratégies principales (figure 1.5). Les plantes à stratégie C (compétitives) sont capables de survivre dans des zones stables et productives via un investissement dans l'acquisition de ressources. Les plantes à stratégie S (stress-tolérantes) protègent leur performance métabolique dans des milieux pauvres en ressources en investissant dans la capacité à conserver les ressources et à réparer les tissus endommagés. Les plantes à stratégie R (rudérales) investissent dans la reproduction pour que leur population puisse se régénérer rapidement après une perturbation. Ces trois stratégies représentent des combinaisons de traits viables survenant sous des conditions de compétition, de limitation de la croissance (stress) ou de destruction périodique de biomasse (perturbation). Les stratégies CSR ont été calibrées à partir des valeurs de LA (*Leaf Area*), LDMC et SLA d'un jeu de données comprenant 3068 espèces réparties sur tous les continents (excepté le continent antarctique), permettant de les comparer à l'échelle mondiale ([Pierce et al. 2017](#)).

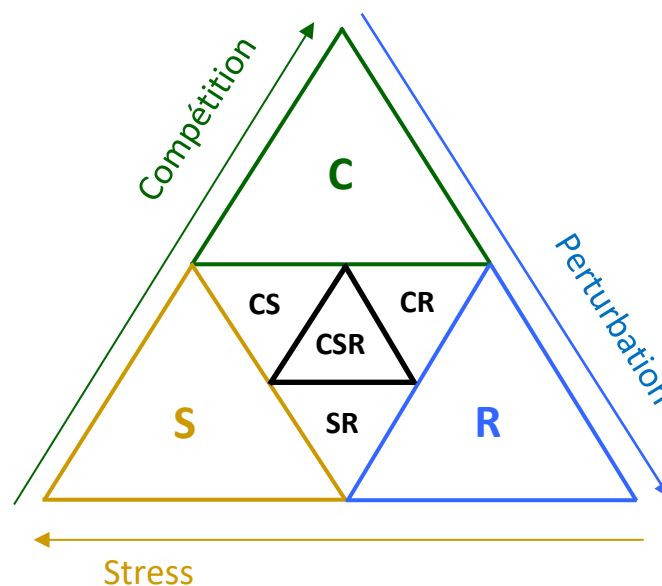


Figure 1.5 : Représentation du triangle CSR de Grime, permettant de positionner les espèces selon leur aptitude à la compétition (C), leur résistance au stress (S) et leur résistance aux perturbations (R) (d'après Grime 1974).

Un autre schéma de stratégie des plantes, dénommé LHS (*Leaf, Height, Seed*), a également été proposé ([Westoby 1998](#)). Ce schéma est basé sur trois traits fonctionnels facilement mesurables ([Moog et al. 2005](#)) et peut être utilisé à une échelle globale car chaque espèce peut être facilement positionnée à partir de la mesure de ses traits fonctionnels (figure 1.6). Les espèces sont caractérisées par leur SLA, leur hauteur végétative et la masse de leurs graines. Le SLA décrit la réponse des plantes à des conditions favorables de croissance, la hauteur de la plante décrit son aptitude à la compétition et la masse des graines, influençant le succès de germination ([Westoby et al. 2002](#) ; [Kahmen & Poschold 2008](#)), décrit sa capacité à s'établir dans un milieu donné.

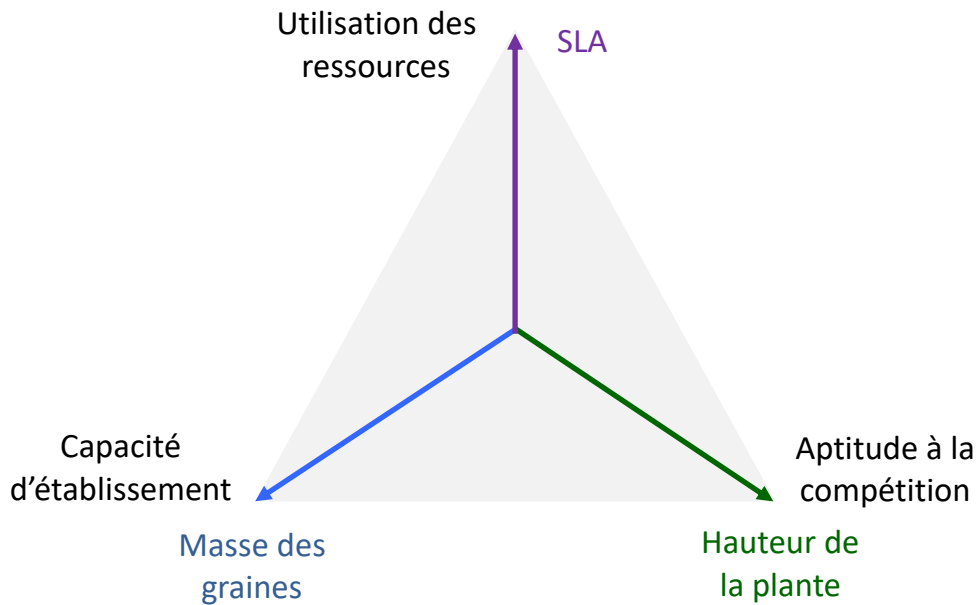


Figure 1.6 : Représentation schématique des stratégies LHS de Westoby. L'axe du SLA représente les différentes stratégies d'utilisation des ressources (acquisition ou conservation). La hauteur de la plante reflète son aptitude à la compétition et la masse de ses graines sa capacité d'établissement (d'après Westoby 1998).

### C.2.3. Diversité phylogénétique

Depuis quelques années, la communauté scientifique s'intéresse de plus en plus aux liens de parenté entre les différentes espèces d'une communauté (Faith 1992, Webb *et al.* 2002). L'utilisation croissante de la phylogénie reconnaît que les distances entre les lignées évolutives reflètent l'accumulation de différences génétiques, phénotypiques et phénologiques (Harvey & Pagel 1991). Certains auteurs avancent que l'écologie des espèces est façonnée par leur histoire évolutive (Srivastava *et al.* 2012) et que des espèces proches génétiquement partagent plus de similarités fonctionnelles et écologiques que des espèces éloignées (Futuyma 2010 ; Wiens *et al.* 2010). De ce fait, des mesures de diversité phylogénétique, caractérisant l'ampleur de la diversité d'une communauté en termes de lignées d'espèces (Dainese *et al.* 2015), sont de plus en plus utilisées. La diversité phylogénétique décrit le montant des distances phylogénétiques parmi les espèces d'une communauté (Srivastava *et al.* 2012). En ce sens, elle représente l'histoire évolutive de la communauté (Knapp *et al.* 2008a ; Flynn *et al.* 2011). Les potentiels évolutifs étant supposés différents entre des espèces éloignées, une diversité phylogénétique élevée traduit un potentiel évolutif élevé de la communauté, lui permettant de mieux s'adapter à des changements environnementaux (Sgrò *et al.* 2011 ; Mouquet *et al.* 2012).

Il est souvent admis que l'histoire évolutive d'une communauté conditionne l'ensemble des traits des espèces qui la constituent et donc les processus de l'écosystème (Cavender-Bares *et al.* 2009 ; Pavoine & Bonsall 2011). Une hypothèse généralement assumée est que des espèces proches phylogénétiquement possèdent des fonctions similaires dans l'écosystème (Cavender-Bares *et al.* 2009). Ceci a conduit de nombreux auteurs à considérer que la diversité phylogénétique peut estimer l'espace des traits fonctionnels d'une communauté et ainsi le fonctionnement de l'écosystème (Srivastava *et al.* 2012 ; Winter *et al.* 2013). En effet, des espèces apparentées tendent à avoir des

traits fonctionnels (Ackerly 2009), des niches écologiques (Wiens *et al.* 2010) et des interactions écologiques similaires (Rezende *et al.* 2007 ; Gomez *et al.* 2010), ce qui suggère que la diversité phylogénétique peut capter beaucoup d'aspects fonctionnels de la diversité. De ce fait, en considérant l'histoire évolutive des espèces, la diversité phylogénétique résume largement l'espace des traits fonctionnels au sein d'une communauté (Egorov *et al.* 2014). En ce sens, la diversité phylogénétique synthétise l'information de tous les traits des espèces (Wiens *et al.* 2010 ; Srivastava *et al.* 2012) et met en relation les différences fonctionnelles entre espèces de meilleure manière qu'un petit groupe de traits car elle capture la stratégie générale de la plante (Cadotte *et al.* 2009 ; Flynn *et al.* 2011). La diversité phylogénétique fournit donc une mesure de diversité qui est souvent associée à des différences fonctionnelles parmi les espèces au sein d'une communauté (Cadotte *et al.* 2009). Ainsi, dans une communauté à faible diversité phylogénétique, les espèces présentes sont supposées avoir des traits fonctionnels proches (Srivastava *et al.* 2012).

Les calculs de diversité phylogénétique se basent sur la réalisation d'arbres phylogénétiques (figure 1.7). Un arbre phylogénétique est une hypothèse sur les relations évolutives entre espèces, constitués de nœuds et de branches. Un nœud représente l'ancêtre commun hypothétique de toutes les branches qui en découlent et la longueur d'une branche connectant deux nœuds est considérée comme proportionnelle à la divergence évolutive de ces derniers (Winter *et al.* 2013). Les arbres phylogénétiques sont souvent établis à partir d'études moléculaires systématiques, qui comparent les différences et similarités dans les séquences de gènes de différentes espèces. L'objectif est de déterminer les relations évolutives parmi les espèces considérées et d'estimer il y a combien de temps ces espèces se sont séparées les unes des autres (Potter *et al.* 2008). La diversité phylogénétique d'une communauté est calculée comme la somme de la longueur des branches de l'arbre phylogénétique, dont les valeurs sont pondérées par l'abondance relative de chaque espèce. Les mesures de diversité phylogénétique sont influencées par la taille de l'arbre phylogénétique utilisé. Pour évaluer la diversité phylogénétique à l'échelle de la communauté, il est plus intéressant de se focaliser sur des arbres à résolution fine car beaucoup plus précis (Flynn *et al.* 2011).

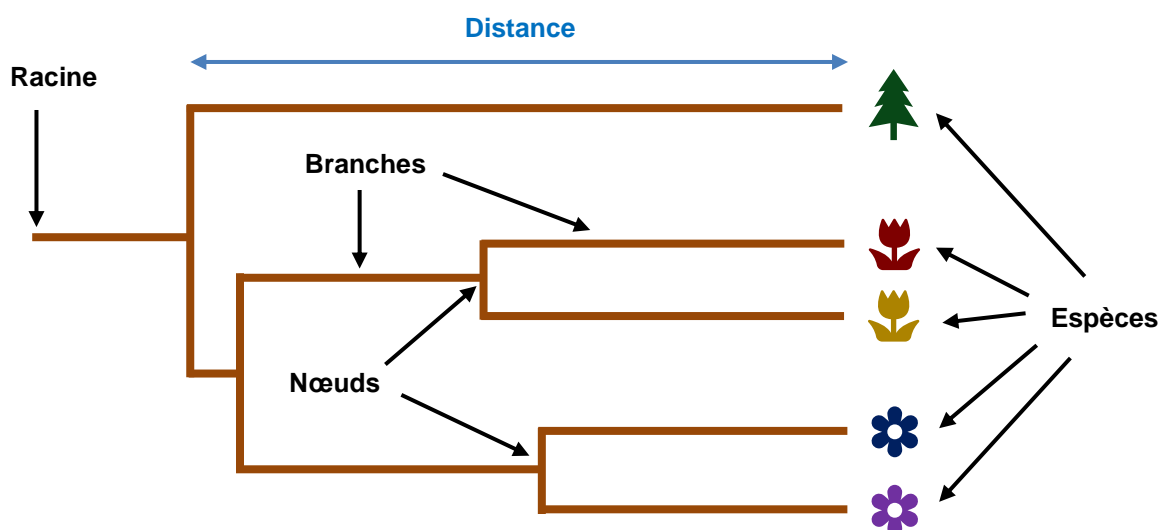


Figure 1.7 : Arbre phylogénétique théorique d'une communauté végétale illustrant les éléments les plus importants de l'arbre. Un nœud représente un ancêtre commun hypothétique de toutes les espèces provenant de ce nœud. L'ancêtre commun hypothétique de toutes les espèces de l'arbre phylogénétique est la racine de l'arbre (d'après Winter *et al.* 2013).

### C.3. Relations entre les différentes facettes de la diversité végétale

Lors de l'évaluation de la diversité végétale d'une communauté, il est recommandé d'utiliser plusieurs indices afin de prendre en compte les facettes taxonomiques, fonctionnelles et phylogénétiques (de Bello *et al.* 2010 ; Devictor *et al.* 2010 ; Perronne *et al.* 2014 ; Dengler *et al.* 2014 ; Dainese *et al.* 2015). En effet, les différentes facettes de la diversité représentent des aspects différents de la structure des communautés (Cadotte *et al.* 2013 ; Pavoine *et al.* 2013) et sont de ce fait complémentaires (Pavoine & Bonsall 2011 ; Galland *et al.* 2019). Il est reconnu que la richesse spécifique, bien que majoritairement utilisée pour évaluer la diversité végétale, est un indicateur incomplet quand utilisé seul (Wilsey *et al.* 2005) et un prédicteur faible dans les communautés naturelles (Srivastava *et al.* 2012). En ce sens, l'utilisation de la richesse spécifique ne doit pas se substituer à la prise en compte d'indices de diversité plus élaborés. Les informations liées à la diversité fonctionnelle et phylogénétique sont souvent négligées alors que les processus de l'écosystème dépendent plus des caractéristiques fonctionnelles des espèces que de leur nombre (Chapin *et al.* 2000 ; Lavorel & Garnier 2002 ; Díaz *et al.* 2007a).

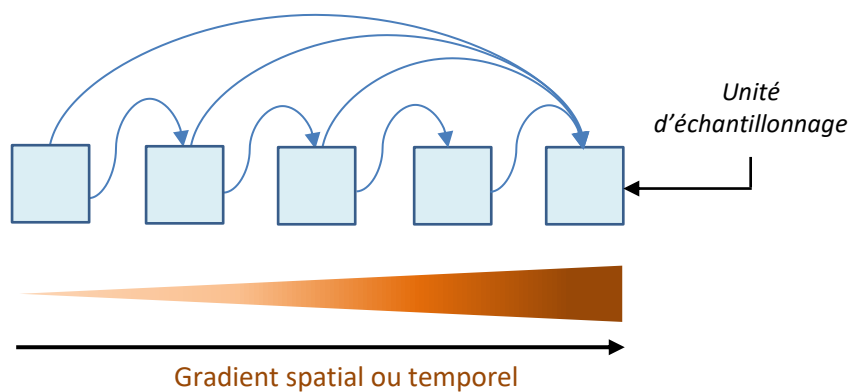
De nombreuses études ayant analysées les relations entre diversité phylogénétique et diversité fonctionnelle ont démontrées que la diversité phylogénétique est difficilement utilisable comme un substitut de la diversité fonctionnelle (Mouquet *et al.* 2012 ; Bernard-Verdier *et al.* 2013 ; Perronne *et al.* 2014 ; Lososová *et al.* 2016). En effet, les relations entre phylogénie et fonction ne s'appliquent pas pour certaines facettes de la diversité fonctionnelle (Lososová *et al.* 2016). Certains auteurs assument que l'utilisation de la diversité phylogénétique comme substitut de la diversité fonctionnelle est encore basée sur des incertitudes (Mouquet *et al.* 2012 ; Winter *et al.* 2013). Cette utilisation se base sur l'hypothèse que les valeurs de traits sont liées à un signal phylogénétique (Mayfield & Levine 2010), les espèces apparentées présentant des traits fonctionnels similaires et les espèces plus éloignées présentant des traits différents (Losos 2008 ; Ackerly 2009). Cependant, il existe plusieurs exemples de traits fonctionnels qui ne présentent pas de signal phylogénétique (Srivastava *et al.* 2012), ce qui suggère que des espèces apparentées ne partagent pas de similarité pour certains traits (Kluge & Kessler 2011). Ainsi, la diversité phylogénétique doit donc être considérée comme un complément et non un substitut à la diversité fonctionnelle car elle renforce et complète cette dernière approche (Bernard-Verdier *et al.* 2013 ; Perronne *et al.* 2014). Par exemple, la diversité phylogénétique peut capter des aspects cachés du fonctionnement des plantes qui ne sont pas capturés par les traits fonctionnels communément mesurés, comme la sensibilité aux pathogènes (Webb *et al.* 2006).

Les indices utilisés pour évaluer les différentes facettes de la diversité doivent être adaptés aux aspects de la diversité phylogénétique et fonctionnelle et également s'étendre aux indices de diversité taxonomique (Vandewalle *et al.* 2010 ; Pavoine & Bonsall 2011 ; Mason *et al.* 2013). L'entropie quadratique de Rao, après correction des nombres équivalents (Jost 2007), est l'estimateur de diversité à privilégier pour calculer et comparer des valeurs de diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique (de Bello *et al.* 2010). Il correspond à une généralisation de l'indice de diversité de Simpson et permet de raisonner en équivalent du nombre d'espèces (de Bello *et al.* 2010). De plus, parmi les indices de diversité fonctionnelle, l'entropie quadratique de Rao est l'un des moins sensibles aux valeurs de traits manquantes (Májeková *et al.* 2016).

#### C.4. Échelles d'évaluations de la diversité végétale

Afin de pouvoir appréhender la diversité végétale dans sa dimension spatiale, la diversité à l'échelle d'un territoire (la diversité gamma) peut être partitionnée ou décomposée en composantes inter-sites (diversité beta) et intra-sites (diversité alpha). La diversité beta, définie par Whittaker (1972) comme la variation de l'identité des espèces parmi les sites, fournit un lien direct entre la diversité à une échelle locale (alpha) et la diversité à l'échelle d'un territoire (gamma). Actuellement, on distingue deux types de diversité beta. L'un représentant le turnover dans la structure d'une communauté le long d'un gradient, et l'autre la variation dans la structure d'une communauté parmi différentes unités d'échantillonnages (figure 1.8). L'idée essentielle de la première est de mesurer les changements dans la structure d'une communauté dans plusieurs unités d'échantillonnages le long d'un gradient spatial ou temporel (Anderson et al. 2011). Le second type de diversité beta mesure la variation de la structure d'une communauté parmi plusieurs unités d'échantillonnages, au sein d'un cadre spatial ou temporel donné (Anderson et al. 2011).

##### **A) Turnover dans la structure d'une communauté (directionnel)**



##### **B) Variation dans la structure d'une communauté (non directionnelle)**

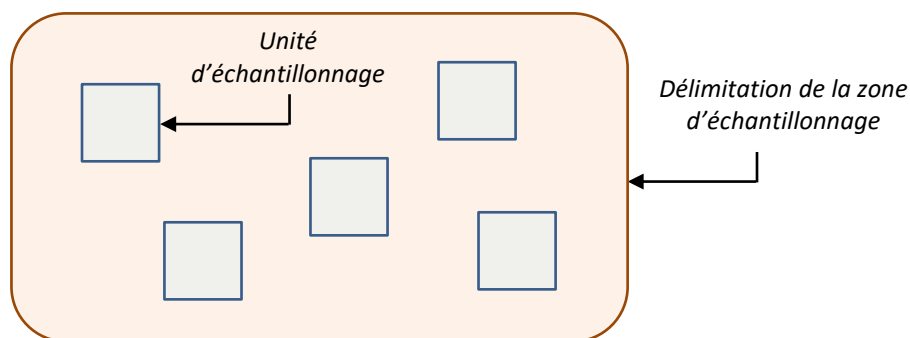


Figure 1.8 : Représentation schématique des deux concepts de diversité beta en écologie des communautés. A) turnover dans la structure d'une communauté le long d'un gradient. B) variation dans la structure d'une communauté entre différentes unités d'échantillonnages dans une zone délimitée (d'après Anderson et al. 2011).



Plusieurs mesures de diversité beta ont été proposées, mais il n'y a pas de consensus statuant sur les mesures les plus adaptées pour répondre à une question écologique particulière (Jost 2007 ; Jurasinki *et al.* 2009 ; Tuomisto 2010a ; Tuomisto 2010b). On distingue deux types de mesures de diversité beta : celles basées sur des mesures de similarité, dissimilarité ou distance parmi les communautés, et celles calculées à partir des composantes alpha et gamma (Anderson *et al.* 2011). La diversité alpha étant la moyenne des diversités d'un ensemble de communautés et la diversité gamma la diversité des communautés regroupées, la diversité beta peut être obtenue à partir des diversités alpha et gamma suivant un partitionnement additif ( $\gamma = \alpha + \beta$ ) ou multiplicatif ( $\gamma = \alpha \times \beta$ ) (Chao *et al.* 2012). Une diversité beta issue d'un partitionnement multiplicatif quantifie le nombre effectif de communautés complètement distinctes et mesure une différenciation relative entre les communautés (Chao *et al.* 2012). Une diversité beta issue d'un partitionnement additif quantifie l'ampleur absolue de l'excès de diversité entre l'échelle de la zone d'étude et une échelle locale (Chao *et al.* 2012).

## D. Impact des perturbations sur la biodiversité

### D.1. L'hypothèse de perturbation intermédiaire

Grime (1973) a été le premier à supposer que la richesse spécifique des communautés végétales herbacées devait être maximale pour des intensités intermédiaires de gestion (fauche, pâture, etc.). Cette hypothèse, premièrement vérifiée pour un gradient de piétinement dans une prairie européenne (Grime 1973), a été une des premières formulations de l'hypothèse de perturbation intermédiaire (Grime 1973 ; Horn 1975 ; Connell 1978 ; Wilkinson 1999). L'hypothèse de perturbation intermédiaire (*Intermediate Disturbance Hypothesis*) prédit une réponse unimodale de la diversité à un gradient de perturbations (figure 1.9). Cette hypothèse assume que, sous un régime de faibles perturbations, la diversité est faible car des espèces compétitives dominent le milieu par élimination des espèces peu compétitives. Sous un régime de fortes perturbations, la diversité est également faible car les espèces avec des cycles de vie très courts sont les seules capables de survivre. A des niveaux intermédiaires de perturbations, la diversité est maximale car la coexistence entre espèces compétitives et espèces tolérantes aux perturbations est possible (Grime 1973 ; Connell 1978 ; Huston 1979 ; Wilson & Tilman 2002).

L'hypothèse de perturbation intermédiaire est cependant loin d'être universelle. De nos jours, le modèle unimodal de réponse de la biodiversité proposé par cette hypothèse a été falsifié par des études observationnelles (Bongers *et al.* 2009), expérimentales (Svensson *et al.* 2009) et théoriques (dos Santos *et al.* 2011). En comparant une centaine d'études traitant des relations entre diversité et perturbations, Mackey & Currie (2001) mettent en évidence que seulement 20% d'entre elles supportent l'hypothèse de perturbation intermédiaire. Un travail similaire réalisé par Hughes *et al.* (2007) rapporte des conclusions équivalentes. De ce fait, certains auteurs proposent que l'hypothèse de perturbation intermédiaire soit abandonnée (Fox 2013). Cependant, Sheil & Burslem (2013) mettent en avant que de nombreux travaux sur l'hypothèse de perturbation intermédiaire sont inadaptés pour l'évaluer. Au départ, cette hypothèse a été développée pour des échelles d'études locales afin d'expliquer les mécanismes empêchant l'exclusion compétitive dans des communautés complexes d'organismes sessiles (Connell 1978). Les études testant l'hypothèse de perturbation intermédiaire tirent souvent leur conclusion à partir d'échantillonnages à trop grandes (Milchunas & Lauenroth 1993) ou trop petites échelles (Mackey & Currie 2001 ; Hughes *et al.* 2007 ; Fox *et al.* 2013). Ainsi, ces études sont souvent contradictoires (Sheil & Burslem 2013). De plus, tester l'hypothèse de perturbation intermédiaire requière un échantillonnage suffisant des sections

ascendantes et descendantes de la courbe (Sheil & Burslem 2013 ; Yuan *et al.* 2016). De ce fait, de nombreuses études ont pu manquer le pic de diversité à des niveaux de perturbations intermédiaires par la collecte de données à des niveaux trop faibles ou trop grands pour capter la gamme complète de réponses des communautés.

L'hypothèse de perturbation intermédiaire fournit simplement une explication potentielle d'une réponse observée de la diversité à un gradient de perturbations (Sheil & Burslem 2013). La réponse unimodale de la diversité assumée par cette hypothèse n'est donc pas une prédiction universelle et n'exclut pas l'implication d'autres mécanismes (Yuan *et al.* 2016).

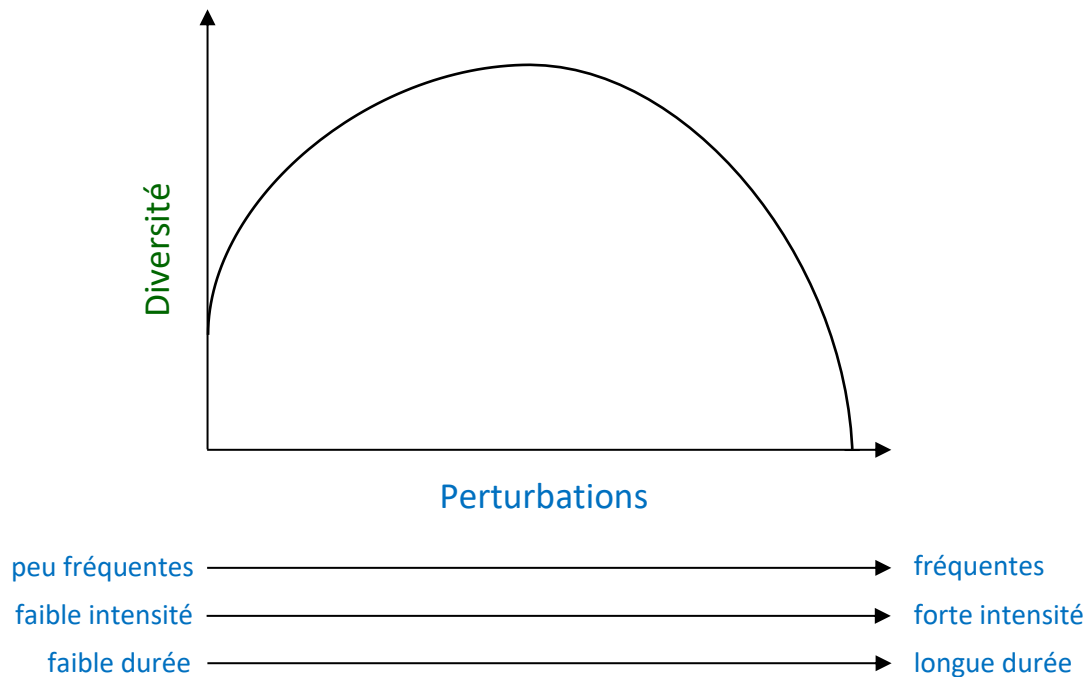


Figure 1.9 : Représentation graphique de l'hypothèse de perturbation intermédiaire, qui prédit que la diversité est plus élevée pour des niveaux intermédiaires de perturbation (d'après Connell 1978).

## D.2. Une grande variété de réponses de la biodiversité

Les perturbations peuvent avoir des effets très variables sur la diversité des communautés (Mackey & Currie 2001 ; Hughes *et al.* 2007). De ce fait, il n'existe pas de réponse générale de la diversité après une perturbation. Les relations entre perturbations et diversité sont souvent différentes en fonction de quels aspects des perturbations sont étudiés (Miller *et al.* 2011). Ainsi, il est important de s'intéresser à la fréquence, l'intensité, la date d'apparition (etc.) d'une perturbation afin de mieux comprendre ses effets. Par exemple, en prairie de fauche, une fréquence de coupe élevée a des effets négatifs sur la diversité végétale (Fischer & Wipf 2002 ; Jacquemyn *et al.* 2003 ; Socher *et al.* 2012) alors qu'une coupe par an entre mi-juin et mi-juillet permet de maximiser cette diversité (Critchley *et al.* 2007). En prairie pâturée, une intensité de pâturage modérée favorise une forte diversité végétale (Dupré & Diekmann 2001 ; Škornik *et al.* 2010 ; Cheng *et al.* 2011). A l'opposé, une intensification du pâturage par une forte charge en bétail a des effets négatifs sur la diversité végétale (Plantureux *et al.* 2005). Cependant, les effets négatifs d'une telle intensification surviennent principalement si elle a lieu au printemps, lors de la floraison de nombreuses espèces (Critchley *et al.* 2007).

Un autre élément important pouvant modifier l'impact d'une perturbation sur la diversité d'une communauté est le contexte environnemental au sein duquel cette perturbation a lieu (Milchunas *et al.* 1988 ; Shea *et al.* 2004 ; Cingolani *et al.* 2005 ; Sasaki *et al.* 2009a). Un des facteurs les plus importants interagissant avec l'impact d'une perturbation est la productivité du site perturbé, qui contrôle les possibilités de colonisation et de croissance des espèces (Huston 1979 ; Huston 2004 ; Yuan *et al.* 2016). De nombreuses études ont démontrées que les perturbations favorisent majoritairement la diversité dans les sites productifs et la diminuent dans les sites peu productifs, les capacités de recolonisation étant plus faibles (Proulx & Mazumder 1998 ; Kondoh 2001 ; Dengler *et al.* 2014 ; Huston 2014). Ainsi, Sasaki *et al.* (2009a) mettent en évidence qu'une augmentation modérée de l'intensité du pâturage favorise la diversité végétale dans des sites productifs mais pas dans des sites aux conditions difficiles. En effet, dans les sites peu productifs, des conditions de stress plus ou moins importantes limitent déjà les interactions compétitives en l'absence de perturbations (Sasaki *et al.* 2009a).

Il est reconnu que les interactions compétitives ainsi que la sélection de certaines espèces par les perturbations sont déterminées par les traits fonctionnels (Edwards *et al.* 2011 ; Venn *et al.* 2011). De ce fait, l'impact des perturbations sur la diversité végétale est de plus en plus évalué en se focalisant sur la diversité fonctionnelle. Dans des habitats peu perturbés possédant des quantités de ressources importantes, les compétiteurs faibles sont éliminés par les espèces compétitives (Purschke *et al.* 2013), conduisant à l'exclusion de certaines valeurs de traits et à une convergence de traits compétitifs au niveau de la communauté (Grime 2006). Les perturbations, parce qu'elles augmentent les taux de mortalité des espèces résidentes, diminuent l'intensité de la compétition dans une communauté (Mouillot *et al.* 2013). De ce fait, elles peuvent permettre d'augmenter la diversité fonctionnelle d'une communauté. Cependant, les perturbations entraînent également l'exclusion de certaines espèces avec des traits fonctionnels particuliers (Mouillot *et al.* 2013). En accord avec cette affirmation, certains auteurs ont mis en évidence qu'une forte intensification de la pression de pâturage conduit à l'exclusion des espèces non adaptées à un fort régime de défoliation. En conséquence, un déclin important de la diversité fonctionnelle est observé (Carmona *et al.* 2012 ; Dainese *et al.* 2015). L'impact des perturbations sur la diversité fonctionnelle des communautés végétale peut donc suivre le schéma proposé par l'hypothèse de perturbation intermédiaire (Biswas & Mallik 2011).

Certaines études ont montré que les perturbations favorisent des assemblages d'espèces apparentées (Warwick & Clarke 1998 ; Verdu & Pausas 2007 ; Helmus *et al.* 2010) car sélectionnant probablement des traits de tolérance aux perturbations conservés phylogénétiquement (Dinnage 2009). Par exemple, O'bryan *et al.* (2009) mettent en évidence qu'un fort régime de perturbation favorise les espèces de bryophytes au détriment des espèces de trachéophytes. Parce qu'elles favorisent des espèces proches phylogénétiquement, il est admis que les perturbations ont majoritairement un impact négatif sur la diversité phylogénétique des communautés (Helmus *et al.* 2010 ; Dainese *et al.* 2015).

## E. La biodiversité, garante de la résilience des écosystèmes face aux perturbations

### E.1. Le concept de résilience

La résilience d'un écosystème peut être définie comme la capacité de ce dernier à faire face aux perturbations sans changer de fonctionnement (Walker *et al.* 2004). Le concept de résilience peut être présenté à partir de deux concepts initiaux : l'*Engineering Resilience* et l'*Ecological Resilience* (Holling 1973 ; Holling 1996). Le concept d'*Engineering Resilience* considère qu'il n'existe qu'un seul état stable d'un système. La résilience y est définie comme la capacité de ce système à retourner à son état initial après une perturbation. A l'inverse, le concept d'*Ecological Resilience* considère qu'il existe plusieurs états stables d'un système. La résilience y est définie comme l'amplitude de la perturbation pouvant être absorbée par le système avant qu'il ne bascule vers un autre état stable.

Dans le cadre de ce travail, nous retenons une définition regroupant les concepts d'*Engineering Resilience* et d'*Ecological Resilience* (Côté & Darling 2010 ; Sterk *et al.* 2013). La résilience est définie comme le temps nécessaire après une perturbation pour qu'un système retourne à son état pré-perturbation. Si la résilience du système est dépassée, il bascule vers un autre état stable.

La résilience d'une communauté végétale subissant une perturbation inclut deux phases (Vogel *et al.* 2012) (figure 1.10) :

- Une phase de résistance, qui correspond à la capacité de la communauté à encaisser la perturbation. La résistance reflète le degré de changement de la structure et des fonctions du système après perturbation.
- Une phase de récupération, qui correspond à la capacité de la communauté à revenir à son état pré-perturbation. La récupération reflète le temps nécessaire au système pour retrouver sa structure et ses fonctions d'avant perturbation.

La résilience combine résistance et récupération pour donner une mesure de stabilité des communautés (van Ruijven & Berendse 2010 ; Vogel *et al.* 2012). Une communauté résiliente est capable de supporter les perturbations qu'elle subit, préservant ainsi sa structure et ses fonctions. De ce fait, elle peut maintenir dans le temps les services qu'elle assure dans le fonctionnement de l'écosystème (Gunderson & Holling 2002 ; Schirpke *et al.* 2017).

Le concept de résilience tel que défini dans le cadre de ce travail assume qu'il existe de nombreux états dans lesquels un système peut exister (Holling 1973 ; May 1977). Ce sont des conditions spécifiques, principalement des perturbations extérieures au système, qui permettent les transitions entre les différents états (Westoby *et al.* 1989 ; Phillips 2011). Cette approche diffère des modèles traditionnels de succession écologique où le seul état stable est la communauté climacique (Clements 1916 ; Willig & Presley 2018). Dans un modèle de succession traditionnel, l'évolution du système vers un état stable s'effectue en l'absence de perturbation alors que dans un modèle où plusieurs états stables sont possibles, ce sont les perturbations qui entraînent une évolution du système vers un autre état (Phillips 2011 ; Pulsford *et al.* 2016).

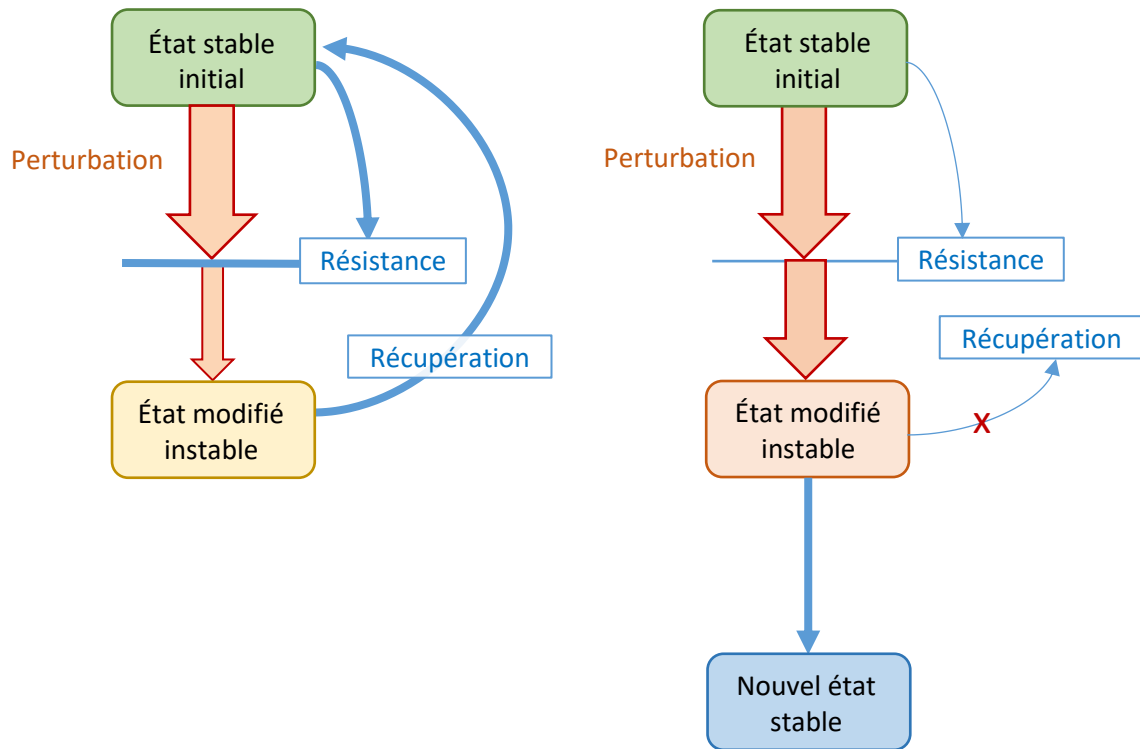


Figure 1.10 : Schéma illustrant les phases de résistance et de récupération qui conditionnent la résilience d'une communauté en réponse à une perturbation. Lorsque les capacités de résistance et de récupération d'une communauté sont trop faibles en réponse à une perturbation, la communauté évolue vers un nouvel état stable.

## E.2. Diversité et résilience des écosystèmes

Bien que les forces physiques qui génèrent une perturbation ne soient pas affectées directement par les espèces d'une communauté, l'effet de cette perturbation dépend de la diversité et de la composition en espèces de la communauté (Hughes *et al.* 2007). De nombreuses études ont mis en évidence des relations positives entre diversité et stabilité de différentes fonctions de l'écosystème (Balvanera *et al.* 2006). Cela suggère que la diversité est importante pour la résilience des écosystèmes face aux perturbations. Une hypothèse en écologie dénommée *Insurance Hypothesis* avance que la diversité influence la stabilité et la résistance des fonctions de l'écosystème lors d'une perturbation (McNaughton 1977 ; Doak *et al.* 1998). Cette hypothèse est basée sur l'assomption que les espèces d'une communauté réagissent différemment aux perturbations. Une communauté plus riche en espèces a plus de chances de contenir des espèces adaptées à une perturbation et ainsi compenser le déclin d'espèces moins adaptées (Yachi & Loreau 1999). L'*Insurance Hypothesis* est étroitement liée au concept de redondance fonctionnelle, qui stipule qu'un nombre important d'espèces remplissant des fonctions similaires au sein d'un écosystème favorise sa résilience (Allen *et al.* 2005). En effet, afin qu'un écosystème puisse se maintenir dans un état donné après avoir subi une perturbation, il est nécessaire que des espèces assurant ses différentes fonctions survivent à la perturbation pour permettre sa réorganisation (Lundberg & Moberg 2003). Comme la perte d'une ou plusieurs fonctions affecte fortement la capacité d'un écosystème à se réorganiser après une perturbation (Deutsch *et al.* 2003), il a été montré que la redondance fonctionnelle est très importante pour la résilience des communautés (Joner *et al.* 2011 ; Pillar *et al.* 2013).

Cependant, bien qu'il soit reconnu que la résilience d'un écosystème est dépendante de la redondance fonctionnelle des espèces (Pillar *et al.* 2013), certains auteurs avancent qu'il est nécessaire de s'intéresser à la diversité de réponses aux perturbations des espèces fonctionnellement similaires (Elmqvist *et al.* 2003 ; Laliberté *et al.* 2010). En effet, dans le cas où de nombreuses espèces possèdent une fonction similaire et que leur diversité de réponses est faible, la redondance fonctionnelle du système semble élevée alors que sa résilience est faible. En ce sens, la diversité de réponses aux perturbations des espèces contribuant à la même fonction écosystémique est essentielle à la résilience (Elmqvist *et al.* 2003 ; Folke *et al.* 2004 ; Mori *et al.* 2013). En prairie, Chillo *et al.* (2011) montrent que, en réponse à une augmentation de l'intensification du pâturage, une diversité de réponses plus élevée au sein de la communauté végétale permet une meilleure résilience de l'écosystème. De manière similaire, Walker *et al.* (1999) mettent en évidence qu'une diversité de réponse élevée conduit au remplacement des espèces dominantes par des espèces dominées après une augmentation de l'intensité des perturbations par le pâturage, permettant ainsi à l'écosystème de maintenir ses fonctions.

De manière générale, la résilience d'un écosystème est principalement évaluée lors d'un changement des conditions environnementales (Tilman & Downing 1994 ; Mariotte *et al.* 2013 ; Kohler *et al.* 2017), où il est communément reconnu que la diversité végétale, sous toutes ses facettes, est essentielle au maintien de sa structure et de ses fonctions (Kahmen *et al.* 2005 ; Tilman *et al.* 2006 ; Hector *et al.* 2010 ; Isbell *et al.* 2015 ; Oliver *et al.* 2015). La diversité végétale est également importante pour favoriser la résilience d'un écosystème face à une perturbation destructrice. Par exemple, Pillar *et al.* (2013) mettent en évidence que les communautés végétales qui présentent une diversité plus élevée sont plus résilientes à une période de perturbation par le pâturage. MacDougall *et al.* (2013) démontrent que des communautés végétales possédant une forte diversité sont plus résilientes à des perturbations par le feu. Cependant, même s'il possède une forte diversité, la capacité de réorganisation d'un écosystème face à une perturbation ne peut pas être tenue comme acquise (Chapin *et al.* 2000). En effet, une perturbation de forte fréquence ou de forte intensité est toujours susceptible de surpasser les capacités de résistance et de récupération d'un système (Sasaki *et al.* 2009b), entraînant une dégradation et une instabilité de ses fonctions.

## F. Contexte et objectifs du projet de thèse

### F.1. Des écosystèmes prairiaux de plus en plus perturbés

Il est actuellement reconnu que les écosystèmes remplissent de multiples fonctions et que la préservation de leur biodiversité est nécessaire pour préserver cette multifonctionnalité (Hooper *et al.* 2005 ; Hector & Bagchi 2007). Il est également établi que les changements liés à l'action de l'homme ont de très larges effets sur les écosystèmes et peuvent compromettre leur capacité à fonctionner et à assurer de nombreux services écosystémiques (Cardinale *et al.* 2012). De nos jours, de nombreuses prairies semi-naturelles sont impactées par des changements de gestion et sont transformées en prairies améliorées par fertilisation artificielle et augmentation des régimes de fauche et de pâturage (Hejman *et al.* 2013 ; Stevens *et al.* 2010). Cette augmentation des modes de gestion (fertilisation et régimes de perturbations) est reconnue comme une menace très importante sur la biodiversité des prairies semi-naturelles et peut de ce fait impacter leur fonctionnement et leur résilience (Dengler *et al.* 2014 ; voir l'Annexe 1 pour plus de détails concernant les effets de la fertilisation sur la diversité végétale).

Dans ce contexte de changement des modes de gestion, les prairies de moyenne montagne concentrent de forts enjeux sociaux et environnementaux car elles abritent une forte biodiversité et sont le support de secteurs agricoles tournés vers l'élevage (Ferrez *et al.* 2007 ; Carrère *et al.* 2012 ; Ferrez *et al.* 2017). Ainsi, il est probable que ces milieux soient également impactés par une intensification des pratiques agricoles cherchant à accroître leur productivité. En se focalisant sur des prairies de moyenne montagne traditionnellement peu perturbées et abritant une forte diversité végétale (prairies de fauche extensives), le premier objectif de ce travail est de tester l'hypothèse qu'une augmentation récente des régimes de perturbations et de la fertilisation a entraîné une diminution de leur diversité végétale.

## F.2. De nouvelles perturbations à prendre en compte

Dans les prairies semi-naturelles, l'impact des perturbations par la fauche et le pâturage sur la diversité végétale est bien documenté (Critchley *et al.* 2007 ; Gaujour *et al.* 2012 ; Gaisler *et al.* 2013 ; Dengler *et al.* 2014 ; Dainese *et al.* 2015 ; Koch *et al.* 2017). A l'inverse, différentes perturbations apparues récemment nécessitent d'être étudiées car leurs effets sur la diversité végétale sont encore peu connus. Dans le cadre de ce travail, nous nous focalisons sur des perturbations de forte intensité impactant les prairies semi-naturelles de manière peu fréquente en comparaison des régimes de fauche et de pâturage. Deux cas d'études sont abordés : l'impact des perturbations par le campagnol terrestre (perturbation d'origine biotique) et l'impact de l'utilisation de broyeurs de pierres (perturbation d'origine abiotique).

Les perturbations causées par le campagnol terrestre dans les prairies semi-naturelles se sont fortement accentuées en France dans le massif du Jura et le massif central au cours de la seconde moitié du 20<sup>e</sup> siècle (Giraudoux *et al.* 2002 ; Delattre & Giraudoux 2009). L'accentuation de ces perturbations est liée à une forte augmentation des variations de densité du campagnol terrestre, conséquence d'une conversion de la quasi-totalité de la surface agricole des exploitations en prairies (Giraudoux *et al.* 1997). De nos jours, les populations de campagnols terrestres connaissent des pullulations interannuelles cycliques qui ont des conséquences négatives à court terme sur la production fourragère (Quéré *et al.* 1999 ; Schouwey *et al.* 2014). De nombreuses recherches ont été entreprises pour comprendre le déterminisme de ces pullulations et pour limiter leur intensité (Delattre *et al.* 2006 ; Morilhat *et al.* 2007 ; Morilhat *et al.* 2008 ; Couval & Truchetet 2014 ; Foltête *et al.* 2016). Cependant, les conséquences de ces pullulations sur la diversité végétale des prairies n'ont été que très peu étudiées. Ainsi, le second objectif de ce travail est d'évaluer l'impact des perturbations par le campagnol terrestre sur la diversité végétale des prairies semi-naturelles. Les pullulations de campagnols terrestres sont connues pour être plus sévères dans les prairies de fauche en comparaison des prairies pâturées car le piétinement par le bétail endommage les galeries de surface des campagnols (Jacob 2003 ; Morilhat *et al.* 2007 ; Singleton *et al.* 2010). De plus, les pullulations sont principalement observées dans des prairies productives (Morilhat *et al.* 2007). Ainsi, dans le cadre de ce travail, nous nous intéressons aux prairies de fauche productives. L'hypothèse avancée est que les perturbations par le campagnol terrestre permettent d'augmenter la diversité végétale de ces milieux en impactant les espèces compétitives dominantes.

Les perturbations causées par l'emploi de broyeurs de pierres dans les prairies semi-naturelles sont apparues dans les années 1990 dans le massif du Jura (Apolloni *et al.* 2017). Ces perturbations touchent principalement des prairies sur sols calcaires peu profonds. Le broyage du sol et le nivellement de terrain sont mis en place afin d'homogénéiser la structure du sol et d'augmenter le rendement des prairies. Le sol est broyé sur une profondeur de 5 à 25 cm et les affleurements

rocheux sont détruits afin de faciliter l'exploitation mécanique des parcelles (Apolloni *et al.* 2017). Les broyeurs de pierres sont également de plus en plus utilisés pour ré-ouvrir et défricher des parcelles dont l'entretien ne peut plus être assuré de manière traditionnelle par manque de temps et de main d'œuvre. L'utilisation de broyeurs de pierres dans les prairies semi-naturelles de moyenne montagne, relativement peu fréquente, est en nette augmentation depuis quelques années. Cependant, bien que ces perturbations soient supposées avoir un impact très important sur la diversité végétale, il existe à ce jour très peu d'informations sur le sujet. En France, l'utilisation de broyeurs de pierres n'est à ce jour pas réglementée. Afin de pouvoir encadrer ces pratiques, il est nécessaire d'acquérir des connaissances sur l'impact qu'elles peuvent avoir sur la diversité végétale des prairies semi-naturelles, ce qui correspond au troisième objectif de ce travail. De par leur très forte intensité, l'hypothèse avancée est que ces perturbations impactent négativement la diversité végétale.

### F.3. Un besoin d'indicateurs pour évaluer la diversité végétale et les régimes de perturbations

L'évolution des régimes de perturbations et l'intensification des prairies semi-naturelles touchent de nombreuses régions en Europe (Young *et al.* 2007 ; Dallimer *et al.* 2009). Il en résulte une forte diminution de la diversité végétale (Dengler *et al.* 2014), support de nombreux services écosystémiques et composante clés de la qualité des productions agricoles de moyenne montagne. Dans ce contexte, utiliser des indicateurs permettant le suivi de la diversité végétale et des régimes de perturbations directement sur le terrain peut permettre de détecter rapidement un déclin de la diversité végétale. En conséquence, il peut être possible d'anticiper et de prévenir ce déclin et ainsi maintenir des pratiques favorables à la diversité végétale.

Les espèces diagnostiques sont des espèces qui montrent une forte préférence pour un type d'habitat ou une communauté végétale donnée (De Cáceres *et al.* 2008). Elles sont particulièrement sensibles aux modifications d'un habitat et sont de ce fait indicatrices de conditions particulières (Chiarucci *et al.* 2008). Les conditions d'un habitat étant très limitantes pour les populations d'espèces spécialistes (Evans & Arvela 2011), les espèces diagnostiques sont supposées être parmi les premières espèces à disparaître en réponse à une augmentation des régimes de perturbations. En prairies semi-naturelles, l'intensification des régimes de perturbations impacte négativement la diversité végétale (Carmona *et al.* 2012 ; Mauchamp *et al.* 2014 ; Dainese *et al.* 2015). Ainsi, il est théoriquement possible d'utiliser les espèces diagnostiques comme indicateur de l'intensité des régimes de perturbations et de la diversité végétale dans ces milieux. Une fertilisation importante impacte négativement la diversité végétale des prairies semi-naturelles (Annexe 1) et est souvent associée à de forts régimes de perturbations. De ce fait, les espèces diagnostiques sont également supposées être parmi les premières espèces à disparaître en réponse à une augmentation de la fertilisation. Le dernier objectif de ce travail consiste à tester l'hypothèse que les espèces diagnostiques sont de bons indicateurs de la diversité végétale et de l'intensité des modes de gestion (fertilisation et perturbations) du type de végétation prairiale qu'elles caractérisent.



## F.4. Organisation du manuscrit

La suite de ce manuscrit est organisée en différentes parties. Les parties numérotées 2 à 5 traitent des différents objectifs de ce travail et les travaux réalisés y sont présentés sous la forme d'articles scientifiques. De ce fait, le détail des matériels et méthodes employés ainsi que les résultats sont développés de manière indépendante dans chaque partie. Ces différents articles ont été rédigés en anglais et soumis à des revues internationales. En conséquence, ils sont présentés dans cette langue dans le cadre de ce travail.

La partie 2 « Évolution de l'intensité des régimes de perturbations et de la diversité végétale dans les prairies de fauche de moyenne montagne » cherche à répondre à la question suivante : **Observe-t-on une évolution récente de la diversité végétale des prairies de fauche extensives de moyenne montagne en relation avec une intensification des régimes de perturbations ?** L'hypothèse soutenue est qu'une augmentation récente des régimes de perturbations a entraîné une diminution de la diversité végétale de ces prairies.

La partie 3 « Impact des perturbations par le campagnol terrestre sur la diversité végétale » a pour but d'apporter des éléments de réponse à la question suivante : **Quel est l'impact des perturbations par le campagnol terrestre sur la diversité végétale des prairies semi-naturelles de moyenne montagne ?** L'hypothèse retenue est que ces perturbations permettent d'augmenter la diversité végétale.

La partie 4 « Impact des perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres sur la diversité végétale » s'intéresse à éclaircir l'interrogation suivante : **Quel est l'impact de l'utilisation de broyeurs de pierres sur la diversité végétale des prairies semi-naturelles de moyenne montagne ?** L'hypothèse avancée est que l'utilisation de broyeurs de pierres impacte négativement la diversité végétale.

La partie 5 « Utilisation des espèces diagnostiques pour évaluer la diversité végétale et l'intensité des modes de gestion dans les prairies pâturées » cherche à répondre à la question suivante : **Est-ce que les espèces diagnostiques sont de bons indicateurs de la diversité végétale et de l'intensité des modes de gestions dans les prairies semi-naturelles de moyenne montagne ?** L'hypothèse soutenue est que les espèces diagnostiques sont de bons indicateurs.

La partie 6 est consacrée à une discussion de synthèse qui reprend les résultats obtenus dans le cadre de ce travail. La partie 7 dresse la liste des références bibliographiques consultées et la partie 8 présente les différentes annexes à ce document.

## **2. Évolution de l'intensité des régimes de perturbations et de la diversité végétale dans les prairies de fauche de moyenne montagne**



## A. Recent changes in extensive mountain hay meadows in eastern France: Contrasted evolutions between two mountain ranges

Corentin Nicod <sup>a</sup>, François Gillet <sup>a</sup>

<sup>a</sup> *Université Bourgogne Franche-Comté, UMR CNRS 6249 Chrono-Environnement, 16 route de Gray, 25030 Besançon, France*

### Keywords:

- Community diversity
- Grassland
- Jura
- Plant community
- Vegetation change
- Vosges

### Highlights:

- Plant community diversity decreased in the Jura Mountains
- Plant community diversity did not change in the Vosges Mountains
- Indicator values for fertility and defoliation regime increased in the Jura Mountains

## A.1. Abstract

Semi-natural grasslands are among the most species rich ecosystems in the world at fine scale. Maintaining their high biodiversity is of first interest as it supports many ecosystem services and determines the stability of these services. In Europe, many resampling studies revealed important biodiversity loss in managed grasslands over the last decades. Many of these studies focused on changes in plant taxonomic diversity, mainly species richness. There is nowadays a growing evidence that taking into account different facets of plant diversity is of first importance to assess how land-use changes affect community diversity. We assessed the recent changes (since 10 to 15 years) in plant community diversity and composition of traditionally managed hay meadows in two mountain ranges, the French Jura Mountains and the Vosges Mountains.

Nonmetric multidimensional scaling paired with a permutational multivariate analysis of variance showed that old and recent plant communities were overall not different in the Vosges Mountains, contrary to the Jura Mountains. Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests revealed that, in the Jura Mountains, plant communities underwent a significant decrease in taxonomic, functional and phylogenetic diversity, associated with an increase of ruderal and competitive strategies. Ecological indicator values for nutrient availability and defoliation tolerance both increased, suggesting that these changes were due to an intensification of agricultural practices. In the Vosges mountains, only species richness increased while inverse Simpson index and Pielou evenness decreased. However, these differences in taxonomic diversity were likely to be due to differences in sampling effort and plant cover estimation between authors of the old and recent floristic relevés.

Our results suggest, that, in general, agricultural activities have not evolved towards more intensive practices in the Vosges Mountains. As a result, plant community diversity was not negatively impacted. By contrast, in the Jura Mountains, the observed biodiversity loss was probably due to land-use intensification, despite the application of strict specifications to agricultural practices. Thus, it seems necessary to preserve a traditional and extensive management in hay meadows of high conservation value to maintain their high biodiversity.

## A.2. Introduction

In Europe, semi-natural grasslands are an essential component of the landscape and harbor a high diversity of plants (Wilson *et al.* 2012) and animals (WallisDeVries & Van Swaay 2009). Semi-natural grasslands are mainly used for forage production (hay meadows) or cattle grazing (pastures). Their high biodiversity results from centuries of traditional, extensive management (Mašková *et al.* 2009; Poschlod *et al.* 2009; Hejčman *et al.* 2013). Traditional mowing maintains a high plant diversity through the suppression of tall-statured species. Extensive grazing is beneficial for plant diversity because it creates a small-scale heterogeneity in the grasslands through various patterns of grazing, trampling and dung deposition (Kohler *et al.* 2006; Dengler *et al.* 2014). Beyond conservation concerns, maintaining or enhancing grassland biodiversity is of first interest to promote resilience and maintain ecosystem functions in a context of global change (Craine *et al.* 2011; Oliver *et al.* 2015). Indeed, it is recognized that plant diversity reduces inter-annual variability of biomass production (Hector *et al.* 2010; Cadotte *et al.* 2012) and improves resistance of grassland productivity to climatic extreme events (Isbell *et al.* 2015).

In developed countries, during the second half of the 20th century, agriculture underwent significant transformation towards more intensive practices to increase biomass production (Young *et al.* 2007; Dallimer *et al.* 2009). Two opposite tendencies affect grassland vegetation (Plantureux *et al.* 2005;

Buttler *et al.* 2009). Less productive sites that are located far away from the farms and not easily accessible have been progressively neglected and tend to be afforested. At the opposite, most productive sites with an easy access for machines have been intensified. Abandonment of management in grasslands can reduce plant diversity through the regression of smaller species, being shaded and out-competed by taller species (Stevens *et al.* 2015). Intensification of grassland management consists of increased defoliation and fertilization (Gaujour *et al.* 2012). An increase in defoliation through intensive mowing and/or grazing reduces plant diversity through the increased dominance of species adapted to high levels of disturbance. An increase in nutrients input favors the dominance of a limited number of fast-growing and competitive species which have a high ability to uptake nutrients from the soil (Plantureux *et al.* 2005).

The abandonment of management and the intensification of agricultural practices have been identified to be among the most important drivers of change in European grasslands (Dengler *et al.* 2014). Plant diversity in grasslands has strongly declined in Europe over the past century due to agricultural intensification (Kleijn *et al.* 2009). Many studies recorded a decrease in plant diversity and a shift in species composition over the last decades in different grassland types across European regions. These changes were related to important changes in grassland management. In central Europe, a decrease of species richness was observed in resampled plots in comparison to historical ones (Wesche *et al.* 2012). Research in the Swiss Alps indicated a homogenization of plant diversity at a regional scale (Homburger & Hofer 2012). Studies in Scottish grasslands highlighted a loss of functional richness (Pakeman *et al.* 2017) and taxonomic diversity, associated with an increased cover of nitrogen-demanding species (Mitchell *et al.* 2017). In the French Jura Mountains, Gillet *et al.* (2016) showed that important changes in plant diversity can occur during relatively short periods. In this study, vegetation plots resampled in 2012 showed a lower phylogenetic and functional diversity in comparison to the original plots sampled between 1990 and 2000.

Many of the studies assessing changes in plant diversity in grasslands focused on species richness, the simplest and most popular component of diversity (Devictor *et al.* 2010; Cadotte *et al.* 2013). However, this metric is considered an incomplete indicator to assess plant diversity when used alone (Wilsey *et al.* 2005). Thus, there is a growing interest in taking into account other taxonomic diversity metrics and also other facets of diversity, i.e. functional and phylogenetic diversity (Dengler *et al.* 2014, Perronne *et al.* 2014). Functional diversity measures the extent of trait differences among species (Dainese *et al.* 2015) and gives information about niche complementarity (Mason *et al.* 2005; Petchey & Gaston 2006). Phylogenetic diversity measures the evolutionary relationships between species and is considered a good proxy of the evolutionary potential of the community (Winter *et al.* 2013). Taking into account these different facets is thus of first importance to understand how land-use changes can affect plant community diversity.

The aim of our study is to assess the recent changes in plant taxonomic, functional and phylogenetic diversity of traditionally managed hay meadows in two mountain ranges located in eastern France, the French Jura Mountains (hereafter Jura) and the Vosges Mountains (hereafter Vosges). Both of these mountain ranges are traditionally pastoral regions devoted to dairy farming. In the Jura, the studied grasslands belong to the *Euphorbio brittingeri-Trisetetum flavescens* B. Foucault 1986 and in the Vosges to the *Meo athamantici-Festucetum rubrae* J. et M. Bartsch 1940. According to Mucina *et al.* (2016), these two grassland types belong to the *Trisetum flavescens-Polygonion bistortae* Braun-Blanquet et Tüxen ex Marschall 1947 (montane hay meadows on fertile mineral-rich soils of Central European mountain ranges). Because of different geological substratum in the Jura and the Vosges, grasslands belonging to the *Euphorbio brittingeri-Trisetetum flavescens* are developed on basic soils

whereas grasslands belonging to the *Meo athamantici-Festucetum rubrae* are developed on acidic soils (Ferrez *et al.* 2007). These two grassland types of high conservation value are extensively managed for decades because they do not support much of the farm's forage production. Consequently, they are listed in the European Habitat Directive (OJEC 1992). However, in light of the results of Gillet *et al.* (2016), recent changes towards agricultural intensification could have severely impacted these grasslands in the Jura. In the Vosges, no resampling studies were conducted to assess changes in grassland biodiversity. However, we supposed that grassland biodiversity has been negatively impacted by recent changes in agricultural practices, as it is a general trend observed in European grasslands (Homburger & Hofer 2012; Wesche *et al.* 2012; Mitchell *et al.* 2017). We resampled ancient floristic relevés collected between 2005 and 2009 in the Vosges and the Jura to address the following questions:

- 1) Can we detect a recent shift in plant community composition and diversity in traditionally managed hay meadows?
- 2) Does the functional composition and the ecological indicator values of the flora may reveal a change in agricultural practices?
- 3) Is the trend different between the two studied mountain ranges?

### A.3. Material and methods

#### A.3.1. Study areas

Our study was realized in eastern France, in the central part of the Jura Mountains and in the southern part of the Vosges Mountains. In these two mountain ranges, climate ranges from warm temperate (Cfb) to boreal at the highest elevations (Dfb) according to Köppen-Geiger climate classification (Kottek *et al.* 2006; Rubel *et al.* 2017). In the central part of the Jura mountains, the geological substratum is composed of limestone whereas it is composed of granite and gneiss in the southern Vosges.

The French Jura Mountains is a large traditionally pastoral region devoted to dairy farming and Protected Designation of Origin (PDO) cheese production, mainly Comté. The production of the Comté cheese represents the most important PDO cheese industry in France and is an important economic sector in the region. Such production implies the existence of strict specifications for agricultural practices applied to grasslands to ensure a strong link between the quality of the product and of its terroir. The average nutrient inputs must not exceed 120 kg N ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> and the stocking rate is limited to 1.3 livestock units per hectare in pastures. The Vosges Mountains is also a traditionally pastoral region, in which PDO cheese, mainly Munster, is produced. However, the PDO cheese industry is a less important economic sector here and specifications for agricultural practices are less restrictive.

#### A.3.2. Selection of ancient data

To select the old floristic relevés to be resampled, we used the TAXA data base (TAXA 2019). This data base belongs conjointly to the Conservatoire Botanique National de Franche-Comté Observatoire Régional des Invertébrés (<http://cbnfc-ori.org/>) and the Société Botanique de Franche Comté. We first searched for floristic relevés realized in the Jura Mountains and in the Vosges Mountains. Then, we only retained floristic relevés that have been assigned to the *Euphorbio brittingeri-Trisetetum flavescens* and the *Meo athamantici-Festucetum rubrae*. To have a time interval of at least 10 years before the realization of the new relevés, we eliminated the relevés realized after 2009. Finally, we

retained only the plots for which precise GPS coordinates were available. For the Jura, 40 phytosociological relevés realized between 2005 and 2008 were selected. As grassland vegetation in the Vosges Mountains have been studied recently (Ferrez *et al.* 2017), it was not possible to gather many old relevés. For the Vosges Mountains, 26 phytosociological relevés realized between 2005 and 2009 were selected, most of them being located in the south-western part of the massif (figure 2.1).

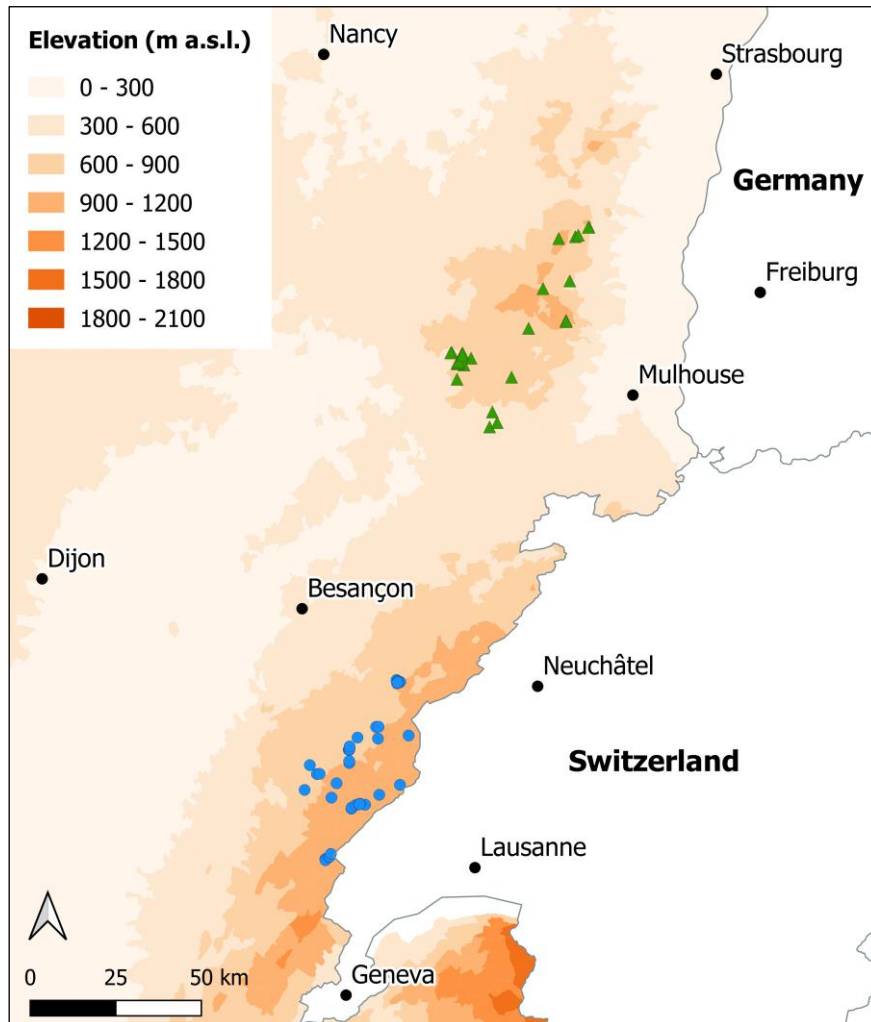


Figure 2.1: Location of the 66 floristic relevés resampled in 2019. 40 are located in the French Jura Mountains (blue circles) and 26 in the Vosges Mountains (green triangles).

### A.3.3. Vegetation sampling

The vegetation of each grassland was resampled in May-June 2019 at the same place and at the same month than the old floristic relevé. We applied the same plot size than in the first surveys (25 m<sup>2</sup> to 50 m<sup>2</sup> in the Vosges, 25 to 300 m<sup>2</sup> in the Jura). The same method was applied: all observed vascular plant species were listed and their cover was estimated using the seven degrees of the Braun-Blanquet scale (r, +, 1, 2, 3, 4, 5). These codes were converted into absolute percentage cover (van der Maarel 1979) and then adjusted to relative percentage cover by summing to 100% for each plot. We considered relative percentage cover because its estimation is more reliable and less observer-dependent than the estimation of absolute cover. By the way, only relative dominance is considered for the computation of diversity metrics.



#### A.3.4. Diversity metrics

The taxonomic, functional and phylogenetic facets of community diversity were acknowledged to be complementary aspects of community structure, responding differently to environmental changes and not always positively correlated (Cadotte *et al.* 2013; Pavoine *et al.* 2013). Thus, to measure community diversity, we computed taxonomic, functional and phylogenetic alpha diversities at the plot level (Devictor *et al.* 2010; Cadotte *et al.* 2013; Dainese *et al.* 2015). The computations were realized under R 3.6.2 (<http://www.R-project.org>). We measured taxonomic diversity through inverse Simpson index ( $N_2$ ), using the `diversity()` function from the `vegan` package (Oksanen *et al.* 2018). We measured functional and phylogenetic diversity using the Rao quadratic entropy with Jost correction. As it corresponds to a generalization of the inverse Simpson index (Jost 2007; de Bello *et al.* 2010), it allows for direct comparison of the taxonomic, functional and phylogenetic facets of community diversity. To compute functional and phylogenetic diversity, we used the `Rao()` function provided in de Bello *et al.* (2010). We also calculated species richness ( $N_0$ ) and Pielou evenness ( $J_1$ ) according to Jost (2010).

Functional diversity (RaoFD) was computed using three functional traits: maximum plant height (MH) specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC). These traits were extracted from LEDA Traitbase (Kleyer *et al.* 2008). They were selected because they are widely used in functional ecology of grasslands (Louault *et al.* 2005; Ansquer *et al.* 2009; Garnier & Navas 2012; Lososová *et al.* 2016; Mauchamp *et al.* 2016). Maximum plant height (MH) is an important morphological factor determining plant competitive ability (Tilman 1988; Westoby *et al.* 2002). LDMC is linked to resource conservation and SLA is linked to resource acquisition (Garnier *et al.* 2004). Multi-trait functional diversity (RaoFD) was computed from a standardized Euclidean distance matrix using the three selected functional traits, weighted by the relative cover of individual plant species. Species with missing trait values were excluded from the calculations (36 out of 256 species). Thereby, functional diversity was sometimes computed with a bit less than 80% of the relative percentage cover. Consequently, some information was missing when computing functional diversity.

To compute phylogenetic diversity (RaoPD), we constructed a phylogenetic tree composed of the 256 vascular plant species identified during the field work. To build this phylogenetic tree, we followed the same procedure used in Mauchamp *et al.* (2014), Gillet *et al.* (2016), Mauchamp *et al.* (2016) and Nicod *et al.* (2019). The sequences of two genes encoding chloroplast proteins (*rbcL* and *matK*) were obtained using the GenBank database (Benson *et al.* 2006). Their complementarity allows a good resolution of the tree for the recorded species (Hilu *et al.* 2003). We replaced species not yet sequenced for the selected genes by their closest available relative (37 species out of 256), according to the APG III classification (APG 2009). All sequences were first aligned using ClustalX 2.1 software (Larkin *et al.* 2007) and then adjusted manually for both genes. A combined analysis of these two datasets was then performed following the Bayesian Monte Carlo Markov Chain (MCMC) approach under BEAST 1.8.4 software (Drummond & Rambaut 2007). We used MrModeltest2 software (v. 2.0, Evolutionary Biology Center, Uppsala University, SE) to choose the model of nucleotides substitution that best fits the data according to Akaike's information criterion. The retained model was the general time reversible model (GTR), with among-site substitution rate heterogeneity described by a gamma distribution (Yang 1994). To calibrate the rates of molecular evolution of each lineage for angiosperms clades (Bell *et al.* 2005), several family relationships were constrained in BEAST following the APG III phylogeny (APG 2009). An uncorrelated relaxed molecular clock that takes into account evolutionary heterogeneity between lineages was used for branch length calculation (Drummond *et al.* 2006). The

ultrametric tree topology was saved in a newick format. To compute phylogenetic diversity (RaoPD), we used Rao quadratic entropy, weighted by the ultrametric distances of the phylogenetic tree.

### A.3.5. Functional and ecological descriptors of plant communities

The functional composition of each floristic relevés was assessed through the CSR strategies (Grime 1977). We computed community-weighted means of CSR strategies to compare the relative percentage cover of competitive (straC), stress-tolerant (straS), and ruderal (straR) strategies in the plant communities (Grime *et al.* 2007). Because floristic composition provides useful indication on ecological conditions, we considered the ecological indicator values given by Landolt *et al.* (2010). They include values related to soil (moisture F, pH R, nutrients N, humus content H) and climate (light L, temperature T). We computed mean ecological indicator values at the community level, giving twice more weight to species with narrow requirements without taking into account dominance. We also computed cover-weighted mean values for the tolerance to defoliation (Landolt *et al.* 2010).

### A.3.6. Statistical analyses

We first tested for overall differences in average species composition between old and recent phytosociological relevés by a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA, Anderson & Walsh 2013) on the Bray-Curtis dissimilarity matrix of the vegetation data. We used the `vegdist()` function from the `vegan` package (Oksanen *et al.* 2018) to compute the dissimilarity matrix and the `adonis()` function from the same package to perform the PERMANOVA setting 5000 permutations. Jura and Vosges dataset were analyzed separately.

Then, to detect shifts in composition from old to recent phytosociological relevés, we performed a nonmetric multidimensional scaling (NMDS) on the Bray-Curtis dissimilarity matrix of the vegetation data (Borcard *et al.* 2018). We used the `metaMDS()` function from the `vegan` package (Oksanen *et al.* 2018) to perform NMDS. Jura and Vosges dataset were analyzed separately. The ecological indicator values were fitted and projected *a posteriori* on the NMDS plots using the `envfit()` function from the `vegan` package (Oksanen *et al.* 2018).

To visualize which species were associated with recent or old floristic relevés, we used the phi coefficient of association (De Cáceres & Legendre 2009), a measure of species fidelity. Applied to species cover data, this index is the Pearson correlation computed between a quantitative vector (*i.e.*, the vector containing the species cover values for the various floristic relevés) and a binary membership vector (*i.e.*, “1” for vegetation plots belonging to the target group, recent or old, and “0” for vegetation plots belonging to the other group). The calculation was performed using the `multipatt()` function from the `indicspecies` package (De Cáceres & Legendre 2009) setting 5000 permutations.

Finally, to address the question if there are differences in plant community diversity, composition and ecological indicator values between old and recent floristic relevés, we tested for differences between diversity metrics, CSR strategies and ecological indicators values between the plant communities sampled in 2005-2009 and in 2019. To do so, we used paired Wilcoxon-Mann-Whitney tests. All analyses were performed under R 3.6.2 (<http://www.R-project.org>).

## A.4. Results

The PERMANOVA ( $R^2 = 0.030$ ,  $P = 0.116$ ) revealed that overall plant communities sampled in 2019 and in 2005-2009 were not different in the Vosges. The NMDS plot showed that there were no important changes in species composition between the old and the recent floristic relevés in the Vosges (figure 2.2). Moreover, the shifts in vegetation composition were not oriented in a same direction. Conversely, results of the PERMANOVA ( $R^2 = 0.048$ ,  $P < 0.001$ ) revealed that plant communities sampled in 2019 were overall significantly different from those sampled in 2005-2008 in the Jura. The NMDS plot showed important changes in species composition between the old and the recent floristic relevés in the Jura (figure 2.3). The numerous observed shifts towards the upper left part of the NMDS plot revealed that most vegetation changes were oriented in a same direction. A *posteriori* projection of the ecological indicator values and the defoliation tolerance index showed that these shifts were associated with an increase in nitrogen supply and defoliation intensity.

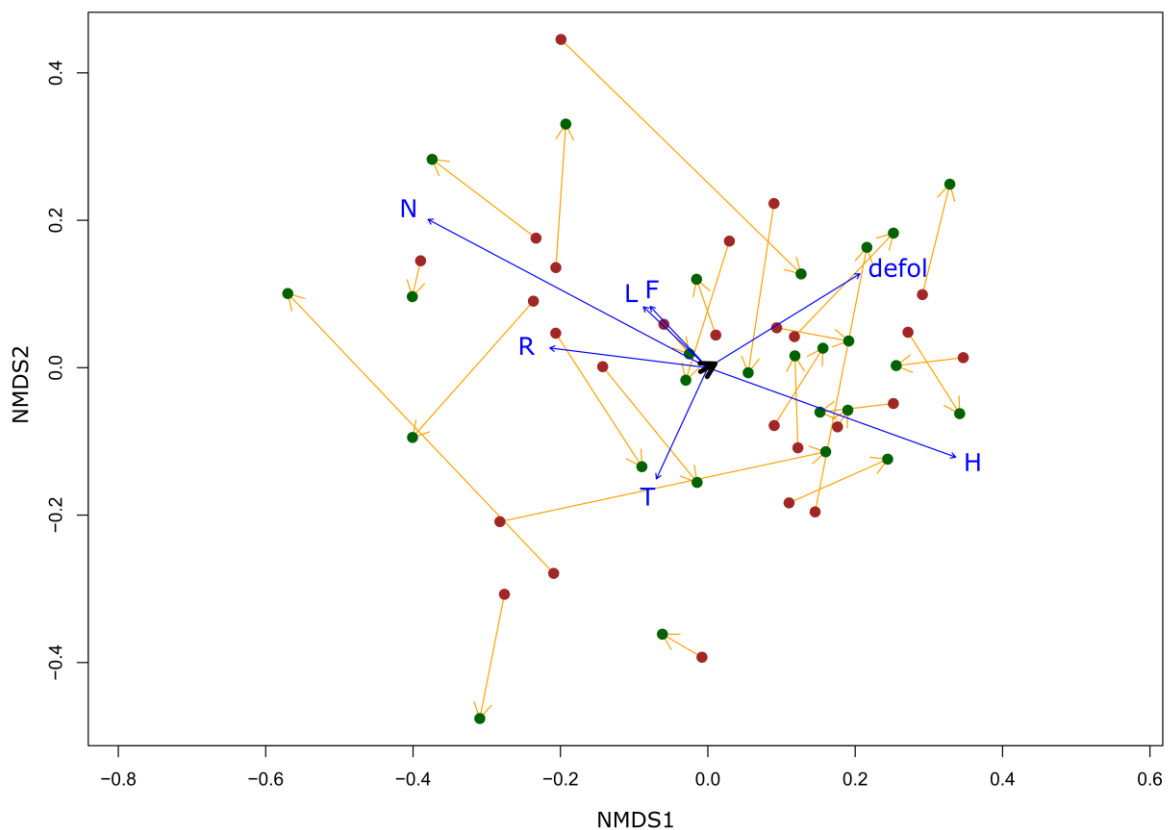


Figure 2.2: Nonmetric multidimensional scaling of the Bray-Curtis dissimilarity matrix of the old and recent floristic relevés realized in the Vosges Mountains. Each arrow represents the shift in floristic composition from the old floristic relevé (displayed in red) to the recent floristic relevé (displayed in green). The black arrow in bold represents the mean shift of the coordinates between the old and the recent relevés. Fitted variables are displayed in blue: defol defoliation tolerance, L light, T temperature, R soil pH, N soil nutrients, H soil organic matter.

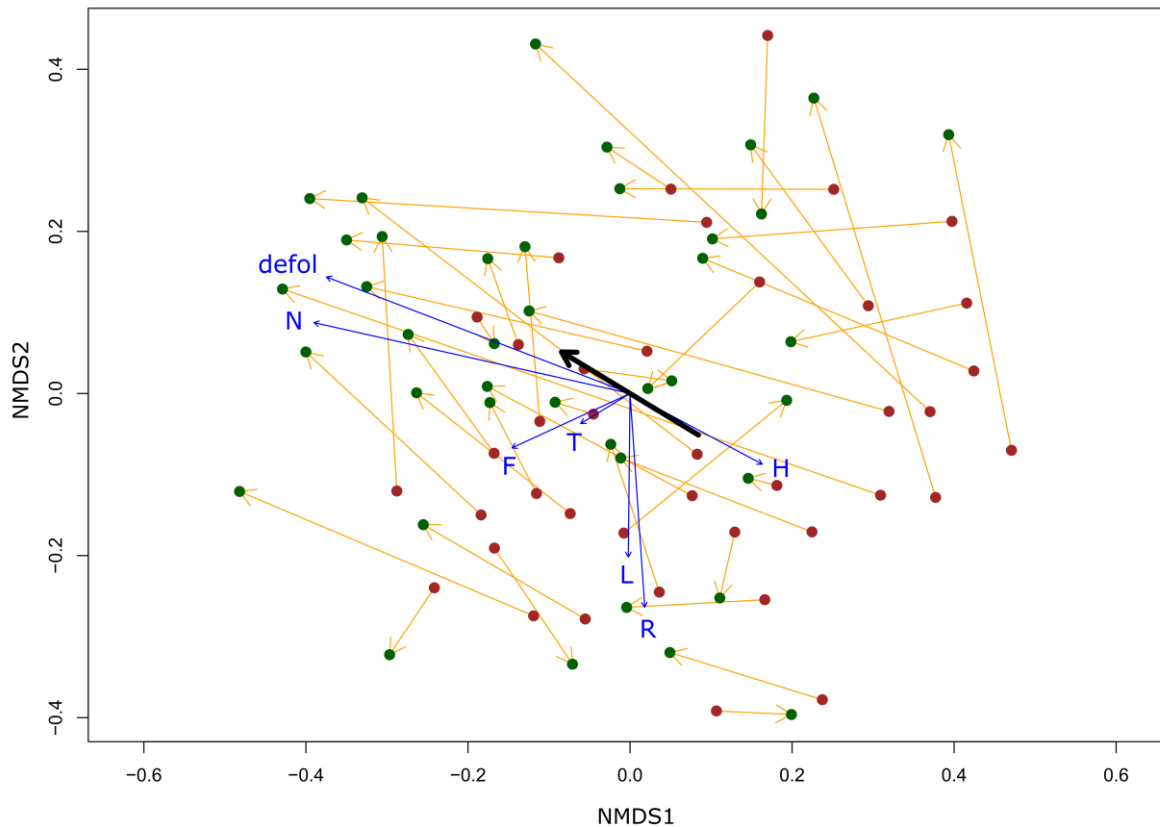


Figure 2.3: Nonmetric multidimensional scaling of the Bray-Curtis dissimilarity matrix of the old and recent floristic relevés realized in the French Jura Mountains. Each arrow represents the shift in floristic composition from the old floristic relevé (displayed in red) to the recent floristic relevé (displayed in green). The black arrow in bold represents the mean shift of the coordinates between the old and the recent relevés. Fitted variables are displayed in blue: defol defoliation tolerance, L light, T temperature, R soil pH, N soil nutrients, H soil organic matter.

Analyses of species fidelity (table 2.1) revealed that ubiquitous grassland species with high nutrient requirement (*Taraxacum officinale*, *Dactylis glomerata*, *Bromus hordeaceus*, *Rumex acetosa*, *Lolium perenne*) were associated with recent floristic relevés in the Jura. At the opposite, species of extensively managed hay meadows (*Phyteuma spicatum*, *Crepis mollis*, *Colchicum autumnale*, *Silene vulgaris*) and of nutrient poor grasslands (*Koeleria pyramidata*, *Galium verum*) were associated with old relevés. In the Vosges, analyses of species fidelity revealed that a small number of species were associated with recent or old relevés. In both mountain ranges, *Veronica chamaedrys* and *Veronica arvensis* were associated with recent relevés. *Holcus lanatus* and *Alchemilla* species were associated with old relevés.

Table 2.1: Degree of joint fidelity ( $\phi$ ) of the species associated with recent or old floristic relevés obtained after 5000 permutations. Only significant results are displayed.

| Jura                            |        |       | Vosges                          |        |         |
|---------------------------------|--------|-------|---------------------------------|--------|---------|
|                                 | $\phi$ | $P$   |                                 | $\phi$ | $P$     |
| <b>Recent floristic relevés</b> |        |       | <b>Recent floristic relevés</b> |        |         |
| <i>Taraxacum officinale</i>     | 0.435  | 0.002 | <i>Lychnis flos-cuculi</i>      | 0.316  | 0.025   |
| <i>Dactylis glomerata</i>       | 0.429  | 0.002 | <i>Veronica chamaedrys</i>      | 0.310  | 0.035   |
| <i>Veronica chamaedrys</i>      | 0.278  | 0.012 | <i>Veronica arvensis</i>        | 0.223  | < 0.001 |
| <i>Poa pratensis</i>            | 0.249  | 0.003 | <i>Hypochaeris radicata</i>     | 0.221  | < 0.001 |
| <i>Bromus hordeaceus</i>        | 0.248  | 0.018 |                                 |        |         |
| <i>Veronica arvensis</i>        | 0.235  | 0.025 |                                 |        |         |
| <i>Rumex acetosa</i>            | 0.218  | 0.044 |                                 |        |         |
| <i>Lolium perenne</i>           | 0.210  | 0.033 |                                 |        |         |
| <b>Old floristic relevés</b>    |        |       | <b>Old floristic relevés</b>    |        |         |
| <i>Phyteuma spicatum</i>        | 0.301  | 0.034 | <i>Holcus lanatus</i>           | 0.392  | < 0.001 |
| <i>Lathyrus pratensis</i>       | 0.279  | 0.001 | <i>Alchemilla xanthochlora</i>  | 0.322  | < 0.001 |
| <i>Alchemilla monticola</i>     | 0.274  | 0.006 |                                 |        |         |
| <i>Koeleria pyramidata</i>      | 0.271  | 0.020 |                                 |        |         |
| <i>Crepis mollis</i>            | 0.271  | 0.002 |                                 |        |         |
| <i>Colchicum autumnale</i>      | 0.256  | 0.006 |                                 |        |         |
| <i>Holcus lanatus</i>           | 0.241  | 0.026 |                                 |        |         |
| <i>Silene vulgaris</i>          | 0.233  | 0.028 |                                 |        |         |
| <i>Trifolium dubium</i>         | 0.229  | 0.003 |                                 |        |         |
| <i>Galium verum</i>             | 0.217  | 0.048 |                                 |        |         |

According to Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests (table 2.2), plant communities sampled in 2019 in the Vosges Mountains generally showed a higher species richness (N0), a lower inverse Simpson index (N2) and a lower Pielou evenness (J1) in comparison to plant communities sampled in 2005-2009. However, our results indicated that there was no difference in community-weighted mean of CSR strategies and ecological indicator values. In the Jura, plant communities sampled in 2019 showed a lower inverse Simpson index (N2), Pielou evenness (J1), Rao functional diversity (RaoFD) and Rao phylogenetic diversity (RaoPD). They also showed a higher percentage of competitive (StraC) and ruderal (straR) strategies at the expense of stress-tolerant strategy (straS). Additionally, plant communities sampled in 2019 in the Jura showed higher nutrient requirement (N), higher defoliation tolerance (defol) and indicated warmer conditions (T), a lower soil pH (R) and a lower soil organic matter content (H).

Table 2.2: Results of the Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests comparing diversity metrics, community weighted mean of CSR strategies and ecological indicator values between the old and the recent relevés. Significant P are displayed in bold.  $\blacktriangledown$  indicates a decrease and  $\blacktriangleright$  an increase in the plant communities sampled in 2019 in comparison to 2005-2009.

|  |                            | Vosges                                      | Jura  |
|--|----------------------------|---|---|
|  |                            | n = 26                                      | n = 40                                      |
| <b>Diversity metrics</b>                         |                            |   |   |
| N0   | Species richness           | <b>&lt; 0.001</b> ( $\blacktriangleright$ ) | 0.275                                       |
| N2   | Inverse Simpson diversity  | <b>0.022</b> ( $\blacktriangledown$ )       | <b>&lt; 0.001</b> ( $\blacktriangledown$ )  |
| J1   | Pielou evenness            | <b>0.011</b> ( $\blacktriangledown$ )       | <b>&lt; 0.001</b> ( $\blacktriangledown$ )  |
| RaoFD  | Rao functional diversity   | 0.408                                       | <b>&lt; 0.001</b> ( $\blacktriangledown$ )  |
| RaoPD  | Rao phylogenetic diversity | 0.181                                       | <b>&lt; 0.001</b> ( $\blacktriangledown$ )  |
| <b>Community-weighted mean of CSR strategies</b> |                            |   |   |
| straC  | Competitive ability        | 0.600                                       | <b>0.001</b> ( $\blacktriangleright$ )      |
| straS  | Stress tolerance           | 0.548                                       | <b>0.001</b> ( $\blacktriangledown$ )       |
| straR  | Disturbance tolerance      | 0.881                                       | <b>0.047</b> ( $\blacktriangleright$ )      |
| <b>Ecological indicator values</b>               |                            |   |   |
| F  | Soil moisture              | 0.130                                       | 0.936                                       |
| L  | Light                      | 0.157                                       | 0.488                                       |
| T  | Temperature                | 0.869                                       | <b>0.022</b> ( $\blacktriangleright$ )      |
| R  | Soil pH                    | 0.475                                       | <b>0.032</b> ( $\blacktriangledown$ )       |
| N  | Soil nutrients             | 0.799                                       | <b>0.001</b> ( $\blacktriangleright$ )      |
| H  | Soil organic matter        | 0.121                                       | <b>0.027</b> ( $\blacktriangledown$ )       |
| defol  | Defoliation tolerance      | 0.336                                       | <b>&lt; 0.001</b> ( $\blacktriangleright$ ) |

## A.5. Discussion

### A.5.1. Methodological bias in resampling studies

Resampling old floristic relevés that were not designed for long-term studies can be difficult and subject to mistakes in the plot relocation (Kapfer *et al.* 2017). In our study, GPS coordinates were available for all the resampled plots. Thus, the relocation error depended on the precision of the original coordinates, which was approximately 5 m. As the plot size of the old relevés was at least 25 m<sup>2</sup>, plots were assumed to be correctly relocated for the realization of the new floristic relevés.

The old floristic relevés were realized by many different authors (3 in the Vosges and 7 in the Jura). Thus, although a similar protocol was used to resample the old floristic relevés, differences in sampling effort and plant cover estimation among authors could have led to differences in plant inventories (Vittoz & Guisan 2007; Vittoz *et al.* 2010). As an example, *Veronica chamaedrys* and *Veronica arvensis* were associated with recent floristic relevés for both mountain ranges, probably because the author of the 2019 survey overestimated the cover of these small species in comparison to previous authors. Species richness is known to be highly dependent on the sampling effort (Gotelli

& Colwell 2001) and thus may be of limited interest to compare the old and recent floristic relevés. However, as we performed the analyses taking into account relative percent cover instead of absolute cover, we reduced the impact of the differences in plant cover estimation between the authors of the old and the recent floristic relevés on the analyses (Gillet 2014). Nevertheless, the observed differences in plant community composition and diversity between the old and recent floristic relevés may have been partially driven by differences in sampling effort and plant cover estimation.

#### A.5.2. Changes in ecological indicator values

Our results revealed that ecological indicator values of the flora did not change between the old and the recent floristic relevés in the Vosges. Particularly, the absence of response of the plant communities concerning soil nutrients and defoliation tolerance suggest that management practices in the studied grasslands did not evolve since 2005-2009. Moreover, the absence of response of the flora concerning soil nutrients also indicated that atmospheric nitrogen deposition did not impact the studied plant communities in the Vosges. Nitrogen atmospheric deposition, estimated to be equal to 10 to 15 kg N ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> in European semi natural grasslands (Sutton *et al.* 2011), are known to have detrimental effects on plant diversity due to the increase of nitrogen-demanding species (Payne *et al.* 2013; Roth *et al.* 2013; Stevens *et al.* 2015), particularly in acidic grasslands (Duprè *et al.* 2010) and in mountain areas (García-Gómez *et al.* 2014). Thus, our results could appear surprising considering the fact that the studied hay meadows in the Vosges are developed on acidic soils. However, changes in the vegetation related to atmospheric nitrogen deposition are likely to occur on long-term (Bobbink *et al.* 2010; Dengler *et al.* 2014). As we studied recent changes in traditionally managed hay meadows, we were probably not able to detect changes related to atmospheric nitrogen deposition.

In the Jura, we show that recent plant communities indicated more defoliation and nutrient supply. These results are consistent with the previous findings of Gillet *et al.* (2016) in the same study area, which highlighted an increase in both fertilization and defoliation intensities in permanent grasslands between 1990-2000 and 2012. Focusing on grasslands of high conservation value, our results reveal that traditionally managed hay meadows were also recently intensified in the French Jura Mountains. Acidification is known to occur through high levels of industrial N inputs (Humbert *et al.* 2016). Thus, an increase in fertilization through the use of industrial fertilizer could explain why the recent plant communities indicated lower soil pH in comparison to the old ones. Changes in soil pH significantly affect soil microbial activity and the rate of soil C and N cycling (Kemmitt *et al.* 2006), which could explain why recent plant communities indicated a lower soil organic matter. The ecological indicator values of the flora also indicated an increase in temperature between the old and the recent plant communities. However, these results may not highlight an effect of global change on the vegetation in the French Jura Mountains. Species linked to high elevation are known to progressively disappear in permanent grasslands of the French Jura Mountains in response to agricultural intensification (Ferrez 2007), because they are replaced by species of lowland adapted to high nutrients inputs. Thus, the observed results for the temperature were more likely due to the fact that competitive species from the lowland replaced the species of higher elevation in response to the increased nutrient inputs.

### A.5.3. Changes in plant community composition and diversity

In the Vosges, our results revealed an increase in species richness and a decrease in inverse Simpson index and Pielou evenness. However, functional and phylogenetic diversity, as well as the CSR strategies and the ecological indicator values did not change between old and recent relevés. Moreover, according to the PERMANOVA and the NMDS, the composition of plant communities did not show any general shift in this region. There was also a few number of species associated with recent or old relevés according to fidelity analysis. Thus, this suggests that the observed changes in taxonomic diversity were mainly due to differences in sampling effort and plant cover estimation between the two surveys. Indeed, in 2019, the author systematically recorded more species in the sampled plots, which probably impacted its estimation of plant cover. Despite the absence of strong specifications to agricultural practices, traditional and extensive management in hay meadows of high conservation value seemed to be maintained in the Vosges Mountains, allowing conservation of their high biodiversity. Particularly, functional and phylogenetic diversity went unchanged between 2005-2009 and 2019, allowing the ability of these hay meadows to resist or adapt to future disturbances through a maintained niche complementarity (Mason *et al.* 2005; Petchey & Gaston 2006) and evolutionary potential (Winter *et al.* 2013).

In the Jura, the plant communities underwent a decrease in all considered diversity metrics between 2005-2008 and 2019, except for species richness. This decrease in plant diversity can be related to an intensification of agricultural practices toward more defoliation and nutrient supply, highlighted by the observed changes in ecological indicator values and the fidelity analysis. Indeed, it has been shown by many studies that an increase in fertilization has a negative effect on plant diversity (Kirkham *et al.* 2008; Hejzman *et al.* 2010; Humbert *et al.* 2016; Mauchamp *et al.* 2016). Increasing fertilization rates favor fast growing species that are adapted for light competition at the expense of short species and stress-tolerant ones (Marini *et al.* 2007; Hautier *et al.* 2009; Hejzman *et al.* 2012). Competitive species are favored by an increase in fertilization, leading to a decrease of functional diversity of the plant community because of the convergence of many functional traits (Mason *et al.* 2011; Pakeman *et al.* 2011). Moreover, an increase in defoliation intensity corresponds to an increase in disturbances that favor the selection of closely related species (Verdu & Pausas 2007; Helmus *et al.* 2010). Indeed, increased disturbances might select disturbance-tolerance traits that could be phylogenetically conserved (Dinnage 2009), thus reducing phylogenetic diversity at the community level. The observed decline in plant diversity of the traditionally managed hay meadows in the Jura can result in a loss of their resilience to future disturbances. Indeed, a decrease in functional diversity is supposed to increase ecosystem vulnerability to future disturbances through the loss of response diversity (Laliberté *et al.* 2010). The loss of phylogenetic diversity is also supposed to increase ecosystem vulnerability through the loss of evolutionary potential (Winter *et al.* 2013).

According to our results and the study of Gillet *et al.* (2016), the development of pastoral activities to reach high production levels in the Jura Mountains went through the intensification of semi-natural grasslands, in spite of the application of specifications for agricultural practices. Following Gillet *et al.* (2016), our results support the statement that such specifications were not sufficient to prevent the loss of plant diversity in traditionally managed hay meadows. Indeed, the efficacy of specifications for agricultural practices, such as agri-environment schemes, revealed to be limited to conserve or enhance biodiversity (Kleijn *et al.* 2006; van Klink *et al.* 2017). There is thus an urgent need to test alternative management practices that enhance both plant diversity and biomass productivity, which is nowadays a major challenge.



## A.6. Conclusion

Our study aimed to assess the recent evolution of plant diversity and composition in traditionally managed hay meadows in two mountain ranges of western Europe. Our results revealed that the plant communities in the Vosges Mountains did not change between 2005-2009 and 2019, probably because agricultural activities stayed traditional, at least for the studied grasslands. At the opposite, in the French Jura Mountains, plant communities underwent a significant decrease in plant diversity and became more dominated by competitive and ruderal species. This loss of biodiversity was probably due to an intensification of agricultural practices, in spite of the application of strict specification to agricultural practices. Thus, it seems necessary to preserve a traditional and extensive management in hay meadows of high conservation value to maintain their high biodiversity. However, it may be possible to find alternative management practices that enhance both plant diversity and biomass productivity, which should be a future research direction in the French Jura Mountains.

## A.7. Acknowledgements

This research was supported by the Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation. We thank the CBNFC-ORI (Conservatoire Botanique National de Franche-Comté Observatoire Régional des Invertébrés) and the Conservatoire Botanique d'Alsace for the provision of the old phytosociological relevés.

### **3. Impact des perturbations par le campagnol terrestre sur la diversité végétale**



## A. Vole disturbances and plant community diversity in a productive hay meadow

Corentin Nicod <sup>a</sup>, Geoffroy Couval <sup>a,b</sup>, Patrick Giraudoux <sup>a</sup>, François Gillet <sup>a</sup>

<sup>a</sup> *Université Bourgogne Franche-Comté, UMR CNRS 6249 Chrono-Environnement, 16 route de Gray, 25030 Besançon, France*

<sup>b</sup> *FREDON FC, Espace Valentin Est, 12 rue de Franche-Comté, Bât E, 25480 Ecole-Valentin, France*

### Keywords:

- Disturbance
- Diversity metric
- Grassland
- Jura Mountains
- Small mammal

### Highlights:

- Taxonomic composition is different in areas disturbed by voles.
- Functional composition is not different in areas disturbed by voles.
- Species richness is positively associated with vole disturbances.
- Phylogenetic evenness is negatively associated with vole disturbances.

## A.1. Abstract

It is recognized that disturbances by fossorial small mammals are important factors determining plant community diversity, especially in grasslands. However, although information about the effects of disturbances by fossorial small mammals on species richness are starting to accumulate, we know little about the impact of these disturbances on the functional and phylogenetic facets of plant community diversity in grasslands.

In a study site located in the French Jura Mountains, we compared taxonomic, functional and phylogenetic diversity of plant communities in areas highly disturbed by montane water vole (*Arvicola terrestris*) with areas lowly disturbed by this small mammal. In accordance with previous studies, we found that species richness was higher in highly disturbed communities. Indeed, competitive species unable to withstand disturbances were less abundant in disturbed communities, allowing species less adapted to competition for light to survive. Because these species have different trait values in comparison to strong competitors, functional richness was also higher in highly disturbed communities. Results were similar for phylogenetic richness, maybe due to the fact that the used metric was not independent from species richness. Although species composition differed between highly and lowly disturbed communities, functional composition was very similar. Thereby, the studied disturbances were probably not strong enough to affect plant community functioning. Rao functional diversity and functional evenness were not different between both community types. Interestingly, phylogenetic evenness was lower in highly disturbed areas, supporting the idea that disturbances might select for disturbance tolerance traits that are phylogenetically conserved.

Though correlational, our results suggest that water vole disturbances may modify multiple facets of plant community diversity, while ecosystem functioning is maintained across disturbance levels. Further research is needed to understand causal mechanisms in this system and the ecological repercussions of small mammal disturbances more broadly.

## A.2. Introduction

Fossorial small mammals provide valuable ecosystem services in many grassland ecosystems throughout the world (Delibes-Mateos *et al.* 2011; Davidson *et al.* 2012). In particular, fossorial small mammals are important in structuring plant assemblages in grasslands. Many studies have highlighted that their presence increases plant species richness in grasslands (Martinsen *et al.* 1990; Kotliar *et al.* 1999; Fahnestock & Detling 2002; Bagchi *et al.* 2006; Questad & Foster 2007), especially through the creation of a mosaic of micro-habitats at the community level (Collins 1989; Canals & Sebastià 2000; Yoshihara *et al.* 2009). Martinsen *et al.* (1990) and Hobbs *et al.* (2007) highlighted that the cover of competitive species is lower in plant communities where small mammals are present. Consequently, subordinate and annual species are present at higher abundances (Martinsen *et al.* 1990; Questad & Foster 2007; Yoshihara *et al.* 2009).

Small mammals can affect plant communities via engineering interactions and non-engineering interactions such as trophic effects (Sanders *et al.* 2014). In particular, soil disturbances by fossorial small mammals when they create their burrows are important in shaping vegetation assemblages. Indeed, it is recognized that disturbances affect plant species diversity and community composition (White 1979) by creating niche or colonization opportunities through released resources and impaired relationships between species (Huston 1994; Grime 2001; Platt & Connell 2003). Disturbances by ecosystem engineers act also as a major source of heterogeneity in many ecosystems (Jones *et al.* 1997; Davidson *et al.* 2012), which is an important driver of species diversity (Huston 1994; Tilman

1999). Earth tumuli (i.e. the mounds of earth raised at the entrance of the burrows of fossorial small mammals) damage the existing vegetation when they are created, allowing light to reach lower vegetation layers. Thereby, competition for light is reduced near earth tumuli, permitting species less adapted to competition for light to survive (Seifan *et al.* 2010) and seedlings to grow faster (Martinsen *et al.* 1990). Moreover, changes in soil properties following soil disturbances by fossorial small mammals can improve germination success of certain plant species (Fahnestock *et al.* 2003; Mallen-Cooper *et al.* 2019). Indeed, it has been shown that activities of small mammals may also indirectly impact plant species distribution through effects on circulation and release of soil nutrients (Gervais *et al.* 2010; Yurkewycz *et al.* 2014; Risch *et al.* 2015) and on distribution of soil micro-organisms (Aguilera *et al.* 2016). Herbivorous small mammals preferentially consume geophyte species (Hobbs *et al.* 2007), legume species (Kopp 1988; Lantová & Lanta 2009) or grass biomass when easily available (Stenseth *et al.* 1977) while granivorous small mammals preferentially consume seeds of large-seeded species (Stenseth *et al.* 1977). Herbivory by small mammals negatively affects the consumed species (Korell *et al.* 2017) but may increase plant diversity by suppressing dominant species (Prugh & Brashares 2012). However, some authors pointed out that small mammals allow active seed dispersal and increase the germination success of some plant species through endozoochory (Soriquer 1986; Dellafiore *et al.* 2009). Even if engineering interactions (i.e. disturbances during the creation of the burrows) seem to have stronger effects on plant community than non-engineering interactions (Prugh & Brashares 2012), both engineering and non-engineering effects are likely to affect plant communities in different ways (Sanders *et al.* 2014) and have to be considered.

Since the early 1970s, subsequent to the specialization of agriculture in dairy production in the French Jura Mountains, almost all the utilized agricultural area has been converted into permanent grasslands, resulting in an increase of montane water vole (*Arvicola terrestris*) densities (Giraudoux *et al.* 1997). Montane water voles are herbivorous small mammals feeding on plant roots. They find roots by tunneling underground at approximately 20 cm depth (Delattre & Giraudoux 2009). Thus, their foraging activities have engineering effects on soils. Cyclic outbreaks of montane water vole populations (200 to 1000 individuals per hectare) occur every 5 to 8 years (Berthier *et al.* 2014) and do considerable damage on vegetation (Delattre & Giraudoux 2009), resulting in an important loss of forage production (Quéré *et al.* 1999; Schouwey *et al.* 2014). Many studies have been conducted to understand the determinism of these outbreaks (Giraudoux *et al.* 1997; Morilhat *et al.* 2007; Morilhat *et al.* 2008) and to limit their intensity (Couval & Truchetet 2014; Foltête *et al.* 2016). However, the impact of montane water vole disturbances on plant diversity and composition in grassland ecosystems have not been assessed yet. In the French Jura mountains, montane water vole density is positively correlated with their disturbance activity (Giraudoux *et al.* 1995). Thus, it is not possible to separate the engineering from the trophic effects of montane water vole on plant diversity and composition. Thereby, the next mentions of disturbances by montane water voles will refer to both engineering and trophic effects.

Although the effects of disturbances by small mammals on species richness are well documented, the functional and phylogenetic facets of plant diversity have been taken into account in very few studies. As taxonomic, functional and phylogenetic diversity have been acknowledged to be complementary aspects of community structure, responding differently to environmental changes (Cadotte *et al.* 2013; Pavoine *et al.* 2013), the objective of this work was to investigate the effects of disturbances by montane water voles on different facets of grassland plant alpha diversity and composition in the French Jura Mountains. To do so, we selected a site disturbed by montane water voles at the beginning of the study year and compared plant communities in areas highly vs. lowly disturbed by

montane water voles. Richness and evenness were evaluated for both taxonomic, functional and phylogenetic facets of community diversity. We also evaluated taxonomic diversity using the inverse Simpson index and functional and phylogenetic diversity through Rao quadratic diversity with Jost correction. As it corresponds to a generalization of the inverse Simpson index (Jost 2007; de Bello *et al.* 2010), it allows for direct comparison of the taxonomic, functional, and phylogenetic facets of community diversity. Moreover, we also considered species composition and functional composition through plant life forms (*i.e.* forbs, legumes and grasses), CSR strategies (Pierce *et al.* 2017) and community weighted means of functional traits.

We expected plant taxonomic, functional and phylogenetic diversity metrics to be higher in highly disturbed areas because of the creation of niche opportunities through reduction of resource competition, mainly for light. We hypothesized light availability to be principally altered in comparison to soil resources because the study was conducted in a productive hay meadow fertilized once a year for forage production. Thus, the reduction of competition for light through disturbances by montane water voles would allow the colonization by species less adapted to light competition. We expected the cover of ruderal species to be higher in highly disturbed areas, because these species are favored by disturbances (Pierce *et al.* 2017). At the opposite, the cover of competitive species was expected to be lower because these species do not tolerate disturbances (Pierce *et al.* 2017). Moreover, the cover of legume species was also expected to be lower in highly disturbed areas because they are preferentially consumed by montane water voles (Kopp 1988). However, we supposed that competitive and legume species would still be present along with those that colonized highly disturbed areas, therefore leading to higher plant taxonomic, functional and phylogenetic diversity in highly disturbed areas.

### A.3. Material and methods

#### A.3.1. Study site and sampling design

The study site is located in the central part of the French Jura Mountains (La Planée, 6°15'42" E, 46°49'36" N) at 975 m a.s.l. Climate is nemoral with a strong suboceanic influence. The mean annual temperature is 6.6°C and the mean annual precipitation is 1187 mm (<http://www.meteofrance.com>). The study site covers approximately 4 ha used for forage production and is not grazed by cattle. According to the farmer, management practices on the study site did not change during the last 5 years. The vegetation is fertilized once a year (precise information about the nutrient input were not communicated but it doesn't exceed 120 kg N ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>), mowed twice a year (in late spring and middle summer) and belongs to the *Trisetum flavescens*–*Polygonum bistorta* Braun-Blanquet & Tüxen ex Marschall 1947 (mountain mesic hay meadows). The study was carried out 18 months after a high density phase of a montane water vole population cycle, during the decrease period.

We divided the study site into contiguous sampling units of 100 m<sup>2</sup> (10 m × 10 m) arranged in a cell grid. To avoid potential edge effects, units located at the border of the study site were excluded. Thus, we obtained a grid of 312 units. During the last week of April 2018, we counted the number of earth tumuli made by montane water voles in each of the 312 units, which has been identified to be positively correlated with their density and disturbance activity (Giraudoux *et al.* 1995). The number of tumuli in a distinct unit ranged from 3 to 53 (mean = 25). According to Giraudoux *et al.* (1995), in units of 25 m<sup>2</sup>, the number of tumuli is significantly positively correlated with water vole abundance for a number higher than 10. Thus, we defined units with more than 40 tumuli as "high density units" (HDU, n = 37) and units with less than 20 tumuli as "low density units" (LDU, n = 135). Searching for the most

contrasted situations, we paired a HDU with an adjacent LDU. In order to limit spatial autocorrelation, each pair had to be separated from the others by at least two units (20 m). As a result, we obtained 16 different pairs.

The vegetation was sampled during the last week of May 2018 in a plot of 16 m<sup>2</sup> (4 m × 4 m) located in the center of each selected unit. Total surface covered by plants was significantly different in plots located in HDU (94.7% ± 1.6%) in comparison to plots located in LDU (100% ± 0%) ( $P = 0.004$  using a Wilcoxon-Mann-Whitney paired test). All encountered vascular plant species were listed and their cover estimated using the Braun-Blanquet scale ( $r, +, 1, 2, 3, 4, 5$ ). We converted these codes into absolute percentage cover (van der Maarel 1979) and adjusted them to relative percentage cover by summing to 100% for each plot (Annex 2). Based on these calculated values, we computed different diversity metrics for the 32 plots.

### A.3.2. Diversity metrics and functional composition

To account for the complementary facets of community diversity, we computed taxonomic, functional and phylogenetic alpha diversities at the plot level (Devictor *et al.* 2010; Cadotte *et al.* 2013; Dainese *et al.* 2015). All metrics computations were done under R v 3.6.2 (<http://www.R-project.org>). Species richness (N0) and inverse Simpson diversity (N2) were computed to evaluate taxonomic diversity, using respectively the `specnumber()` and `diversity()` functions from the `vegan` package (Oksanen *et al.* 2018). These metrics are based on Rényi general entropy and expressed as species number equivalents (Hill 1973). Pielou evenness (J1) was also computed according to Jost (2010).

To compute functional diversity, we selected four functional traits: specific leaf area (SLA), leaf nitrogen content per dry mass (LNC), leaf dry matter content (LDMC) and maximum plant height (MH). These traits were chosen as they are commonly used in functional ecology of grasslands (Louault *et al.* 2005; Ansquer *et al.* 2009; Garnier & Navas 2012; Lososová *et al.* 2016; Mauchamp *et al.* 2016). Maximum plant height is a morphological trait conditioning plant competitive ability (Tilman 1988; Westoby *et al.* 2002). LNC, SLA and LDMC provide information about plant growing strategy as they are linked to resource acquisition or conservation (Garnier *et al.* 2004). These functional traits were extracted from two databases: TRY database for LNC and MH (Kattge *et al.* 2011) and LEDA Traitbase for SLA and LDMC (Kleyer *et al.* 2008). From a standardized Euclidean distance matrix, we computed multi-trait Rao quadratic diversity (RaoFD) weighted by the relative percentage cover of each individual plant species. To do so, we used the `Rao()` function provided in de Bello *et al.* (2010). We also calculated multidimensional functional diversity indices: functional richness (FRic) and functional evenness (FEve) (Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010) using the `dbFD()` function from the `FD` package (Laliberté *et al.* 2014). Species with missing trait values were excluded from the calculations (7 species out of 56). Thereby, functional metrics were sometimes computed with a bit less than 90% of the sum of relative percentage cover (at least 87%).

To summarize the functional composition of each plot, we calculated the relative percentage cover of the usual agronomic plant-life forms (*i.e.* grasses, legumes and forbs) by summing the relative percentage cover of the corresponding species. We also computed community-weighted means for the four functional traits and community-weighted means of CSR strategies, using the values given by Pierce *et al.* (2017).

To compute phylogenetic diversity, we constructed a phylogenetic tree composed of the vascular plant species identified in the 32 plots. To build this phylogenetic tree, we followed the same procedure presented in many studies in the French Jura Mountains (Perronne *et al.* 2014; Mauchamp *et al.* 2014;



Gillet *et al.* 2016; Mauchamp *et al.* 2016). From GenBank database (Benson *et al.* 2006), we extracted the sequences of two genes encoding chloroplast proteins (*rbcL* and *matK*) for each species. Their complementarity allows to have a good resolution of the phylogenetic tree (Hilu *et al.* 2003). Species not yet sequenced for the selected genes were replaced by their closest available relative (2 species out of 56) according to the APG III classification (APG 2009). We first aligned the sequences using ClustalX 2.1 software (Larkin *et al.* 2007) and then adjusted them manually for both genes. Following the Bayesian Monte Carlo Markov Chain (MCMC) approach under BEAST 1.8.4 software (Drummond & Rambaut 2007), we performed a combined analysis of these two gene datasets. We used MrModeltest2 software (v. 2.0, Evolutionary Biology Center, Uppsala University, SE) to select the model of nucleotides substitution that best fitted the data according to Akaike's information criterion. The retained model was the general time reversible model (GTR), with among-site substitution rate heterogeneity described by a gamma distribution (Yang 1994). Following the APG III phylogeny (APG 2009), several family relationships were constrained in BEAST in order to calibrate the rates of molecular evolution of each lineage for angiosperms clades (Bell *et al.* 2005). For branch length calculation, we used an uncorrelated relaxed molecular clock that takes into account evolutionary heterogeneity between lineages (Drummond *et al.* 2006). The ultrametric tree topology was saved in a newick format. To compute phylogenetic diversity (RaoPD), we used Rao quadratic entropy weighted by the ultrametric distances of the phylogenetic tree. To do so, we used the Rao() function provided in de Bello *et al.* (2010). We computed the Faith's PD index (Faith 1992; Tucker *et al.* 2017) to assess phylogenetic richness (PRic), using the pd() function from the picante package (Kembel *et al.* 2019). Phylogenetic evenness (PEve) was calculated using the pse() function (Helmus *et al.* 2007) from the picante package (Kembel *et al.* 2019).

### A.3.3. Statistical analyses

We first tested for differences in average species composition between HDU and LDU applying a PerMANOVA (Anderson & Walsh 2013) on the Bray-Curtiss dissimilarity matrix of the 32 vegetation plots. To do so, we used the adonis() function from the vegan package (Oksanen *et al.* 2018) setting 5000 permutations. Because each plot in a HDU was paired with an adjacent plot in a LDU, permutations were constrained within each pair of plots. A nonmetric multidimensional scaling (NMDS) on the Bray-Curtis dissimilarity matrix of the 32 vegetation plots was then performed (Borcard *et al.* 2018). We used the vegdist() functions from the vegan package (Oksanen *et al.* 2018) to compute the dissimilarity matrix and the ggplot() function from the ggplot2 package (Wickham *et al.* 2019) to differentiate vegetation plots made in HDU and LDU. We also drew ellipses at 95% confidence level around these two groups to visualize whether their species composition was related or different. Then, we used the betadisper() function from the vegan package (Oksanen *et al.* 2018) to compare the amount of variation within HDU and LDU species composition.

To assess if some species were associated with HDU or LDU, we used the phi coefficient of association (De Cáceres & Legendre 2009), a measure of species fidelity. Applied to species cover data, this index is the Pearson correlation computed between a quantitative vector (*i.e.*, the vector containing the species cover values in the vegetation plots) and a binary vector (*i.e.*, "1" for vegetation plots belonging to the target group, HDU for example, and "0" for vegetation plots belonging to the other group). We performed the computation using the multipatt() function from the indicpecies package (De Cáceres & Legendre 2009) setting 5000 permutations.

We tested for differences in diversity metrics, cover of grasses, legumes and forbs and community-weighted means of CSR strategies between the two plots groups. To do so, we used Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests.

We finally tested for differences in average functional composition between HDU and LDU applying a PerMANOVA (Anderson & Walsh 2013) on community-weighted means of functional traits (SLA, LNC, LDMC and MH). Because the selected quantitative functional traits were expressed in different units, we computed a Euclidean distance matrix on the scaled data. To perform the PerMANOVA, we used the `adonis()` function from the `vegan` package (Oksanen *et al.* 2018) setting 5000 permutations. Permutations were constrained within each pair of plots.

All analyses were performed under R v 3.6.2 (<http://www.R-project.org>).

## A.4. Results

### A.4.1. Plant community composition

Results of the PerMANOVA on species relative cover ( $R^2 = 0.064$ ,  $P = 0.007$ ) revealed that plant communities located in LDU and HDU were different. However, differences were not very large. As evidenced by NMDS (figure 3.1), HDU vegetation plots were more closely related than LDU vegetation plots, which were more scattered (average distance to centroid was 0.28 for HDU and 0.34 for LDU).

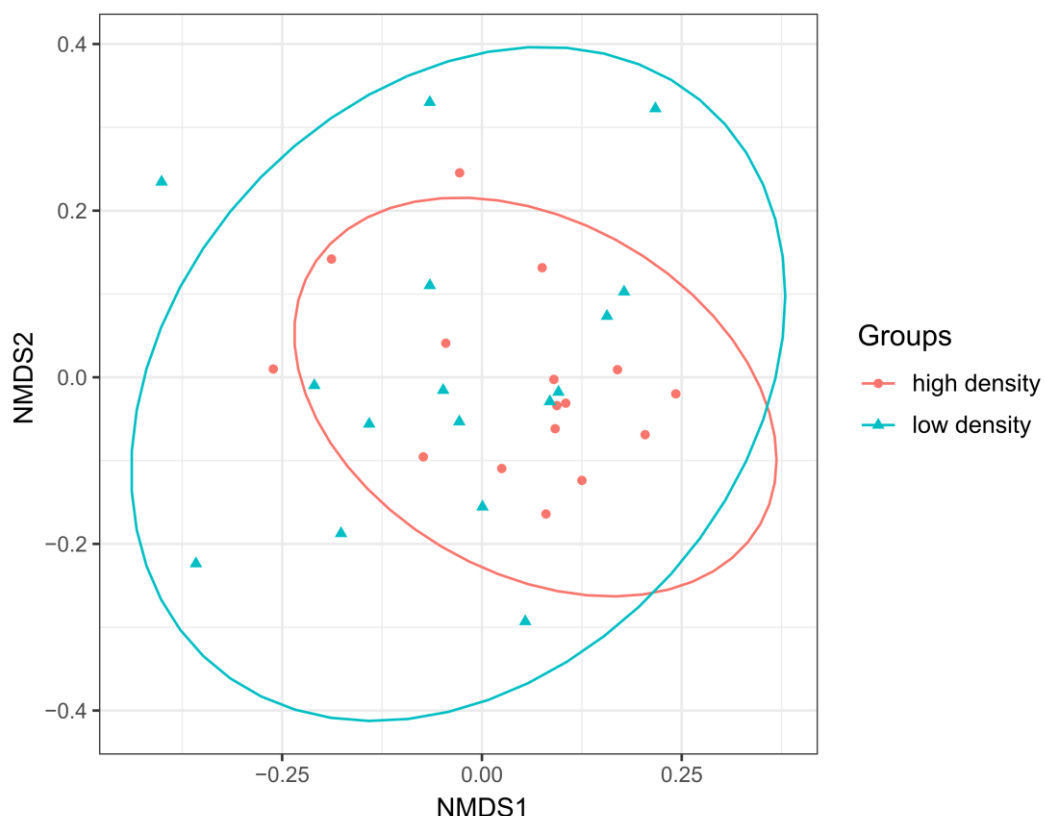


Figure 3.1: Nonmetric multidimensional scaling of the Bray-Curtis dissimilarity matrix of the 32 vegetation plots. Vegetation plots located in “high density units” are displayed in red. Vegetation plots located in “low density units” are displayed in blue. The confidence level for ellipses is 95%.

The fidelity analysis showed that some species were associated with LDU or HDU (table 3.1, see Annex 2 for non-significant results). Larger phi values (close to 1) indicate a greater degree of joint fidelity between the species and the considered group. As these values were rather low, they indicated a low degree of joint fidelity. *Anthriscus sylvestris* and *Geranium sylvaticum*, two competitive forbs, were associated with LDU. At the opposite, the short species *Veronica chamaedrys*, *Cerastium fontanum*, *Alchemilla monticola*, *Bellis perennis* and *Ajuga reptans*, as well as *Achillea millefolium* and *Vicia cracca*, were associated with HDU.

Table 3.1: Degree of joint fidelity (*phi*) of the species associated with one group (“low density units” or “high density units”) obtained after 5000 permutations. Only significant results are displayed.

|   | phi   | P       |
|---|-------|---------|
| <b>Species associated with low density units</b>  |       |         |
| <i>Anthriscus sylvestris</i>                      | 0.449 | 0.009   |
| <i>Geranium sylvaticum</i>                        | 0.318 | 0.031   |
| <b>Species associated with high density units</b> |       |         |
| <i>Vicia cracca</i>                               | 0.430 | 0.014   |
| <i>Veronica chamaedrys</i>                        | 0.414 | 0.005   |
| <i>Cerastium fontanum</i>                         | 0.390 | 0.016   |
| <i>Alchemilla monticola</i>                       | 0.356 | < 0.001 |
| <i>Bellis perennis</i>                            | 0.339 | 0.045   |
| <i>Achillea millefolium</i>                       | 0.338 | 0.002   |
| <i>Ajuga reptans</i>                              | 0.285 | < 0.001 |

#### A.4.2. Plant community diversity and functional composition

According to Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests (table 3.2), plant communities sampled in HDU generally showed higher species richness (N0), functional richness (FRic), phylogenetic richness (PRic) and relative cover of grass species (grass). On the other side, plant communities sampled in LDU generally showed higher phylogenetic evenness (PEve), relative cover of forbs (forb) and competitive species (straC). Moreover, Rao phylogenetic diversity (RaoPD) showed  $P = 0.074$  and tended to be higher in communities sampled in LDU. Results of the PerMANOVA on community-weighted mean trait values ( $R^2 = 0.043$ ,  $P = 0.144$ ) revealed that plant communities located in LDU were not functionally different from plant communities located in HDU.

Table 3.2: Results of the paired Wilcoxon-Mann-Whitney rank tests comparing community descriptors between vegetation plots located in “low density units” and “high density units”. *V* is the value of the paired Wilcoxon-Mann-Whitney rank test and *P* the *P*-value. Group means and standard errors are presented for each community descriptors for plots located in “low density units” and “high density units”.

|   |                            | Low density units  | High density units | <i>V</i>   | <i>P</i>     |
|---|----------------------------|--------------------|--------------------|------------|--------------|
| <b>Taxonomic diversity</b>                        |                            |                    |                    |            |              |
| N0  | Species richness           | <b>21 ± 2</b>      | <b>26 ± 1</b>      | <b>91</b>  | <b>0.002</b> |
| J1  | Pielou evenness            | 0.69 ± 0.01        | 0.66 ± 0.02        | 41         | 0.175        |
| N2  | Inverse Simpson diversity  | 6.15 ± 0.34        | 6.43 ± 0.44        | 78         | 0.632        |
| <b>Functional diversity</b>                       |                            |                    |                    |            |              |
| FRic  | Functional richness        | <b>7 ± 1</b>       | <b>11 ± 1</b>      | <b>126</b> | <b>0.001</b> |
| FEve  | Functional evenness        | 0.39 ± 0.03        | 0.43 ± 0.02        | 94         | 0.193        |
| RaoFD   | Rao functional diversity   | 1.29 ± 0.01        | 1.30 ± 0.01        | 78         | 0.632        |
| <b>Phylogenetic diversity</b>                     |                            |                    |                    |            |              |
| PRic  | Phylogenetic richness      | <b>1342 ± 26</b>   | <b>1492 ± 39</b>   | <b>117</b> | <b>0.009</b> |
| PEve  | Phylogenetic evenness      | <b>0.63 ± 0.03</b> | <b>0.55 ± 0.04</b> | <b>26</b>  | <b>0.029</b> |
| RaoPD   | Rao phylogenetic diversity | 3.17 ± 0.17        | 2.83 ± 0.21        | 33         | 0.074        |
| <b>Community-weighted means of CSR strategies</b> |                            |                    |                    |            |              |
| straC   | Competitive ability        | <b>44.2 ± 1.0</b>  | <b>40.4 ± 1.0</b>  | <b>27</b>  | <b>0.034</b> |
| straS   | Stress tolerance           | 14.3 ± 0.8         | 16.0 ± 0.9         | 90         | 0.274        |
| straR   | Disturbance tolerance      | 41.5 ± 0.8         | 43.6 ± 1.0         | 92         | 0.231        |
| <b>Plant-life forms</b>                           |                            |                    |                    |            |              |
| grass   | Relative cover of grasses  | <b>57.3 ± 3.7</b>  | <b>67.2 ± 3.7</b>  | <b>115</b> | <b>0.013</b> |
| forb  | Relative cover of forbs    | <b>37.6 ± 3.7</b>  | <b>28.6 ± 3.6</b>  | <b>27</b>  | <b>0.034</b> |
| legume  | Relative cover of legumes  | 5.1 ± 1.1          | 4.1 ± 0.9          | 54         | 0.495        |

## A.5. Discussion

According to the results of this study, we discuss several possible ecological processes that may explain our observations. As previously mentioned, the density of montane water voles is positively correlated with their disturbance activities (Giraudeau *et al.* 1995). Thus, we discuss the disturbances by montane water voles as including both engineering and non-engineering (trophic) interactions. The expression of the disturbances by fossorial small mammals is linked to their behavior and population dynamics. Here, the study has been carried out 18 months after a high-density phase of a montane water vole population cycle, during the decrease period. However, in the French Jura Mountains, we do not know whether montane water voles select the place where they create their burrows under the influence of specific environmental factors, or if this selection is random. Thereby, the results of our study may suggest causal effects of vole disturbances on plant communities, but they should be interpreted in light of area selection being a potentially confounding variable.

Moreover, the total percentage of the surface covered by plants was significantly lower in plots located in HDU in comparison to plots located in LDU. Despite the fact that cover differences were rather low between each pair of plots (approximately 5%), diversity metrics could have been underestimated in HDU because there was lower cover.

#### A.5.1. Differences in plant community composition

By altering species interactions, disturbances by small mammals can affect plant communities via engineering interactions and non-engineering interactions such as trophic effects (Sanders *et al.* 2014). The comparison of plant communities in areas highly disturbed by montane water voles with plant communities in lowly disturbed ones revealed differences in plant community composition.

Differences in plant community composition concerned only a restricted number of species. Only a small set of species was associated with lowly or highly disturbed communities. Contrary to our expectation, the cover of legume species was not lower in highly disturbed plant communities. Moreover, *Taraxacum officinale* and *Trifolium pratense* were not associated with lowly disturbed plant communities although they are known to be preferentially consumed by montane water voles (Kopp 1988). Forage quality has been shown to have a positive effect on prairie vole habitat selection (Lin *et al.* 2006). Thereby, it might be possible that *Taraxacum officinale* and *Trifolium pratense* were more abundant in areas that were highly disturbed by montane water voles. Because these species were preferentially consumed, their cover could have been decreased before the field work, resulting in an absence of association with lowly or highly disturbed communities. Contrary to our expectations and to findings of other studies (Questad & Foster 2007; Yoshihara *et al.* 2009), the relative cover of ruderal species was not significantly higher in highly disturbed plant communities. The fact that earth tumuli might be quickly colonized by the neighbouring vegetation (Sebastià & Puig 2008), not allowing exogenous ruderal species to colonize the study site, could explain these results.

In plant communities highly disturbed by montane water voles, the relative percentage cover of competitive species was lower, probably because these species are not able to withstand disturbances (Grime 1974; Grime 1977; Grime & Pierce 2012). *Anthriscus sylvestris* and *Geranium sylvaticum*, two competitive species, seemed to be affected by disturbances. In the study region, these species are commonly found in forest-edge communities and advanced stages of ecological succession in hay meadows (Ferrez *et al.* 2011). Disturbances are known to shift back the stage of succession (Huston 1994; Chesson & Huntly 1997), which could explain why these species presented lower relative cover in highly disturbed plant communities. It is also possible that *Anthriscus sylvestris* and *Geranium sylvaticum* were consumed by water voles, thus being less abundant in highly disturbed areas. As these two dominant forbs seemed to be strongly affected by disturbances in our study site, the relative percent cover of forbs was lower in plant communities highly disturbed by montane water voles, contrary to the results of other studies (Martinsen *et al.* 1990; Questad & Foster 2007; Yoshihara *et al.* 2009). Moreover, in our study site, the relative percent cover of grass species was greater in highly disturbed plant communities although it did not concern some species in particular, suggesting that grass species predominate in the fast recovery of vegetation (Rogers *et al.* 2001).

In grasslands, the creation of disturbances allows weaker competitors for light to survive in the community (Rajaniemi 2002), which can explain that short species such as *Veronica chamaedrys*, *Cerastium fontanum*, *Alchemilla monticola*, *Bellis perennis* and *Ajuga reptans* were associated with highly disturbed plant communities. Indeed, earth tumuli created by montane water voles may provide colonization opportunities for species less competitive for light, as it has been shown to be the case for molehills (Seifan *et al.* 2010). Moreover, the regression of competitive species probably caused by soil

disturbances and trophic interactions could also have allowed the development of short species at higher abundance. However, we were able to find these results because we were working in a productive site with a high plant canopy. It is expected that, in less productive sites with a low plant canopy, limitation of light competition by disturbances by montane water voles should be less important. *Achillea millefolium* was also associated with highly disturbed plant communities, which is not surprising considering the fact that this species is typical of intensively grazed grasslands and well adapted to soil disturbances (Sebastià & Puig 2008).

#### A.5.2. Differences in plant community diversity

In accordance with previous studies (Martinsen *et al.* 1990; Kotliar *et al.* 1999; Fahnestock & Detling 2002; Bagchi *et al.* 2006; Questad & Foster 2007), we observed that plant communities highly disturbed by montane water voles presented higher species richness. Indeed, herbivory by water voles may increase species richness by impacting dominant species (Prugh & Brashares 2012), thus allowing more species to coexist. Moreover, in accordance to the observed differences in plant community composition, this could also be explained by the fact that soil disturbances by montane water voles play an important role in enhancing species richness by providing sites with altered resource availability and reduced competition for light (Seifan *et al.* 2010). Because species less adapted to strong light competition are shorter and present different functional traits in comparison to strong competitors (Ansquer *et al.* 2009; Garnier & Navas 2012), a greater functional richness was also observed in highly disturbed communities

Interestingly, we observed no differences in Rao functional diversity and functional evenness between highly and lowly disturbed plant communities. Moreover, as revealed by the PermANOVA on community-weighted mean trait values, functional composition was not different between the two community types. These results support the idea that disturbances by montane water voles, which occurred in our study site before the field work, may not be strong enough to affect community functioning. This also highlights the strong resilience of the studied plant communities. Indeed, permanent grassland vegetation is known to recover relatively quickly from disturbances by small mammals (Quéré *et al.* 1999; Sebastià & Puig 2008). Results also showed that phylogenetic richness was greater in plant communities highly disturbed by montane water voles. However, this was likely due to the fact that phylogenetic richness is not independent from species richness (Faith 1992). At the opposite, phylogenetic evenness was lower in plant communities highly disturbed by montane water voles, suggesting that disturbances might select for disturbance tolerance traits which could be phylogenetically conserved (Dinnage 2009). Indeed, some studies have shown that disturbance increases average relatedness among species (Warwick & Clarke 1998; Verdu & Pausas 2007). Because of reduced competition, disturbed plant communities might be more strongly influenced by environmental filtering of niche traits (Dinnage 2009), allowing only closely related species to become dominant.

The limitation of light competition through the creation of gaps in the plant canopy (likely as a result of both herbivory and vegetation destruction during the burrow creation) seems to be the main process affecting plant diversity in highly disturbed plant communities. However, like it was the case for other small mammals (Fahnestock *et al.* 2003; Verdú *et al.* 2009), the seedling recruitment of species associated with highly disturbed communities could also have been improved by soil disturbances and endozoochory. It has been shown by various authors (Kalisz & Davis 1992; Huntly & Reichman 1994; Whitford & Kay 1999; Questad & Foster 2007; Mallen-Cooper *et al.* 2019) that disturbances by small mammals might increase soil nutrient input, suggesting that plants located in disturbed areas grow on

more fertile soils. However, as plant species associated with highly disturbed communities were mainly short species, it is likely that disturbances principally altered light availability in comparison to the distribution of soil resources. Moreover, changes in soil resources should have been detected by a difference in functional composition because the functional traits used in this study are linked to resource acquisition and conservation (Garnier *et al.* 2004).

## A.6. Conclusion

Our results suggest that disturbances by montane water voles may modify plant community diversity and composition in the grasslands of the French Jura Mountains. In our study site, like disturbances induced by many other fossorial small mammals, disturbances by montane water voles probably increased species richness and functional richness mainly through the reduction of light competition, allowing weaker competitors for light to occur. However, according to our set of traits, it seems that such disturbances were not strong enough to modify Rao functional diversity, functional evenness and functional composition. Nevertheless, disturbed communities were more dominated by closely related species and thus presented a lower phylogenetic evenness. Montane water voles, perceived as pests and targeted for control in the French Jura Mountains, are likely to play an important role in shaping plant community diversity in permanent grasslands. Indeed, causal effects established in other studies suggest that the results here are also causal. However, pre-disturbance differences in soil structure and in plant community composition within our study site could have influenced our results. Such differences probably influenced area selections by voles, which is thereby a potential confounding variable in our study. The observed differences in plant community diversity and composition may also be linked to the past-history of the study site. Thus, further studies aiming at understanding the role of montane water voles on the long-term functioning of grassland ecosystems have to be conducted. Longitudinal monitoring of plots over population cycles of montane water vole, recording jointly plant community, soil properties and small mammal population dynamics, should be a priority. Such monitoring would allow to disentangle the results of area selection by montane water voles from the effects of their disturbances on plant community diversity and composition. Moreover, in order to establish causal mechanisms, manipulative experiments should also be conducted.

## A.7. Acknowledgements

This research was supported by the Zone Atelier Arc Jurassien (ZAAJ) and took place in the long-term ecological research site Jurassien Arc (<http://zaaj.univ-fcomte.fr/?lang=en>). We thank Sylvain Jeannerod, owner of the study site, for granting us access to it. We thank the two anonymous reviewers who helped us improving the manuscript.

## **4. Impact des perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres sur la diversité végétale**





## A. Is stone crushing an effective way to restore overgrown dry calcareous grasslands?

Corentin Nicod <sup>a</sup>, Julien Guyonneau <sup>b</sup>, Jean-Yves Vansteelant <sup>c</sup>, François Gillet <sup>a</sup>

<sup>a</sup> *Université Bourgogne Franche Comté, UMR CNRS 6249 Chrono-Environnement, 16 route de Gray, 25030 Besançon, France*

<sup>b</sup> *Conservatoire Botanique National de Franche Comté – Observatoire Régional des Invertébrés, 7 rue Voirin, 25000 Besançon, France*

<sup>c</sup> *Parc Naturel Régional du Haut-Jura, 29 le Village, 39310 Lajoux, France*

### Keywords:

- Calcareous grassland
- Community diversity
- Disturbance
- Plant community
- Stone crushing

### Highlights:

- Plant community diversity is not different in areas disturbed by stone crushing
- Species composition is different in most areas disturbed by stone crushing
- Species of dry calcareous grasslands show lower cover in disturbed areas
- Stone crushing is not adapted to restore overgrown dry calcareous grasslands

## A.1. Abstract

In Europe, dry calcareous grasslands are species-rich habitats of important conservation interest. They are mainly secondary habitats depending on agricultural practices for their existence. Following the agriculture transformation in the second half of the 20th century, less productive sites such as dry calcareous grasslands were often less exploited or abandoned and went encroached by shrubs. Consequently, in many European regions, actions at restoring dry calcareous grasslands have recently been undertaken. In the Jura Mountains, to effectively reopen overgrown dry calcareous grasslands, the use of stone crushers has become increasingly applied.

To assess if stone crushing can be used to restore typical plant communities of dry calcareous grasslands, we compared disturbed and undisturbed vegetation plot records collected in June 2016 and June 2019 in 19 sites where light or heavy work have been applied several years ago.

Plant communities recorded in 2016 and 2019 were very similar. There was no difference in diversity metrics (taxonomic, functional and phylogenetic diversity) between control and disturbed plots after heavy work, whereas functional diversity was higher in some disturbed plots after light work than in neighboring control plots. Heavy work and sometimes light work favored ruderal and competitive species at the expense of typical stress-tolerant species of dry calcareous grasslands probably by increasing soil fertility and water availability. Effective restoration was sometimes achieved for light work but generally failed due to a rapid recolonization by species of fringes and fallows in sites where adapted management was not conducted to limit their growth after the reopening work.

Restoration work using stone crushing allowed an effective reopening of the overgrown grassland in most cases. However, a successful restoration is one where species composition is similar in the restored and the control plots after a reasonable time. As re-opening work using stone crushing (especially heavy work) had long-lasting impacts on the plant community composition, we conclude that this practice is not suited to restore a typical dry calcareous grassland habitat. Regional authorities should regulate the use of stone crushing in the Jura Mountains to prevent detrimental and irreversible impacts on soils and vegetation.

## A.2. Introduction

In Europe, dry calcareous grasslands of the class *Festuco-Brometea* Braun-Blanquet et Tüxen ex Soó 1947 (Mucina *et al.* 2016) are species-rich habitat types of important conservation interest. Indeed, they host a high plant diversity (Vitasović Ković *et al.* 2011; Pipenbahr *et al.* 2013; Reitalu *et al.* 2014) and are consequently listed in Annex 1 of the European Habitat Directive (OJEC 1992). Dry calcareous grasslands are mainly secondary vegetation, resulting from the clear-cutting of forest vegetation to gain new agricultural surfaces (Dostálek & Frantík 2008). Thus, they are anthropogenic vegetation present on sites whose natural vegetation is forest (Dengler *et al.* 2014) and are fully dependent on agricultural practices for their existence (Halada *et al.* 2011). Dry calcareous grasslands are mainly used for extensive grazing by livestock (goat, sheep, horse or cow) but can also be mowed for forage production (WallisDeVries *et al.* 2002).

In developed countries, during the second half of the 20th century, agriculture underwent significant transformation towards more intensive practices to increase biomass production (Robinson & Sutherland 2002; Young *et al.* 2007; Dallimer *et al.* 2009). Consequently, most productive sites were often intensified and less productive sites such as dry grasslands were often less exploited or abandoned (Poschlod *et al.* 2005; Polus *et al.* 2007; Dengler *et al.* 2014). Management practices such

as grazing and mowing are necessary to maintain high plant diversity in grassland habitats (Krahulec *et al.* 2001; Valkó *et al.* 2012; Gaisler *et al.* 2013) because they allow the creation of characteristic light and dispersal conditions (Neuenkamp *et al.* 2016). Indeed, when management decreases or ceases in dry grasslands, tall grass and forb species become predominant, followed by shrub species that gradually overtake these habitats through natural succession (Dostálek & Frantík 2008; Dengler *et al.* 2014), leading to a decline of plant diversity (Jacquemyn *et al.* 2011; Stevens *et al.* 2015). Consequently, in many European regions, actions aiming at restoring species-rich grassland vegetation have recently been undertaken (Öckinger *et al.* 2006). They mainly consist of the removal of trees and shrubs followed by the re-introduction of grazing animals.

In the regional natural park of the Haut-Jura (eastern France), many dry calcareous grasslands have been lost since the beginning of the 20th century. To counter this trend, farmers have initiated work to reopen lost dry grasslands habitat. However, as the low agricultural manpower is nowadays a major constraint in the French Jura Mountains and considering the fact that dry calcareous grasslands require substantial maintenance, such reopening work used heavy mechanical methods. Since the early 2000s, the use of stone crushers has become increasingly applied on grasslands to prevent the natural ecological succession more efficiently. Two work types using stone crushing have been conducted to reopen overgrown dry calcareous grasslands in the French Jura Mountains. The first type used deep stone crushing aiming at improving poor soils and allowing easy mechanization of grasslands. The purpose of this heavy work type is to reopen lost agricultural surfaces or to gain new productive areas for forage production. The second work type used superficial stone crushing on small areas, aiming at restoring typical plant communities of dry calcareous grasslands through suppression of the existing shrub vegetation. The purpose of this light work type is to favor the recolonization of typical species of dry calcareous grasslands.

Many studies have shown that mechanical soil disturbances in permanent grasslands have a negative impact on plant diversity and modify species composition, favoring ruderal (often annual) species at the expense of perennial species (Montalvo *et al.* 1993; Austrheim *et al.* 1999; Lewis *et al.* 2010; Jaunatre *et al.* 2013). However, in particular habitats such as calcareous sandy grasslands, soil disturbances are considered as potential restoration measures (Ödman *et al.* 2012) because they have a positive effect on plant diversity (Schnoor & Olsson 2010). In fact, this is the continuity in management that is of first importance to maintain a high plant diversity in grassland habitats, because this high biodiversity results of a long evolution through extensive and regular practices (Maškova *et al.* 2009). Thus, recent and unprecedented disturbances on dry calcareous grasslands of the Jura Mountains using stone crushers may have detrimental effects on plant diversity, depending on how the work is conducted. However, although these emerging practices are source of conflicts between biodiversity conservation and agricultural activities, no study was conducted to assess their effects on plant communities. At the initiative of the regional natural park of the Haut-Jura, this study aimed to test the following hypotheses:

- 1) Heavy work using stone crushing has long-term detrimental effects on plant community diversity and composition.
- 2) Light work using stone crushing has short-term detrimental effects on plant community diversity and composition but may be adapted to restore typical plant communities of dry calcareous grasslands on the long-term.

## A.3. Material and methods

### A.3.1. Study area

Our study was carried out in the regional natural park of the Haut-Jura, in the French Jura Mountains. This mountain range is composed of three structural units across an elevation gradient: first plateau (500–800 m a.s.l.), second plateau (800–950 m a.s.l.) and high range (950–1700 m a.s.l.). Climate ranges from warm temperate (Cfb) to boreal at the highest elevations (Dfb) according to Köppen-Geiger climate classification ([Kottek \*et al.\* 2006](#); [Rubel \*et al.\* 2017](#)). Predominant soils are cambisols developed on limestone with a variable superficial cover of wind loam. The main part of the regional natural park of the Haut-Jura is located on the second plateau and the high range.

### A.3.2. Site selection

19 grazed dry calcareous grassland sites were selected in the regional natural park of the Haut-Jura (figure 4.1), all of them having been subject to different reopening work. Two different work types were conducted in these sites in areas colonized by shrubs. 6 out of 19 sites were subject to heavy work conducted by farmers in the early 2000s, aiming at gaining or retrieving easily exploitable agricultural land. Consequently, after removal of shrubs by gyrogridding, deep stone crushing was applied on large areas to destroy rock outcrops and to level the soil surface. 13 out of 19 sites were subject to light work conducted by the regional natural park in 2014 or 2015. By contrast to the previous one, these actions aimed at restoring typical plant communities of dry calcareous grasslands. Superficial stone crushing was locally used on small areas where shrubs were removed to prevent a rapid recolonization by shrub species.

The 19 selected dry calcareous grasslands were grazed by different types of livestock. Grasslands disturbed by farmers (heavy work sites) were grazed by adult cows (3 out of 6) or by heifers (3 out of 6). Grasslands disturbed at the initiative of the regional natural park (light work sites) were grazed by adult cows (4 out of 13), heifers (5 out of 13), goats (2 out of 13), sheep (1 out of 13) or both sheep and goats (1 out of 13). Since floristic composition and plant community diversity are strongly influenced by livestock identity ([Sebastià \*et al.\* 2008](#); [Tóth \*et al.\* 2016](#)), mixing grasslands that are grazed by different types of animals in the same sample is a limitation of the study. However, this choice was motivated because the number of available study sites was rather low. Indeed, stone crushing on dry calcareous grasslands is an emerging practice in the French Jura mountains. It was thus not possible to gather many study sites.

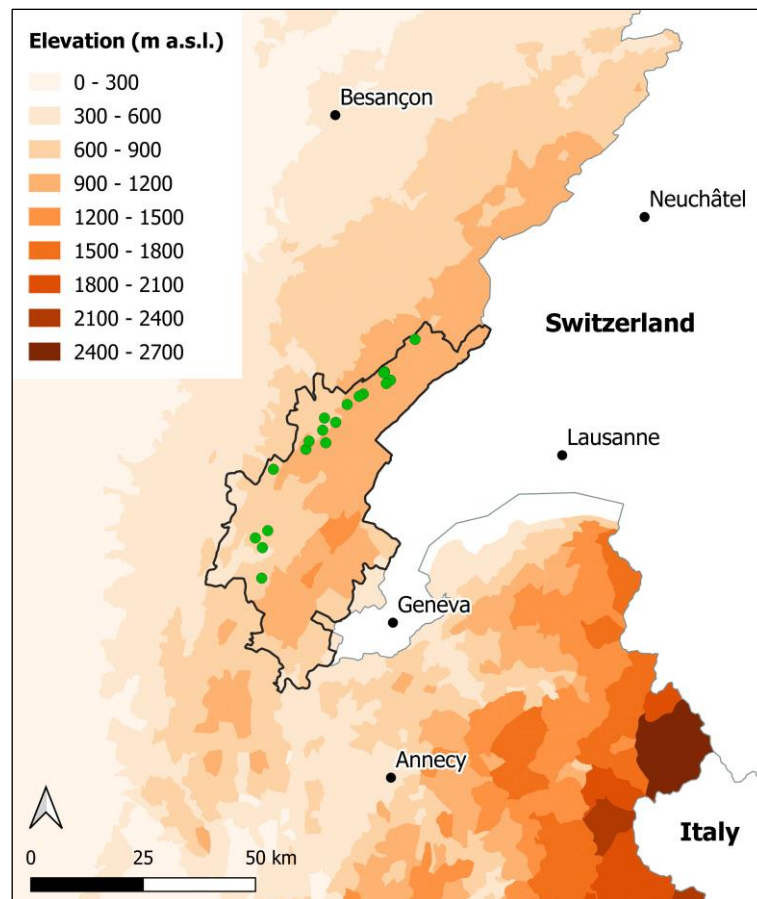


Figure 4.1: Location of the 19 selected dry calcareous grasslands (green circles). The black line represent the perimeter of the regional natural park of the Haut-Jura.

### A.3.3. Vegetation sampling

No survey was conducted before the reopening work in the 19 selected grasslands. Thus, the vegetation was monitored in two square plots of 30 m<sup>2</sup> in each grassland. One plot was located in the center of the area disturbed by stone crushing. The other plot, considered as control plot, was located in a neighboring undisturbed area, presenting a typical vegetation of dry calcareous grassland. Since plant communities were not expected to recover immediately after disturbance because they need to re-colonize from the seed bank and surrounding areas (Mortimer *et al.* 1998), the vegetation was sampled in late June 2016 and in late June 2019. Thereby, vegetation sampling was conducted 1 or 2 and 4 or 5 years after disturbance in light work sites and more than 10 years after disturbances in heavy work sites. Vegetation sampling in late June 2016 and in late June 2019 were conducted by two different authors.

In each plot, all observed vascular plant species (282 in total) were identified and their cover was estimated visually using the seven degrees of the Braun-Blanquet scale (r, +, 1, 2, 3, 4, 5). These codes were converted into absolute percentage cover (van der Maarel 1979) and then adjusted to relative percentage cover by summing to 100% for each plot. We considered relative percentage cover because its estimation is more reliable than the one of absolute cover which often greatly exceeds the total vegetation cover because of the many overlaying species. Based on these calculated values, we computed different diversity metrics

#### A.3.4. Diversity metrics

Taxonomic, functional and phylogenetic facets of community diversity have been acknowledged to be complementary aspects of community structure, because they respond differently to environmental changes and are not always positively correlated (Devictor *et al.* 2010; Cadotte *et al.* 2013; Pavoine *et al.* 2013; Perronne *et al.* 2014). Thus, we computed taxonomic, functional and phylogenetic diversity metrics under R v 3.6.2 (<http://www.R-project.org>).

We measured taxonomic diversity through inverse Simpson index ( $N2$ ), using the `diversity()` function from the `vegan` package (Oksanen *et al.* 2018). We measured functional and phylogenetic diversity based on the Rao quadratic entropy with Jost correction, using the `Rao()` function from de Bello *et al.* (2010). As it corresponds to a generalization of the inverse Simpson index (Jost 2007; de Bello *et al.* 2010), it allows for direct comparison of the taxonomic, functional and phylogenetic facets of community diversity. We also added species richness ( $N0$ ) and Pielou evenness ( $J1$ ) according to Jost (2010) to the diversity metrics.

To compute functional diversity, we selected three functional traits: maximum plant height (MH) specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC). These traits were chosen because they are commonly used in functional ecology of grasslands (Louault *et al.* 2005; Ansquer *et al.* 2009; Garnier & Navas 2012; Lososová *et al.* 2016; Mauchamp *et al.* 2016). Maximum plant height (MH) is a morphological trait determining plant competitive ability (Tilman 1988; Westoby *et al.* 2002). LDMC is linked to resource conservation and SLA to resource acquisition (Garnier *et al.* 2004). We extracted these functional traits from LEDA Traitbase (Kleyer *et al.* 2008). Multi-trait Rao quadratic diversity ( $RaoFD$ ) was computed from a standardized Euclidean distance matrix using the three selected functional traits, weighted by the relative cover of individual plant species. Species with missing trait values were excluded from the calculations (38 species out of 282). Thereby, functional diversity was computed with less than 100% of the sum of relative percentage cover (between 70% and 80% for 6 plots in 2016 and 9 plots in 2019, between 80% and 90% for 20 plots in 2016 and 12 plots in 2019, between 90% and 100% for 12 plots in 2016 and 17 plots in 2019).

To compute phylogenetic diversity, we constructed a phylogenetic tree composed of the 282 vascular plant species identified during the field work. To build this phylogenetic tree, we applied the method used in previous studies in the French Jura Mountains (Perronne *et al.* 2014, Mauchamp *et al.* 2014, Gillet *et al.* 2016, Mauchamp *et al.* 2016; Nicod *et al.* 2019). We obtained the sequences of two genes encoding chloroplast proteins (*rbcL* and *matK*) using the GenBank database (Benson *et al.* 2006). Their complementarity allows a good resolution of the tree for the recorded species (Hilu *et al.* 2003). Species not yet sequenced for the selected genes were replaced by their closest available relative (46 species out of 282), according to the APG III classification (APG 2009). All sequences were first aligned using ClustalX 2.1 software (Larkin *et al.* 2007) and then adjusted manually for both genes. Following the Bayesian Monte Carlo Markov Chain (MCMC) approach under BEAST 1.8.4 software (Drummond & Rambaut 2007), we performed a combined analysis of these two gene datasets. We used MrModeltest2 software (v. 2.0, Evolutionary Biology Center, Uppsala University, SE) to choose the model of nucleotides substitution that best fits the data according to Akaike's information criterion. The retained model was the general time reversible model (GTR), with among-site substitution rate heterogeneity described by a gamma distribution (Yang 1994). To calibrate the rates of molecular evolution of each lineage for angiosperms clades (Bell *et al.* 2005), several family relationships were constrained in BEAST following the APG III phylogeny (APG 2009). We used an uncorrelated relaxed molecular clock that takes into account evolutionary heterogeneity between lineages for branch length

calculation (Drummond *et al.* 2006). The ultrametric tree topology was saved in a newick format. To compute phylogenetic diversity (*RaoPD*), we used Rao quadratic entropy, weighted by the ultrametric distances of the phylogenetic tree.

### A.3.5. Functional and ecological descriptors of plant communities

To compare the floristic composition of disturbed and control plots, we considered sociological-ecological groups (SEGs) of plant species (van der Maarel 1993). These groups are made of diagnostic species for specific habitats according to the regional phytosociological classification: oligotrophic grasslands (*lawn*), productive pastures (*pasture*), productive hayfields (*hayfield*), oligotrophic fringes (*fringe*) and eutrophic fallows (*fallow*). The relative percentage cover of each SEG was calculated in each plot by summing the relative percentage cover of the corresponding species. The functional composition was described through the CSR strategies (Grime 1974; Grime 1977), recently calibrated using a global method based on functional traits (Pierce *et al.* 2017). We used the values given by Pierce *et al.* (2017) to compute community-weighted means of CSR strategies to compare the relative percentage cover of competitive (*straC*), stress-tolerant (*straS*), and ruderal (*straR*) strategies. Because floristic composition gives useful indication on ecological conditions, we considered the ecological indicator values (EIVs) given by Landolt *et al.* (2010). They include values related to soil (moisture *F*, pH *R*, nutrient *N*, humus content *H*) and climate (light *L*, temperature *T*) conditions. We computed mean ecological indicator values at the community level giving twice more weight to species with narrow requirements thanks to niche-width indication available in Landolt *et al.* (2010).

### A.3.6. Statistical analyses

To address the question of the utility of stone crushing for the restoration of typical dry calcareous grassland plant communities, we applied a redundancy analysis (RDA) to the Hellinger-transformed species cover matrix of the vegetation plots (Borcard *et al.* 2018) constrained by the livestock identity (*Heifer*, *Cow* or *Sheep goat*), the type of work (*Control*, *Light work* or *Heavy work*) and a variable *Recent*. To account for potential differences in vegetation composition according to the time elapsed after disturbance, we calculated the variable *Recent* using the following formula:

$$Recent = \frac{D}{Y_v - Y_w}$$

*D* represents the disturbance activity. It is equal to 1 for plots located in disturbed areas and 0 for plots located in undisturbed ones. *Y<sub>v</sub>* corresponds to the year of the vegetation sampling (2016 or 2019) and *Y<sub>w</sub>* to the year of the stone crushing (2014 or 2015 for light work and 2006 for heavy work). We do not know at which year stone crushing was realized in heavy work sites. We only know that it was conducted by farmers in the early 2000s and that at least 10 years separate the disturbance from the field work conducted in 2016. Thus, 2006 was arbitrarily retained as the *Y<sub>w</sub>* value for heavy work sites.

We then applied a second RDA to the response matrix of all standardized diversity metrics, CSR strategies, SEGs and EIVs (Borcard *et al.* 2018) constrained by the type of livestock, the type of work and the *Recent* variable.

Both RDAs were computed using the *rda()* function from the *vegan* package (Oksanen *et al.* 2018), setting 1000 permutations that were constrained within sites. Data collected in 2016 and 2019 were grouped for the analyses.



Finally, we tested for differences in cover of species of oligotrophic grasslands (*lawn*), targeted for conservation purpose, between control and disturbed communities. To do so, we used Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests. The tests were realized for the data of 2016 and 2019 separately and for light work sites and heavy work sites separately.

All statistical analyses were performed under R v 3.6.2 (<http://www.R-project.org>).

#### A.4. Results

The RDA applied to the Hellinger-transformed species cover matrix of the vegetation plots constrained by the type of livestock, the type of work and the *Recent* variable was significant ( $P < 0.001$ ) and explained 25.98% of the variance of the response data set. The three first axes were significant and concentrated respectively 11.18%, 9.27% and 2.91% of the variance. Only the type of livestock ( $P < 0.001$ ) and the type of work ( $P < 0.001$ ) significantly constrained the variables of the response data set and explained respectively 10.51% and 14.18% of the total variance. The *Recent* variable did not significantly constrain the variables of the response data set ( $P = 0.190$ ) and explained 1.29% of the total variance.

The RDA triplot (figure 4.2) suggests that grazing by cows or heifers had similar impact on plant community composition in our study sites. However, plant communities grazed by sheep or goats were very different from plant communities grazed by adult cows or heifers. They were dominated by typical species of dry calcareous grasslands such as *Teucrium chamaedrys*, *Brachypodium rupestre* and *Festuca marginata*. Control plant communities were scattered in the projection of the two first RDA axes because they were grazed by different types of livestock. However, they were dominated by typical species of dry calcareous grasslands (*Festuca laevigata*, *Koeleria pyramidata*, *Thymus pulegoides*, *Bromopsis erecta*, *Teucrium chamaedrys*, etc.). Plant communities disturbed by light work were also scattered in the projection. In sites grazed by sheep or goats, these communities were close to control plant communities. In sites grazed by cows or heifers, they were distinct to most of the control plant communities. Moreover, some of the plant communities disturbed by light work were closely related to plant communities disturbed by heavy work. These communities were dominated by species of eutrophic grasslands such as *Lolium perenne* and *Schedonorus pratensis*.

The RDA applied to the response matrix of all standardized diversity metrics, CSR strategies, SEGs and EIVs constrained by the type of livestock, the type of work and the “Recent” variable was significant ( $P < 0.001$ ) and explained 35.95% of the variance of the response data set. The two first axes were significant and concentrated respectively 24.88% and 8.30% of the variance. Only the type of livestock ( $P < 0.001$ ) and the type of work ( $P < 0.001$ ) significantly constrained the variables of the response data set and explained respectively 16.69% and 17.94% of the total variance. The *Recent* variable did not significantly constrain the variables of the response data set ( $P = 0.229$ ) and explained 1.32% of the total variance.

The RDA triplot (figure 4.3) suggests that plant communities grazed by sheep or goats were located on sites with higher soil pH (*R*) and temperature (*T*). Moreover, these communities were dominated by stress-tolerant species (*straS*). Plant communities grazed by adult cows or heifers showed various site condition and community diversity. However, these two types of grazing were not different in constraining the response metrics. Control plant communities showed higher light requirement (*L*) and were dominated by species of oligotrophic grasslands (*lawn*). In contrast, plant communities disturbed by heavy work showed higher moisture (*F*) and nutrient (*N*) requirement. They were dominated by species of productive pastures (pasture) and productive hay meadows (*hayfield*), mainly with ruderal

(*straR*) and competitive (*straC*) strategies. Taxonomic diversity metrics (*N0*, *N2* and *J1*) as well as Rao phylogenetic diversity (*RaoPD*) were higher in both control and disturbed (by heavy work) communities. Plant communities disturbed by light work were sometimes related to control plant communities (in sites grazed by sheep or goats) and sometimes to plant communities disturbed by heavy work. In addition, some of the plant communities disturbed by light work were opposed to control plant communities and were dominated by species of fringes (*fringe*), fallows (*fallow*) and showed higher Rao functional diversity (*RaoFD*).

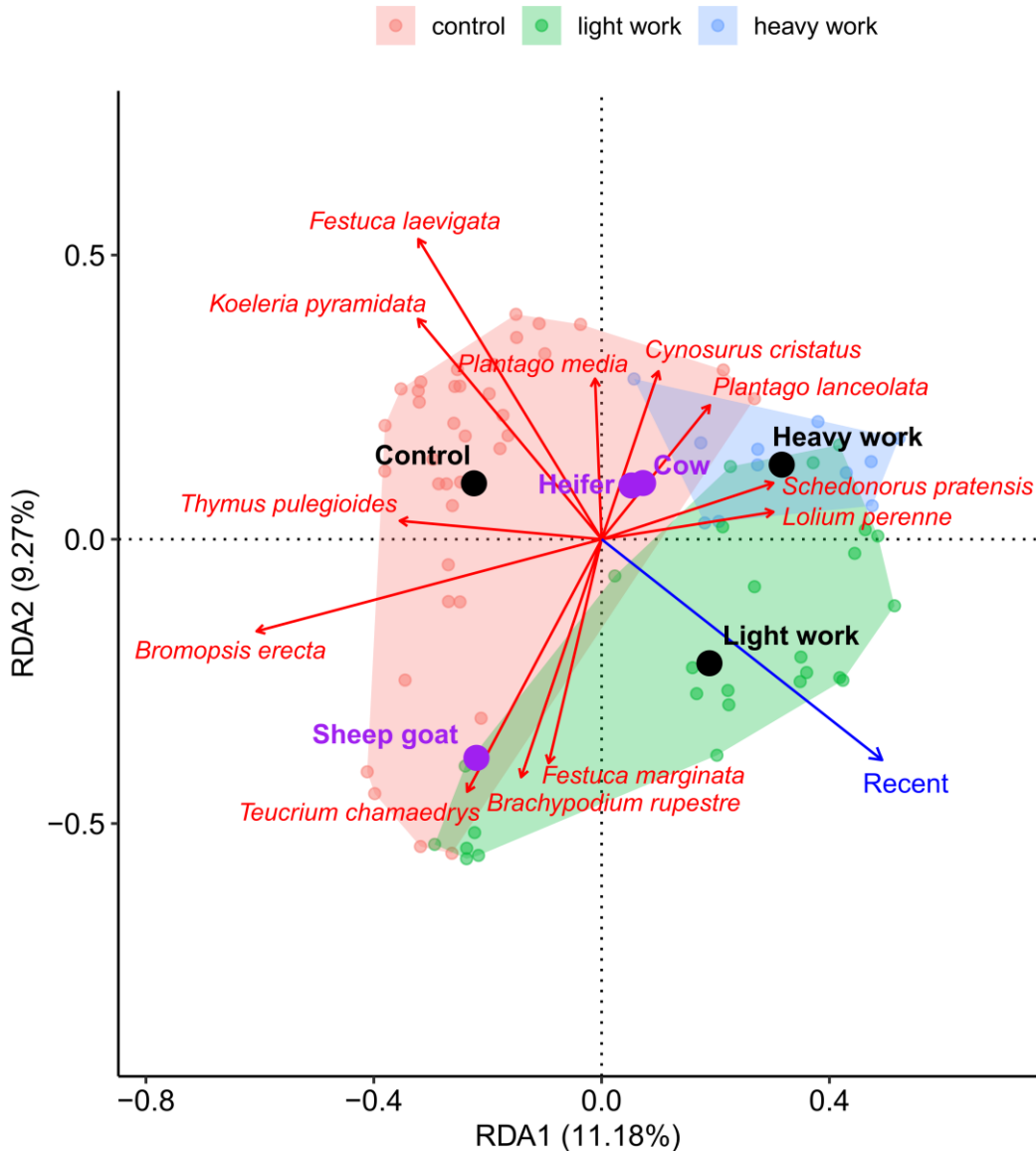


Figure 4.2: Redundancy analysis performed on the Hellinger-transformed species cover matrix constrained by the type of livestock (Heifer, Cow and Sheep goat), the type of work (Control, Light work and Heavy work) and the variable Recent. Sites are displayed in red for control sites, in green for light work sites and in blue for heavy work sites. Site groups are delimited by convex hulls. Only the 12 species with the highest squared scores are displayed in the triplot of the two first RDA axes.

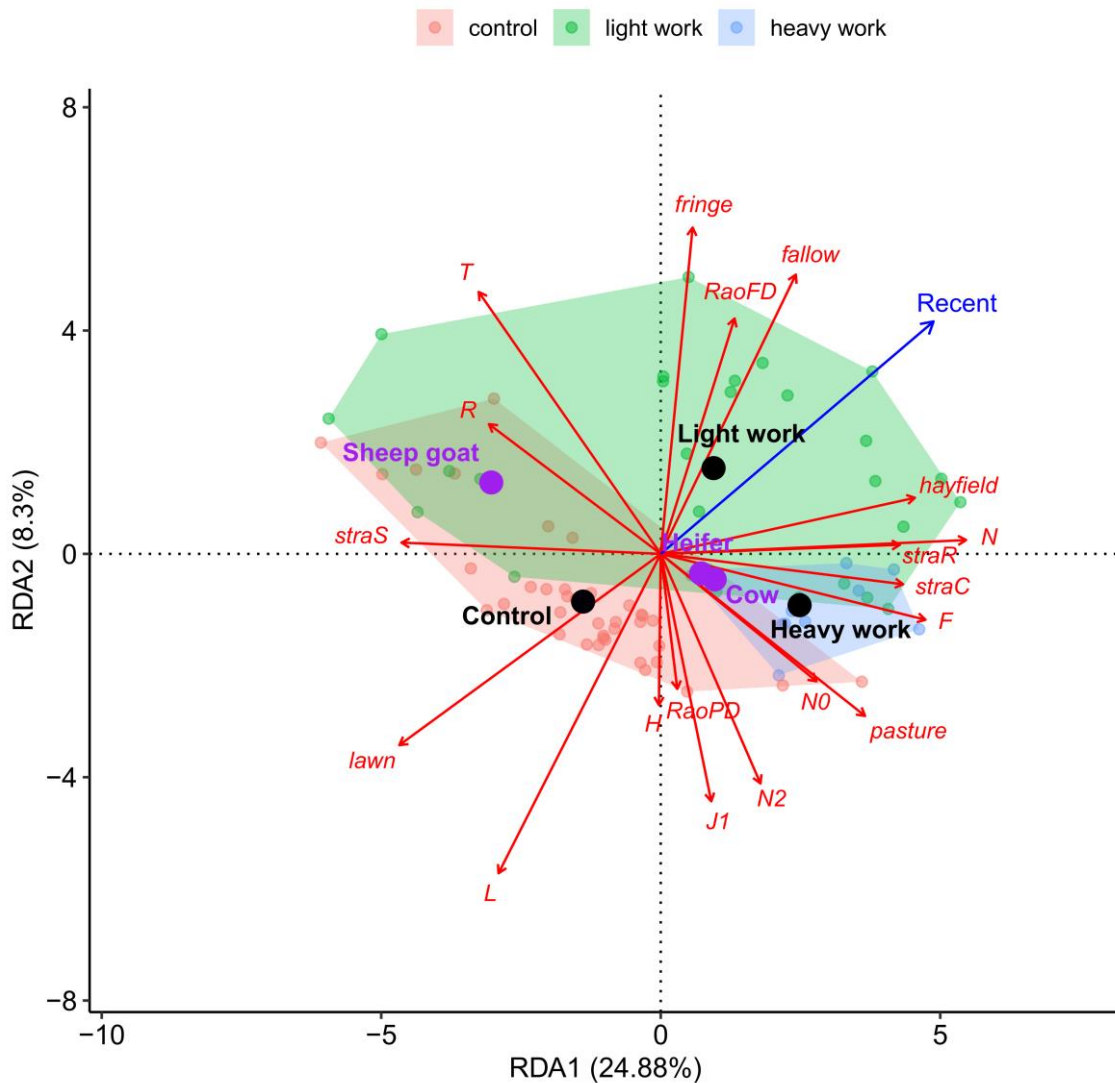


Figure 4.3: Redundancy analysis performed on the response matrix of all standardized diversity metrics ( $N_0$ ,  $N_2$ ,  $J_1$ ,  $RaoFD$ ,  $RaoPD$ ), CSR strategies ( $straC$ ,  $straS$ ,  $straR$ ), sociological-ecological groups (*lawn*, *pasture*, *hayfield*, *fringe*, *fallow*) and ecological indicator values (moisture  $F$ , pH  $R$ , nutrient  $N$ , humus content  $H$ , light  $L$ , temperature  $T$ ), constrained by the type of livestock (*Heifer*, *Cow* and *Sheep goat*), the type of work (*Control*, *Light work* and *Heavy work*) and the variable *Recent*. Sites are displayed in red for control areas, in green for light work sites and in blue for heavy work sites. Site groups are delimited by convex hulls.

Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests revealed significant differences in relative cover of species of oligotrophic grasslands (*lawn*) between undisturbed and disturbed communities (figure 4.4). Results were similar between light work and heavy work sites as well as between 2016 and 2019. The relative cover of species of oligotrophic grasslands was higher in undisturbed communities in comparison to disturbed communities.

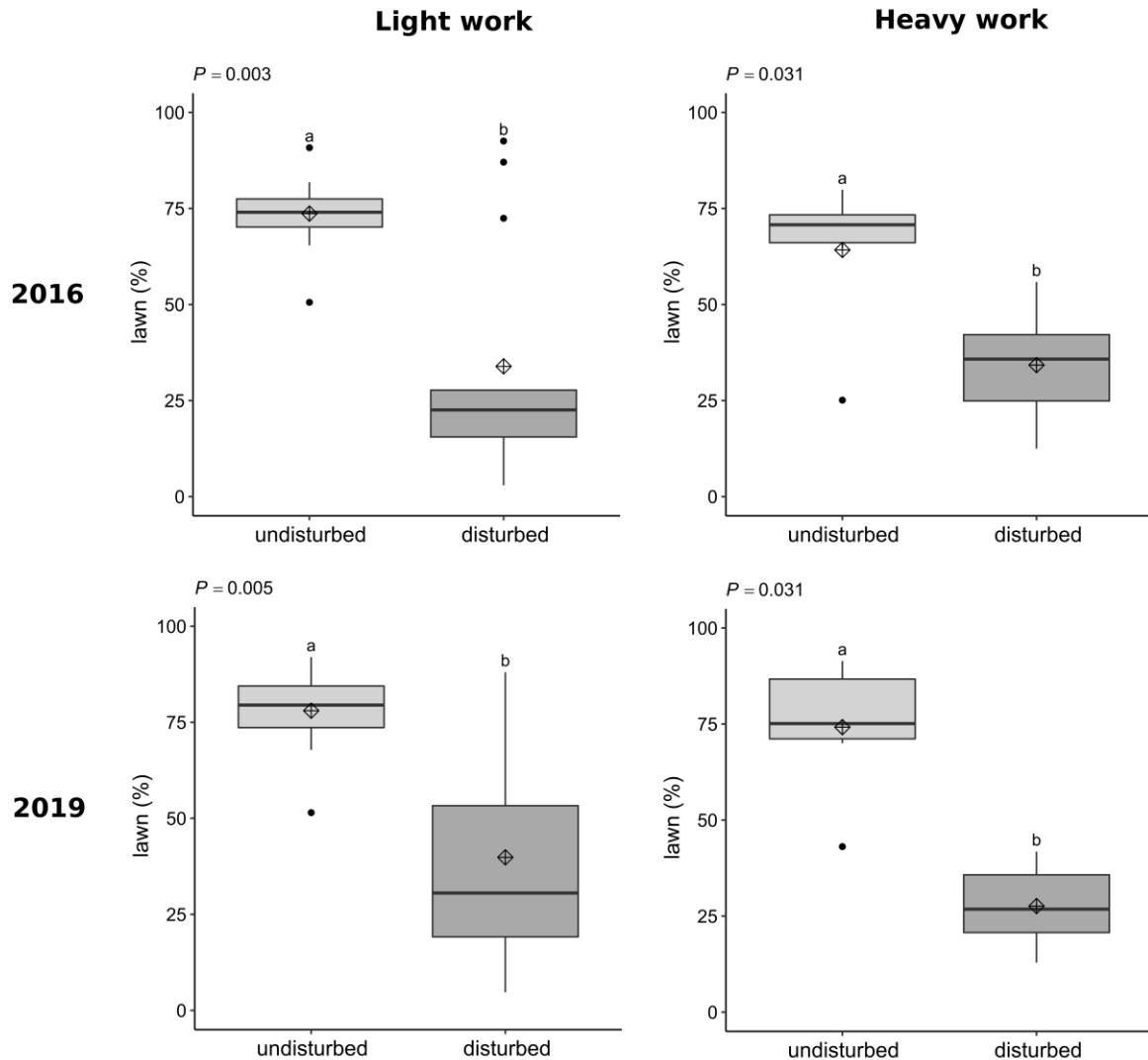


Figure 4.4: Comparison of the relative percentage cover of species of oligotrophic grasslands (lawn species) between undisturbed and disturbed communities. Comparisons were realized separately for each sampling year (2016 and 2019) and for each type of work (light and heavy work). The values in the upper left corner of each graph represent P-values after Wilcoxon-Mann-Whitney paired tests.

## A.5. Discussion

Our results revealed that plant communities grazed by sheep or goats were different from plant communities grazed by adult cows or heifers and were dominated by different species of dry calcareous grasslands. This was expected regarding the fact that floristic composition and plant community diversity are strongly influenced by livestock identity (Sebastià *et al.* 2008; Tóth *et al.* 2016). Moreover, those communities showed higher pH and temperature requirements, indicating that they grew on more basic soils and in more warm conditions.

Our results showed important differences between typical plant communities of dry calcareous grasslands (controls) and those disturbed by stone crushing. The ecological indicator values revealed that plant communities disturbed by heavy work had higher soil moisture and soil nutrient requirement. Contrary to these results, Mårtensson & Olsson (2012) reported a reduction of the soil water content after soil disturbance. Moreover, Chow *et al.* (1992) highlighted that stone crushing deteriorates soil

structure, increasing runoff during rainfall events. However, [Schnoor \*et al.\* \(2015\)](#) showed that the plant community response is partially due to an increase in water availability after soil disturbance. Thus, although stone crushing has a negative effect on the soil structure, it may allow colonization of plants with higher moisture requirements. Indeed, the crushing of the bedrock could increase the maximum rooting depth and allow the colonization of plants with higher moisture requirements.

Nitrogen availability in the soil increases after disturbances ([Mårtensson & Olsson 2012](#); [Schnoor \*et al.\* 2015](#)), due to a stimulation of the mineralization of the soil organic matter. It is likely that such increase in nitrogen availability led to the development of species with higher nitrogen requirements, explaining why species of eutrophic hayfields and eutrophic pastures presented a higher cover in plant communities disturbed by heavy work. Stress-tolerant species presented a lower cover in these disturbed communities because they are not able to withstand disturbance ([Grime 1974](#); [Grime 1977](#); [Grime & Pierce 2012](#)) and because they are adapted to less fertile conditions ([Marini \*et al.\* 2007](#)). At the opposite, ruderal species are favoured by disturbances and thus presented a higher cover in these disturbed communities. Although competitive species do not tolerate disturbances, the increase in soil nitrogen availability probably favoured the development of these species ([Marini \*et al.\* 2007](#); [Mauchamp \*et al.\* 2016](#)), explaining why their cover was higher in disturbed areas. Although disturbances using stone crushing strongly modified plant community composition, we observed few differences in taxonomic and phylogenetic diversity metrics between control and plant communities disturbed by heavy work. This suggests that stone crushing had no detrimental effects on plant community diversity in our study sites.

In areas disturbed by light work, plant communities were sometimes similar to the plant communities disturbed by heavy work. Indeed, even if the stone crushing was conducted to restore a typical dry calcareous grassland habitat, it had probably strongly impacted the shallow soils of these habitats. Thereby, light work could have had a similar local effect on plant communities than heavy work in some sites. The restoration of a typical dry calcareous grasslands was achieved only in three sites, located in the south of the French Jura Mountains and grazed by sheep or goats. These results were not surprising, as goat grazing is known to be particularly efficient to limit the cover of shrub species and to allow the development of typical species of dry calcareous grasslands ([Dostálek & Frantík, 2008](#)). However, it is also probable that plant communities grazed by sheep or goats recovered quickly after stone crushing because of specific site conditions favoring typical species of dry calcareous grasslands. In the other sites grazed by bovines, plant communities were dominated by species of fringes and fallows, suggesting that bovines of the studied grasslands did not consume the non-palatable vegetation and that natural succession was overtaking the recently reopened habitats ([Dostálek & Frantík 2008](#); [Dengler \*et al.\* 2014](#)). Consequently, the plant communities showed lower light requirement. Floristic heterogeneity may increase after abandonment ([Peco \*et al.\* 2006](#)). Thus, the vegetation was constituted of many species with different functional traits, explaining why functional diversity was greater. Indeed, release or abandonment of grassland management can have positive effects on biodiversity through the enrichment in fringes and woody species through progressive succession ([Vassilev \*et al.\* 2011](#)). The development of species of fringes and fallows in these communities could also have been favored by the fact that these communities were more encroached before the stone crushing.

Our results support the idea that light work using stone crushing is not adapted to restore typical plant communities of dry calcareous grasslands. Indeed, light work may have the same effects than heavy work on plant communities, probably depending on how they are conducted. Moreover, it is important

to be cautious about the use of repeated disturbance on dry calcareous grasslands to struggle against the natural encroachment as it will result in further deterioration of habitat condition (Hirst *et al.* 2005).

According to our results, differences in the time elapsed since the disturbance by stone crushing did not significantly affect plant community diversity and composition. This indicated that plant communities sampled in 2016 were similar to plant communities sampled in 2019 in disturbed areas. These results were not surprising considering heavy work sites because deep stone crushing strongly impacted soil conditions. Thus, our results support the idea that this type of work have long-term detrimental effects on plant community composition. Indeed, it has been shown that effective restoration of dry calcareous grasslands can take at least 50 years after the last disturbance event (Hirst *et al.* 2005) because it is very long for the soil to regain pre-disturbance low concentrations of available nitrogen (Hirst *et al.* 2005). Moreover, intense soil disturbance reduces seed abundance in the soil layer (Luzuriaga *et al.* 2005). Consequently, it increases the time needed to reach an effective restoration which closely depends on the seed bank (Auffret & Cousins 2011). Our results support the same interpretation for plant communities disturbed by light work that were close to plant communities disturbed by heavy work. However, in plant communities disturbed by light work where species of fringes and fallows showed higher cover, the vegetation will probably evolve more rapidly because of the lack of adapted practices to limit natural succession.

A successful restoration is one where species composition is similar of that of a control site. Thus, although taxonomic, functional and phylogenetic diversities were not lower in disturbed communities, restoration was not achieved in most of our study sites after stone crushing. Indeed, control plots were dominated by typical species of dry calcareous grasslands whereas the majority of plant communities disturbed by stone crushing were dominated by species of eutrophic grasslands or eutrophic fallows. One of the main difficulties to restore a typical vegetation in a grassland habitat using disturbance is the fact that the community response is partially due to an increase in nitrogen availability. Thus, additional treatments aiming at reducing nutrient availability are needed to restore a typical vegetation (Schnoor *et al.* 2015). It is recognized that the success of grassland restoration is often assessed by studying the plant community and should take into consideration other taxa (Öckinger *et al.* 2006). However, our results support the idea that stone crushing is not adapted to restore typical plant communities of dry calcareous grasslands.

## A.6. Conclusion

This study provides new information about the use of stone crushing to reopen encroached dry calcareous grasslands habitats. Although it allowed an effective reopening in most cases, such type of work completely transformed the plant community composition, favoring eutrophic species at the expense of typical oligotrophic species of dry calcareous grasslands. Some work aiming at limiting the impact on the soils in order to restore a typical plant community failed due to a rapid colonization by species of fringes and fallows. Adapted management such as sheep or goat grazing should be implemented after the conduction of reopening work to limit the rapid colonization by such species. Our study revealed that stone crushing is not suited to restore a typical dry calcareous grasslands habitat. Regional authorities should regulate the use of stone crushing in the French Jura Mountains in order to control this practice and prevent detrimental effects on plant composition in dry calcareous grasslands.

## A.7. Acknowledgements

This research was supported by the Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) of Franche-Comté, the Franche-Comté region and the Rhône Alpes region. This research took place in the long-term ecological research site Jurassian Arc (<http://zaaj.univ-fcomte.fr/?lang=en>).

## **5. Utilisation des espèces diagnostiques pour évaluer la diversité végétale et l'intensité des modes de gestion dans les prairies pâturées**





## A. Towards the assessment of biodiversity and management practices in mountain pastures using diagnostic species?

Corentin Nicod <sup>a</sup>, Bérangère Leys <sup>a</sup>, Yorick Ferrez <sup>b</sup>, Vincent Manneville <sup>c</sup>, Arnaud Mouly <sup>a</sup>, Brendan Greffier <sup>b</sup>, Christophe Hennequin <sup>b</sup>, Yvette Bouton <sup>d</sup>, Nicolas Chemidlin Prévost-Bourré <sup>e</sup>, François Gillet <sup>a</sup>

<sup>a</sup> *Université Bourgogne Franche-Comté, UMR CNRS 6249 Chrono-Environnement, 16 route de Gray, 25030 Besançon, France*

<sup>b</sup> *Conservatoire Botanique National de Franche Comté – Observatoire Régional des Invertébrés, 7 rue Voirin, 25000 Besançon, France*

<sup>c</sup> *Institut de l'Élevage, 9 allée Pierre de Fermat, 63170 Aubière, France*

<sup>d</sup> *Comité Interprofessionnel de Gestion du Comté, Unité R&D, Bât. INRA-URTAL 30 route de Versailles, 39800 Poligny, France*

<sup>e</sup> *Université Bourgogne Franche-Comté, INRA, AgroSup Dijon, UMR 1347 Agroécologie, 17 rue de Sully, 21000 Dijon, France*

### Keywords:

- Biodiversity assessment
- Diagnostic species
- Grassland
- Management
- Mountain pasture

### Highlights:

- Diagnostic species can be used as biodiversity and management practices indicators.
- Diagnostic species are more reliable than other grassland species to assess biodiversity.
- The monitoring of biodiversity in mesic temperate pastures can use diagnostic species.

## A.1. Abstract

Diversity of plant communities in semi-natural grasslands is strongly dependent on management practices. To characterize community diversity and agricultural practices, we need easy-to-use indicators. The diagnostic species are used to characterize and differentiate vegetation types, but are they useful to assess the various facets of community diversity and the agricultural practices applied to managed grasslands?

Based on the fidelity analysis of 311 phytosociological relevés, considered as references for mesic grassland classification in the Franche-Comte region (eastern France), we identified eight diagnostic species of mesic pastures (*Cynosurion cristati*). We then compared the number of diagnostic species observed in 45 mountain pastures with taxonomic, phylogenetic and multi-trait functional diversity indices, as well as with agronomic variables describing stocking rate and fertilization. To account for the role of diagnostic species identity, we compared Spearman rank correlations obtained for these diagnostic species with correlations calculated for 1000 random samples of eight species from the regional species pool of mesic grasslands.

The number of diagnostic species in the grassland plot was significantly positively correlated with most taxonomic, phylogenetic and functional diversity metrics. However, only the positive correlations with Simpson taxonomic diversity and Rao functional diversity were significantly different from those obtained from random samples. Moreover, the number of diagnostic species was significantly negatively correlated with stocking rate and fertilization intensity, although only correlations with industrial fertilizer input were significantly different from results obtained from random samples.

These results show that the number of diagnostic species observed in a pasture may be a good indicator of a high taxonomic and functional diversity and of a low fertilization. Thereby, a special attention should be given to diagnostic species to assess the status of grassland biodiversity, including functional aspects.

## A.2. Introduction

Oligotrophic to mesotrophic semi-natural grasslands with a long history of management through grazing or mowing are among the most species-rich ecosystems in the world and display very high small-scale plant species richness (Cousins & Eriksson 2002; Wilson *et al.* 2012). Their high biodiversity, resulting from a long evolution through extensive management (Mašková *et al.* 2009; Schermer *et al.* 2016), provides high levels of many provisioning ecosystem services (Mauchamp *et al.* 2013; Schirpke *et al.* 2017) and support their stability. It is recognized that plant diversity reduces inter-annual variability of biomass production (Hector *et al.* 2010; Cadotte *et al.* 2012), species richness improves resistance of grassland productivity to climatic extreme events (Isbell *et al.* 2015), and the presence of subordinate species increases the adaptability of the grassland ecosystem to climatic hazard (Mariotte *et al.* 2013). Beyond conservation concerns, maintaining or enhancing grassland biodiversity is therefore of first interest to promote resilience and maintain ecosystem functions in a context of global change (Craine *et al.* 2011; Oliver *et al.* 2015). However, temperate grasslands are among the most endangered ecosystems by land-use changes (Hoekstra *et al.* 2005), which are considered as one of the primary drivers of biodiversity loss (Foley *et al.* 2005; Flynn *et al.* 2009).

In Europe, significant changes in grassland management occurred in the last decades, aiming at improving grassland productivity (Wesche *et al.* 2012). Two main opposite tendencies affect grassland

vegetation (Plantureux *et al.* 2005; Buttler *et al.* 2009): less productive parcels that are located far away from the farms and not easily accessible are progressively neglected and tend to be afforested; most productive parcels, with an easy access for machines, are intensified, often with an associating increase in defoliation and nutrient inputs (Gaujour *et al.* 2012). In relation to changes in grassland management, recent studies recorded a decrease in plant diversity and a shift in species composition over the last decades in different grassland types across European regions. In central Europe, an important decrease of species richness and functional diversity was observed in resampled plots compared to historical ones (Wesche *et al.* 2012). In the French Jura Mountains, resampled plots showed a lower phylogenetic and functional diversity and became dominated by nitrogen-demanding competitive grasses (Gillet *et al.* 2016). Similar studies in Scottish grasslands highlighted a loss of functional richness (Pakeman *et al.* 2017) and taxonomic diversity, associated with an increased cover of nitrogen-demanding species (Mitchell *et al.* 2017). Research in the Swiss Alps indicated a recent homogenization of plant diversity at a regional scale (Homburger & Hofer 2012).

In response to the current loss of biodiversity in Europe, the Habitat Directive was adopted by the European Union to protect the most seriously threatened habitats and to ensure their resilience to global changes (OJEC 1992; Gaston *et al.* 2008; Louette *et al.* 2015). Each EU member state is required by the Habitat Directive to ensure the favorable conservation status of natural habitats belonging to the Natura 2000 network through conservation measures (Ostermann 1998). However, the Habitat Directive does not give a precise definition of the conservation status, nor indicators to evaluate it (Kovač *et al.* 2016). Consequently, although the concept of favorable conservation status is still subject to intense discussion and research (Velázquez *et al.* 2010; Louette *et al.* 2015), recent research was conducted to identify cost-effective indicators to evaluate it, but mainly for forest habitats (Cantarello & Newton 2008; Hernando *et al.* 2010; Kovač *et al.* 2016).

In this context, we stress the need to determine easy-to-use indicators in the field, allowing the monitoring of plant diversity and agricultural practices in mountain pastures. Specifically, the large traditionally pastoral region of the French Jura Mountains, devoted to dairy farming and the production of protected designation of origin (PDO) cheese, was subject to a decline in grassland biodiversity over the past decades due to management intensification (Gillet *et al.* 2016). Thus, the PDO cheese sector requires indicators to monitor the trends of biodiversity and management practices in agricultural grasslands to be able to prevent further decline in grassland biodiversity. Indeed, in addition to the provision and the maintenance of high levels of many ecosystem services, high grassland biodiversity is one of the key components of the “terroir”, the basis of the specificity of PDO products. In this study, we investigated the use of diagnostic species as indicators of biodiversity and management practices for pastures grazed by dairy cows in the French Jura Mountains. As it is generally possible to detect diagnostic species by non-destructive and inexpensive means, it could be possible to use them to assess the conservation status of a local grassland habitat under the Habitat Directive, provided they are good indicators of biodiversity and management practices of this habitat.

Diagnostic species can be defined as species that show a preference for a given habitat or biotic community type (De Cáceres *et al.* 2008). Thus, they are commonly used in field survey for the identification of community types. It is acknowledged that diagnostic species are taxa that indicate habitat conditions where they are found because they are particularly responsive to habitat modifications (Chiarucci *et al.* 2008; Santoro *et al.* 2012). In pastures, the intensification of management practices leads to a decrease of taxonomic, functional and phylogenetic diversity (Carmona *et al.* 2012; Mauchamp *et al.* 2014; Dainese *et al.* 2015). As the condition of the habitat is a limiting factor controlling the population of specialist species (Evans & Arvela 2011), diagnostic

species are supposed to be among the first species to disappear in response to the intensification of management practices. Thus, it may be possible to use diagnostic species to assess the trends of biodiversity and management practices in pastures. Indeed, the disappearance of diagnostic species should indicate a change in management practices towards an intensification in association with a decrease in plant diversity. Based on the hypothesis that species restricted to one or a few habitats are potentially better indicators of environmental change than generalist species (De Cáceres & Legendre 2009), we addressed the following questions:

- 1) Are diagnostic species good indicators of biodiversity and management practices of the vegetation type they characterize?
- 2) Are diagnostic species better indicators of biodiversity and management practices than other grassland species?

### A.3. Material and methods

#### A.3.1. Study area and vegetation sampling

Our study was carried out in the French Jura Mountains. This mountain range is composed of three main structural units across an elevation gradient: first plateau (500–800m a.s.l.), second plateau (800–950m a.s.l.) and high range (950–1700m a.s.l.). Climate is suboceanic (fully humid, warm summer), ranging from warm temperate (Cfb) to boreal (Dfb, at the highest elevations) according to Köppen-Geiger climate classification (Kottek *et al.* 2006; Rubel *et al.* 2017). Predominant soils are cambisols developed on limestone with a variable superficial cover of silt. In the French Jura Mountains, permanent grasslands represent 22% of the area and support dairy farming and PDO cheese production, mainly Comté. Such production implies constraining specifications for agricultural practices; e.g. in the PDO Comté area, the average nutrient inputs must not exceed 120 kg N ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> and the stocking rate is limited to 1.3 livestock units per hectare (one livestock or adult bovine unit LU is equivalent to one dairy cow).

In Ferrez (2007), 525 phytosociological relevés, realized between 1973 and 2007 in eastern France, were analyzed to elaborate a typology for mesic grassland classification. To obtain homogeneous groups of relevés for the typology, the authors excluded the phytosociological relevés not well discriminated by cluster analysis, thus retaining 371 relevés. In our study, we selected 311 among the 371 phytosociological relevés presented in Ferrez (2007) to compute a list of diagnostic species of mesic pastures (*Cynosurion cristati* Tüxen 1947). When selecting these relevés, we considered only those belonging to phytosociological associations present in the French Jura Mountains, which explains the exclusion of 60 phytosociological relevés.

45 permanent grasslands were then chosen in the French Jura Mountains across an elevation gradient, from which both vegetation relevés and detailed agricultural data were available (figure 5.1). They cover a wide range of agricultural practices but are all primarily used as pastures for dairy cows. According to the regional phytosociological classification (Ferrez *et al.* 2011), the plant communities in these 45 grasslands belong to the *Cynosurion cristati* Tüxen 1947 (mesic pastures).

It has been shown that, for a same plot size, sampling units with more elongated shapes present higher species richness than squares or circles (Heegaard *et al.* 2007; Güler *et al.* 2016). Thus, to account for a maximum of plant species, the vegetation of each grassland was sampled from May 2017 to July 2017 in a rectangular plot of 120 m<sup>2</sup> (60 m × 2 m), on the flattest area located inside the grassland and far from parcel margins. The choice of a plot size close to 100 m<sup>2</sup> is common in

phytosociology (Chytrý & Otýpková 2003) and is consequently widely applied to permanent grasslands (Hejcman *et al.* 2010; Homburger & Hofer 2012; Gillet *et al.* 2016) because it is more efficient than a square plot of 16 m<sup>2</sup> to account for most of the species present. All observed vascular plant species were listed and the cover of each species was estimated using the seven degrees of the dominance Braun-Blanquet scale (r, +, 1, 2, 3, 4, 5). These codes were converted into absolute percentage cover (van der Maarel 1979) and then adjusted to relative percentage cover by summing to 100% for each plot. We considered relative cover because its estimation is more reliable than the one of absolute cover, and because only relative dominance was considered for the computation of diversity metrics.

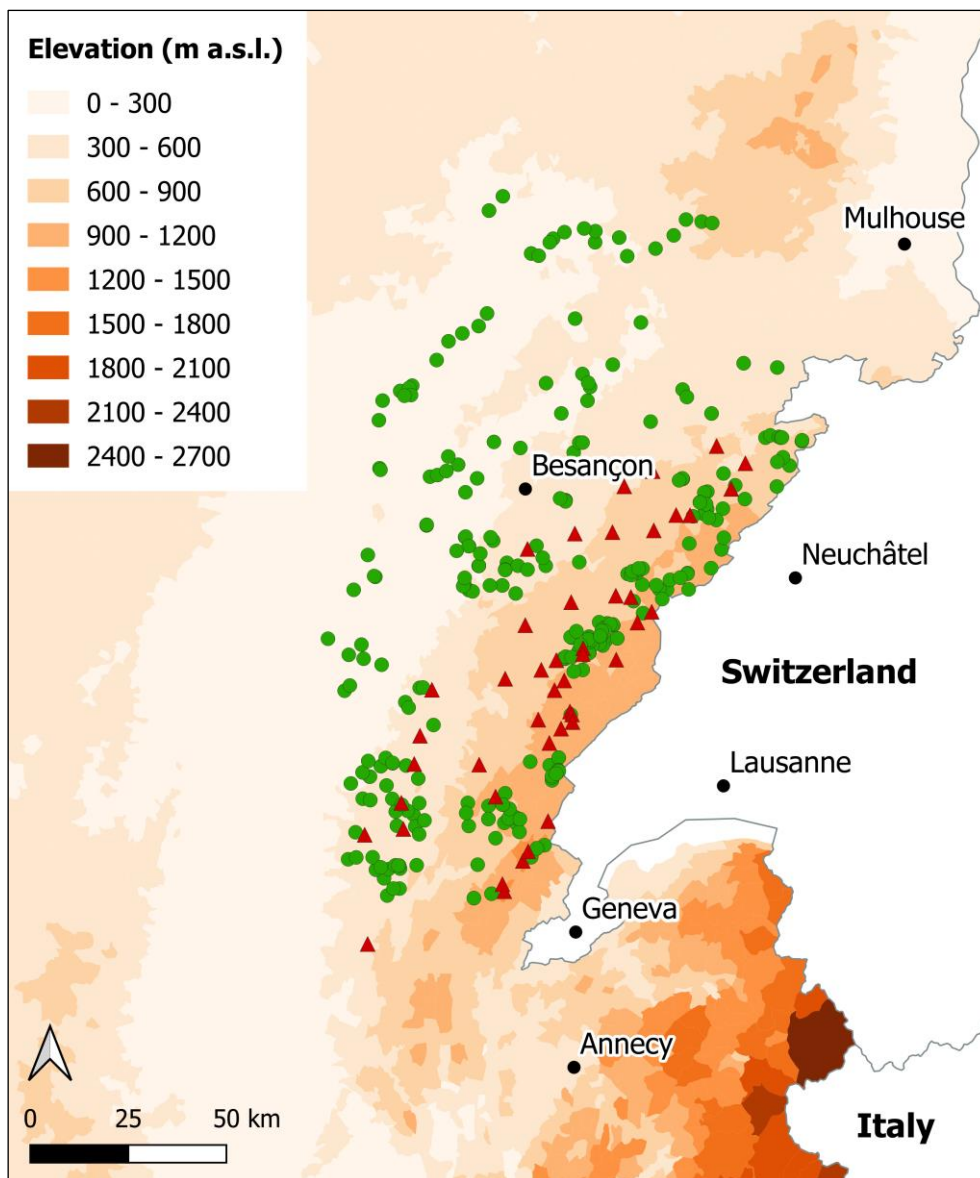


Figure 5.1: Location of the 311 phytosociological relevés used to compute the diagnostic species list of mesic pastures (green circles) and of the 45 grassland plots sampled in 2017 (red triangles).

### A.3.2. Establishment of the list of diagnostic species

The geographical area, the number of phytosociological relevés and the vegetation units taken into account strongly influence the selection of diagnostic species (Chytrý *et al.* 2002; Tichý & Chytrý 2006; De Cáceres & Legendre 2009). To determine diagnostic species of a given vegetation unit, the most appropriate dataset should be selected in relation with the objectives of the study, as there is no better way to proceed (De Cáceres & Legendre 2009). As this study focused on mesic pastures in the French Jura Mountains, we used only phytosociological relevés of mesic grasslands realized in the study area. This choice is supported by the fact that extracting a common list of diagnostic species of larger geographical area is difficult due to the absence of shared species in remote areas (De Cáceres *et al.* 2015).

The 311 selected phytosociological relevés were assigned to four vegetation units (alliances) according to the mesic grassland classification of the Franche-Comte region proposed in Ferrez (2007): 29% (88/311) belonged to the *Arrhenatherion elatioris* W. Koch 1926 (lowland mesic hay meadows), 35% (108/311) to the *Trisetum flavescens-Polygonum bistorta* Braun-Blanquet & Tüxen ex Marshall 1947 (mountain mesic hay meadows), 33% (105/311) to the *Cynosurion cristati* Tüxen 1947 (mesic pastures), and 3% (10/311) to the *Lolium perennis-Plantaginum majoris* G. Sissingh 1969 (mesic trampled grasslands).

To compute a diagnostic species list of mesic pastures, we used the phi coefficient of association (Chytrý *et al.* 2002; De Cáceres & Legendre 2009), a measure of species fidelity to vegetation types. Applied to species cover data, this index is the Pearson correlation computed between a quantitative vector (*i.e.*, the vector containing the species cover values in the various phytosociological relevés) and a binary vector (*i.e.*, “1” for phytosociological relevés belonging to the alliance of interest and “0” for phytosociological relevés belonging to other alliances). The calculation was performed using the `multipatt()` function from the `indicpecies` package (De Cáceres & Legendre 2009) in R 3.4.2 (<http://www.R-project.org>), setting 5000 permutations. Because differences in the size of the target vegetation units are known to influence the determination of diagnostic species (Tichý & Chytrý 2006) and the variation in cover of different species can be an important source of heterogeneity among vegetation units (Willner *et al.* 2009), we used a group-equalized phi coefficient of association and considered species cover values instead of presence-absence data (see De Cáceres & Legendre 2009). We retained only the species that showed significant fidelity ( $P < 0.05$ ) for 10 runs of the `multipatt()` function, to avoid selecting species close to the threshold of significance.

### A.3.3. Diversity metrics

The taxonomic, functional and phylogenetic facets of community diversity were acknowledged to be complementary aspects of community structure, responding differently to environmental changes and not always positively correlated (Cadotte *et al.* 2013; Pavoine *et al.* 2013). Thus, to measure community diversity, we computed taxonomic, functional and phylogenetic alpha diversities at the plot level (Devictor *et al.* 2010; Cadotte *et al.* 2013; Dainese *et al.* 2015). Taxonomic diversity was measured through species richness (N0), inverse Simpson diversity (N2) based on Renyi general entropy (Hill 1973), and Pielou evenness (J1) according to Jost (2010). Functional and phylogenetic facets of diversity were computed using the Rao quadratic diversity with Jost correction, as it corresponds to a generalization of the inverse Simpson index (Jost 2007; de Bello *et al.* 2010).

Multi-trait Rao quadratic diversity was computed from a standardized Euclidean distance matrix using four selected functional traits, weighted by the relative cover of individual plant species: leaf dry matter

content (LDMC), leaf nitrogen content per dry mass (LNC), specific leaf area (SLA) and maximum plant height (MH). These traits are widely used in functional ecology of grasslands (Louault *et al.* 2005; Ansquer *et al.* 2009; Garnier & Navas 2012; Lososova *et al.* 2016; Mauchamp *et al.* 2016). Maximum plant height is an important morphological factor determining plant competitive ability (Tilman 1988; Westoby *et al.* 2002). LDMC, LNC and SLA are functional traits linked to resource acquisition and growing strategy (Garnier *et al.* 2004). These traits were extracted from two databases: LEDA Traitbase for LDMC and SLA (Kleyer *et al.* 2008) and TRY database for LNC and MH (Kattge *et al.* 2011). Species with missing information were removed, so that multi-trait Rao quadratic diversity was sometimes computed with a bit less than 90% of the relative percentage cover. All computations were performed using R v 3.4.2 (<http://www.R-project.org>), vegan package (Oksanen *et al.* 2018), and Rao() function (de Bello *et al.* 2010).

To compute phylogenetic diversity, we constructed a phylogenetic tree composed of the vascular plant species recorded during the field work. The phylogenetic tree was built following the same procedure described in different studies conducted in the French Jura Mountains (Perronne *et al.* 2014; Mauchamp *et al.* 2014; Mauchamp *et al.* 2016). The sequences of two genes encoding chloroplast proteins (*rbcl* and *matK*) were obtained using the GenBank database (Benson *et al.* 2006). Their complementarity allows a good resolution of the tree for the recorded species (Hilu *et al.* 2003). We replaced species not yet sequenced for the selected genes by their closest available relative, according to the APG III classification (APG 2009). All sequences were first aligned using ClustalX 2.1 software (Larkin *et al.* 2007) and then adjusted manually for both genes. A combined analysis of these two datasets was then performed following the Bayesian Monte Carlo Markov Chain (MCMC) approach under BEAST 1.8.4 software (Drummond & Rambaut 2007). We used MrModeltest2 software (v.2.0, Evolutionary Biology Center, Uppsala University, SE) to choose the model of nucleotides substitution that best fits the data according to Akaike's information criterion. The general time reversible model (GTR) with among-site substitution rate heterogeneity described by a gamma distribution (Yang 1994) was then selected. To calibrate the rates of molecular evolution of each lineage for angiosperms clades (Bell *et al.* 2005), several family relationships were constrained in BEAST following the APG III phylogeny (APG 2009). An uncorrelated relaxed molecular clock that takes into account evolutionary heterogeneity between lineages was used for branch length calculation (Drummond *et al.* 2006). Finally, the ultrametric tree topology was saved in a newick format. We used the Rao quadratic entropy, weighted by the ultrametric distances of the phylogenetic tree, to compute phylogenetic diversity (RaoPD), utilizing Rao() function (de Bello *et al.* 2010).

#### A.3.4. Management practices

For each of the 45 selected pastures, farmers provided detailed information about grazing management and fertilization level. For the grazing management, the obtained information was the number of dairy cows or livestock units (LU) grazing the parcel, their time of presence at each rotation and the time elapsed between two rotations in 2017. For the fertilization practices, the collected data were the type, the quantity and the spreading date of the different fertilizers applied (farmyard manures and industrial fertilizers). Moreover, general characteristics of the farm, building type, herd performance, manure and slurry production, and spreading management of fertilizers were collected at the farm level. Based on this survey, we computed different agronomic variables.

The stocking rate in 2017, traducing the animal pressure on the pasture and expressed in LU day ha<sup>-1</sup>, was calculated by multiplying the number of dairy cows with the time they spent on the parcel, divided by the parcel area. To account for variations in grazing intensity along the year, we calculated



the stocking rate in spring, summer and autumn separately. The studied pastures were located close to the farm buildings and aimed to be grazed by dairy cows according to a same rotation plan applied by the farmers each year. Since the dairy cows herd was not expected to change significantly in recent years, the values calculated for 2017 were assumed to be similar to those of previous years.

The data given by farmers relative to the N input from farmyard manures were sometimes imprecise. Thus, we decided to estimate the total manure amount produced in the farm per year  $F_{man}$ . To do so, we used the following formula:

$$F_{man} = \frac{T}{12} N Q$$

$T$  is the time spent by the cattle inside the cowshed, expressed in month.  $N$  is the number of dairy cows constituting the herd (LU) and  $Q$  is the farmyard manure amount produced by a dairy cow present 12 months in a cowshed (expressed in  $m^3 LU^{-1} yr^{-1}$  or  $t LU^{-1} yr^{-1}$ ). The  $Q$  value depends on the type of building and the kind of produced manure. According to the [Institut de l'Élevage \(2012\)](#), the retained values were  $13.5 t LU^{-1} yr^{-1}$  for solid manure production and  $23 m^3 LU^{-1} yr^{-1}$  for liquid manure production. The calculated total manure amount produced in the farm per year  $F_{man}$  was then divided by the total surface of spreading in order to obtain an estimate per hectare and per year. This quantity was multiplied by the mean nitrogen content of each manure type:  $5 kg N t^{-1}$  for solid manure,  $5 kg N m^{-3}$  for liquid manure and  $3 kg N m^{-3}$  for diluted liquid manure ([Institut de l'Élevage 2012](#)). The given result was the estimated N input spread on the parcel from farmyard manure, expressed in  $kg N ha^{-1} yr^{-1}$ . As the organic part of the nitrogen present in farmyard manure is not directly available for plants because it requires a post-spreading mineralization by soil microorganisms ([Kirkham et al. 2008](#); [Gaujour et al. 2012](#)), a last calculation was done to consider only the N input available for plant growth during the field work in 2017. Its aim was to exclude the part of the N input not yet mineralized. To do so, we multiplied the N input by the proportion of available nitrogen depending of the time elapsed from the manure spread to the vegetation sampling period. The utilized values were 0.5 for liquid manure spread during the sampling year, 0.2 for liquid manure spread one year before the field work, 0 for liquid manure spread two years before the field work, 0.15 for solid manure spread during the sampling year, 0.1 for solid manure spread one year before the field work and 0.05 for solid manure spread two years before the field work ([Institut de l'Élevage 2012](#)). Thereby, the calculated available N input from farmyard manure ( $N_{man}$ ), expressed in  $kg N ha^{-1} yr^{-1}$ , relied on the fertilization practices of the past three years.

As nutrients present in industrial fertilizers are directly available for plants ([Cavalli et al. 2014](#)), we considered the values given by farmer, expressed in  $kg N ha^{-1} yr^{-1}$ , as the available N input on the parcel from industrial fertilizers ( $N_{ind}$ ).

### A.3.5. Statistical analyses

We first performed a principal component analysis (PCA) on the Hellinger-transformed species-cover matrix of the 45 grassland plots ([Borcard et al. 2018](#)). To get an overview of the relationships between all computed variables and the number of observed diagnostic species, we fitted these variables on the PCA plot using the `envfit()` function from the `vegan` R package ([Oksanen et al. 2018](#)). To address the question of whether diagnostic species are reliable biodiversity indicators in mountain pastures, we tested Spearman rank correlation between all diversity metrics and the number of diagnostic species observed in each plot. We also tested Spearman rank correlation between agronomic variables and the number of diagnostic species to address whether diagnostic species are good management indicators or not. It is a major difference, especially in field surveys, whether a species is diagnostic

*per se* or only when it exceeds a certain cover value (Willner *et al.* 2009). Here, we decided to consider all diagnostic species present in the grassland plots regardless of their cover. Indeed, defining a cover threshold to take into account or not a diagnostic species would have been subjective and different for each species, as some species naturally show low or high cover values.

To address the question of whether the selected diagnostic species are better indicators compared to any other grassland species, we generated 1000 samples of the same number of randomly selected species. The species taken into account to do so were all the species that occurred in more than 5% of the 311 phytosociological relevés describing mesic grasslands in the study area, so that casual taxa were avoided. We then compared Spearman rank correlation calculated using the diagnostic species with correlations calculated using the randomly selected species samples, for all diversity and agronomic variables. We set the correlation value obtained for the diagnostic species as a reference and computed a non-parametric *P*-value based on the number of greater and lower correlations obtained for the 1000 random samples:

$$P = 1 - \frac{|A - B|}{1000}$$

*A* is the number of higher correlation values and *B* the number of lower correlation values. All analyses were performed using R v 3.4.2 (<http://www.R-project.org>).

## A.4. Results

### A.4.1. Diagnostic species

The set of diagnostic species was composed of eight species (table 5.1): *Cynosurus cristatus* L., *Prunella vulgaris* L., *Achillea millefolium* L., *Agrostis capillaris* L., *Plantago media* L., *Veronica serpyllifolia* L., *Scorzonerooides autumnalis* (L.) Moench, and *Pimpinella saxifraga* L. The phi values ranged from 0.241 to 0.422 (after 5000 permutations). Six of these species were frequent in the 45 grassland plots whereas *Scorzonerooides autumnalis* (L.) Moench was present at low frequency and *Pimpinella saxifraga* L. was absent.

Table 5.1: Degree of joint fidelity of the eight diagnostic species of mesic pastures (*Cynosurion cristati* Tüxen 1947), obtained after 5000 permutations on the 311 phytosociological relevés. The last column presents the frequency of these diagnostic species in the 45 grassland plots.

| Species name                                  | phi   | <i>P</i>    | Frequency |
|---|-------|-------------|-----------|
| <i>Cynosurus cristatus</i> L.                 | 0.422 | < 0.001 *** | 0.60      |
| <i>Prunella vulgaris</i> L.                   | 0.383 | 0.002 **    | 0.58      |
| <i>Achillea millefolium</i> L.                | 0.324 | 0.007 **    | 0.78      |
| <i>Agrostis capillaris</i> L.                 | 0.324 | 0.007 **    | 0.76      |
| <i>Plantago media</i> L.                      | 0.298 | 0.007 **    | 0.44      |
| <i>Veronica serpyllifolia</i> L.              | 0.268 | 0.022 *     | 0.62      |
| <i>Scorzonerooides autumnalis</i> (L.) Moench | 0.261 | 0.016 *     | 0.09      |
| <i>Pimpinella saxifraga</i> L.                | 0.241 | 0.033 *     | 0.00      |

A significant positive phi coefficient indicated that the cover of the species in phytosociological relevés belonging to the *Cynosurion cristati* Tüxen 1947 (mesic pastures) was higher than its cover in phytosociological relevés not belonging to it. Larger values (close to 1) indicated a greater degree of joint fidelity between the species and the group of relevés belonging to the *Cynosurion cristati* Tüxen 1947. As the phi values were rather low (close to 0) for the eight diagnostic species, it indicated a low degree of joint fidelity.

#### A.4.2. Relationships between diversity, management and number of diagnostic species

The fitted variables on the PCA first axes showed positive correlations between all agronomic variables, as well as positive correlations between all diversity metrics (figure 5.2). Axes 1 and 2 represented 33.5% of the variance of the Hellinger-transformed species matrix.

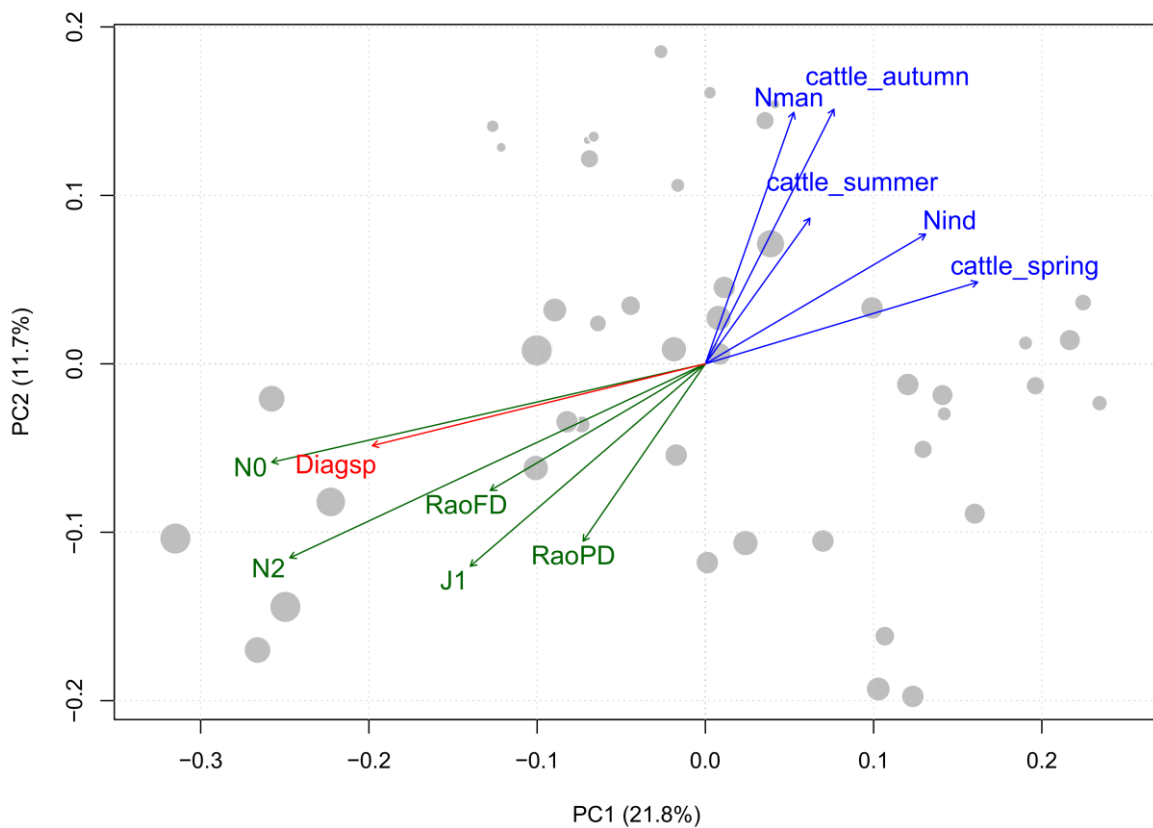


Figure 5.2: Principal component analysis of the Hellinger-transformed species composition of the 45 grasslands plots, with fitted diversity metrics (green arrows), agronomic variables (blue arrows) and number of diagnostic species observed in the grassland plot (*Diagsp*, red arrow). Diversity metrics: *N0* species Richness, *N2* inverse Simpson Diversity, *J1* Pielou evenness, *RaoPD* Rao phylogenetic diversity, *RaoFD* Rao functional diversity. Agronomic variables: *cattle\_spring* stocking rate during spring, *cattle\_summer* stocking rate during summer, *cattle\_autumn* stocking rate during autumn, *Nman* available N input from farmyard manures, *Nind* available N input from industrial fertilizers. Sites are represented by grey point whose size is proportional to elevation. Species are not shown.

The number of diagnostic species observed in the grassland plot (Diagsp) was positively correlated with all displayed diversity metrics and negatively correlated with all displayed agronomic variables. This means that when a high number of diagnostic species was found in a given grassland, it indicated a high species richness (N0), inverse Simpson diversity (N2), Pielou evenness (J1), functional diversity (RaoFD) and phylogenetic diversity (RaoPD). At the opposite, when a low number of diagnostic species was found in a given grassland, it indicated a high fertilization intensity through the use of farmyard manure (Nman) and industrial fertilizers (Nind), and a high stocking rate during spring (cattle\_spring), autumn (cattle\_autumn), and summer in a lesser extent (cattle\_summer).

These results were confirmed by Spearman rank correlations (table 5.2). Indeed, we found significant positive correlations between the number of observed diagnostic species in the grassland plot and all diversity metrics (N0, N2 and J1 for taxonomic diversity, RaoPD for phylogenetic diversity and RaoFD for functional diversity). Significant negative correlations were also found between the number of observed diagnostic species and almost all agronomic variables (cattle\_spring and cattle\_autumn for stocking rate, and Nman and Nind for fertilization). Only the negative correlation with stocking rate during summer (cattle\_summer) was not significant. Thereby, the number of diagnostic species in a pasture revealed to be a good indicator of high plant diversity and extensive management practices (low stocking rate and low fertilization).

*Table 5.2: Spearman rank correlations between diversity metrics or agronomic variables and the number of diagnostic species observed in the grassland plot. Significant P are displayed in bold.*

|                            |  | <i>rho</i> | <i>P</i>          |
|----------------------------|--|------------|-------------------|
| <b>Diversity metrics</b>   |  |            |                   |
| N0                         | Species richness   | 0.741      | <b>&lt; 0.001</b> |
| N2                         | Inverse Simpson diversity  | 0.689      | <b>&lt; 0.001</b> |
| J1                         | Pielou evenness  | 0.302      | <b>0.044</b>      |
| RaoPD                      | Rao phylogenetic diversity   | 0.395      | <b>0.007</b>      |
| RaoFD                      | Rao functional diversity   | 0.540      | <b>&lt; 0.001</b> |
| <b>Agronomic variables</b> |  |            |                   |
| cattle_spring              | stocking rate (LU·day·ha <sup>-1</sup> during spring)  | - 0.521    | <b>&lt; 0.001</b> |
| cattle_summer              | stocking rate (LU·day·ha <sup>-1</sup> during summer)  | - 0.168    | 0.269             |
| cattle_autumn              | stocking rate (LU·day·ha <sup>-1</sup> during autumn)  | - 0.371    | <b>0.012</b>      |
| Nman                       | Available N on the parcel from farmyard manures (kg N·ha <sup>-1</sup> ·yr <sup>-1</sup> )       | - 0.328    | <b>0.028</b>      |
| Nind                       | Available N on the parcel from industrial fertilizers (kg N·ha <sup>-1</sup> ·yr <sup>-1</sup> ) | - 0.599    | <b>&lt; 0.001</b> |

#### A.4.3. Diagnostic species in comparison to randomly selected species

The comparison of the Spearman rank correlations calculated using the diagnostic species list with correlations calculated using the 1000 randomly selected species lists (table 5.3) revealed that diagnostic species were better indicators than other grasslands species for inverse Simpson diversity (N2), Rao functional diversity (RaoFD), and the available N input from industrial fertilizers (Nind). Although results obtained for stocking rate during spring (cattle\_spring) showed  $P = 0.058$ , the eight diagnostic species were not better indicators than randomly selected species for the other variables. In particular, species richness (N0), which presented a high correlation with the number of diagnostic

species ( $\rho = 0.741$ ), was also highly correlated to the number of species issued from random samples.

Table 5.3: Number of greater and lower Spearman rank correlations between diversity metrics or agronomic variables and the number of species in 1000 random samples, as compared to the correlations calculated using the set of eight diagnostic species. Significant  $P$  are displayed in bold.

|                            | Diagnostic species | 1000 random samples      |                        |               |
|----------------------------|--------------------|--------------------------|------------------------|---------------|
|                            | $\rho$             | Number of greater $\rho$ | Number of lower $\rho$ | $P$           |
| <b>Diversity metrics</b>   |                    |                          |                        |               |
| N0                         | 0.741              | 105                      | 895                    | 0.210         |
| N2                         | 0.689              | 15                       | 985                    | <b>0.030*</b> |
| J1                         | 0.302              | 133                      | 867                    | 0.266         |
| RaoPD                      | 0.395              | 58                       | 942                    | 0.116         |
| RaoFD                      | 0.540              | 10                       | 990                    | <b>0.020*</b> |
| <b>Agronomic variables</b> |                    |                          |                        |               |
| cattle_spring              | - 0.521            | 973                      | 27                     | 0.054         |
| cattle_summer              | - 0.168            | 695                      | 305                    | 0.610         |
| cattle_autumn              | - 0.371            | 849                      | 151                    | 0.302         |
| Nman                       | - 0.328            | 911                      | 89                     | 0.178         |
| Nind                       | - 0.599            | 993                      | 7                      | <b>0.014*</b> |

## A.5. Discussion

### A.5.1. Establishment of the list of diagnostic species

In this study, we identified a set of eight diagnostic species of mesic pastures (*Cynosurion cristati* Tüxen 1947) based on 311 phytosociological relevés realized in eastern France. Our results revealed that the degree of joint fidelity between each diagnostic species and the group of relevés belonging to the alliance of mesic pastures was low. Indeed, the diagnostic species of pastures were sometimes found with low cover in relevés belonging to other alliances of mesic grasslands (Ferrez 2007). These results were not surprising, regarding the fact that it is unattainable to find species with absolute fidelity to a given vegetation type (Willner *et al.* 2009). Moreover, we considered only the class of mesic grasslands (*Arrhenatheretea elatioris* Braun-Blanquet 1949) for the establishment of the list of diagnostic species. Thus, we ignored the affinity of our diagnostic species for vegetation units belonging to other classes, such as the dry grasslands (*Festuco valesiacaе-Brometea erecti* Braun-Blanquet & Tüxen ex Braun-Blanquet 1949). Consequently, the diagnostic species *Pimpinella saxifraga*, commonly found in dry grasslands, was not present in the 45 grassland plots that we analyzed. In the study area, this species is present in lowland pastures whereas it occurs only in dry grasslands and fringes in mountain areas.

### A.5.2. Diagnostic species as biodiversity and management indicators

The number of diagnostic species present in a grassland revealed to be a good indicator of biodiversity and management practices, as almost all tested variables showed significant correlations

with it. The combined presence of several diagnostic species of the *Cynosurion cristati* Tüxen 1947 (mesic pastures) in a grassland belonging to this vegetation type was associated with a high plant taxonomic, functional and phylogenetic diversity and an extensive management (low stocking rate and low fertilization). These findings were predictable as an increase in the number of plant species is often associated with an increase of plant diversity (Cadotte *et al.* 2011; Pavoine & Bonsall 2011), and an extensive management in grassland is necessary to maintain plant diversity (Maškova *et al.* 2009; Wilson *et al.* 2012; Mauchamp *et al.* 2014).

The nitrogen input from industrial fertilizers showed to be significantly negatively correlated with the number of observed diagnostic species. Moreover, the correlation obtained for the diagnostic species was higher than correlations obtained for randomly selected species. These results have to be considered regarding the fact that industrial fertilizers are the most detrimental source of nutrients for plant diversity in mountain grasslands (Mauchamp *et al.* 2016), because nutrients are directly available for plants (Cavalli *et al.* 2014). Diagnostic species are able to react to modification of the environmental conditions of their habitat (Bazzichetto *et al.* 2016). A study in coastal dunes ecosystems showed that diagnostic species can be indicators of soil conditions and provide useful indications for habitat monitoring, because they have narrow edaphic requirement (Angiolini *et al.* 2018). These previous results are similar to our observation concerning the nitrogen input from industrial fertilizers. Our results support the idea that diagnostic species are the first species to disappear when the nitrogen input increases through the use of industrial fertilizers, because they have narrow requirement concerning the nitrogen supply (Annex 3). In comparison to industrial fertilizers, the impact of the application of farmyard manures on mountain grassland plant diversity is less pronounced (Mauchamp *et al.* 2016). Indeed, the organic forms of the nitrogen present in farmyard manure are not directly available for plants and requires a post-spreading mineralization by soil microorganisms (Kirkham *et al.* 2008; Gaujour *et al.* 2012). The fact that the impact of this type of fertilizer on plant diversity is less important compared to industrial fertilizers could explain why the response of diagnostic species was not different from the response of other grassland species. The number of diagnostic species present in a grassland showed to be negatively correlated with the stocking rate, particularly with the stocking rate in spring. This can be explained by the fact that an important stocking rate in spring is the most detrimental for plant diversity (Critchley *et al.* 2007). However, the response of the eight diagnostic species to the stocking rate was not different from the response of randomly selected species. Diagnostic species of pastures are species that are well adapted to the disturbances induced by cattle activity. Thus, it is likely that diagnostic species of pastures do not react particularly to variations in stocking rate in comparison to other species.

The significant positive correlation obtained between the number of observed diagnostic species and species richness is rather tautological, as the number of diagnostic species is not independent from species richness. This also explains why the correlation obtained using the set of eight diagnostic species was not different from correlations obtained using randomly selected species. Indeed, relationships between these two indices are positive regardless of the identity of the concerned species. Although Pielou evenness showed significant positive correlation with the number of diagnostic species, indicating that cover differences between species in the grassland plot were smaller when a high number of diagnostic species was observed, diagnostic species were not better indicators than randomly selected species for this diversity metric. However, in comparison to randomly selected species, diagnostic species were more reliable to assess inverse Simpson index. The relationships between these taxonomic diversity metrics and the number of observed diagnostic species could be related to the nitrogen input from industrial fertilizers. Indeed, in the French Jura Mountains, Mauchamp *et al.* (2016) recorded that the nitrogen input from industrial fertilizer had a

negative impact on inverse Simpson index, but not on species evenness. As diagnostic species revealed to be better indicators than randomly selected species to assess the nitrogen input from industrial fertilizers, they were also indirectly better indicators to assess inverse Simpson index.

According to our results, diagnostic species were better indicators than randomly selected species for functional diversity. This can be explained by the fact that the range of the trait values of the diagnostic species matched the range of the trait values of the species pool of the 45 grassland plots, at least for SLA and LDMC (Annex 3). Functional traits are known to be particularly responsive to environmental changes (Díaz *et al.* 2013). Therefore, in relation to a change in environmental conditions, a loss of species with particular values for SLA or LDMC in the plant community is likely to be followed by a loss of the diagnostic species with the same trait values. Thus, the combined presence of many diagnostic species in a given grassland indicated a wide range of the trait values for SLA and LDMC, consequently a high functional diversity.

Our list of diagnostic species was constituted of species from different lineages. Thus, the combined presence of many diagnostic species revealed that different species lineages were present in the plant community, which can explain the significant positive correlation obtained between the number of observed diagnostic species and phylogenetic diversity. Moreover, according to Villalobos & Vamosi (2016), the alteration in grassland plant community composition increases the prevalence of zygomorphic flower species lineages. Thus, a plant indicator list equilibrated in actinomorphic and zygomorphic lineages like our list of diagnostic species, consequently representative of a large phylogenetic diversity, reinforces the potential for the assessment of phylogenetic diversity. However, results obtained for phylogenetic diversity were not different between diagnostic species and randomly selected species. Indeed, it is likely that many random species subsets were also equilibrated in species from different lineages.

### A.5.3. Future direction for the use of diagnostic species in European grasslands

In this study, we have shown that we can use diagnostic species of the *Cynosurion cristati* to assess biodiversity and management practices in mesic pastures of the French Jura Mountains. Given the fact that it is easy to count for a number of diagnostic species in a local grassland, the use of diagnostic species to assess biodiversity and management practices in agricultural grasslands should be further investigated. In Europe, permanent grasslands are ecosystems whose floristic composition is strongly dependent on the agricultural practices used for their management (Králóvec *et al.* 2009). Moreover, permanent grasslands belonging to the alliance of the *Cynosurion cristati* Tüxen 1947 are widely represented across temperate Europe at low and mid-elevations (Mucina *et al.* 2016). Consequently, we believe that the use of diagnostic species as biodiversity and management practices indicators in pastures of the French Jura Mountains belonging to the *Cynosurion cristati* Tüxen 1947 can be applied to other European grasslands belonging to this vegetation type. More globally, we believe that the methods that we used in the French Jura Mountains can be extended to other alliances of anthropogenic managed grasslands in Europe, because their high biodiversity is the result of a relatively similar long evolution through extensive management (Mašková *et al.* 2009). In addition, the results of a recent study conducted in the Jura Mountains support the potential use of diagnostic species as biodiversity and management practices indicators in other habitat types. Indeed, in relation to land-use abandonment and nitrogen deposition in wetlands, Rion *et al.* (2018) reported a decrease of taxonomic diversity associated with a decrease in frequency and cover of diagnostic species. However, the fact that we only investigated the use of diagnostic species as biodiversity and

management practices indicators in pastures for dairy cows have to be considered regarding the possible generalization of the results. Moreover, our results seem difficult to generalize to grassland ecosystems that are not managed, such as alpine grasslands, continental steppes or tallgrass prairie.

Our results support the idea that the concept of diagnostic species matches the concept of typical species mentioned, but not defined, in the Habitat Directive (OJEC 1992). According to Evans & Arvela (2011), typical species should be species only found in a habitat and sensitive to changes in the condition of this habitat. They should also be selected to reflect favorable structure and functions of the habitat. In our study, we showed that diagnostic species were good indicator of management practices in pastures of the Jura Mountains, especially fertilization. Our results also revealed that the combined presence of many diagnostic species in a grassland habitat was associated with a high plant diversity, mainly taxonomic and functional diversity. Thereby, we argue that the number of diagnostic species in a given grassland could be used as one of the indicators of the favorable conservation status of the local grassland habitat. This statement is supported by a study realized in Mediterranean coastal dunes, which highlighted that diagnostic species can provide helpful indications for conservation, monitoring and restoration of these habitats (Angiolini *et al.* 2018). However, despite the fact they can present a high plant diversity (Mauchamp *et al.* 2014), pastures belonging to the *Cynosurion cristati* Tüxen 1947 are not integrated in the habitat directive (OJEC 1992). In order to use the number of diagnostic species in the evaluation of the conservation status of a local grassland habitat, future research have to be conducted, focusing on the assessment of biodiversity using diagnostic species in grassland types integrated in the Natura 2000 network, such as mesic hayfields, dry grasslands or wet grasslands.

## A.6. Conclusion

This study provides a first insight about the use of diagnostic species as biodiversity and management indicators. In the study area, the number of diagnostic species in a pasture revealed to be a good indicator of taxonomic and functional diversity of the plant community and of management practices, especially fertilization. As it is easy to count a number of diagnostic species in a grassland plot, a special attention should be given to diagnostic species to assess the status of grassland biodiversity, including functional aspects. However, future research is needed to show if the results of this study can be extended to others grassland types such as hayfields, dry grasslands or wet grasslands, and to other geographical areas.

## A.7. Acknowledgements

This research was supported by the Comité Interprofessionnel de Gestion du Comté (CIGC) and the I-SITE Bourgogne Franche-Comté program and took place in the long-term ecological research site Jurassian Arc (<http://zaaj.univ-fcomte.fr/?lang=en>). We thank the farmers who gave their time to collaborate to this project and Cedric Letourneur for collecting survey data. We thank the two anonymous reviewers who helped us improving the manuscript.





## **6. Synthèse et discussion générale**



## A. Intensification des régimes de perturbations

### A.1. Différences importantes entre les massifs étudiés

Les résultats de nos travaux mettent en évidence une diminution récente de la diversité végétale des prairies de fauche extensives dans le massif du Jura. Cette perte de diversité est probablement due à une augmentation récente des régimes de perturbations, les communautés actuelles étant davantage dominées par des espèces à stratégie rudérale résistantes à la défoliation. Ces résultats s'inscrivent dans la continuité de nombreux travaux mettant en avant une perte de diversité végétale (Wesche *et al.* 2012 ; Gillet *et al.* 2016 ; Pakeman *et al.* 2017) et un remplacement des espèces stress-tolérantes par des espèces à croissance rapide et cycle de vie court (van Calster *et al.* 2008 ; Walker *et al.* 2009) dans les prairies Européennes.

Les changements de pratiques agricoles sont de nos jours considérés comme une menace majeure pour la diversité végétale des prairies semi-naturelles en Europe, en particulier dans les régions de montagne (Niedrist *et al.* 2009 ; Zimmermann *et al.* 2010 ; Dainese *et al.* 2012 ; Homburger & Hofer 2012). Nos résultats dans le massif du Jura confirment la réalité de cette menace. En revanche, certaines régions ne semblent pas concernées par une augmentation récente des régimes de perturbations. Par exemple, dans les prairies de fauche extensives du massif des Vosges, la diversité végétale n'a pas diminué selon nos résultats.

### A.2. Des effets sur la diversité végétale liés à la fertilisation

Dans notre étude mettant en avant une diminution de la diversité végétale dans les prairies du massif du Jura, la perturbation considérée est principalement la fauche. De ce fait, on peut supposer que c'est principalement la fréquence de cette perturbation homogène qui a augmenté et que ses dates d'apparition dans l'année sont plus avancées. Il est reconnu qu'une perturbation par la fauche plus fréquente et plus précoce diminue la diversité végétale en prairies (Hansson & Fogelfors 2000 ; Köhler *et al.* 2005 ; Knop *et al.* 2006 ; Gross *et al.* 2009). Néanmoins, bien que l'intensification des régimes de fauche ait un impact négatif sur la diversité végétale, cette dernière est souvent associée aux effets d'une intensification de la fertilisation (Socher *et al.* 2012). En effet, les prairies fauchées plus fréquemment sont généralement des prairies dont la productivité est améliorée par fertilisation.

La probable augmentation récente des régimes de perturbations dans les prairies de fauche du massif du Jura est donc certainement liée à une augmentation de la fertilisation. En effet, les valeurs écologiques indicatrices utilisées témoignent que les espèces des communautés actuelles possèdent des besoins en nutriments plus élevés. De plus, l'augmentation de la proportion des stratégies compétitive et rudérale dans les communautés récentes suggère une intensification conjointe de la fertilisation et des régimes de perturbations. Ainsi, l'impact négatif de la fertilisation sur la diversité végétale (Dengler *et al.* 2014 ; Kirkham *et al.* 2014 ; Humbert *et al.* 2016 ; Mauchamp *et al.* 2016) peut masquer en partie la réponse de la végétation à l'intensification des régimes de perturbations.

La perte de diversité végétale résultant d'une augmentation de la fertilisation est principalement liée à une compétition accrue pour la lumière (Hautier *et al.* 2009 ; DeMalach & Kadmon 2017). En effet, l'augmentation de la fertilité favorise des espèces à croissance rapide qui ont une forte capacité à absorber les nutriments du sol (Plantureux *et al.* 2005 ; Hejman *et al.* 2012). Une perturbation par la fauche favorise également des espèces à forte capacité de croissance, car la compétition pour la lumière est élevée après chaque coupe (Crawley 1997 ; Moog *et al.* 2005). Ainsi, le développement

d'espèces pouvant accumuler rapidement de la biomasse sur pieds est favorisé dans les prairies de fauche intensifiées. Ce sont surtout des espèces eutrophiles banales, principalement des graminées nitrophiles qui sont favorisées. De ce fait, une intensification des régimes de perturbations et de fertilisation à une échelle régionale conduit à une homogénéisation de la flore de ces milieux (Homburger & Hofer 2012).

## B. Impact de perturbations de forte intensité sur la diversité végétale

### B.1. Comparaison de perturbations d'origine biotique et abiotique

Dans le cadre de ce travail, nous avons pu étudier les effets de deux perturbations de forte intensité sur la diversité végétale des prairies semi-naturelles. Cependant, il est important de considérer que les études réalisées sont observationnelles. Ainsi, bien que d'éventuels liens de causalité soient mis en avant et discutés ici, ils n'ont pas été établis au regard des travaux réalisés.

La comparaison des perturbations par le campagnol terrestre et par des broyeurs de pierres permet de confronter l'effet de perturbations biotiques non souhaitées et de perturbations d'origine anthropique (tableau 6.1). Néanmoins, une telle comparaison est délicate car les études de ces deux types de perturbations n'ont pas été effectuées dans les mêmes milieux. Notre étude concernant les perturbations par le campagnol terrestre a été réalisée dans une prairie de fauche productive alors que l'impact des broyeurs de pierres a été étudié dans des pelouses sèches. Les milieux étudiés présentent donc des niveaux de fertilité très différents. Par ailleurs, l'intensité des perturbations par les broyeurs de pierres est certainement très supérieure à celle des perturbations par le campagnol terrestre.

D'une manière générale, il est reconnu que les perturbations augmentent la diversité dans les sites productifs et la diminuent dans les sites peu productifs (Proulx & Mazumder 1998 ; Kondoh 2001 ; Dengler *et al.* 2014 ; Huston 2014) car des conditions de stress plus ou moins importantes limitent déjà la compétition dans les sites peu productifs (Sasaki *et al.* 2009a). Nos travaux supportent ces affirmations lorsque l'on considère la richesse spécifique dans les milieux productifs mais pas dans les milieux peu productifs. De plus, lorsque l'on considère les facettes fonctionnelles et phylogénétiques de la diversité végétales, les résultats obtenus entrent en contradiction avec ces affirmations, ce qui confirme l'intérêt de prendre en compte plusieurs facettes de la diversité des communautés (Cadotte *et al.* 2013 ; Pavoine *et al.* 2013 ; Perronne *et al.* 2014). Il est de plus en plus reconnu que les relations entre diversité des communautés et perturbations sont complexes et souvent différentes en fonction d'un système à l'autre (Mackey & Currie 2001 ; Hughes *et al.* 2007 ; Miller *et al.* 2011). Ainsi, lors de l'étude d'une perturbation sur un système donné, il convient de considérer qu'il n'existe pas de réponse prédite de la diversité en fonction des caractéristiques de ce système.

Au regard de nos résultats, les perturbations par le campagnol terrestre semblent permettre une augmentation de la richesse spécifique principalement par une réduction de la compétition pour la lumière (Seifan *et al.* 2010). Cependant, nous avons pu mettre en évidence que les différences de composition en espèces entre les zones faiblement et fortement perturbées ne concernent que quelques espèces. Cela peut s'expliquer par le fait que la banque de graines contribue peu à la revégétalisation après perturbation dans les prairies productives (Klaus *et al.* 2018), principalement parce qu'elle est appauvrie. De plus, le recrutement de nouvelles espèces en prairies est rare (Zeiter *et al.* 2006) car les capacités de dispersion des espèces sont faibles et limitées par la composition des communautés à proximité (Brandt & Seabloom 2012 ; Winsa *et al.* 2015). Le fait que la prairie de

fauche étudiée dans le cadre de ce travail soit principalement entourée de parcelles forestières a probablement limité les capacités de colonisation par d'autres espèces prairiales. Par ailleurs, il est probable que les différences de diversité végétale entre les zones faiblement et fortement perturbées par le campagnol terrestre ne soient plus observables à court terme. En effet, nous avons pu mettre en évidence que la composition fonctionnelle des communautés est similaire entre ces deux types de zones, ce qui suggère que le fonctionnement de l'écosystème prairial n'a pas été modifié par la perturbation. En effet, les prairies semi-naturelle sont connues pour récupérer rapidement après perturbation par des campagnols (Quéré *et al.* 1999 ; Sebastià & Puig 2008).

Tableau 6.1 : Tableau récapitulatif des principaux résultats des études sur les perturbations par le campagnol terrestre et par des broyeurs de pierres. Ce tableau se voulant synthétique, toutes les variables utilisées dans ces études ne sont pas présentées. ↗ indique une augmentation suite à la perturbation, ↘ une diminution et - une absence de changement.

| perturbation                                     | pullulation de campagnols terrestres | utilisation de broyeurs de pierres |                |
|--|--------------------------------------|------------------------------------|----------------|
|  |                                      | travaux légers                     | travaux lourds |
| type de milieu étudié                            | prairie de fauche productive         | pelouse sèche                      |                |
| origine de la perturbation                       | biotique                             | abiotique (anthropique)            |                |
| impact de la perturbation à long terme (supposé) | non                                  | variable                           | oui            |
| richesse spécifique                              | ↗                                    | -                                  | -              |
| diversité fonctionnelle                          | -                                    | ↗ <sup>a</sup>                     | -              |
| diversité phylogénétique                         | ↘ <sup>b</sup>                       | -                                  | -              |
| espèces à stratégie compétitive                  | ↘                                    | - ou ↗ <sup>c</sup>                | ↗              |
| espèces à stratégie stress-tolérante             | -                                    | - ou ↘ <sup>c</sup>                | ↘              |
| espèces à stratégie rudérale                     | -                                    | - ou ↗ <sup>c</sup>                | ↗              |

<sup>a</sup> cette augmentation de la diversité fonctionnelle a été observée uniquement dans des sites rapidement enrichis après perturbation. <sup>b</sup> cette représentation est basée sur des résultats non significatifs ( $P = 0.074$ ). L'équitabilité phylogénétique, non présentée ici, est significativement plus faible dans les zones fortement perturbées par le campagnol terrestre. <sup>c</sup> les proportions des différentes stratégies des plantes n'ont pas été affectées dans quelques sites restaurés après perturbation.

Contrairement à nos hypothèses, nos résultats mettent en évidence que les perturbations par des broyeurs de pierres ne semblent pas avoir d'impact négatif sur la diversité des communautés végétales des pelouses sèches. En revanche, ce type de perturbation semble fortement impacter la composition des communautés et conduire à une banalisation de la flore, principalement dans les cas de travaux lourds. En effet, l'utilisation de broyeurs de pierres entraîne une destruction du substrat rocheux plus ou moins importante en fonction du type de travaux (Apolloni *et al.* 2017). Selon nos résultats, la quantité de nutriments dans les sols est plus élevée dans les zones perturbées, probablement suite à la minéralisation rapide de la matière organique issue de la décomposition de la végétation détruite. Dans le cas de travaux lourds, il en résulte une modification très importante de

l'habitat et donc de la végétation présente. En effet, après perturbations, les végétations étudiées relevant du *Gentiano verna* *Brometum erecti* Kuhn 1937 (pelouses mésophiles secondaires montagnardes, [Ferrez et al. 2011](#)) ne sont pas retrouvées et sont remplacées par des végétations relevant du *Gentiano luteae* *Cynosuretum cristati* (B. Foucault et Gillet) Ferrez 2007 (prairies pâturées mésophiles montagnardes, [Ferrez et al. 2011](#)). D'une manière générale, les espèces typiques des pelouses sèches sont moins recouvrantes au profit d'espèces des prairies productives.

## B.2. Un impact plus faible en comparaison de perturbations plus fréquentes ?

Nos résultats supportent le fait que les perturbations de forte intensité n'ont pas d'impact négatif à long terme sur la diversité des communautés végétales des prairies semi-naturelles. En revanche, ils suggèrent qu'une intensification des régimes de perturbations (et de la fertilisation) entraîne une forte diminution de cette diversité. Dans les prairies semi-naturelles, il est reconnu que l'intensification de l'utilisation des terres réduit fortement la diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés végétales ([Laliberté et al. 2010](#) ; [Egorov et al. 2014](#) ; [Egorov et al. 2017](#)). Par rapport à une perturbation de forte intensité, une intensification de l'utilisation des terres ne résulte pas en un changement de la communauté végétale impactée. Au contraire, il en résulte que certaines espèces deviennent de plus en plus dominantes aux dépens d'autres qui disparaissent petit à petit ([Kleijn et al. 2011](#)). Lors de l'intensification des régimes de perturbations, de moins en moins d'espèces sont capables de se reproduire dans les courts intervalles de temps entre deux perturbations ([Kruess & Tscharntke 2002](#)). Ainsi, notre travail permet de soulever l'hypothèse qu'une augmentation de la fréquence d'une perturbation de faible intensité possède un impact plus élevé sur la diversité végétale par rapport à une perturbation de forte intensité mais peu fréquente. Néanmoins, il est probable qu'une augmentation de la fréquence d'une perturbation de forte intensité ait des effets drastiques sur la diversité végétale des prairies semi-naturelles.

## C. Vers une diminution de la qualité des services écosystémiques et de la résilience ?

Les services écosystémiques, définis comme tous les biens et services que l'homme peut tirer des écosystèmes pour assurer son bien-être, sont nombreux dans les prairies semi-naturelles ([Fischer et al. 2008](#) ; [Schirpke et al. 2017](#)). Le maintien et la qualité de ces services sont étroitement liés à la diversité végétale ([Tilman et al. 1996](#) ; [Díaz et al. 2007b](#)). Le déclin de la biodiversité est reconnu comme pouvant entraîner une diminution ou une perte de services écosystémiques cruciaux ([Duffy 2009](#) ; [Cardinale et al. 2012](#) ; [Hooper et al. 2012](#)). De ce fait, la perte de diversité végétale observée dans les prairies de fauche du massif du Jura peut avoir des effets négatifs sur la provision de certains services écosystémiques. Par exemple, la production de biomasse est un service écosystémique très important dans les prairies semi-naturelles et très recherché par les exploitants agricoles ([Wilsey & Potvin 2000](#)). L'intensification de la fertilisation et des régimes de perturbation a pour but principal d'augmenter cette production. Cependant, cela entraîne également une diminution importante de la diversité végétale ([Hejman et al. 2012](#)) ainsi que de la qualité du fourrage. En effet, les prairies présentant une forte diversité végétale fournissent des fourrages de meilleure qualité car elles sont plus riches en espèces avec des teneurs en composés secondaires supérieures ([Mariaca et al. 1997](#) ; [Buchin et al. 1998](#) ; [Bugaud et al. 2000](#) ; [French 2017](#)).

Il est reconnu que la diversité végétale, sous toutes ses facettes, est essentielle à la résilience des écosystèmes (Cavender-Bares *et al.* 2009 ; Zhang *et al.* 2012 ; Oliver *et al.* 2015). Ainsi, nos résultats mettant en avant une diminution importante de la diversité végétale dans les prairies de fauche du massif du Jura suggèrent que la résilience des communautés étudiées a fortement diminué. En effet, la répétition de perturbations et plus généralement l'intensification de l'usage des terres réduit la résilience des communautés végétales (Laliberté *et al.* 2010), ce qui peut impacter la provision de services écosystémiques dans le futur (Schirpke *et al.* 2017). Dans le contexte climatique actuel, il est admis que les épisodes de sécheresse vont devenir de plus en plus fréquents et altérer les disponibilités en eau (Della-Marta *et al.* 2007 ; Knapp *et al.* 2008b ; Köpplin *et al.* 2014 ; Leitinger *et al.* 2015), pouvant entraîner une diminution de la production de biomasse dans les prairies semi-naturelles (Luo *et al.* 2008 ; Briner *et al.* 2012 ; Schirpke *et al.* 2013). Afin de garantir la stabilité de ce service écosystémique, il est nécessaire de limiter l'érosion de la diversité végétale. En effet, il a pu être montré qu'une diversité végétale élevée permet de diminuer la variabilité inter-annuelle de la production de biomasse en prairie (van Ruijven & Berendse 2007 ; Flynn *et al.* 2008 ; Hector *et al.* 2010 ; Cadotte *et al.* 2012) par une meilleure résistance à des événements climatiques défavorables (Isbell *et al.* 2015).

Selon nos résultats, les perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres ne semblent pas avoir d'impact négatif sur la diversité végétale des pelouses sèches. On peut donc supposer que la résilience de ces milieux n'en est pas impactée. Cependant, les différences observées dans la hiérarchie des espèces dominantes nécessitent une grande attention, car ce sont ces espèces qui conditionnent les processus de l'écosystème et sa résilience (Mokany *et al.* 2008 ; Kohler *et al.* 2017). Le fait que les communautés végétales perturbées par l'utilisation de broyeurs de pierres soient dominées par des espèces compétitives peut diminuer leur résilience à des événements climatiques défavorables. En effet, il a été mis en évidence que les communautés dominées par des espèces compétitives possèdent une faible résistance à des épisodes de sécheresse (Wang *et al.* 2007 ; van Ruijven & Berendse 2010) car elles ne sont pas aptes à supporter des conditions de stress (Craine *et al.* 2011).

Les perturbations par le campagnol terrestre, ne semblant modifier que partiellement la composition en espèces et permettant d'augmenter la richesse spécifique, peuvent également avoir un impact négatif sur la résilience des prairies semi-naturelles. En effet, nos travaux suggèrent que ces perturbations impactent négativement la facette phylogénétique de la diversité végétale, qui semble avoir un rôle prépondérant sur la résilience des écosystèmes. Une diversité phylogénétique élevée augmente la stabilité de l'écosystème en assurant que le potentiel évolutif de la communauté soit important, permettant de résister à un changement de conditions environnementales (Cavender-Bares *et al.* 2009). Une plus grande diversité de lignées dans une communauté se traduit par une plus grande probabilité que certaines espèces puissent s'adapter à des changements environnementaux (Potter *et al.* 2008). Ainsi, une perte de diversité phylogénétique est associée à une perte de l'histoire évolutive de la communauté et donc potentiellement à une perte de possibilités d'adaptations (Mace *et al.* 2003 ; Forest *et al.* 2007 ; Emerson & Gillette 2008 ; Faith *et al.* 2010 ; Thuiller *et al.* 2011). De ce fait, bien que les perturbations par le campagnol terrestre n'aient probablement pas d'impacts à long terme sur les communautés végétales, elles peuvent diminuer leur résilience lors d'événements climatiques défavorables ayant lieu pendant la même période.

De nombreuses études théoriques prédisent qu'une perte de diversité augmente le risque de changements abruptes et potentiellement irréversibles dans la structure et les services d'un écosystème (Ives & Carpenter 2007 ; Barnosky *et al.* 2012 ; Hooper *et al.* 2012). Il est également



reconnu que l'augmentation de la pression de perturbation ainsi que des changements dans la disponibilité en ressources peuvent favoriser le basculement d'un écosystème vers un autre état stable (Rietkerk *et al.* 2004 ; Kéfi *et al.* 2007). Ainsi, dans le contexte du changement climatique actuel, les perturbations étudiées peuvent accroître la vulnérabilité des prairies semi-naturelles à de futurs changements environnementaux (figure 6.1).

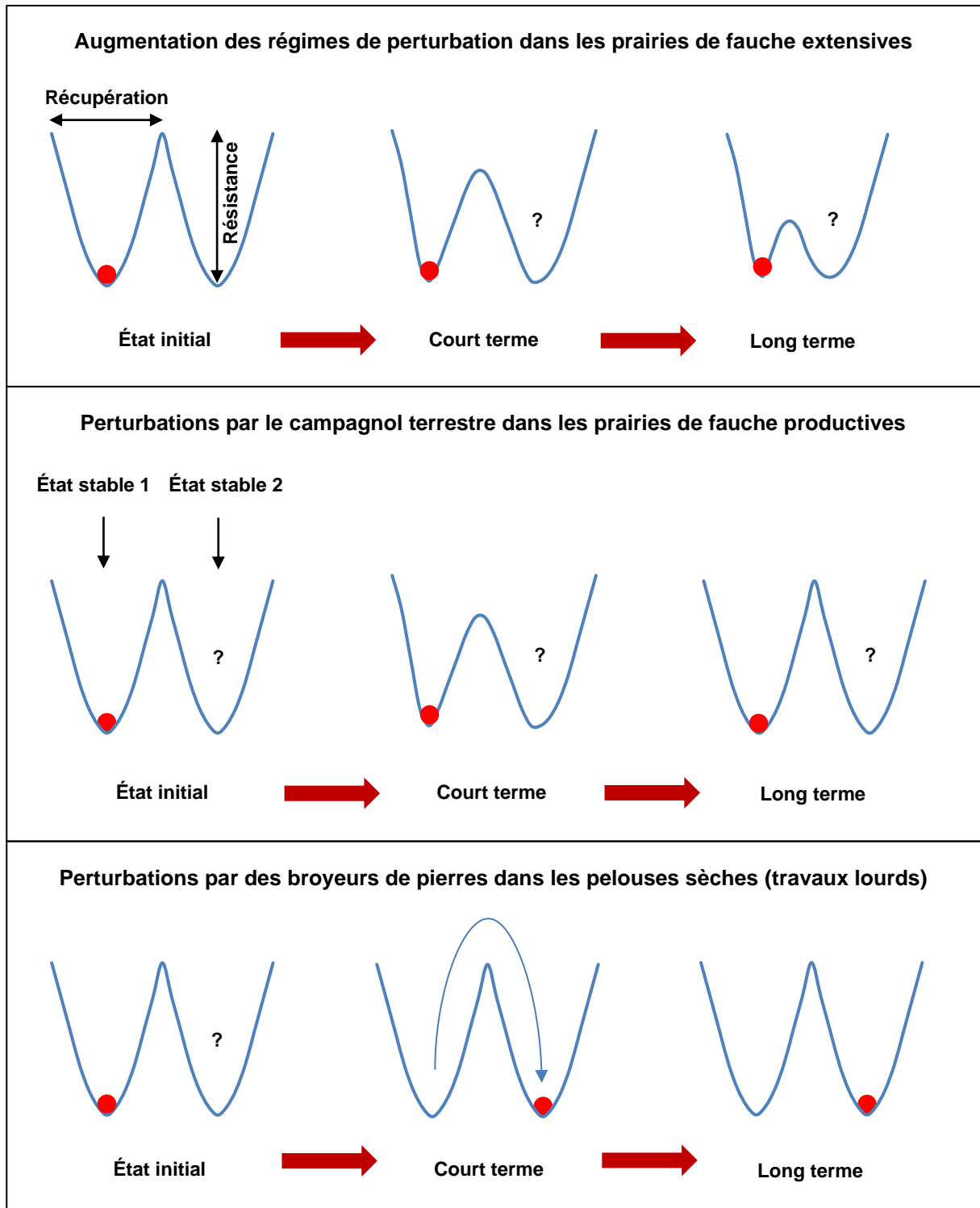


Figure 6.1 : Représentation schématique de l'impact des perturbations étudiées sur la résilience des prairies semi-naturelles. Cette représentation considère 2 états stables d'un système (l'état stable 1, qui est l'état actuel du système, et un état stable 2 non connu). Le point rouge représente la position du système au sein d'un bassin d'attraction. La résilience du système est représentée par la profondeur (capacité de résistance) et la largeur (capacité de récupération) du bassin d'attraction. Il convient de considérer que ce qui est schématisé par cette figure est hypothétique et subjectif. En effet, nos résultats ne permettent pas d'affirmer l'information présentée.

- Dans les prairies de fauche extensives, il est supposé que l'intensification des régimes de perturbation diminue la résilience du système. Si cette intensification se poursuit à long terme, la résilience du système à un changement environnemental ou à une autre perturbation en sera davantage diminuée.

- Dans les prairies de fauche productives, les perturbations par le campagnol terrestre diminuent probablement la résilience du système à court terme. Cependant, l'impact de ces perturbations sur la résilience à long terme est supposé négligeable.

- Dans les pelouses sèches, il est considéré ici que les perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres (dans le cas de travaux lourds) surpassent la résilience du système et entraînent un changement d'état stable. En effet, ces travaux modifient les conditions abiotiques du milieu de manière irréversible (destruction d'une partie du substrat). Cependant, malgré une composition en espèces très différente, il est probable que la résilience du nouvel état stable du système soit également importante.

## D. Orientations pour la gestion future des perturbations

Dans les paysages agricoles, les modes de gestion orientés vers l'augmentation de la production de biomasse et le gain économique entrent souvent en conflit avec la protection de la biodiversité (Henle *et al.* 2008). Ce type de conflit est le résultat de variables sociales, économiques et écologiques en interactions dans des systèmes très complexes (Bretagnolle *et al.* 2019). Leur résolution doit donc s'effectuer par des approches transdisciplinaires (Jahn *et al.* 2012) favorisant une coopération entre la recherche scientifique et les principaux acteurs concernés (Spangenberg *et al.* 2015 ; Church 2018). Dans le cadre de ce travail, nous proposons des orientations pour la gestion des perturbations dans les prairies semi-naturelles de moyenne montagne pouvant alimenter une réflexion plus globale. Dans ces milieux, il est important de considérer deux enjeux majeurs : maintenir une production fourragère importante pour les exploitants et protéger la biodiversité, support d'une agriculture de qualité et de la résilience des systèmes exploités.

### D.1. Perturbations d'origine biotique

Dans les prairies semi-naturelles, les perturbations provoquées par des micromammifères fouisseurs sont des perturbations subies par les exploitants agricoles. Ce type de perturbations d'origine biotique est difficile à maîtriser et conduit à une baisse importante de la quantité de fourrage récoltée (Quéré *et al.* 1999). En conséquence, elles peuvent entraîner des pertes économiques importantes pour les exploitants (Schouwey *et al.* 2014). D'une manière générale, les micromammifères fouisseurs font l'objet de tentatives d'éradication pour leur supposé rôle négatif sur l'écosystème prairial. Cependant, bien qu'ils soient considérés comme des pestes dans leurs habitats d'origines, ils fournissent des services écosystémiques essentiels et peuvent modifier la structure et le fonctionnement des prairies semi-naturelles (Delibes-Mateo *et al.* 2011 ; Davidson *et al.* 2012). L'impact des micromammifères sur la structure des communautés prairiales est minime si leur activité n'est pas continue (Rogers *et al.* 2001). La lutte contre ces espèces, ayant pour objectif de les éliminer ou de maintenir l'état de leurs populations à très basse densité, les empêche donc d'assurer leurs fonctions écosystémiques (Miller *et al.* 2007). Ainsi, la gestion de leurs populations doit être effectuée pour maintenir des densités

efficaces écologiquement (Soulé *et al.* 2001), en intégrant des paramètres culturels, sociaux et économiques lors de la définition des actions à entreprendre (Woodroffe *et al.* 2005). Un compromis dans les mesures de contrôle des populations doit être réalisé : la priorité au contrôle des populations doit être donnée dans les zones à forte activité économique, alors que la priorité au maintien de ces espèces doit être donnée dans les zones à forts enjeux de biodiversité (McShane *et al.* 2011). Dans le massif du Jura, nos résultats permettent de supposer que l'impact des perturbations par le campagnol terrestre sur la diversité et la composition des communautés végétales est modéré et ne peut être qualifié de positif ou négatif. Ainsi, ils n'apportent pas d'éléments en défaveur de la lutte contre les pullulations de campagnols terrestres. La production de fromages d'appellation d'origine protégée étant un secteur économique majeur dans le massif du Jura, la priorité doit être donnée au contrôle des populations.

La lutte contre le campagnol terrestre a été rendue obligatoire dans le département du Doubs depuis le 28 décembre 2015 et dans le département du Jura depuis le 29 décembre 2015. Afin de limiter l'usage de rodenticides pouvant impacter la faune non cible (Brakes & Smith 2005 ; Giraudoux *et al.* 2006 ; Sage *et al.* 2008), des éléments de lutte raisonnée ont été mis en place (Couval & Truchetet 2014). L'abondance des campagnols étant connue pour diminuer lorsque la pression de pâturage augmente, l'alternance entre des régimes de fauche et de pâturage est préconisée (Jacob 2003 ; Morilhat *et al.* 2007). Le travail du sol, pouvant endommager les galeries et impacter directement la mortalité des campagnols, est également mis en avant comme solution (Delattre *et al.* 1992 ; Jacob & Hempel 2003 ; Bonnet *et al.* 2013). Des plantations de haies entre les parcelles sont encouragées car elles permettent de limiter la connectivité entre les milieux et de favoriser l'accès à la population de campagnol par des prédateurs (Delattre & Giraudoux 2009). Dans le massif du Jura, la lutte contre les pullulations de campagnols terrestres apparaît comme une nécessité et n'est pas remise en cause dans le cadre de ce travail. Cependant, la mise en place de certaines solutions peut potentiellement impacter la diversité végétale des prairies semi-naturelles. Par exemple, le travail du sol est connu pour avoir un impact négatif sur la diversité des communautés végétales (Austrheim *et al.* 1999). Ainsi, afin de ne pas perturber davantage les prairies semi-naturelles, les éléments de lutte cherchant à réduire la connectivité entre les parcelles sont à privilégier (Foltête *et al.* 2016).

Il est connu que les parcelles les plus productives sont les plus susceptibles d'être perturbées par des pullulations de campagnols. En effet, il a pu être montré que le début de la phase de croissance du cycle de pullulation est corrélé positivement avec la quantité de fertilisant apportée sur les prairies (Morilhat *et al.* 2007). Les densités des populations de micromammifères sont plus élevées lorsque la quantité de ressources alimentaires a été artificiellement augmentée (Jonsson *et al.* 2002). De ce fait, par l'augmentation de la production primaire, la fertilisation augmente également la quantité de ressources disponibles pour les campagnols terrestres. Il est reconnu que les systèmes extensifs sont moins vulnérables économiquement parlant que les systèmes intensifs aux pullulations de campagnols terrestres (Schouwey *et al.* 2014). Ainsi, limiter l'intensification de l'utilisation des terres et la fertilisation des prairies peut se révéler adéquat pour lutter contre les pullulations de campagnols terrestres.

## D.2. Perturbations d'origine abiotique

Il est de nos jours reconnu qu'il est nécessaire de préserver la diversité végétale des prairies semi-naturelles à travers des pratiques extensives pour favoriser leur résilience dans un contexte de changement global (Isselstein *et al.* 2005 ; Landis 2017). De plus, dans les régions de moyenne montagne, la diversité des prairies semi-naturelles est à la base de la typicité des productions fromagères d'appellations d'origines protégées (Monnet 1996 ; Bugaud *et al.* 2002). Ainsi, il apparaît comme nécessaire de limiter la fertilisation et la fréquence des régimes de perturbations en prairie. Néanmoins, les parcelles présentant une forte diversité végétale sont souvent jugées économiquement non viables car peu productives (Kleijn *et al.* 2011). La mise en place d'un développement économique permettant de préserver la biodiversité apparaît donc comme un enjeu actuel majeur (Henle *et al.* 2008). Dans l'objectif de concilier enjeux économiques et environnementaux, favoriser une diversité des modes de gestions à l'échelle de l'exploitation est une solution à mettre en avant (Mauchamp 2014). D'un côté, garder des parcelles productives ou les régimes de perturbations par la fauche ou le pâturage sont fréquents permet d'assurer une production fourragère importante. D'autre part, limiter la fertilisation et la fréquence des perturbations dans des parcelles encore peu intensifiées permet de protéger leur diversité végétale, d'assurer une production fourragère de qualité (French 2017) et de favoriser la résilience des communautés à de futurs changements environnementaux (Landis 2017).

Les communautés végétales appauvries par l'intensification des modes de gestion peuvent prendre très longtemps à se reconstituer naturellement (Martin *et al.* 2005 ; Plantureux *et al.* 2005 ; Hejcman *et al.* 2010). De plus, leur restauration est difficile et nécessite des mesures pro-actives afin de retrouver la composition floristique et la diversité végétale d'origine (Smith *et al.* 2003 ; Hedberg & Kotowski 2010 ; Hejcman *et al.* 2010 ; Kiehl *et al.* 2010 ; Johnson *et al.* 2018). En ce sens, la protection de la diversité végétale des prairies semi-naturelles traditionnellement extensives doit apparaître comme une priorité. En effet, conserver une forte diversité végétale existante est plus efficace que d'essayer de la restaurer une fois diminuée (Kleijn *et al.* 2011). D'après nos résultats, il convient donc de maintenir les modes de gestion actuels dans les prairies extensives du massif des Vosges. A l'inverse, dans le massif du Jura, il est nécessaire de limiter l'intensification de l'utilisation de ces prairies en maintenant des pratiques extensives.

Dans le massif du Jura, l'utilisation de plus en plus fréquente de broyeurs de pierres dans les prairies semi-naturelles de moyenne montagne apparaît comme une menace importante pour la protection de la biodiversité (Appolloni *et al.* 2017). Cependant, nos résultats mettent en avant que ces perturbations de forte intensité n'ont pas d'impact négatif sur la diversité végétale des pelouses sèches du massif du Jura. Lors de la mise en place de travaux lourds, il en résulte néanmoins une disparition de ces milieux au profit de communautés végétales plus banales des prairies productives. Dans ce travail, l'impact des perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres a été étudié dans un contexte de réouverture de pelouses sèches enfrichées. Dans un cadre plus général, les travaux utilisant des broyeurs de pierres ont généralement pour objectif d'améliorer la structure du sol, de faciliter l'exploitation mécanique des parcelles et d'augmenter leur rendement (Appolloni *et al.* 2017). En ce sens, l'intensification de l'utilisation des terres suivant les travaux est susceptible d'avoir des conséquences négatives à long terme sur la diversité végétale. Bien que le manque de main d'œuvre et de temps puissent nécessiter l'emploi de méthodes mécaniques de grande ampleur pour entretenir ou restaurer certaines parcelles, il convient de considérer que les changements induits par ces méthodes sont irréversibles. Dans l'objectif de protéger les habitats de pelouses sèches, les

perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres doivent être, sinon abandonnées, fortement réglementées.

### D.3. Les espèces diagnostiques : un outil pour adapter la gestion des perturbations ?

L'utilisation d'indicateurs permettant d'évaluer la diversité végétale et l'intensité des régimes de perturbations peut apporter une aide à la décision précieuse pour la gestion des prairies semi-naturelles. En effet, établir des listes d'assemblages d'espèces représentatifs de la diversité d'une communauté est important pour faciliter son suivi, sa conservation et sa gestion (Dufrêne & Legendre 1997). Dans le massif du Jura, nos travaux ont pu mettre en évidence que les espèces diagnostiques des prairies pâturées sont de bons indicateurs de la diversité végétale et de l'intensité des modes de gestion de ces milieux. Cependant, nos travaux ont également révélé que, en comparaison d'autres espèces de prairies, les espèces diagnostiques ne sont pas de meilleurs indicateurs pour l'évaluation des régimes de perturbations par le pâturage. Il semble donc que ces espèces ne soient pas spécialement à privilégier pour le suivi et la gestion de ce type de perturbations dans les prairies semi-naturelles. A l'inverse, les espèces diagnostiques semblent répondre davantage aux quantités de nutriments apportées par les fertilisants industriels. Parce qu'elles sont de bons indicateurs de la diversité végétale, l'utilisation de ces espèces pour le suivi de la biodiversité dans un cadre plus général d'intensification de l'utilisation des terres semble intéressante. Identifier un nombre d'espèces diagnostiques dans une prairie pâturée permet d'avoir un aperçu de sa diversité végétale ainsi que de la manière dont elle est gérée (figure 6.2).

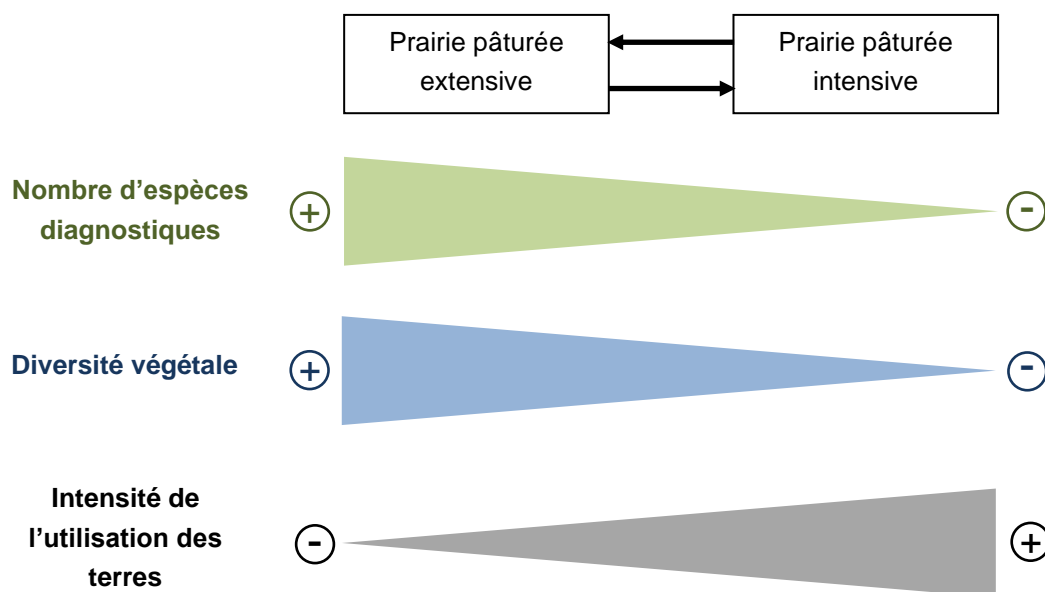


Figure 6.2 : Représentation schématique des relations entre le nombre d'espèces diagnostiques, la diversité végétale et l'intensité de l'utilisation des terres dans les prairies pâturées du massif du Jura.

## F. Limites de l'étude

### F.1. Diversité phylogénétique

Dans nos travaux, afin d'évaluer la diversité phylogénétique des communautés végétales, nous avons utilisé des arbres à résolution fine spécialement construits pour chaque étude. En comparaison de super-arbres plus généraux, ce type d'arbre est reconnu comme plus précis pour évaluer la diversité phylogénétique à l'échelle d'une communauté (Flynn *et al.* 2011). Néanmoins, lors de la réalisation de ces arbres, certaines séquences de gènes n'étaient pas disponibles pour plusieurs espèces. Bien qu'elles aient été remplacées par des séquences appartenant à des espèces proches du point de vue de la classification phylogénétique, il en résulte que la diversité phylogénétique calculée dans le cadre de nos travaux n'est pas rigoureusement représentative de la diversité phylogénétique des communautés étudiées.

### F.2. Diversité fonctionnelle

Les choix relatifs à la sélection des traits fonctionnels utilisés dans le cadre de ce travail peuvent faire l'objet d'une critique importante. En effet, les traits utilisés (SLA, LDMC, LNC et hauteur de la plante) permettent de capturer la stratégie générale de la plante par rapport aux ressources disponibles (Pakeman 2011). Ces traits ont été utilisés dans l'objectif de s'intéresser principalement aux changements de la diversité d'utilisation des ressources en réponse aux perturbations. Cependant, considérer des traits fonctionnels comme la masse des graines, permettant d'évaluer la capacité d'une espèce à s'établir dans un milieu donné (Kahmen & Poschold 2008), ou relatifs aux organes de reproduction végétative des espèces, aurait pu être privilégié.

Les valeurs des traits fonctionnels utilisés ont été extraites à partir de bases de données générales (Kleyer *et al.* 2008 ; Kattge *et al.* 2011). Il n'était pas possible par contraintes de temps de mesurer les traits de toutes les espèces identifiées sur le terrain. Cependant, certaines valeurs de traits n'étant pas disponibles dans les bases de données utilisées, la diversité fonctionnelle des communautés végétales n'a pu être prise en compte de manière complète. En effet, les espèces avec des valeurs de traits manquantes ont été éliminées pour le calcul des indices de diversité fonctionnelle. Dans le cadre de ce travail, des méthodes d'imputation (Taugourdeau *et al.* 2014) n'ont pas été utilisées pour remplacer les valeurs de traits manquantes car le nombre de traits utilisés a été jugé trop faible.

Il est reconnu que l'interprétation des indices de diversité fonctionnelle calculés à partir de plusieurs traits est plus complexe que celle des indices n'intégrant qu'un seul trait (Lepš *et al.* 2006). Néanmoins, dans l'objectif d'avoir un aperçu global de la diversité fonctionnelle des communautés végétales, des indices de diversité multi-traits ont été utilisés. Ce choix est discutable car l'utilisation d'indices composites ne permet pas d'étudier la réponse des traits individuellement (Butterfield & Suding 2013).

### F.3. Echelles d'évaluation de la diversité végétale

Dans le cadre de ce travail, nous avons étudié l'impact de perturbations sur la diversité alpha des communautés végétale. Les échelles d'évaluation beta et gamma n'ayant pas été considérées, nos résultats ne permettent donc pas de donner une vision d'ensemble de la réponse de la diversité végétale aux perturbations étudiées. Par exemple, les perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres ne semblent pas affecter la diversité alpha. Cependant, dans le cas de travaux lourds, ces

perturbations conduisent à une banalisation de la flore des pelouses sèches. De ce fait, elles entraînent probablement une diminution de la diversité beta et de la diversité gamma. A l'inverse, de part leur impact hétérogène sur la végétation, les perturbations par le campagnol terrestre permettent probablement d'augmenter la diversité beta dans les prairies perturbées.

#### F.4. Détermination et utilisation des espèces diagnostiques

Lors de l'identification des espèces diagnostiques des prairies pâturées, une approche basée sur des données de recouvrement des espèces a été retenue. La variation du recouvrement de certaines espèces étant une source majeure d'hétérogénéité entre certains types de végétation, il est important de conserver cette information (Willner *et al.* 2009). Le choix d'une approche basée sur des valeurs de recouvrement est cependant discutable au regard des approches en présence-absence qui sont couramment utilisées. Ces dernières sont souvent privilégiées afin de ne pas donner plus d'importance aux espèces se développant naturellement avec de forts recouvrements (Goodall 1973). De plus, elles sont également motivées par le fait que les valeurs de recouvrements d'une espèce sont influencées par les fluctuations annuelles de ses populations ainsi que par l'appréciation de l'auteur du relevé (Lepš & Hadincová 1992).

La liste d'espèces diagnostiques établie dans le cadre de ce travail est basée sur un jeu de données de la classe des *Arrhenatheretea elatioris* Braun-Blanquet 1949 (prairies mésophiles) de l'ancienne région Franche-Comté (Ferrez 2007). De ce fait, une limite importante de l'étude réalisée est que l'affinité des espèces diagnostiques pour d'autres classes n'a pas été prise en compte (Chytrý *et al.* 2002). De plus, les espèces identifiées ne peuvent pas être extrapolées à d'autres régions car des zones géographiques éloignées ne partagent pas les mêmes espèces (De Cáceres *et al.* 2015).

#### F.5. Approches descriptives

Nos résultats, basés sur des études descriptives, ne permettent pas de mettre en évidence de liens de causalités entre l'impact des perturbations étudiées et la diversité des communautés végétales. Cette absence de lien direct entre perturbations et diversité est une limite importante à nos travaux.

Dans notre étude sur l'évolution de la diversité végétale des prairies de fauche de moyenne montagne, l'évolution des régimes de perturbations a été évaluée de manière indirecte. Ce sont des variables telles que les proportions des stratégies CSR et des indices de tolérance à la défoliation qui permettent de supposer que les régimes de perturbation ont augmentés entre les deux campagnes de relevés. Ainsi, il n'est pas exclu que ses observations soient liées à des facteurs confondants. Par exemple, il a pu être montré que les espèces à stratégie rudérale présentent des recouvrements plus importants dans les prairies fortement fertilisées par des fertilisants industriels (Mauchamp *et al.* 2016).

L'impact des perturbations par les campagnols terrestres et par l'utilisation de broyeurs de pierres a été évalué via des approches synchroniques. De ce fait, l'absence de données sur la diversité et la composition des communautés végétales avant l'impact des perturbations est également une limite importante. Par exemple, la variabilité dans l'état d'enrichissement des parcelles perturbées par des broyeurs de pierres a certainement influencé la réponse des communautés végétales. Par ailleurs, dans notre étude sur l'impact des perturbations par le campagnol terrestre, les zones les plus perturbées ont pu être sélectionnées par ces micromammifères en fonction de différentes caractéristiques floristiques.

## G. Perspectives de recherche

### G.1. De futurs travaux intégrant des approches par modélisation

Dans le cadre de ce travail, nous avons évalué l'impact de perturbations individuelles sur la diversité des communautés végétales dans les prairies semi-naturelles. Cependant, les écosystèmes sont soumis à de multiples perturbations et changements environnementaux dont les effets interagissent entre eux. En ce sens, nos résultats peuvent alimenter des approches intégrant les effets de plusieurs perturbations sur les prairies semi-naturelles. La modélisation des systèmes écologiques constitue une méthode incontournable pour comprendre, prédire et contrôler la dynamique des écosystèmes. Le modèle DynaGraM (*Dynamic Grassland Model*, [Moulin 2018](#) ; [Moulin et al. 2018](#)) permet de modéliser l'évolution dans le temps de la biomasse du couvert végétal d'une prairie semi-naturelle en fonction des régimes de fauche et de pâturage, de la disponibilité en azote et de la réserve en eau du sol. La biomasse du couvert végétal y est décrite par différentes espèces ou types fonctionnels de plantes. En s'appuyant sur nos résultats, des travaux visant à modéliser l'effet des perturbations par le campagnol terrestre par l'intermédiaire de ce modèle sont en cours. Ils pourront permettre de modéliser l'impact simultané des perturbations par le campagnol terrestre et des régimes de perturbations par la fauche et le pâturage. De plus, il sera possible de tester l'hypothèse que les perturbations par le campagnol terrestre induisent des changements importants dans la composition des communautés végétales lorsqu'elles sont associées à des épisodes de sécheresse.

### G.2. Vers la mise en place de suivis diachroniques des perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres ?

Nos travaux ont mis en évidence que les perturbations de forte intensité par l'utilisation de broyeurs de pierres dans les pelouses sèches peuvent complètement modifier la composition des communautés végétales de ces milieux. Bien qu'il apparaisse comme nécessaire de limiter au maximum les perturbations par l'utilisation de broyeurs de pierres dans les pelouses sèches afin de conserver ces habitats, ces pratiques sont de plus en plus courantes. De ce fait, la mise en place de suivis diachroniques là où des broyeurs de pierres sont utilisés peut permettre d'acquérir des données solides sur l'impact encore mal connu de ces perturbations sur la diversité végétale. Dans l'objectif de réglementer l'utilisation des broyeurs de pierres, de tels travaux à l'initiative de la chambre interdépartementale d'agriculture Doubs-Territoire de Belfort sont en cours de réflexion. Néanmoins, l'utilisation de broyeurs de pierres pouvant porter une atteinte irréversible à certains habitats, de futures études mettant en œuvre ce type de perturbation sont éthiquement discutables.

### G.3. Identification des régimes de perturbations permettant le maintien d'une diversité végétale élevée

Un enjeu actuel majeur, défini sous le concept d'intensification écologique ([Doré et al. 2011](#) ; [Bommarco et al. 2013](#)), est la capacité à augmenter et optimiser la production de biomasse dans les systèmes agricoles tout en protégeant la biodiversité. Dans les prairies semi-naturelles, il est connu que l'intensification de l'utilisation des terres entraîne une baisse importante de la diversité végétale ([Laliberté et al. 2010](#) ; [Egorov et al. 2014](#)). De ce fait, le concept d'intensification écologique semble difficilement applicable dans ces milieux. Néanmoins, la comparaison des effets de différents régimes de perturbations et de fertilisation sur la productivité et la diversité végétale des prairies semi-naturelles



est un axe de recherche important. En effet, cela peut permettre d'identifier les modes de gestions permettant d'assurer le meilleur compromis entre ces deux variables souvent opposées (Hejcman *et al.* 2012). Ce type d'étude doit s'inscrire dans une dynamique de recherche mêlant science sociales, économiques et écologiques, afin d'adapter des pratiques viables pour une conservation de la diversité végétale à long terme. Dans le massif du Jura, de tels échanges entre disciplines, initiés dans le cadre de la Zone Atelier Arc Jurassien (<https://zaaj.univ-fcomte.fr>), sont en cours. Bien qu'ils concernent pour le moment des discussions générales, ils sont à poursuivre pour développer des programmes de recherche communs.

#### G.4. Espèces diagnostiques et évaluation de l'état de conservation des habitats

L'utilisation d'espèces diagnostiques comme indicateurs des régimes de perturbations dans les prairies semi-naturelles ne semble pas à privilégier en comparaison d'autres espèces. Cependant, un nombre élevé de ces espèces dans une communauté végétale semble indiquer une forte diversité taxonomique et fonctionnelle. Dans l'objectif de confirmer ces premiers résultats, la réplication de l'étude réalisée dans le cadre de ce travail est en cours via l'utilisation de jeux de données en provenance du massif des Vosges (Ferrez *et al.* 2017) et du massif central (Galliot *et al.* 2020). D'une manière générale, la notion d'espèce diagnostique peut être assimilée à la notion d'espèce typique employée mais non définie par la directive habitat de l'union européenne (CD 92/43/EEC, 1992). La directive habitat a pour objectif de fournir une protection accrue aux espèces et habitats menacés. Pour cela, elle requiert le maintien d'un état de conservation favorable des habitats concernés (Sipkova *et al.* 2010 ; Louette *et al.* 2011 ; Mikkonen & Moilanen 2013). Les espèces diagnostiques, étant fidèles à un certain type de communauté végétale, peuvent être considérées comme typiques d'un habitat particulier. Si le nombre d'espèces diagnostiques se révèle être un indicateur fiable de la diversité d'une communauté végétale, il peut être envisageable d'intégrer ces espèces comme un élément du diagnostic de l'état de conservation d'un habitat à une échelle locale. Cependant, la notion d'état de conservation étant vague et subjective, elle de nos jours soumise à d'intenses discussions et recherches (Rondinini & Chiozza 2010 ; Velázquez *et al.* 2010 ; Louette *et al.* 2015 ; Kovač *et al.* 2016). Ainsi, l'utilisation d'espèces diagnostique comme indicateur de l'état de conservation d'un habitat ne peut être applicable que si l'on considère qu'un habitat est en bon état de conservation s'il présente une forte diversité végétale.

## **7. Bibliographie**



- Ackerly D. (2009) Conservatism and diversification of plant functional traits: Evolutionary rates versus phylogenetic signal. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 19699-19706.
- Adler P.B., Raff D.A., Lauenroth W.K. (2001) The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479.
- Aguilera L.E., Armas C., Cea A.P., Gutierrez J.R., Meserve P.L., Kelt D.A. (2016) Rainfall, microhabitat, and small mammals influence the abundance and distribution of soil microorganisms in a Chilean semi-arid shrubland. *J. Arid Environ.* 126: 37-46.
- Albert C.H., Thuiller W., Yoccoz N.G., Douzet R., Aubert S., Lavorel S. (2010) A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Funct. Ecol.* 24: 1192-1201.
- Albert C.H., Grassein F., Schurr F.M., Vieilledent G., Violle C. (2011) When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspect. Plant Ecol.* 13: 217-225.
- Allaby M. (1994) *The Concise Oxford Dictionary of Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Allen C.R., Gunderson L., Johnson A.R. (2005) The use of discontinuities and functional groups to assess relative resilience in complex systems. *Ecosystems* 8: 958-66.
- 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. *Ecol. Lett.* 14: 19-28.
- Anderson M.J., Walsh D.C.I. (2013) PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecol. Monogr.* 83: 557-574.
- Angiolini C., Bonari G., Landi M. (2018) Focal plant species and soil factors in Mediterranean coastal dunes: an undisclosed liaison? *Estuar. Coast. Shelf S.* 211: 248-258.
- Ansquer P., Theau J.P., Cruz P., Viegas J., Al Haj Khaled R., Duru M. (2004) Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion. *Fourrages* 179 : 353-368.
- Ansquer P., Duru M., Theau J.P., Cruz P. (2009) Convergence in plant traits between species within grassland communities simplifies their monitoring. *Ecol. Ind.* 9: 1020-1029.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group) (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105-121.
- Apolloni N., Lanz M., Birrer S., Spaar R. (2017) Intensification des pâturages maigres et des pâturages boisés dans la chaîne jurassienne. Station ornithologique suisse, Sempach.
- Auffret A.G., Cousins S.A.O. (2011) Past and present management influences the seed bank and seed rain in a rural landscape mosaic. *J. Appl. Ecol.* 48: 1278-1285.
- Austrheim G., Gunilla E., Olsson A. (1999) How does continuity in grassland management after ploughing affect plant community patterns? *Plant Ecol.* 145: 59-74.
- Bagchi S., Tsewang N.A., Ritchie M.E. (2006) Small mammalian herbivores as mediators of plant community dynamics in the high-altitude arid rangelands of Trans-Himalaya. *Biol. Conserv.* 127: 438-442.
- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N., He J., Nakashizuka T., Raffaelli D., Schmid B. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* 9: 1146-1156.
- Barbaro L., Dutoit T., Anthelme F., Corcket E. (2004) Respective influence of habitat conditions and management regimes on prealpine calcareous grasslands. *J. Environ. Manage.* 72: 261-275.

- Barnosky A.D., Hadly E.A., Bascompte J., Berlow E.L., Brown J.H., Fortelius M., Getz W.M., Harte J., Hastings A., Marquet P.A., Martinez N.D., Mooers A., Roopnarine P., Vermeij G., Williams J.W., Gillespie R., Kitzes J., Marshall C., Matzke N., Mindell D.P., Revilla E., Smith A.B. (2012) [Approaching a state shift in Earth's biosphere. \*Nature\* 486: 52-58.](#)
- Bazzaz F.A. (1983) [Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. In: Mooney H.A., Godron M. \(eds\). \*Disturbance and Ecosystems\*. pp. 259-275. Springer-Verlag, New York.](#)
- Bazzichetto M., Malavasi M., Acosta A.T.R., Carranza M.L. (2016) [How does dune morphology shape coastal EC habitats occurrence? A remote sensing approach using airborne LiDAR on the Mediterranean coast. \*Ecol. Ind.\* 71: 618-626.](#)
- Bell C.D., Soltis D.E., Soltis P.A. (2005) [The age of the angiosperms: a molecular timescale without a clock. \*Evolution\* 59: 1245-1258.](#)
- Benson D.A., Karsch-Mizrachi I., Lipman D.J., Ostell J., Wheeler D.L. (2006) [GenBank. \*Nucleic Acids Res.\* 34: 16-20.](#)
- Bernard-Verdier M., Flores O., Navas M.L., Garnier E. (2013) [Partitioning phylogenetic and functional diversity into alpha and beta component along an environmental gradient in a Mediterranean rangeland. \*J. Veg. Sci.\* 24: 877-889.](#)
- Berthier K., Piry S., Cosson J.F., Giraudoux P., Foltete J.C., Defaut R., Truchetet D., Lambin X. (2014) [Dispersal, landscape and travelling waves in cyclic vole populations. \*Ecol. Lett.\* 17: 53-64.](#)
- Biswas S.R., Mallik A.U. (2011) [Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. \*Ecology\* 91: 28-35.](#)
- Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R., Ashmore M., Bustamante M., Cinderby S., Davidson E., Dentener F., Emmett B., Erisman J.W., Fenn M., Gilliam F., Nordin A., Pardo L., de Vries W. (2010) [Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. \*Ecol. Appl.\* 20: 30-59.](#)
- Bolnick D.I., Amarasekare P., Araujo M.S., Burger R., Levine J.M., Novak M., Rudolf V.H.W., Schreiber S.J., Urban M.C., Vasseur D.A. (2011) [Why intraspecific trait variation matters in community ecology. \*Trends Ecol. Evol.\* 26: 183-192.](#)
- Bommarco R., Kleijn D., Potts S.G. (2013) [Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. \*Trends Ecol. Evol.\* 28: 230-238.](#)
- Bongers F., Poorter L., Hawthorne W.D., Sheil D. (2009) [The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. \*Ecol. Lett.\* 12: 798-805.](#)
- Bonnet T., Crespin L., Pinot A., Bruneteau L., Bretagnolle V., Gauffr B. (2013) [How the common vole copes with modern farming: insights from a capture-mark-recapture experiment. \*Agr. Ecosyst. Environ.\* 177: 21-27.](#)
- Borcard D., Gillet F., Legendre P. (2018) [Numerical Ecology with R, Second Edition. Use R! series. Springer, New York.](#)
- Boulangeat I., Gravel D., Thuiller W. (2012) [Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. \*Ecol. Lett.\* 15: 584-593.](#)
- Brakes C.R., Smith R.H. (2005) [Exposure of non-target small mammals to rodenticides: short-term effects, recovery and implications for secondary poisoning. \*J. Appl. Ecol.\* 42: 118-128.](#)
- Brandt A.J., Seabloom E.W. (2012) [Seed and establishment limitation contribute to long-term native forb declines in California grasslands. \*Ecology\* 93: 1451-1462.](#)
- Bretagnolle V., Benoit M., Bonnefond M., Breton V., Church J.M., Gaba S., Gilbert D., Gillet F., Glatron S., Guerbois C., Lamouroux N., Lebouvier M., Mazé C., Mouchel J.M., Ouin A., Pays O., Piscart C., Ragueneau O., Servain S., Spiegelberger T., Fritz H. (2019) [Action-orientated research and](#)

- framework: insights from the French long-term social-ecological research network. *Ecol. Soc.* 24: 10.
- Briner S., Elkin C., Huber R., Grêt-Regamey A. (2012) [Assessing the impacts of economic and climate changes on land-use in mountain regions: a spatial dynamic modeling approach](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 149: 50-63.
- Buchin S., Martin B., Dupont D., Bornard A., Achilleos C. (1998). [Influence of composition of Alpine highland pastures on the chemical, rheological and sensory properties of chreese](#). *J. Dairy Res.* 66: 579-588.
- Bugaud C., Bornard A., Hauwuy A., Martin B., Salmon J.C., Tessier L., Buchin S. (2000). [Relation entre la composition botanique des végétations de montagne et leur composition en composés volatiles](#). *Fourrages* 162 : 141-155.
- Bugaud C., Buchin S., Hauwuy A., Coulon J.B. (2002) [Texture et flaveur du fromage selon la nature du pâturage : cas du fromage d'Abondance](#). *Productions animales* 15 : 31-36.
- Burrows C.J. (1990) [Processes of Vegetation Change](#). Unwin Hyman, London.
- 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.
- Buttler A., Kohler F., Gillet F. (2009) [The Swiss mountain wooded pastures: patterns and processes](#). In: Rigueiro-Rodriguez A., McAdam J., Mosquera-Losada M.R. (eds). *Agroforestry in Europe: current status and future prospects*, *Advances in Agroforestry series*. pp. 377-396. Springer, New York.
- Cadotte M.W., Cavender-Bares J., Tilman D., Oakley T.H. (2009) [Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity](#). *PLoS One* 4, e5695.
- Cadotte M.W., Carscadden K., Mirotnick N. (2011) [Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services](#). *J. Appl. Ecol.* 48: 1079-1087.
- Cadotte M.W., Dinnage R., Tilman D. (2012) [Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability](#). *Ecology* 93: 223-233.
- Cadotte M.W., Albert C.H., Walker S.C. (2013) [The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances](#). *Ecol. Lett.* 16: 1234-1244.
- Canals R.M., Sebastià M.T. (2000) [Soil nutrient fluxes and vegetation changes on molehills](#). *J. Veg. Sci.* 11: 23-30.
- Cantarello E., Newton A.C. (2008) [Identifying cost-effective indicators to assess the conservation status of forested habitats in Natura 2000 sites](#). *Forest Ecol. Manag.* 256: 815-826.
- Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings C., Venail P., Narwani A., Mace G.M., Tilman D., Wardle D.A., Kinzig A.P., Daily G.C., Loreau M., Grace J.B., Larigauderie A., Srivastava D.S., Naeem S. (2012) [Biodiversity loss and its impact on humanity](#). *Nature* 486: 59-67.
- Carmona C.P., Azcárate F.M., de Bello F., Ollero H.S., Lepš J., Peco B. (2012) [Taxonomical and functional diversity turnover in Mediterranean grasslands: interactions between grazing, habitat type and rainfall](#). *J. Appl. Ecol.* 49: 1084-1093.
- Carrère P., Seytre L., Piquet M., Landrieux J., Rivière J., Chabalier C., Farruggia A., Orth D. (2012) [Une typologie multifonctionnelle des prairies des systèmes laitiers AOP du Massif central combinant des approches agronomiques et écologiques](#). *Fourrages* 209 : 9-21.
- Cavalli D., Cabassi G., Borrelli L., Fuccella R., Degano L., Bechini L., Marino P. (2014) [Nitrogen fertiliser value of digested dairy cow slurry, its liquid and solid fractions, and of dairy cow slurry](#). *Ita. J. Agron.* 9: 71-78.

- Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine P.V.A., Kembel S.W. (2009) [The merging of community ecology and phylogenetic biology. \*Ecol. Let.\* 12: 693-715.](#)
- CD (Council Directive) 92/43/EEC. (1992) [The conservation of natural habitats and of wild fauna and flora.](#)
- Chao A., Chui C., Hsieh T.C. (2012) [Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. \*Ecology\* 93: 2037-2051.](#)
- Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C., Diaz S. (2000) [Consequences of changing biodiversity. \*Nature\* 405: 234-242.](#)
- Cheng Y., Tsubo M., Ito T.Y., Nishihara E., Shinoda M. (2011) [Impact of rainfall variability and grazing pressure on plant diversity in Mongolian grasslands. \*J. Arid Environ.\* 75: 471-476.](#)
- Chesson P., Huntly N. (1997) [The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. \*Am. Nat.\* 150: 519-553.](#)
- Chiarucci A., Bacaro G., Rocchini D. (2008) [Quantifying plant species diversity in a Natura 2000 network: old ideas and new proposals. \*Biol. Conserv.\* 141: 2608-2618.](#)
- Chillo V., Anand M., Ojeda R.A. (2011) [Assessing the use of functional diversity as a measure of ecological resilience in arid rangelands. \*Ecosystems\* 14: 1168-1177.](#)
- Chow T.L., Rees H.W., Moodie R.L. (1992) [Effects of stone removal and stone crushing on soil properties, erosion, and potato quality. \*Soil Sci.\* 153: 242-249.](#)
- Church J.M. (2018) [Pathways of adaptation to climate change: analysis and transformation of the governance system of the Ardennes mountain area. \*J. Alpine Res.\* 106: 1-14.](#)
- Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukát Z. (2002) [Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. \*J. Veg. Sci.\* 13: 79-90.](#)
- Chytrý M., Otýpková Z. (2003) [Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. \*J. Veg. Sci.\* 14: 563-570.](#)
- Cingolani A.M., Noy-Meir I., Diaz S. (2005) [Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. \*Ecol. Appl.\* 15: 757-773.](#)
- Clements F.E. (1916) [Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington. Washington, DC.](#)
- Collins S.L. (1989) [Experimental analysis of patch dynamics and community heterogeneity in tallgrass prairie. \*Vegetatio\* 85: 57-66.](#)
- Collins S.L., Knapp A.K., Briggs J.M., Blair J.M., Steinauer E.M. (1998) [Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. \*Science\* 280: 745-747.](#)
- Connell J.H. (1978) [Diversity in tropical rain forests and coral reefs: high diversity is maintained only in a non-equilibrium state. \*Science\* 199: 1302-1310.](#)
- Cooper W.S. (1923) [The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska: The present vegetation cycle. \*Ecology\* 4: 223-246.](#)
- Cordlandwehr V., Meredith R.L., Ozinga W.A., Bekker R.M., van Groenendael J.M., Bakker J.P. (2013) [Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? \*J. Ecol.\* 101: 662-670.](#)
- Côté I.M., Darling E.S. (2010) [Rethinking Ecosystem Resilience in the Face of Climate Change. \*PLOS Biol.\* 8: 1-5.](#)
- Cousins S.A.O., Eriksson O. (2002) [The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. \*Landscape Ecol.\* 17: 517-529.](#)

- Couval G., Truchetet D. (2014) [Le concept de lutte raisonnée : combiner des méthodes collectives contre le campagnol terrestre afin de conserver une autonomie fourragère](#). *Fourrages* 220 : 343-347.
- Cowles H.C. (1899) [The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan](#). *Bot. Gaz.* 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- Craine J.M., Nippert J.B., Towne E.G., Tucker S., Kembel S.W., Skibbe A., McLauchlan K.K. (2011) [Functional consequences of climate change-induced plant species loss in a tallgrass prairie](#). *Oecologia* 165: 1109-1117.
- Crawley M.J. (1997) [Life history and environment](#). In Crawley M.J. (ed). *Plant ecology* (second edition): 73-132. Oxford: Blackwell Science.
- Critchley C.N.R, Fowbert J.A., Wright B. (2007) [Dynamics of species-rich upland hay meadows over 15 years and their relation with agricultural management practices](#). *Appl. Veg. Sci.* 10: 307-314.
- Cruz P., Duru M., Therond O., Theau J.P., Ducourtieux C., Jouany C., Al Haj Khaled R., Anquer P. (2002) [Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage](#). *Fourrages* 172 : 335-354.
- Cruz P., Theau J.P., Lecloux E., Jouany C., Duru M. (2010) [Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes : une classification multitraits](#). *Fourrages* 201 : 11-17.
- Dainese M., Scotton M., Clementel F., Pecile A., Lepš J. (2012) [Do climate, resource availability, and grazing pressure filter floristic composition and functioning in Alpine pastures?](#) *Community Ecol.* 13: 45-54.
- Dainese M., Lepš J., de Bello F. (2015) [Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands](#). *Perspect. Plant Ecol.* 17: 44-53.
- Dallimer M., Tinch D., Acs S., Hanley N., Southall H.R., Gaston K.J., Armsworth P.R. (2009) [100 years of change: examining agricultural trends, habitat change and stakeholder perceptions through the 20th century](#). *J. Appl. Ecol.* 46: 334-343.
- Davidson A.D., Detling J.K., Brown J.H. (2012) [Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands](#). *Front. Ecol. Environ.* 10: 477-486
- de Bello F., Lavergne S., Meynard C.N., Lepš J., Thuiller W. (2010) [The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth](#). *J. Veg. Sci.* 21: 992-1000.
- de Bello F., Lavorel S., Lavergne S., Albert C.H., Boulangeat I., Mazel F., Thuiller W. (2013) [Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps](#). *Ecography* 36: 393-402.
- De Cáceres M., Font X., Oliva F. (2008) [Assessing species diagnostic value in large data sets: a comparison between phi coefficient and Ochiai index](#). *J. Veg. Sci.* 19: 779-788.
- De Cáceres M., Legendre P. (2009) [Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference](#). *Ecology* 90: 3566-3574.
- De Cáceres M., Chytrý M., Agrillo E., Attorre F., Botta-Dukát Z., Capelo J., Czúcz B., Dengler J., Ewald J., Faber-Langendoen D., Feoli E., Franklin S.B., Gavilán R., Gillet F., Jansen F., Jiménez-Alfaro B., Krestov P., Landucci F., Lengyel A., Loidi J., Mucina L., Peet R.K., Roberts D.W., Roleček J., Schaminée J.H.J., Schmidtlein S., Theurillat J.P., Tichý L., Walker D.A., Wildi O., Willner W., Wiser S.K. (2015) [A comparative framework for broad-scale plot-based vegetation classification](#). *Appl. Veg. Sci.* 18, 543-560.
- Delattre P., Giraudoux P., Baudry J., Truchetet D., Musard P., Toussaint M., Stahl P., Poule M.L., Artois M., Damange J.P., Quere J.P. (1992) [Land use patterns and types of common vole \(\*Microtus arvalis\*\) population kinetics](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 39: 153-169.



- Delattre P., Clarac R., Melis J.P., Pleydell D.R.J., Giraudoux P. (2006) [How moles contribute to colonization success of water voles in grassland: implications for control](#). *J. Appl. Ecol.* 43: 353-359.
- Delattre P., Giraudoux P. (2009) [Le campagnol terrestre, prévention et contrôle des populations](#). Edition Quae, Versailles. 304p.
- Delibes-Mateo M., Smith A.T., Slobodchikoff C.N., Swenson J.E. (2011) [The paradox of keystone species persecuted as pests: A call for the conservation of abundant small mammals in their native range](#). *Biol. Conserv.* 144: 1335-1346.
- Dellafore C.M., Muñoz Vallés S., Gallego Fernández J.B. (2009) [The rabbit \(\*Oryctolagus cuniculus\*\) as a seed disperser in a coastal dune system](#). *Plant Ecol.* 206: 251-261.
- Della-Marta P.M., Haylock M.R., Luterbacher J., Wanner H. (2007). [Doubled length of western European summer heat waves since 1880](#). *J. Geophys. Res-Atmos.* 112: D15103.
- DeMalach N., Kadmon R. (2017) [Light competition explains diversity decline better than niche dimensionality](#). *Funct. Ecol.* 31: 1834-1838.
- Dengler J., Janišová M., Török P., Wellstein C. (2014) [Biodiversity of Palaeartic grasslands: a synthesis](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 182: 1-14.
- Deutsch L., Folke C., Skanberg K. (2003) [The critical natural capital of ecosystem performance as insurance for human well-being](#). *Ecol. Econ.* 44: 205-17.
- Devictor V., Mouillot D., Meynard C., Jiguet C., Thuiller W., Mouquet N. (2010) [Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world](#). *Ecol. Lett.* 13: 1030-1040.
- Díaz S., Lavorel S., Chapin F.S., Tecco P.A., Gurrich D.E., Grigulis K. (2007a) [Functional diversity - at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters](#). In Canadell J.G., Pataki D.E., Pitelka L.F. (eds). *Terrestrial ecosystems in a changing world*. Springer, Berlin, pp 81-91.
- Díaz S., Lavorel S., de Bello F., Quétier F., Grigulis K., Robson T.M. (2007b) [Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments](#). *P. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 20684-20689.
- Díaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe C., Rusch G., Sternberg M., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H., Campbell B.D. (2007c) [Plant trait responses to grazing - a global synthesis](#). *Glob. Change Biol.* 13: 313-341.
- Díaz S., Purvis A., Cornelissen J.H.C., Mace G.M., Donoghue M.J., Ewers R.M., Jordano P., Pearse W.D. (2013) [Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability](#). *Ecol. Evol.* 3: 2958-2975.
- Dinnage R. (2009) [Disturbance Alters the Phylogenetic Composition and Structure of Plant Communities in an Old Field System](#). *PLOS One* 4(9): e7071.
- Doak D.F., Bigger D., Harding E.K., Marvier M.A., Omalley R.E., Thomson D. (1998) [The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology](#). *Ame. Nat.* 151: 264-276.
- Doré T., Makowski D., Malézieux E., Munier-Jolain N., Tchamitchian M., Tittone P. (2011) [Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: revisiting methods, concepts and knowledge](#). *Eur. J. Agron.* 34: 197-210.
- Dornelas M. (2010) [Disturbance and change in biodiversity](#). *Phil. Trans. R. Soc. B* 365: 3719-3727.
- dos Santos F.A.S., Johst K., Grimm V. (2011) [Neutral communities may lead to decreasing diversity–disturbance relationships: insights from a generic simulation model](#). *Ecol. Lett.* 14: 653–660.
- Dostálek J., Frantík T. (2008) [Dry grassland plant diversity conservation using low-intensity sheep and goat grazing management: case study in Prague \(Czech Republic\)](#). *Biodivers. Conserv.* 17: 1439-1454.

- Drummond A.J., Ho S.Y.W., Phillips M.J., Rambaut A. (2006) [Relaxed phylogenetics and dating with confidence. PLoS Biol. 4: e88.](#)
- Drummond A.J., Rambaut A. (2007) [BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. BMC Evol. Biol. 7: 214.](#)
- Duelli P., Obrist M.K. (2003) [Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. Basic Appl. Ecol. 4: 129-138.](#)
- Duffy J.E., Srivastava D.S., McLaren J., Sankaran M., Solan M., Emmerson M., Jones K.E. (2009) [Forecasting decline in ecosystem services under realistic scenarios of extinction. In: Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M., Perrings C. \(eds\). Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing, pp. 60-77. Oxford University Press, New York.](#)
- Dufrêne M., Legendre P. (1997) [Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecol. Monogr. 67: 345-366.](#)
- Dupré C., Diekmann M. (2001) [Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. Ecography 24: 275-286.](#)
- Dupré C., Stevens C.J., Ranke T., Bleeker A., Peppler-Lisbach C., Gowing D.J.G., Dise N.B., Dorland E., Bobbink R., Diekmann M. (2010) [Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: the contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. Glob. Change Biol. 16: 344-357.](#)
- Edwards K.F., Klausmeier C.A., Litchman E. (2011) [Evidence for a three-way trade-off between nitrogen and phosphorus competitive abilities and cell size in phytoplankton. Ecology 92: 2085-2095.](#)
- Egler F.E. (1981) [Letter to the editor. B. Ecol. Soc. Am. 62: 230-232.](#)
- Egorov E., Prati D., Durka W., Michalski S., Fischer M., Schmitt B., Blaser S., Brändle M. (2014) [Does land-use intensification decrease plant phylogenetic diversity in local grasslands? PLoS ONE 9: e103252.](#)
- Egorov E., Gossner M.M., Meyer S.T., Weisser W.W., Brändle M. (2017). [Does plant phylogenetic diversity increase invertebrate herbivory in managed grasslands? Basic and Appl. Ecol. 20: 40-50.](#)
- Eigenbrod F., Bell V.A., Davies H.N., Heinemeyer A., Armsworth P.R., Gaston K.J. (2011) [The impact of projected increases in urbanization on ecosystem services. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 278: 3201-3208.](#)
- Ellenberg H., Leuschner C. (2010) [Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart, Germany: Ulmer Verlag.](#)
- Elmqvist T., Folke C., Nyström M., Peterson G., Bengtsson J., Walker B., Norberg J. (2003) [Response diversity, ecosystem change, and resilience. Front. Ecol. Environ. 1: 488-494.](#)
- Emerson B.C., Gillespie R.G. (2008) [Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. Trends Ecol. Evol. 23: 619-630.](#)
- Eriksson O., Cousins S.A.O., Bruun H.H. (2002) [Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. J. Veg. Sci. 13: 743-748.](#)
- Evans D., Arvela M. (2011) [Assessment and Reporting under Article 17 of the Habitats Directive. European Topic Centre on Biological Diversity, Paris, France.](#)
- Fahnestock J.T., Detling J.K. (2002) [Bison-prairie dog-plant interactions in a North American mixed-grass prairie. Oecologia 132: 86-95.](#)
- Fahnestock JT, Larsen DL, Plumb GE, Detling JK (2003) [Effects of ungulates and prairie dogs on seed banks and vegetation in a North American mixed-grass prairie. Plant Ecol. 167: 255-268.](#)
- Faith D.P. (1992) [Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biol. Conserv. 61: 1-10.](#)

- Faith D.P., Magallon S., Hendry A.P., Conti E., Yahara T., Donoghue M.J. (2010) [Ecosystem services: an evolutionary perspective on the links between biodiversity and human well-being](#). *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2: 66-74.
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S.M.A. (2009) [Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management](#). In: Lichtfouse E., Navarrete M., Debaeke P., Souchère V., Alberola C. (eds). *Sustainable Agriculture*. pp 153-188. Springer; Dordrecht.
- Fastie C.L. (1995) [Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska](#). *Ecology* 76: 1899-1916.
- Ferrez Y. (2007) [Contribution à l'étude phytosociologique des prairies mésophiles de Franche-Comté](#). *Les Nouvelles Archives de la Flore Jurassienne* 5 : 59-151.
- Ferrez Y., Bailly G., Beauvils T., Collaud R., Caillet M., Fernez T., Gillet F., Guyonneau J., Hennequin C., Royer J.M., Schmitt A., Vergon-Trivaudey M.J., Vadam J.C., Vuilleminot M. (2011) [Synopsis des groupements végétaux de Franche-Comté](#). *Les Nouvelles Archives de la Flore Jurassienne et du nord-est de la France*, numéro spécial 1. 282p.
- Ferrez Y., Cholet J., Collaud R., Dor J.C., Dupont F., Froehlicher T., Giovannacci L., Hennequin C., Laumond J.S., L'Hospitalier M., Nguefack J., Simler N., Voirin M. (2017) [Guide phytosociologique des prairies du massif des Vosges et du Jura alsacien](#). 368p.
- Fischer M., Wipf S. (2002) [Effect of low-intensity grazing on the species rich vegetation of traditionally mown subalpine meadows](#). *Biol. Conserv.* 104: 1-11.
- Fischer M., Rottstock T., Marquard E., Middelhoff C., Roscher C., Temperton V.M., Oelmann Y., Weigelt A. (2008). [L'expérience de Iéna démontre les avantages de la diversité végétale pour les prairies](#). *Fourrages* 195 : 275-286.
- Flynn D.F.B., Schmid B., He J.S., Wolfe-Bellin K.S., Bazzaz F.A. (2008) [Hierarchical reliability in experimental plant assemblages](#). *J. Plant Ecol.* 1: 59-65.
- Flynn D.F.B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Trautman Richers B., Lin B.B., Simpson N., Mayfield M.M., DeClerck F. (2009) [Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa](#). *Ecol. Lett.* 12: 22-33.
- Flynn D.F.B., Mirotnick N., Jain M., Palmer M.I., Naeem S. (2011) [Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem–function relationships](#). *Ecology* 92: 1573-1581.
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P. (2005) [Global Consequences of Land Use](#). *Science* 309: 570–574.
- Folke C., Carpenter S., Walker B., Scheffer M., Elmqvist T., Gunderson L., Holling C.S. (2004) [Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management](#). *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 557-581.
- Foltête J.C., Couval G., Fontanier M., Vuidel G., Giraudoux P. (2016) [A graph-based approach to defend agro-ecological systems against water vole outbreaks](#). *Ecol. Ind.* 71: 87-98.
- Forest F., Grenyer R., Rouget M., Davies T.J., Cowling R.M., Faith D.P., Balmford A., Manning J.C., Proches S., van der Brank M., Reeves G., Hedderson T.A., Savolainen V. (2007) [Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots](#). *Nature* 445: 757-760.
- Fornara D.A., Tilman D. (2008) [Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation](#). *J. Ecol.* 96: 314-322.
- Fox J.W. (2013) [The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned](#). *Trends Ecol. Evol.* 28: 86-92.
- French K.E. (2017). [Species composition determines forage quality and medicinal value of high diversity grasslands in lowland England](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 241: 193-204.
- Futuyma D.J. (2010). [Evolutionary constraint and ecological consequences](#). *Evolution* 64: 1865-1884.

- Gaisler J., Pavlů V., Pavlů L., Hejzman M. (2013) [Long-term effects of different mulching and cutting regimes on plant species composition of \*Festuca rubra\* grassland](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 178: 10-17.
- Galland T., Adeux G., Dvořáková H., E-Vojtkó A., Orbán I., Lussu M., Puy R., Blažek P., Lanta V., Lepš J., de Bello F., Carmona C.P., Valencia E., Götzenberger, L. (2019) [Colonization resistance and establishment success along gradients of functional and phylogenetic diversity in experimental plant communities](#). *J. Ecol.* 107: 2090-2104.
- Galliot J.N., Hulin S., Le Henaff P.M., Farruggia A., Seytre L., Perera S., Dupic G., Faure P., Carrère P. (2020) [Typologie multifonctionnelle des prairies du Massif central](#). Edition Sidam-AEOLE. 284 p.
- García-Gómez H., Garrido J.L., Vivanco M.G., Lassaletta L., Rábago I., Avila A., Tsyro S., Sánchez G., González Ortiz A., González-Fernández I., Alonso R. (2014) [Nitrogen deposition in Spain: Modeled patterns and threatened habitats within the Natura 2000 network](#). *Sci. Tot. Environ.* 485-486: 450-460.
- Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., Toussaint J.P. (2004) [Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession](#). *Ecology* 85: 2630-2637.
- Garnier E., Lavorel S., Ansquer P., Castro H., Cruz P., Dolezal J., Eriksson O., Fortunel C., Freitas H., Golodets C., Grigulis K., Jouany C., Kazakou E., Kigel J., Kleyer M., Lehsten V., Lepš J., Meier T., Pakeman R., Papadimitriou M., Papanastasis V.P., Quested H., Quétier F., Robson M., Roumet C., Rusch G., Skarpe M., Sternberg M., Theau J.P., Thébault A., Vile D., Zarovali M. (2007) [Assessing the effects of land use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites](#). *Ann. Bot.* 99: 967-985.
- Garnier E., Navas M.L. (2012) [A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review](#). *Agron. Sustain. Dev.* 32: 365-399.
- Gaston K.J., Jackson S.F., Nagy A., Cantu-Salazar L., Johnson M. (2008) [Protected areas in Europe. Principle and practice](#). *Ann. NY Acad. Sci.* 1134: 97-119.
- Gaujour E., Amiaud B., Mignolet C., Plantureux S. (2012) [Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review](#). *Agron. Sustain. Dev.* 32: 133-160.
- Gervais J.A., Griffith S.M., Davis J.H., Cassidy J.R., Dragila M.I. (2010) [Effects of Gray-tailed Vole Activity on Soil Properties](#). *Northwest Sci.* 84: 159-169.
- Gillet F., Kohler F., Vandenberghe C., Buttler A. (2010) [Effect of dung deposition on small-scale patch structure and seasonal vegetation dynamics in mountain pastures](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 135: 34-41.
- Gillet F. (2014) [Guide d'utilisation de Phytobase \(version 8.3\), base de données phytosociologiques](#). hal-01306418.
- Gillet F., Mauchamp L., Badot P.M., Mouly A. (2016) [Recent changes in mountain grasslands: a vegetation resampling study](#). *Ecol. Evol.* 8: 2333-2345.
- Giraudoux P., Pradier B., Delattre P., Deblay S., Salvi D., Defaut R. (1995) [Estimation of water vole abundance by using surface indices](#). *Acta Theriol.* 40: 77-96.
- Giraudoux P., Delattre P., Habert M., Quéré J.P., Deblay S., Defaut R., Duhamel R., Moissenet M.F., Salvi D., Truchetet D. (1997) [Population dynamics of fossorial water vole \(\*Arvicola terrestris scherman\*\): a land usage and landscape perspective](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 66: 47-60.
- Giraudoux P., Delattre P., Foltête J.C., Josselin D., Defaut R., Truchetet D. (2002) [Les "vagues voyageuses" du campagnol terrestre en Franche-Comté](#). *Images de Franche-Comté, Association pour la cartographie et l'étude de la Franche-Comté* : 10-13.

- Giraudoux P., Tremollières C., Barbier B., Defaut R., Rieffel D., Bernard N., Lucot E., Berny P. (2006) Persistence of bromadiolone anticoagulant rodenticide in *Arvicola terrestris* populations after field control. *Environ. Res.* 102: 291-298.
- Gomez J.M., Verdu M., Perfectti F. (2010) Ecological interactions are evolutionarily conserved across the entire tree of life. *Nature* 465: 918-921.
- Goodall D.W. (1973) Numerical classification. In: Whittaker R.H. (ed.) *Ordination and classification of communities* 575-615. Junk, The Hague.
- Gotelli N.J., Colwell R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4: 379-391.
- Griffin J.N., Méndez V., Johnson A.F., Jenkins S.R., Foggo A. (2009) Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos* 118: 37-44.
- Grime J.P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.
- Grime J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31.
- Grime J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111: 1169-1194.
- Grime J.P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, New York.
- Grime J.P. (1989) The stress debate: symptom of impending synthesis? *Biol. J. Linn. Soc.* 37: 3-17.
- Grime J.P. (2001) *On plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Grime J.P. (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *J. Veg. Sci.* 17: 255-260.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. (2007). *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*, 2nd ed. Castlepoint Press, UK.
- Grime J.P., Pierce S. (2012) *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Gross N., Bloor J.M.G., Louault F., Maire V., Soussana J.F. (2009) Effects of land-use change on productivity depend on small-scale plant species diversity. *Basic Appl. Ecol.* 10 687-696.
- Güler B., Jentsch A., Bartha S., Bloor J.M.G., Campetella G., Canullo R., Házi J., Kreyling J., Pottier J., Szabó G., Terziyska T., Uğurlu E., Wellstein C., Zimmermann Z., Dengler J. (2016) How plot shape and dispersion affect plant species richness counts: implications for sampling design and rarefaction analyses. *J. Veg. Sci.* 27: 692-703.
- Gunderson L.H., Holling C.S. (2002) *Panarchy: understanding transformations in systems of humans and nature*. Washington, DC: Island Press.
- Halada L., Evans D., Romão C., Petersen J.E. (2011). Which habitats of European importance depend on agricultural practices? *Biodivers. Conserv.* 20: 2365-2378.
- Hansson M., Fogelfors H. (2000) Management of a semi-natural grassland; results from a 15-year-old experiment in southern Sweden. *J. Veg. Sci.* 11: 31-38.
- Harvey P.H., Pagel M. (1991) *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hautier Y., Niklaus P.A., Hector A. (2009) Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324: 636-638.
- Hector A., Bagchi R. (2007) Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448: 188-191.
- Hector A., Hautier Y., Saner P., Wacker L., Bagghi R., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Spehn E.M., Bazeley-White E., Weilenmann M., Caldeira M.C., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Huss-Danell K., Jumpponen A., Mulder C.P.H., Palmberg C., Pereira J.S., Siamantziouras A.S.D., Terry A.C.,

- Troumbis A.Y., Schmid B., Loreau M. (2010) [General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. Ecology 91: 2213-2220.](#)
- Hedberg P., Kotowski W. (2010) [New nature by seed addition? The current state of species introduction in grassland restoration, and the road ahead. J. Nat. Conserv. 18: 304-308.](#)
- Heegaard E., Okland R.H., Bratli H., Dramstad W.E., Engan G., Pedersen O., Solstad H. (2007) [Regularity of species richness relationships to patch size and shape. Ecography 30: 589-597.](#)
- Hejcman M., Schellberg J., Pavlů V. (2010) [Long-term effects of cutting frequency and liming on soil chemical properties, biomass production and plant species composition of Lolio-Cynosuretum grassland after the cessation of fertilizer application. Appl. Veg. Sci. 13: 257-269.](#)
- Hejcman M., Strnad L., Hejcmanová P., Pavlů V. (2012) [Response of plant species composition, biomass production and biomass chemical properties to high N, P and K application rates in Dactylis glomerata- and Festuca arundinacea-dominated grassland. Grass Forage Sci. 67: 488-506.](#)
- Hejcman M., Hejcmanová P., Pavlů V., Beneš J. (2013) [Origin and history of grasslands in Central Europe – a review. Grass Forage Sci. 68: 345-363.](#)
- Helmus M.R., Bland T.J., Williams C.K., Ives A.R. (2007) [Phylogenetic measures of biodiversity. Am. Nat. 169: 68-83.](#)
- Helmus M.R., Keller W., Paterson M.J., Yan N.D., Cannon C.H., Rusak J.A. (2010) [Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. Ecol. Lett. 13: 162-174.](#)
- Henle K., Alard D., Clitherow J., Cobb P., Firbank L., Kull T., McCracken D., Moritz R.F.A., Niemelä J., Rebane M., Wascher D., Watt A., Young J. (2008) [Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe-A review. Agr. Ecosyst. Environ. 124: 60-71.](#)
- Hernando A., Tejera R., Velázquez J., Victoria Núñez M. (2010) [Quantitatively defining the conservation status of Natura 2000 forest habitats and improving management options for enhancing biodiversity. Biodivers. Conserv. 19: 2221-2233.](#)
- Hill M. (1973) [Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology 54: 427-432.](#)
- Hilu K.W., Borsch T., Müller K., Soltis D.E., Soltis P.S., Savolainen V., Chase M.W., Powell M.P., Alice L.A., Evans R., Sauquet H., Neinhuis C., Slotta T.A.B., Rohwer J.G., Campbell S.C., Chatrou L.W. (2003) [Angiosperm phylogeny based on matK sequence information. Am. J. Bot. 90: 1758-1776.](#)
- Hirst R.A., Pywell R.F., Marrs R.H., Putwain P.D. (2005) [The resilience of calcareous and mesotrophic grasslands following disturbance. J. Appl. Ecol. 42: 498-506.](#)
- Hobbs R.J., Yates S., Mooney H.A. (2007) [Long-term data reveal complex dynamics in grassland in relation to climate change and disturbance. Ecol. Monogr. 77: 545-568.](#)
- Hoekstra J.M., Boucher T.M., Ricketts T.H., Roberts C. (2005) [Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. Ecol. Lett. 8: 23-29.](#)
- Holling C.S. (1973) [Resilience and Stability of Ecological Systems. Annu. Rev. Ecol. Syst. 4 :1-23.](#)
- Holling C.S. (1996) [Engineering Resilience versus Ecological Resilience. National Academic Press, Washington, DC, USA.](#)
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A. (2005) [Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol. Monogr. 75: 3-35.](#)

- Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., Gonzalez, A., Duffy, J. E., Gamfeldt, L. & O'Connor, M. I. (2012). [A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change](#). *Nature* 486: 105-108.
- Horn H.S. (1975) [Markovian properties of forest succession](#). In: Cody M.L., Diamond J.M. (eds). *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, MA. pp 196-211.
- Hughes A.R., Byrnes J.E., Kimbro D.L., Stachowicz J.J. (2007) [Reciprocal relationships and potential feedbacks between biodiversity and disturbance](#). *Ecol. Lett.* 10: 849-864.
- Hulshof C.M., Swenson N.G. (2010) [Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest](#). *Funct. Ecol.* 24: 217-223.
- Homburger H., Hofer G. (2012) [Diversity change of mountain hay meadows in the Swiss Alps](#). *Basic Appl. Ecol.* 13: 132-138.
- Humbert J.Y., Dwyer J.M., Andrey A., Arlettaz R. (2016) [Impacts of nitrogen addition on plant biodiversity in mountain grasslands depend on dose, application duration and climate: a systematic review](#). *Global Change Biol.* 22: 110-120.
- Hunter M. (2007) [Core principles for using natural disturbances regimes to inform landscape management](#). In: Lindenmayer D.B., Hobbs R.J. (eds). *Managing and designing landscapes for conservation*. Blackwell Publishing, Melbourne.
- Huntly N., Reichman O.J. (1994) [Effects of subterranean mammalian herbivores on vegetation](#). *J. Mammal.* 75: 852-859.
- Huston M. (1979) [A general hypothesis of species diversity](#). *Am. Nat.* 113: 81-101.
- Huston M.A. (1994) [Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes](#). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Huston M.A. (2004) [Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition](#). *Div. Distr.* 10: 167-178.
- Huston M.A. (2014) [Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism vs. logic in ecological theory](#). *Ecology* 95: 2382-2396.
- Illius A.W., Gordon I.J. (1993) [Diet selection in mammalian herbivores - constraints and tactics](#). In: Hughes R.N. (ed). *Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behaviour*. pp 157-181. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Institut de l'Élevage. (2012) [Fertiliser avec les engrais de ferme](#). Ouvrage collectif. Institut de l'Élevage, ITCF, ITAVI, ITP, Technipiel 250, 1-104. [http://idele.fr/no\\_cache/recherche/publication/idelesolr/recommends/fertiliser-avec-les-engrais-de-ferme.html](http://idele.fr/no_cache/recherche/publication/idelesolr/recommends/fertiliser-avec-les-engrais-de-ferme.html) [accessed January 30, 2019].
- Isbell F., Craven D., Connolly J., Loreau M., Schmid B., Beierkuhnlein C., Bezemer T.M., Bonin C., Bruehlheide H., de Luca E., Ebeling A., Griffin J.N., Guo Q., Hautier Y., Hector A., Jentsch A., Kreyling J., Lanta V., Manning P., Meyer S.T., Mori A.S., Naeem S., Niklaus P.A., Wayne Polley H., Reich P.B., Roscher C., Seabloom E.W., Smith M.D., Thakur M.P., Tilman D., Tracy B.F., van der Putten W.H., van Ruijven J., Weigelt A., Weisser W.W., Wilsey B., Eisenhauer N. (2015) [Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes](#). *Nature* 526: 574-577.
- Isselstein J., Jeangros B., Pavlu V. (2005) [Agronomic aspects of biodiversity targeted management of temperate grasslands in Europe-a review](#). *Agron. Res.* 3: 139-151.
- Ives A.R., Carpenter S.R. (2007) [Stability and diversity of ecosystems](#). *Science* 317: 58-62.
- Jackson S.T., Futyma R.P., Wilcox D.A. (1988) [A paleoecological test of a classical hydrosere in the Lake Michigan dunes](#). *Ecology* 69: 928-936.

- Jacob J. (2003) [Short-term effects of farming practices on populations of common voles](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 95: 321-325.
- Jacob J., Hempel N. (2003) [Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles](#). *J. Ethol.* 21: 45-50.
- Jacquemyn H., Brys R., Hermy M. (2003) [Short-term effects of different management regimes on the response of calcareous grassland vegetation to increased nitrogen](#). *Biol. Conserv.* 111: 137-147.
- Jacquemyn H., Van Mechelen C., Brys R., Honnay O. (2011) [Management effects on the vegetation and soil seed bank of calcareous grasslands: An 11-year experiment](#). *Biol. Conserv.* 144: 416-422.
- Jahn T., Bergmann M., Keil F. (2012) [Transdisciplinarity: between mainstream and marginalization](#). *Ecol. Econ.* 79: 1-10.
- Janišová M., Bartha S., Kiehl K., Dengler J. (2011) [Advances in the conservation of dry grasslands - introduction to contributions from the 7th European Dry Grassland Meeting](#). *Plant Biosyst.* 145: 507-513.
- Jaunatre R., Buisson E., Muller I., Morlon H., Mesléard F., Dutoit T. (2013) [New synthetic indicators to assess community resilience and restoration success](#). *Ecol. Ind.* 29: 468-477.
- Johnson E.A., Miyanishi K. (2007) [Plant Disturbance Ecology: The Process and the Response](#). Elsevier, Oxford.
- Johnson D.P., Catford J.A., Driscoll D.A., Gibbons P. (2018) [Seed addition and biomass removal key to restoring native forbs in degraded temperate grassland](#). *Appl. Veg. Sci.* 21: 219-228.
- Joner F., Specht G., Müller S.C., Pillar V.D. (2011) [Functional redundancy in a clipping experiment on grassland plant communities](#). *Oikos* 120: 1420-1426.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. (1997) [Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers](#). *Ecology* 78: 1946-1957.
- Jonsson P., Hartikinen T., Koskela E., Mappes T. (2002) [Determinants of reproductive success in voles: space use in relation to food and litter size manipulation](#). *Evol. Ecol.* 16: 455-467.
- Jost L. (2007) [Partitioning diversity into independent alpha and beta components](#). *Ecology* 88: 2427-2439.
- Jost L. (2010). [The Relation between Evenness and Diversity](#). *Diversity* 2: 207-232.
- Jung V., Violle C., Mondy C., Hoffmann L., Muller S. (2010) [Intraspecific variability and trait-based community assembly](#). *J. Ecol.* 98: 1134-1140.
- Jurasinski G., Retzer V., Beierkuhnlein C. (2009) [Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity](#). *Oecologia* 159: 15-26.
- Kahmen A., Perner J., Buchmann N. (2005) [Diversity-dependent productivity in semi-natural grasslands following climate perturbations](#). *Funct. Ecol.* 19: 594-601.
- Kahmen S., Poschlod P. (2008) [Does germination success differ with respect to seed mass and germination season? Experimental testing of plant functional trait responses to grassland management](#). *Ann. Bot.* 101: 541-548.
- Kalisz P.J., Davis W.H. (1992) [Effect of prairie voles on vegetation and soils in central Kentucky](#). *Am Midl. Nat.* 127: 392-399.
- Kapfer J., Hédli R., Jurasinski G., Kopecký M., Schei F.H., Grytnes J.A. (2017) [Resurveying historical vegetation data – opportunities and challenges](#). *Appl. Veg. Sci.* 20: 164-171.
- Kattge J., Díaz S., Lavorel S., Prentice C., Leadley P., Boenisch 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 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., Fernandez-Mendez 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., Kerckhoff A.J., Kirkup D., Kitajima K., Kleyer M., Klotz S., Knops J.M.H., Kramer K., Kuehn I., Kurokawa H., Laughlin D., Lee T.D., Leishman M., Lens F., Lenz T., Lewis S.L., Lloyd J., Llusia J., Louault F., Ma S., Mahecha M.D., Manning P., Massad T., Medlyn B.E., Messier J., Moles A.T., Mueller S.C., Nadrowski K., Naeem S., Niinemets U., Noellert S., Nueske A., Ogaya R., Oleksyn J., Onipchenko V.G., Onoda Y., Ordonez J., Overbeck G., Ozinga W.A., Patino S., Paula S., Pausas J.G., Penuelas 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-Negre 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](#). *Glob. Change Biol.* 17: 2905-2935.
- Kazakou E., Garnier E., Navas M.L., Roumet C., Collin C., Laurent G. (2007) [Components of nutrient residence time and the leaf economics spectrum in species from Mediterranean old-fields differing in successional status](#). *Funct. Ecol.* 21: 235-245.
- Kazakou E., Violle C., Roumet C., Navas M.L., Vile D., Kattge J., Garnier E. (2013) [Are trait-based species rankings consistent across data set and spatial cases?](#) *J. Veg. Sci.* 25: 235-247.
- Keddy P.A. (1992) [Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology](#). *J. Veg. Sci.* 3: 157-164.
- Kéfi S., Rietkerk M., Alados C.L., Pueyo Y., Papanastasis V.P., ElAich A., de Ruiter P.C. (2007) [Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems](#). *Nature* 449: 213-217.
- Kembel S.W., Ackerly D.D., Blomberg S.P., Cornwell W.K., Cowan P.D., Helmus M.R., Morlon H., Webb C.O. (2019) [picante: Integrating Phylogenies and Ecology](#). [online]. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=picante> [accessed September 12, 2019].
- Kemmitt S.J., Wright D., Goulding K.W.T., Jones D.L. (2006) [pH regulation of carbon and nitrogen dynamics in two agricultural soils](#). *Soil Biology & Biochemistry* 38: 898-911.
- Kiehl K., Kirmer A., Donath T.W., Rasran L., Hölzel N. (2010) [Species introduction in restoration projects – evaluation of methods for the establishment of semi-natural grasslands in central and northwestern Europe](#). *Basic Appl. Ecol.* 11: 285-299.
- Kirkham F.W., Tallowin J.R.B., Sanderson R.A., Bhogal A., Chambers B.J., Stevens D.P. (2008) [The impact of organic and inorganic fertilizers and lime on the species-richness and plant functional characteristics of hay meadow communities](#). *Biol. Conserv.* 141: 1411-1427.
- Kirkham F.W., Tallowin J.R.B., Dunn R.M., Bhogal A., Chambers B.J., Bardgett, R.D. (2014) [Ecologically sustainable fertility management for the maintenance of species-rich hay meadows: a 12-year fertilizer and lime experiment](#). *J. Appl. Ecol.* 51: 152-161.
- Klaus V.H., Hoever C.J., Fischer M., Hamer U., Kleinebecker T., Mertens D., Schäfer D., Prati D., Hölzel N. (2018) [Contribution of the soil seed bank to the restoration of temperate grasslands by mechanical sward disturbance](#). *Restor. Ecol.* 26: 114-122.
- Kleijn D., Baquero R.A., Clough Y., Díaz M., De Esteban J., Fernández F., Gabriel D., Herzog F., Holzschuh A., Jöhl R., Knop E., Kruess A., Marshall E.J.P., Steffan-Dewenter I., Tscharrntke T., Verhulst J., West T.M., Yela J.M. (2006) [Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries](#). *Ecol. Lett.* 9: 243-254.
- Kleijn D., Kohler F., Báldi A., Batáry P., Concepción E.D., Clough Y., Díaz M., Gabriel D., Holzschuh E., Knop E., Kovács A., Marshall E.J.P., Tscharrntke T., Verhulst J. (2009) [On the relationship](#)

- between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.* 276: 903-909.
- Kleijn D., Rundlö M., Scheper J., Smith H.G., Tscharntke T. (2011) Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends Ecol. Evol.* 26: 474-481.
- 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 R., 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 O., Cornelissen J.H.C., Eriksson O., Garnier E., Peco B. (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of Northwest European flora. *J. Ecol.* 96: 1266-1274.
- Kluge J., Kessler M. (2011) Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *J. Biogeogr.* 38: 394-405.
- Knapp S., Kühn I., Schweig O. (2008a) Challenging urban species diversity: contrasting phylogenetic patterns across plant functional groups in Germany. *Ecol. Lett.* 11: 1054-1064.
- Knapp A.K., Beier C., Briske D.D., Classen A.T., Luo Y., Reichstein M., Smith M.D., Smith S.D., Bell J.E., Fay P.A., Heisler J.L., Leavitt S.W., Sherry R., Smith B., Weng E. (2008b) Consequences of more extreme precipitation regimes for terrestrial ecosystems. *Bioscience* 58: 811-821.
- Knop E.V., Kleijn D., Herzog F., Schmid B. (2006) Effectiveness of the Swiss agri-environment scheme in promoting biodiversity. *J. Appl. Ecol.* 43: 120-127.
- Koch M., Schröder B., Günther A., Albrecht K., Pivarci R., Jurasinski G. (2017) Taxonomic and functional vegetation changes after shifting management from traditional herding to fenced grazing in temperate grassland communities. *Appl. Veg. Sci.* 20: 259-270.
- Kohler F., Gillet F., Progin M.A., Gobat J.M., Buttler A. (2004) Seasonal dynamics of plant species at fine scale in wooded pastures. *Community Ecol.* 5: 7-17.
- Köhler B., Gigon A., Edwards P.J., Krüsi B., Langenauer R., Lüscher A., Ryser P. (2005) Changes in the species composition and conservation value of limestone grasslands in Northern Switzerland after 22 years of contrasting managements. *Perspect. Plant Ecol.* 7: 51-67.
- Kohler F., Gillet F., Reust S., Wagner H.H., Gadallah F., Gobat J.M., Buttler A. (2006) Spatial and Seasonal Patterns of Cattle Habitat use in a Mountain Wooded Pasture. *Landscape Ecol.* 21: 281-295.
- Kohler M., Devaux C., Grigulis K., Leitinger G., Lavorel S., Tappeiner U. (2017) Plant functional assemblages as indicators of the resilience of grassland ecosystem service provision. *Ecol. Ind.* 73: 118-127.
- Kondoh M. (2001) Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 268: 269-271.
- Köplin N., Rößler O., Schädler B., Weingartner R. (2014) Robust estimates of climate-induced hydrological change in a temperate mountainous region. *Climatic Change* 122: 171-184.
- Kopp R. (1988) Les choix alimentaires de la forme fousseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*) : essais en terrarium. *EPPO Bull.* 18 : 393-400.
- Korell L., Lang B.R., Hensen I., Auge H., Bruelheide H. (2017) Interactions count: plant origin, herbivory and disturbance jointly explain seedling recruitment and community structure. *Sci. Rep.* 7: 8288.
- Kotanen P.M. (1997) Effects of gap area and shape on recolonization by grassland plants with differing reproductive strategies. *Can. J. Botany* 75: 352-361.
- Kotliar N., Baker B.W., Whicker A.D., Plum G. (1999) A critical review of assumptions about the prairie dog as a keystone species. *Environ. Manage.* 24: 177-192.

- Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B., Rubel F. (2006) [World Map of the Köppen–Geiger climate classification updated](#). *Meteorologische Zeitschrift* 15: 259-263.
- Kovač M., Kutnar L., Hladnik D. (2016) [Assessing biodiversity and conservation status of the Natura 2000 forest habitat types: Tools for designated forestlands stewardship](#). *Forest Ecol. Manag.* 359: 256-267.
- Krahulec F., Skalova H., Herben T., Hadincova V., Wildova R. (2001) [Vegetation changes following sheep grazing in abandoned mountain meadows](#). *Appl. Veg. Sci.* 4: 97-102.
- Královec J., Pocová L., Jonášová M., Macek P., Prach K. (2009) [Spontaneous recovery of an intensively used grassland after cessation of fertilizing](#). *Appl. Veg. Sci.* 12: 391-397.
- Kruess A., Tschamntke T. (2002) [Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity](#). *Biol. Conserv.* 106: 293-302.
- 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., Sánchez Merlos D., Vesik P.A., Mayfield M.M. (2010) [Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities](#). *Ecol. Lett.* 13: 76-86.
- Laliberté E., Legendre P., Shipley B. (2014) [Measuring functional diversity \(FD\) from multiple traits, and other tools for functional ecology \[online\]](#). Available from <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/index.html> [accessed October 9, 2018].
- Landis D.A. (2017) [Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services](#). *Basic Appl. Ecol.* 18: 1-12.
- Landolt E., Bäumler B., Erhardt A., Hegg O., Klötzli F., Lämmler W. et al. (2010). [Flora Indicativa: ecological indicator values and biological attributes of the flora of Switzerland and the Alps](#). Haupt, Bern, Switzerland.
- Lantová P., Lanta V (2009) [Food selection in \*Microtus arvalis\*: the role of plant functional traits](#). *Ecol. Res.* 24: 831-838.
- Lapola D.M., Oyama M.D., Nobre C.A., Sampaio G. (2008) [A new world natural vegetation map for global change studies](#). *An. Acad. Bras. Cienc.* 80: 397-408.
- Larkin M.A., Blackshields G., Brown N.P., Chenna R., McGettigan P.A., McWilliam H., Valentin F., Wallace I.M., Wilm A., Lopez R., Thompson J.D., Gibson T.J., Higgins D.G. (2007) [Clustal W and Clustal X version 2.0](#). *Bioinformatics* 23: 2947-2948.
- Lavorel S., Garnier E. (2002) [Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail](#). *Funct. Ecol.* 16: 545-556.
- Lavorel S., Grigulis K., McIntyre S., Williams N.S.G., Garden D., Dorrough J., Berman S., Quétier F., Thébaud A., Bonis A. (2008) [Assessing functional diversity in the field – methodology matters!](#) *Funct. Ecol.* 22: 134-147.
- Lavorel S., Grigulis K., Lamarque P., Colace M.P., Garden D., Girel J., Pellet G., Douzet R. (2011) [Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services](#). *J. Ecol.* 99: 135-147.
- Leitinger G., Ruggenthaler R., Hammerle A., Lavorel S., Schirpke U., Clement J., Lamarque P., Obojes N., Tappeiner U. (2015) [Impact of droughts on water provision in managed alpine grasslands in two climatically different regions of the Alps](#). *Ecophysiology* 8: 1600-1613.
- Lepš J., Hadincová V. (1992) [How reliable are our vegetation analyses](#). *J. Veg. Sci.* 3: 119-124.
- Lepš J., de Bello F., Lavorel S., Berman S. (2006) [Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter](#). *Preslia* 78: 481-501.

- Lewis T., Reid N., Clarke P.J., Whalley R.D.B. (2010) [Resilience of a high-conservation-value, semi-arid grassland on fertile clay soils to burning, mowing and ploughing](#). *Austral Ecol.* 35: 464-481.
- Lin Y.K., Keane B., Isenhour A., Solomon N.G. (2006) [Effects of patch quality on dispersal and social organization of prairie voles: an experimental approach](#). *J. Mammal.* 87: 446-453.
- Lindenmayer D.B. (2009) [Forest Pattern and Ecological Process: A synthesis of 25 Years of Research](#). CSIRO Publishing, Melbourne.
- Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I., Callaway R.M. (2004) [Rethinking plant community theory](#). *Oikos* 107: 433-438.
- Losos J.B. (2008) [Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species](#). *Ecol. Lett.* 11: 995-1003.
- Lososová Z., Čeplová N., Chytrý M., Tichý L., Danihelka J., Fajmon K., Láníková D., Preislerová Z., Řehořek V. (2016) [Is phylogenetic diversity a good proxy for functional diversity of plant communities? A case study from urban habitats](#). *J. Veg. Sci.* 27: 1036-1046.
- Louault F., Pillar V.D., Aufrère J., Garnier E., Soussana J.F. (2005) [Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland](#). *J. Veg. Sci.* 16: 151-160.
- Louette G., Adriaens D., Adriaens P., Anselin A., Devos K., Sannen K., Van Landuyt W., Paelinckx D., Hoffmann M. (2011) [Bridging the gap between the Natura 2000 regional conservation status and local conservation objectives](#). *J. Nat. Conserv.* 19: 224-235.
- Louette G., Adriaens D., Paelinckx D., Hoffmann M. (2015) [Implementing the Habitats Directive: How Science can support decision making](#). *J. Nat. Conserv.* 23: 27-34.
- Lundberg J., Moberg F. (2003) [Mobile Link Organisms and Ecosystem Functioning: Implications for Ecosystem Resilience and Management](#). *Ecosystems* 6: 87-98.
- Luo Y., Gerten D., Le Maire G., Parton W.J., Weng E., Zhou X., Keough C., Beier C., Ciais P., Cramer W., Dukes J.S., Emmett B., Hanson P.J., Knapp A., Linder S., Nepstad D., Rustad L. (2008) [Modeled interactive effects of precipitation, temperature, and \[CO<sub>2</sub>\] on ecosystem carbon and water dynamics in different climatic zones](#). *Glob. Change Biol.* 14: 1986-1999.
- Luzuriaga A.L., Escudero A., Olano J.M., Loidi J. (2005) [Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance](#). *Acta Oecol.* 27: 57-66.
- Mac Dougall A.S., McCann K.S., Gellner G., Turkington R. (2013) [Diversity loss with persistent human disturbance increases vulnerability to ecosystem collapse](#). *Nature* 494: 86-89.
- Mace G.M., Gittleman J.L., Purvis A. (2003) [Preserving the tree of life](#). *Science* 300: 1707-1709.
- Mackey R.L., Currie D.J. (2001) [The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked?](#) *Ecology* 82: 3479-3492.
- Májeková M., Paal T., Plowman N.S., Bryndová M., Kasari L., Norberg A., Weiss M., Bishop T.R., Luke S.H., Sam K., Le Bagousse-Pinguet Y., Lepš J., Götzenberger L., de Bello F. (2016) [Evaluating Functional Diversity: Missing Trait Data and the Importance of Species Abundance Structure and Data Transformation](#). *PLoS One* 11: e0149270.
- Mallen-Cooper M., Nakagawa S., Eldridge D.J. (2019) [Global meta-analysis of soil-disturbing vertebrates reveals strong effects on ecosystem patterns and processes](#). *Global Ecol. Biogeogr.* 28: 661-679.
- Mariaca R., Berger T., Gauch R., Imhof M.I., Jeangros B., Bosset J.O. (1997) [Occurrence of volatile mono- and sesquiterpenoids in highlands and lowlands plant species as possible precursors for flavor compounds in milk and dairy products](#). *J. Agr. Food Chem.* 45: 4423-4434.
- Marini L., Scotton M., Klimek S., Isselstein J., Pecile A. (2007) [Effects of local factors on plant species richness and composition of Alpine meadows](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 119: 281-288.

- Mariotte P., Vandenberghe C., Kardol P., Hagedorn F., Buttler A. (2013) [Subordinate plant species enhance community resistance against drought in semi-natural grasslands](#). *J. Ecol.* 101: 763-773.
- Mårtensson L.M., Olsson P.A. (2012) [Reductions in microbial biomass along disturbance gradients in a semi-natural grassland](#). *Appl. Soil Ecol.* 62: 8-13.
- Martin L.M., Moloney K.A., Wilsey B.J. (2005). [An assessment of grassland restoration success using species diversity components](#). *J. Appl. Ecol.* 42: 327-336.
- Martinsen G.D., Cushman J.H., Whitham T.G. (1990) [Impact of pocket gopher disturbance on plant species diversity in a shortgrass prairie community](#). *Oecologia* 83: 132-138.
- Mašková Z., Doležal J., Květ J., Zemek F. (2009) [Long-term functioning of a species-rich mountain meadow under different management regimes](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 132: 192-202.
- 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.
- Mason N.W.H., de Bello F., Doležal J., Lepš J. (2011) [Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities](#). *J. Ecol.* 99: 788-796.
- 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](#). *J. Veg. Sci.* 24: 794-806.
- Mauchamp L., Gillet F., Mouly A., Badot P.M. (2013) [Les prairies : biodiversité et services écosystémiques](#). Presses universitaires de Franche-Comté – Conseil National des Appellations d'Origine Laitières, Besançon, France. 130p.
- Mauchamp L. (2014) [Biodiversité et gestion des écosystèmes prairiaux en Franche-Comté](#). Thèse de doctorat. Université de Franche-Comté.
- Mauchamp L., Mouly A., Badot P.M., Gillet F. (2014) [Impact of management type and intensity on multiple facets of grassland biodiversity in the French Jura Mountains](#). *Appl. Veg. Sci.* 17: 645-657.
- Mauchamp L., Mouly A., Badot P.M., Gillet F. (2016) [Impact of nitrogen inputs on multiple facets of plant biodiversity in mountain grasslands: does nutrient source matter?](#) *Appl. Veg. Sci.* 19: 206-217.
- May R.M. (1977) [Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states](#). *Nature* 269: 471-477.
- Mayfield M.M., Levine J.M. (2010) [Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities](#). *Ecol. Lett.* 13: 1085-1093.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M. (2006) [Rebuilding community ecology from functional traits](#). *Trends Ecol. Evol.* 21: 178-185.
- McNaughton S.J. (1977) [Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology](#). *Am. Nat.* 111: 515-525.
- McShane T.O., Hirsch P.D., Trung T.C., Songorwa A.N., Kinzig A., Monteferri B., Mutekanga D., Van Thang H., Dammert J.L., Pulgar-Vidal M., Welch-Devine M., Brosius J.P., Coppolillo P., O'Connor S. (2011) [Hard choices: Making tradeoffs between biodiversity conservation and human well-being](#). *Biol. Conserv.* 144: 966-972.
- Messier J., McGill B.J., Lechowicz M.J. (2010) [How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology](#). *Ecol. Lett.* 13: 838-848.
- Mikkonen N., Moilanen A. (2013) [Identification of top priority areas and management landscapes from a national Natura 2000 network](#). *Environ. Sci. Policy* 27: 11-20.

- Milchunas D.G., Sala O.E., Lauenroth W.K. (1988) [A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. Am. Nat. 132: 87-106.](#)
- Milchunas D.G., Lauenroth W.K. (1993) [Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. Ecol. Monogr. 63: 327-366.](#)
- Miller B.J., Reading R.P., Biggins D.E., Detling J.K., Forrest S.C., Hoogland J.L., Javersak J., Miller S.D., Proctor J., Truett J., Uresk D.W. (2007) [Prairie dogs: an ecological review and current biopolitics. J. Wildlife Manage. 71: 2801-2810.](#)
- Miller A.D., Roxburgh S.H., Shea K. (2011) [How frequency and intensity shape diversity-disturbance relationships. P. Natl. Acad. Sci. USA 108: 5643-5648.](#)
- Mitchell R.J., Hewison R.L., Britton A.J., Brooker R.W., Cummins R.P., Fielding D.A., Fisher J.M., Gilbert D.j., Hester A.J., Hurskainen S., Pakeman R.J., Potts J.M., Riach D. (2017) [Forty years of change in Scottish grassland vegetation: Increased richness, decreased diversity and increased dominance. Biol. Conserv. 212: 327-336.](#)
- Mokany K., Ash J., Roxburgh S. (2008) [Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. J. Ecol. 96: 884-893.](#)
- Monnet J.C. (1996) [Caractérisation fonctionnelle d'unités cartographiques prairiales dans le massif du Jura : Application à la définition des terroirs du comté. Thèse de doctorat. Université de Franche-Comté.](#)
- Montalvo J., Casado M.A., Levassor C., Pineda F.D. (1993) [Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. J. Veg. Sci. 4: 213-222.](#)
- Moog D., Kahmen S., Poschlod P. (2005) [Application of CSR and LHS strategies for the distinction of differently managed grasslands. Basic Appl. Ecol. 6: 133-143.](#)
- Mori A.S., Furukawa T., Sasaki T. (2013) [Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. Biol. Rev. 88: 349-364.](#)
- Morilhat C., Bernard N., Bournais C., Meyer C., Lambole C., Giraudoux P. (2007) [Responses of \*Arvicola terrestris\* scherman populations to agricultural practices, and to \*Talpa europaea\* abundance in eastern France. Agr. Ecosyst. Environ. 122: 392-398.](#)
- Morilhat C., Bernard N., Foltête J.C., Giraudoux P. (2008) [Neighbourhood landscape effect on population kinetics of the fossorial water vole \(\*Arvicola terrestris\* schermann\). Landscape Ecol. 23: 567-579.](#)
- Mortimer S.R., Hollier J.A., Brown V.K. (1998) [Interactions between plant and insect diversity in the restoration of lowland calcareous grasslands in southern Britain. Appl. Veg. Sci. 1: 101-114.](#)
- Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S., Mason N.W.H., Bellwood D.R. (2013) [A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends Ecol. Evol. 28: 167-177.](#)
- Moulin T. (2018) [Modélisation mathématiques de la dynamique des communautés herbacées des écosystèmes prairiaux. Thèse de doctorat. Université de Franche Comté.](#)
- Moulin T., Perasso A., Gillet F. (2018) [Modelling vegetation dynamics in unmanaged grasslands: Responses to drivers depend on species richness. Ecol. Mod. 374: 22-36.](#)
- Mouquet N., Devictor V., Meynard C.N., Munoz F., Bersier L.F., Chave J., Couteron P., Dalecky A., Fontaine C., Gravel D., Hardy O.J., Lavergne S., Leibold M., Mouillot D., Münkemüller T., Pavoine S., Prinzing A., Rodrigues A.S.L., Rohr R.P., Thébaud E., Thuiller W. (2012) [Ecophylogenetics: advances and perspectives. Biol. Rev. Camb. Philos. 87: 769-785.](#)
- Mucina L., Bültmann H., Dierssen K., Theurillat J.P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. (2016) [Vegetation of Europe: hierarchical](#)

- floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Appl. Veg. Sci.* 19 (Suppl. 1): 3-264.
- Neilson R.P., Wullstein L.H. (1983) Biogeography of Two Southeast American Oaks in Relation to Atmospheric Dynamics. *J. Biogeogr.* 10: 275-297.
- Neuenkamp L., Lewis R.J., Koorem K., Zobel K., Zobel M. (2016) Changes in dispersal and light capturing traits explain post-abandonment community change in semi-natural grasslands. *J. Veg. Sci.* 27: 1222-1232.
- Nicod C., Leys B., Ferrez Y., Manneville V., Mouly A., Greffier B., Hennequin C., Bouton Y., Chemidlin Prévost-Bourré N., Gillet F. (2019) Towards the assessment of biodiversity and management practices in mountain pastures using diagnostic species? *Ecol. Ind.* 107 (105584).
- Niedrist G., Tasser E., Luth C., Dalla Via J., Tappeiner U. (2009) Plant diversity declines with recent land use changes in European Alps. *Plant Ecol.* 202: 195-210.
- O'Bryan K.E., Prober S.M., Lunt I.D., Eldridge D.J. (2009) Frequent fire promotes diversity and cover of biological soil crust in a derived temperate grassland. *Oecologia* 159: 827-838.
- Öckinger E., Eriksson A.K., Smith H.G. (2006) Effects of grassland abandonment, restoration and management on butterflies and vascular plants. *Biol. Conserv.* 133: 291-300.
- Ödman A.N., Schnoor T.K., Ripa J., Olsson P.A. (2012) Soil disturbance as a restoration measure in dry sandy grasslands. *Biodivers. Conserv.* 21: 1921-1935.
- OJEC (1992) Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Official Journal of the European Community*, L, 206.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. (2018) *vegan: Ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists* [online]. Available from <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> [accessed October 9, 2018].
- Oliver T.H., Heard M.S., Isaac J.B., Roy D.B., Procter D., Eigenbrod F., Freckleton R., Hector A., Orme C.D.L., Petchey O.L., Proença V., Raffaelli D., Suttle K.B., Mace G.M., Martin-López B., Woodcock B.A., Bullock J.M. (2015) Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends Ecol. Evol.* 30: 673-684.
- Olson J.S. (1958) Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. *Bot. Gaz.* 119: 125-170.
- Olson D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D., Burgess N.D., Powell G.V.N., Underwood E.C., D'Amico J.A., Itoua I., Strand H.E., Morrison J.C., Loucks C.J., Allnutt T.F., Ricketts T.H., Kura Y., Lamoreux J.F., Wettengel W.W., Hedao P., Kassem K.R. (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51: 933-938.
- Ostermann O.P. (1998) The need for management of nature conservation sites designated under Natura 2000. *J. Appl. Ecol.* 35: 968-973.
- Pakeman R.J., Quested H.M. (2007) Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Appl. Veg. Sci.* 10: 91-96.
- Pakeman R.J., Lepš J., Kleyer M., Lavorel S., Garnier E. & the VISTA consortium. (2009) Relative climatic, edaphic and management controls of plant functional trait signatures. *J. Veg. Sci.* 16: 391-398.
- Pakeman R.J. (2011) Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *J. Ecol.* 99: 1143-1151.
- Pakeman R.J., Lenno, J.J., Brooker R.W. (2011) Trait assembly in plant assemblages and its modulation by productivity and disturbance. *Oecologia* 167: 209-218.

- Pakeman R., Hewison R.L., Riach D., Fisher J.M., Hurskainen S., Fielding D.A., Mitchell R.J. (2017) [Long-term functional structure and functional diversity changes in Scottish grasslands](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 247: 352-362.
- Pavoine S., Bonsall M.B. (2011) [Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach](#). *Biol. Rev.* 86: 792-812.
- Pavoine S., Gasc A., Bonsall M.B., Mason N.W.H. (2013) [Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes?](#) *J. Veg. Sci.* 24: 781-793.
- Payne R.J., Caporn S.J.M., Stevens C.J., Carroll J.A., Edmondson J.L., Gowing D.J., Dise N.B. (2013) [Inferring nitrogen deposition from plant community composition](#). *Ecol. Ind.* 26: 1-4.
- Peco B., Sánchez A.M., Azcárate F. (2006) [Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 113: 284-294.
- 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 Ecol. Evol.* 5: 961-970.
- Perronne R., Mauchamp L., Mouly A., Gillet F. (2014) [Contrasted taxonomic, phylogenetic and functional diversity patterns in semi-natural permanent grasslands along an altitudinal gradient](#). *Plant Ecol. Evol.* 147: 165-175.
- Petchey O.L., Downing A.L., Mittelbach G.G., Persson L., Steiner C.F., Warren P.H., Woodward G. (2004) [Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems](#). *Oikos* 104: 167-178.
- Petchey O.L., Gaston K.J. (2006) [Functional diversity: back to basics and looking forward](#). *Ecol. Lett.* 9: 741-748.
- Phillips J.D. (2011) [Predicting modes of spatial change from state-and-transition models](#). *Ecol. Model.* 222: 475-484.
- Pickett S.T.A., Kolasa J., Armesto J.J., Collins S.L. (1989) [The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels](#). *Oikos* 54: 129-136.
- Pickett S.T.A., Wu J., Cadenasso M.L. (1999) [Patch dynamics and the ecology of disturbed ground: a framework for synthesis](#). In: Walker L.R. (ed) *Ecosystems of disturbed ground*. pp 707-722. Amsterdam, Netherlands: Elsevier Science.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Díaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S.J., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., van Bodegom P.M., Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Wilson P.J., Buffa G., Nyakunga O.C., Reich P.B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R.M., Luzzaro A., Brusa G., Siefert A., Barbosa N.P.U., Chapin F.S., Cornwell W.K., Fang J., Fernandes G.W., Garnier E., Le Stradic S., Peñuelas J., Melo F.P.L., Slaviero A., Tabarelli M., Tampucci D. (2017) [A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide](#). *Funct. Ecol.* 31: 444-457.
- Pillar V.D., Blanco C.C., Müller S.C., Sosinski E.E., Joner F., Duarte L.D.S. (2013) [Functional redundancy and stability in plant communities](#). *J. Veg. Sci.* 24: 963-974.
- Pipenbaher N., Kaligarić M., Mason N.W.H., Škornik S. (2013) [Dry calcareous grasslands from two neighboring biogeographic regions: relationship between plant traits and rarity](#). *Biodivers. Conserv.* 22: 2207-2221.
- Plantureux S., Peeters A., McCracken D. (2005) [Biodiversity in intensive grasslands. Effect of management, improvement and challenges](#). *Agron. Res.* 3: 153-164.
- Platt W.J., Connell J.H. (2003) [Natural disturbances and directional replacement of species](#). *Ecol. Monogr.* 73: 507-522.



- Polus E., Vandewoestijne S., Choutt J., Baguette M. (2007) [Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities](#). *Biodivers. Conserv.* 16: 3423-3436.
- Poschlod P., WallisDeVries M.F. (2002) [The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands - lessons from the distant and recent past](#). *Biol. Conserv.* 104: 361-376.
- Poschlod P., Bakker J.P., Kahmen S. (2005) [Changing land use and its impact on biodiversity](#). *Basic Appl. Ecol.* 6: 93-98.
- Poschlod P., Baumann A., Karlik P. (2009) [Origin and development of grasslands in Central Europe](#). In: Veen P., Jefferson R., de Smidt J., van der Straaten J. (eds). *Grasslands in Europe of High Nature Value*. pp 15-26. KNNV Publishing, Zeist.
- Potter K.M. (2008) [From genes to ecosystems: measuring evolutionary diversity and community structure with forest inventory and analysis \(FIA\) data](#). *Forest Inventory and Analysis (FIA) Symposium 2008*; Park City, UT. Proc. RMRS-P-56CD. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Proulx M., Mazumder A. (1998) [Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor versus nutrient-rich ecosystems](#). *Ecology* 79: 2581-2592.
- Prugh L.R., Brashares J.S. (2012) [Partitioning the effects of an ecosystem engineer: kangaroo rats control community structure via multiple pathways](#). *J. Anim. Ecol.* 81: 667-678.
- Pulsford S.A., Lindenmayer D.B., Driscoll D.A. (2016) [A succession of theories: purging redundancy from disturbance theory](#). *Biol. Rev.* 91: 148-167.
- Purschke O., Schmid B.C., Sykes M.T., Poschlod P., Michalski S.G., Durka W., Kühn I., Winter M., Prentice H.C. (2013) [Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes](#). *J. Ecol.* 101: 857-866.
- Quéré J.P., Garel J.P., Rous C., Pradier B., Delattre P. (1999) [Estimer les dégâts du campagnol terrestre en prairie naturelle](#). *Fourrages* 158 : 133-147.
- Questad E.J., Foster B.L. (2007) [Vole disturbances and plant diversity in a grassland metacommunity](#). *Oecologia* 153: 341-351.
- Quested H., Eriksson O., Fortunel C., Garnier E. (2007) [Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change](#). *Funct. Ecol.* 21: 1016-1026.
- Quétier F., Thébault A., Lavorel S. (2007) [Linking vegetation and ecosystem response to complex past and present land use changes using plant traits and a multiple stable state framework](#). *Ecol. Monogr.* 77: 33-52.
- Rajaniemi T.K. (2002) [Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses](#). *J. Ecol.* 90: 316-324.
- Reitalu T., Helm A., Pärtel M., Bengtsson K., Gerhold P., Rosén E., Takkis K., Znamenskiy S., Prentice K.C. (2014) [Determinants of fine-scale plant diversity in dry calcareous grasslands within the Baltic Sea region](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 182: 59-68.
- Rezende E.L., Lavabre J.E., Guimaraes P.R., Jordano P., Bascompte J. (2007) [Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks](#). *Nature* 448: 925-928.
- Rietkerk M., Dekker S.C., de Ruiter P.C., van de Koppel J. (2004) [Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems](#). *Science* 305: 1926-1929.
- Rion V., Gallandat J.D., Gobat J.M., Vittoz P. (2018) [Recent changes in the plant composition of wetlands in the Jura Mountains](#). *Appl. Veg. Sci.* 21: 121-131.
- Risch A.C., Schutz M., Vandegehuchte M.L., van der Putten W.H., Duyts H., Raschein U., Gwiazdowicz D.J., Busse M.D., Page-Dumroese D.S., Zimmermann S. (2015) [Aboveground](#)

- vertebrate and invertebrate herbivore impact on net N mineralization in subalpine grasslands. *Ecology* 96: 3312-3322.
- Robinson R.A., Sutherland W.J. (2002) Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.* 39: 157–176.
- Roelofs D, Aarts M.G.M., Schat H., van Straalen N.M. (2008) Functional ecological genomics to demonstrate general and specific responses to abiotic stress. *Funct. Ecol.* 22: 8-18.
- Rogers W.E., Hartnett D.C., Elder B. (2001) Effects of Plains Pocket Gopher (*Geomys bursarius*) Disturbances on Tallgrass-Prairie Plant Community Structure. *Am. Midl. Nat.* 145: 344-357.
- Rondinini C., Chiozza F. (2010) Quantitative methods for defining percentage area targets for habitat types in conservation planning. *Biol. Conserv.* 143: 1646-1653.
- Rook A.J., Tallwin J.R.B. (2003) Grazing and pasture management for biodiversity benefit. *Anim. Res.* 52: 181-189.
- Rook A.J., Dumont B., Isselstein J., Osoro K., Wallis De Vries M.F., Parente G., Mills J. (2004) Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures – A review. *Biol. Conserv.* 119: 137-150.
- Roth T., Kohli L., Rihm B., Achermann B. (2013) Nitrogen deposition is negatively related to species richness and species composition of vascular plants and bryophytes in Swiss mountain grassland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 178: 121-126.
- Rubel F., Brugger K., Haslinger K., Auer I. (2017) The climate of the European Alps: Shift of very high resolution Köppen-Geiger climate zones 1800-2100. *Meteorologische Zeitschrift* 26: 115-125.
- Rykiel E.J. (1985) Towards a definition of ecological disturbance. *Aust. J. Ecol.* 10: 361-365.
- Ryser P., Urbas P. (2000) Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. *Oikos* 91: 41-50.
- Sage M., Coeurdassier M., Defaut R., Gimbert F., Berny P., Giraudoux P. (2008) Kinetics of bromadiolone in rodent populations and implications for predators after field control of the water vole, *Arvicola terrestris*. *Sci. Total Environ.* 407: 211-222.
- Sanders D., Jones C.D., Thébault E., Bouma T.J., van der Heide T., van Belzen J., Barot S. (2014) Integrating ecosystem engineering and food webs. *Oikos* 123: 513-524.
- Santoro R., Carboni M., Carranza M.L., Acosta A.T.R. (2012) Focal species diversity patterns can provide diagnostic information on plant invasions. *J. Nat. Conserv.* 20: 85-91.
- Sasaki T., Okubo S., Okayasu T., Jamsran U., Ohkuro T., Takeuchi K. (2009a) Management applicability of the intermediate disturbance hypothesis across Mongolian rangeland ecosystems. *Ecol. Appl.* 19: 423-432.
- Sasaki T., Okubo S., Okayasu T., Jamsran U., Ohkuro T., Takeuchi K. (2009b) Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Ecology* 90: 2598-2608.
- Schermer M., Darnhofer I., Daugstad K., Gabillet M., Lavorel S., Steinbacher M. (2016) Institutional impacts on the resilience of mountain grasslands: an analysis based on three European case studies. *Land Use Policy* 52: 382-391.
- Schirpke U., Leitinger G., Tasser E., Schermer M., Steinbacher M., Tappeiner U. (2013) Multiple ecosystem services of a changing Alpine landscape: past, present and future. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management* 9: 123-135.
- Schirpke U., Kohler M., Leitinger G., Fontana V., Tasser E., Tappeiner U. (2017) Future impacts of changing land-use and climate on ecosystem services of mountain grassland and their resilience. *Ecosyst. Serv.* 26: 79-94.

- Schleuter D., Daufresne M., Massol F., Argillier C. (2010) A user's guide to functional diversity indices. *Ecol. Monogr.* 80: 469-484.
- Schnoor T.K., Olsson P.A. (2010) Effects of soil disturbances on plant diversity of calcareous grasslands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139: 714-719.
- Schnoor T.K., Bruun H.H., Olsson P.A. (2015) Soil disturbances as a grassland restoration measure-effects on plant species composition and plant functional traits. *PLOS One* 10(4): e0123698.
- Schouwey B., Cassez M., Couval G., Fontanier M., Michelin Y. (2014) Campagnol terrestre et lutte raisonnée : quels impacts économiques sur les exploitations en AOP Comté ? *Fourrages* 220 : 297-302.
- Schumacher J., Roscher C. (2009) Differential effects of functional traits on aboveground biomass in semi-natural grasslands. *Oikos* 118: 1659-1668.
- Sebastià M.T., de Bello F., Puig L., Taull M. (2008) Grazing as a factor structuring grasslands in the Pyrenees. *Appl. Veg. Sci.* 11: 215-222.
- Sebastià M.T., Puig L. (2008) Complex vegetation responses to soil disturbances in mountain grassland. *Plant Ecol.* 199: 77-88.
- Seifan M., Tielbörger K., Schloz-Murer D., Seifan T. (2010) Contribution of molehill disturbances to grassland community composition along a productivity gradient. *Acta Oecol.* 36: 569-577.
- Seki M., Umezawa T., Urano K., Shinozaki K. (2007) Regulatory metabolic networks in drought stress responses. *Curr. Opin. Plant Biol.* 10: 296-302.
- Sgrò C.M., Lowe A.J., Hoffmann A.A. (2011) Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evol. Appl.* 4: 326-337.
- Shea K., Roxburgh H., Rauschert E.S.J. (2004) Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecol. Lett.* 7: 491-508.
- Sheil D., Burslem D.F.R.P. (2013) Defining and defending Connell's intermediate disturbance hypothesis: a response to Fox. *Trends Ecol. Evol.* 28: 571-572.
- Shelford V.E. (1911) Ecological succession. II. Pond fishes. *Biol. Bull.* 21: 127-151.
- Singleton G.R., Belmain S.R., Brown P.R., Hardy B. (2010) Rodent outbreaks: Ecology and Impacts. *Los Baños (Philippines): International Rice Research Institute.* 289p.
- Sipkova Z., Balzer S., Evans D., Ssymank A. (2010) Assessing the conservation status of European Union habitats - Results of the community report with a case study of the German national report. *Annali di Botanica* 0: 1-19.
- Škornik S., Vidrih M., Kaligarič M. (2010) The effect of grazing pressure on species richness, composition and productivity in North Adriatic Karst pastures. *Plant Biosyst.* 144: 355-364.
- Small J., Witherick M. (1986) *A Modern Dictionary of Geography.* Edward Arnold, London.
- Smith L.M., Haukos D.A. (2002) Floral diversity in relation to playa wetland area and watershed disturbance. *Conserv. Biol.* 16: 964-974.
- Smith R.S., Shiel R.S., Bardgett R.D., Millward D., Corkhill P., Rolph G., Hobbs P.J., Peacock S. (2003) Soil microbial community, fertility, vegetation and diversity as targets in the restoration management of meadow grassland. *J. Appl. Ecol.* 40: 51-64.
- Soberón J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10: 1115-1123.
- Socher S.A., Prati D., Boch S., Muller J., Klaus V.H., Holzel N., Fischer M. (2012) Direct and productivity-mediated indirect effects of fertilization, mowing and grazing on grassland species richness. *J. Ecol.* 100: 1391-1399.
- Soriguer R.C. (1986) The rabbit as a plant seed disperser. *Mammal Rev.* 16: 197-198.

- Soulé M.E., Estes J.A., Berger J., Martinez del Rio C. (2001) [Ecological effectiveness: conservation goals for interactive species. \*Conserv. Biol.\* 17: 1238-1250.](#)
- Sousa W.P. (1984) [The role of disturbance in natural communities. \*Annu. Rev. Ecol. Syst.\* 15: 353-391.](#)
- Spangenberg J.H., Görg C., Settele J. (2015) [Stakeholder involvement in ESS research and governance: between conceptual ambition and practical experiences – risks, challenges and tested tools. \*Ecosyst. Serv.\* 16: 201-211.](#)
- Spehn E.M., Hector A., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Bazeley-White E., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Hogberg P., Huss-Danell K., Jumpponen A., Koricheva J., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Palmberg C., Pereira J.S., Pfisterer A.B., Prinz A., Read D.J., Schulze E.D., Siamantziouras A.S.D., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J.H. (2005) [Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. \*Ecol. Monogr.\* 75: 37-63.](#)
- Srivastava D.S, Cadotte M.W., MacDonald A.M., Marushia R.G., Mirotnich N. (2012) [Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. \*Ecol. Lett.\* 15: 637-648.](#)
- Stenseth N., Hansson L., Myllymäki A. (1977) [Food selection of the field vole \*Microtus agrestis\*. \*Oikos\* 29: 511–524.](#)
- Sterk M., Gort G., Klimkowska A., van Ruijven J., van Teeffelen A.J.A., Wamelink G.W.W. (2013) [Assess ecosystem resilience: Linking response and effect traits to environmental variability. \*Ecol. Ind.\* 30: 21-27.](#)
- Stevens D.P., Smith S.L.N., Blackstock T.H., Bosanquet S.D.S., Stevens J.P. (2010) [Grasslands of Wales – A Survey of Lowland Species-Rich Grasslands 1987-2004. University of Wales Press, Cardiff.](#)
- Stevens C., Ceulemans T., Hodgson J., Jarvis S., Grime J., Smart S. (2015) [Drivers of vegetation change in grasslands of the Sheffield region, northern England, between 1965 and 2012/13. \*Appl. Veg. Sci.\* 19: 187-195.](#)
- Suding K.N., Lavorel S., Chapin F.S., Cornelissen J.H.C., Díaz S., Garnier E., Goldberg D., Hooper D.U., Jackson S.T., Navas M.L. (2008) [Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response and effect framework for plants. \*Glob. Change Biol.\* 14: 1125-1140.](#)
- Sutton M., Howard C.M., Erisman J.W., Billen G., Bleeker A., Grennfelt P., van Grinsven H., Grizzetti B. (2011) [The European Nitrogen Assessment. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 664pp.](#)
- Svensson J.R., Lindgarth M., Pavia H. (2009) [Equal rates of disturbance cause different patterns of diversity. \*Ecology\* 90: 496-505.](#)
- Targetti S., Messeri A., Staglianò N., Argenti G. (2013) [Leaf functional traits for the assessment of succession following management in semi-natural grasslands: a case study in the North Apennines, Italy. \*Appl. Veg. Sci.\* 16: 325-332.](#)
- Taugourdeau S., Villerd J., Plantureux S., Huguenin-Elie O., Amiaud B. (2014) [Filling the gap in functional trait databases: use of ecological hypotheses to replace missing data. \*Ecol. Evol.\* 4: 944-958.](#)
- TAXA. (2019) [TAXA – Flore et habitats naturels de Franche-Comté. Metadata \[online\]. <https://www.gbif.org/dataset/bd8ee748-4ae8-4956-98d9-c1b8e8b2b9c9> \[accessed March 26, 2020\].](#)
- Thuiller W., Araujo M.B., Lavorel S. (2004) [Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? \*J. Biogeogr.\* 31: 353-361.](#)

- Thuiller W., Lavergne S., Roquet C., Boulangéat I., Lafourcade B., Araujo M.B. (2011) [Consequences of climate change on the tree of life in Europe](#). *Nature* 470: 531-534.
- Tichý L., Chytrý M. (2006) [Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size](#). *J. Veg. Sci.* 17: 809-818.
- Tilman D. (1988) [Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities](#). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, United States.
- Tilman D., Downing J.A. (1994) [Biodiversity and stability in grasslands](#). *Nature* 367: 363-365.
- Tilman D., Wedin D., Knops J. (1996) [Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems](#). *Nature* 379: 718-720.
- Tilman D. (1999) [The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles](#). *Ecology* 80: 1455-1474.
- Tilman D. (2001) [Functional diversity](#). In Levin S. (ed). *Encyclopedia of Biodiversity*, vol. 3. pp. 109-120. Academic Press, San Diego.
- Tilman D., Reich P.B., Knops J.M.H. (2006) [Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment](#). *Nature* 441: 629-632.
- Tóth E., Deák B., Valkó O., Kelemen A., Miglécz T., Tóthmérész B., Török P. (2016) [Livestock type is more crucial than grazing intensity: traditional cattle and sheep grazing in short-grass steppes](#). *Land Degrad. Dev.* 29: 231-239.
- 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. (2017) [A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology](#). *Biol. Rev.* 92: 698-715.
- Tuomisto H. (2010a) [A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity](#). *Ecography* 33: 2-22.
- Tuomisto H. (2010b) [A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena](#). *Ecography* 33: 23-45.
- Turner M. (2010) [Disturbance and landscape dynamics in a changing world](#). *Ecology* 91: 2833-2849.
- Valkó O., Török P., Matus G., Tóthmérész B. (2012) [Is regular mowing the most appropriate and cost-effective management maintaining diversity and biomass of target forbs in mountain hay meadows?](#) *Flora* 207: 303-309.
- van Calster H., Vandenberghe R., Ruysen M., Verheyen K., Hermy M., Decocq G. (2008) [Unexpectedly high 20th century floristic losses in a rural landscape in northern France](#). *J. Ecol.* 96: 927-936.
- van der Maarel E. (1979) [Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effect on community similarity](#). *Vegetatio* 39: 97-114.
- van der Maarel E. (1993) [Relations between sociological-ecological species groups and Ellenberg indicator values](#). *Phytocoenologia* 23: 343-362.
- Vandewalle M., de Bello F., Berg M.P., Bolger T., Dolédec S., Dubs F., Feld C.K., Harrington R., Harrison P.A., Lavorel S., Martins da Silva P., Moretti M., Niemelä J., Santos P., Sattler T., Sousa J.P., Sykes M.T., Vanbergen A.J., Woodcock B.A. (2010) [Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms](#). *Biodivers. Conserv.* 19: 2921-2947.
- van Klink R., Boch S., Buri P., Rieder N.S., Humbert J.Y., Arlettaz R. (2017) [No detrimental effects of delayed mowing or uncut grass refuges on plant and bryophyte community structure and phytomass production in low-intensity hay meadows](#). *Basic Appl. Ecol.* 20: 1-9.

- van Ruijven J., Berendse F. (2007) [Contrasting effects of diversity on the temporal stability of plant populations. \*Oikos\* 116: 1323-1330.](#)
- van Ruijven J., Berendse F. (2010) [Diversity enhances community recovery, but not resistance, after drought. \*J. Ecol.\* 98: 81-86.](#)
- Vassilev K., Pedashenko H., Nikolov S.C., Apostolova I., Dengler J. (2011) [Effect of land abandonment on the vegetation of upland semi-natural grasslands in the Western Balkan Mts, Bulgaria. \*Plant Biosyst.\* 145: 654-665.](#)
- Velázquez J., Tejera R., Hernando A., Núñez M.V. (2010) [Environmental diagnosis: Integrating biodiversity conservation in management of Natura 2000 forest spaces. \*J. Nat. Conserv.\* 18: 309-317.](#)
- Venn S.E., Green K., Pickering C.M., Morgan J.W. (2011) [Using plant functional traits to explain community composition across a strong environmental filter in Australian alpine snow patches. \*Plant Ecol.\* 212: 1491-1499.](#)
- Verdu M., Pausas J.G. (2007) [Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. \*J. Ecol.\* 95: 1316-1323.](#)
- Verdú J.R., Numa C., Lobo J.M., Martínez-Azorín M., Galante E. (2009) [Interaction between rabbits and dung beetles influence the establishment of \*Erodium praecox\*. \*J. Arid Environ.\* 73: 713-718.](#)
- Villalobos S., Vamosi J.C. (2016) [Increasing land use drives changes in plant phylogenetic diversity and prevalence of specialists. \*PeerJ\* 4, e1740.](#)
- Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D. (2008) [New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. \*Ecology\* 89: 2290-2301.](#)
- Villéger S., Novack-Gottshall P.M., Mouillot D. (2011) [The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. \*Ecol. Lett.\* 14: 561-568.](#)
- 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., Enquist B.J., McGill B.J., Jiang L., Albert C.H., Hulshof C., Jung V., Messier J. (2012) [The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. \*Trends Ecol. Evol.\* 27: 244-252.](#)
- Vitasović Ković I., Tardella F.M., Ruscic M., Catorci A. (2011) [Assessment of floristic diversity, functional composition and management strategy of north Adriatic pastoral landscape \(Croatia\). \*Pol. J. Ecol.\* 59: 765-776.](#)
- Vittoz P., Guisan A. (2007) [How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. \*J. Veg. Sci.\* 18: 413-422.](#)
- Vittoz P., Bayfield N., Brooker R., Elston D., Duff B., Theurillat J.P., Guisan A. (2010) [Reproducibility of species lists, visual cover estimates and frequency methods for recording high mountain vegetation. \*J. Veg. Sci.\* 21: 1035-1047.](#)
- Vogel A., Scherer-Lorenzen M., Weigelt A. (2012) [Grassland resistance and resilience after drought depends on management intensity and species richness. \*PLoS ONE\* 7\(5\): e36992.](#)
- Walker B.H., Kinzig A., Langdrige J. (1999) [Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. \*Ecosystems\* 2: 95-113.](#)
- Walker B., Holling C.S., Carpenter S., Kinzig A. (2004) [Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems. \*Ecol. Soc.\* 9: article 5.](#)
- Walker K.J., Preston C.D., Boon C.R. (2009) [Fifty years of change in an area of intensive agriculture: plant trait responses to habitat modification and conservation, Bedfordshire, England. \*Biodivers. Conserv.\* 18: 3597-3613.](#)

- WallisDeVries M.F., Poschlod P., Willems J.H. (2002) Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biol. Conserv.* 104: 265–273.
- WallisDeVries M.F., Van Swaay C.A.M. (2009) Grasslands as habitats for Butterflies in Europe. In Veen P., Jefferson R., de Smidt J., Van der Straaten J. (Eds) *Grasslands in Europe of High Nature Value*. KNNV Publishing, Zeist, pp. 26-34.
- Wang Y., Yu S., Wang J. (2007) Biomass-dependent susceptibility to drought in experimental grassland communities. *Ecol. Lett.* 10: 401-410.
- Warwick R.M., Clarke K.R. (1998) Taxonomic distinctness and environmental assessment. *J. Appl. Ecol.* 35: 532-543.
- Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 33: 475-505.
- Webb C.O., Gilbert G.S., Donoghue M.J. (2006) Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology* 87: 123-131.
- Weiher E., van der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E., Eriksson O. (1999) Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.* 10: 609-620.
- Werger M.J.A., van Staaldunen M.A. (2012) *Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World*. Springer, Dordrecht.
- Wesche K., Krause B., Culmsee H., Leuschner C. (2012) Fifty years of change in Central European grassland vegetation: Large losses in species richness and animal-pollinated plants. *Biol. Conserv.* 150: 76-85.
- Westoby M., Walker B., Noy-Meir I. (1989) Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *J. Range Manage.* 42: 266-274.
- Westoby M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199: 213-227.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 125-159.
- White P.S. (1979) Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45: 229-299.
- White P.S., Pickett S.T.A. (1985) Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett S.T.A., White P.S. (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. pp 3-13. Academic Press, Inc, Orlando.
- Whitford W.G., Kay F.R. (1999) Biopedurbation by mammals in deserts: a review. *J. Arid Environ.* 41: 203-230.
- Whittaker R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Wiens J.J., Ackerly D.D., Allen A.P., Anacker B.L., Buckley L.B., Cornell H.V., Damschen E.I., Davies T.J., Grytnes J.A., Harrison S.P., Hawkins B.A., Holt R.D., McCain C.M., Stephens P.R. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol. Lett.* 13: 1310-1324.
- Wilkinson D.M. (1999) The Disturbing History of Intermediate Disturbance. *Oikos* 84: 145-147.
- Williams N.S.G., Hahs A.K., Vesk P.A. (2015) Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspect. Plant Ecol.* 17: 78-86.
- Willig M.R., Presley S.J. (2018) Biodiversity and Disturbance. In: DellaSala D.A., Goldstein M.I. (eds). *The Encyclopedia of the Anthropocene*, vol. 3. pp 45-51. Elsevier, Oxford.
- Willig M.R., Walker L.R. (1999) Disturbances in terrestrial ecosystems: salient themes, synthesis, and future directions. In: Walker L.R. (ed.) *Ecosystems of disturbed ground*. pp 747-767. Amsterdam, Netherlands. Elsevier Science.

- Willner W., Tichý L., Chytrý M. (2009) [Effects of different fidelity measures and contexts on the determination of diagnostic species. J. Veg. Sci. 20: 130-137.](#)
- Wilsey B., Potvin C. (2000). [Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. Ecology 81: 887-892.](#)
- Wilsey B.J., Chalcraft D.R., Bowles C.M., Willig M.R. (2005) [Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. Ecology 86: 1178-1184.](#)
- Wilson S.D., Tilman D. (2002) [Quadratic variation in old-field species richness along gradients of disturbance and nitrogen. Ecology 83: 492-504.](#)
- Wilson J.B., Peet R.K., Dengler J., Pärtel M. (2012) [Plant species richness: the world records. J. Veg. Sci. 23: 796-802.](#)
- Winsa M., Bommarco R., Lindborg R., Marini L., Öckinger E. (2015). [Recovery of plant diversity in restored semi-natural pastures depends on adjacent land use. Appl. Veg. Sci. 18: 413-422.](#)
- Winter M., Devictor V., Schweiger O. (2013) [Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? Trends Ecol. Evol. 28: 199-204.](#)
- Woodroffe R., Thirgood S.J., Rabinowitz A. (2005) [People and Wildlife: Conflict or Coexistence? Cambridge University Press. 516p.](#)
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelker M.G., Veneklaas E.J., Villar R. (2004) [The worldwide leaf economics spectrum. Nature 428: 821-827.](#)
- Yachi S., Loreau M. (1999) [Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. P. Natl. Acad. Sci. USA 96: 1463-1468.](#)
- Yang Z. (1994) [Maximum likelihood phylogenetic estimation from DNA sequences with variable rates over sites, approximate methods. J. Mol. Evol. 39: 306-314.](#)
- Yoshihara Y., Ohkuro T., Buuveibaatar B., Takeuchi K. (2009) [Effects of disturbance by Siberian marmots \(\*Marmota sibirica\*\) on spatial heterogeneity of vegetation at multiple spatial scales. Grass. Sci. 55: 89-95.](#)
- Young J., Richards C., Fischer A., Halada L., Kull T., Kuzniar A., Tartes U., Uzunov Y., Watt A. (2007) [Conflicts between biodiversity conservation and human activities in the Central and Eastern European Countries. Ambio 36: 545–550.](#)
- Yuan Z.Y., Jiao F., Li Y.H., Kallenbach R.L. (2016) [Anthropogenic disturbances are key to maintaining the biodiversity of grasslands. Sci. Rep. 6: 22132.](#)
- Yurkewycz R.P., Bishop J.G., Crisafulli C.M., Harrison J.A., Gill R.A. (2014) [Gopher mounds decrease nutrient cycling rates and increase adjacent vegetation in volcanic primary succession. Oecologia 176: 1135-1150.](#)
- Zeiter M., Stampfli A., Newbery D.M. (2006). [Recruitment limitation constrains local species richness and productivity in dry grassland. Ecology 87: 942-951.](#)
- Zhang L., Thygesen U.H., Knudsen K., Andersen K.H. (2012) [Trait diversity promotes stability of community dynamics. Theor. Ecol. 6: 57-69.](#)
- Zimmermann P., Tasser E., Leitinger G., Tappeiner U. (2010) [Effects of land-use and land-cover pattern on landscape-scale biodiversity in the European Alps. Agr. Ecosyst. Environ. 139: 13-22.](#)





## **8. Annexes**



## 1. Impact de la fertilisation sur la structure et la diversité végétale des prairies semi-naturelles

Afin de pouvoir augmenter la production fourragère, les prairies semi-naturelles sont très souvent fertilisées. Les nutriments apportés sont principalement l'azote et le phosphore car ce sont ceux qui limitent principalement la croissance des plantes en prairies (Parfitt *et al.* 2005). Quand une prairie est fertilisée, la compétition pour les nutriments évolue vers une compétition pour la lumière (Hejman *et al.* 2010). En effet, les espèces de haute taille et à croissance rapide, qui ont une forte capacité à absorber les nutriments du sol, sont favorisées par la fertilisation au détriment des espèces de petite taille (Plantureux *et al.* 2005 ; Hautier *et al.* 2009 ; Hejman *et al.* 2012). Ainsi, la fertilisation favorise des espèces compétitives au détriment des espèces stress-tolérantes (Mauchamp *et al.* 2016). Bien que l'augmentation de la production de biomasse soit très importante après fertilisation, une diminution drastique de la diversité végétale est observée (Hejman *et al.* 2012), l'augmentation de la productivité étant liée à l'exclusion des espèces les moins compétitives (Hautier *et al.* 2009).

D'une manière générale, de très nombreuses études ont mis en évidence qu'une augmentation des quantités d'azote dans le sol est associée à une réduction de la richesse spécifique (Rajaniemi 2002 ; Jacquemyn *et al.* 2003 ; Kirkham *et al.* 2008 ; Duffková & Libichová 2013 ; Kirkham *et al.* 2014 ; Humbert *et al.* 2016 ; Mauchamp *et al.* 2016). Cette tendance est également retrouvée lorsque l'on prend en compte le phosphore (Ceulemans *et al.* 2014), dont l'effet négatif sur la richesse spécifique est supposé plus marqué que pour l'azote (Hejman *et al.* 2007 ; van Dobben *et al.* 2017). Dans les communautés fertilisées, une augmentation de la similarité entre espèces associée à une diminution de la diversité taxonomique est fréquemment observée (Grime 2006 ; Mayfield & Levine 2010 ; Gerhold *et al.* 2013 ; Roscher *et al.* 2013). En effet, une augmentation des quantités de nutriments dans le sol conduit à une convergence de plusieurs traits fonctionnels, favorisant des espèces à stratégie d'acquisition des ressources. Il en résulte une diminution de la richesse fonctionnelle (Mauchamp *et al.*, 2016) ainsi que de la diversité fonctionnelle (Mason *et al.* 2011 ; Pakeman *et al.* 2011). Il a été démontré que la compétition pour la lumière est le mécanisme prépondérant conduisant à une perte de diversité après fertilisation (DeMalach & Kadmon 2017). En effet, dans l'expérience de Hautier *et al.* (2009), l'ajout de lumière dans les basses strates de végétation prévient la perte de diversité après fertilisation. Dans les prairies semi-naturelles, une diminution de la nutrition minérale se traduit par une augmentation de la diversité taxonomique et de la diversité fonctionnelle (Duru *et al.* 2007). En effet, lorsque le niveau de compétition diminue, des espèces avec une gamme importante de valeurs de traits peuvent coexister (Bernard-Verdier *et al.* 2012).

Dans les prairies à forte productivité, l'homogénéité des communautés végétales augmente avec l'hétérogénéité de la distribution des ressources. Une distribution hétérogène des ressources dans le sol à petite échelle est associée à une plus faible diversité taxonomique et fonctionnelle (Lundholm 2009 ; Tamme *et al.* 2010 ; Gazol *et al.* 2013 ; Price *et al.* 2014). Ceci est expliqué par le fait que des traits racinaires permettant un accès rapide aux zones riches en ressources sont favorisés (Karst *et al.* 2012 ; Mommer *et al.* 2012 ; Padilla *et al.* 2013 ; Price *et al.* 2014). D'une manière générale, les espèces clonales sont favorisées par la fertilisation (Eilts *et al.* 2011 ; Dickson & Gross 2013 ; Isbell *et al.* 2013) car une empreinte racinaire large leur donne un avantage compétitif dans des environnements où les zones riches en ressources sont éparpillées (Oborny *et al.* 2012). Il a été montré que la fertilisation diminue la richesse spécifique de manière plus importante en présence d'espèces clonales (Dickson *et al.* 2014). En effet, ces espèces à croissance rapide ont facilement accès aux zones riches en ressources, éliminant les espèces à croissance plus lente (Hutchings *et al.* 2003).

On distingue deux grands types de fertilisant employés par les agriculteurs : les fertilisants industriels, dont les nutriments sont directement disponibles pour les plantes (Cavalli *et al.* 2014) et les fertilisants de ferme (fumier, lisier, etc.), présentant une part d'azote inorganique non directement disponible pour les plantes (Cavalli *et al.* 2014). Ces différents types de fertilisants n'ont pas les mêmes effets sur la diversité végétale. Les fertilisants industriels favorisent le développement d'espèces rudérales à croissance rapide, alors que les fertilisants de ferme favorisent le développement d'espèces compétitives (Mauchamp *et al.* 2014 ; Mauchamp *et al.* 2016). L'utilisation de fertilisants industriels impacte négativement la diversité phylogénétique et fonctionnelle de manière plus importante que lors de l'utilisation de fertilisants de ferme, les nutriments n'étant pas tous disponibles pour les plantes lors de l'application de ces derniers (Mauchamp *et al.* 2016). En effet, la réponse fonctionnelle des communautés végétales à un changement environnemental peut être visible longtemps après ce changement, car la réponse de la communauté est plus lente (Prober *et al.* 2013). Par exemple, la réponse de la végétation à une augmentation de la fertilisation peut être retardée par l'application d'azote organique qui implique une minéralisation par les organismes du sol avant que les nutriments soient disponibles pour les plantes (Kirkham *et al.* 2008 ; Gaujour *et al.* 2012), ce qui peut durer de quelques mois à plusieurs années (Hejzman *et al.* 2012). Dans les communautés étudiées par Dickson & Gross (2013), il faut attendre 14 ans pour que la richesse spécifique diminue significativement après fertilisation.

#### Bibliographie :

- Bernard-Verdier M., Navas M.L., Vellend M., Violle C., Fayolle A., Garnier E. (2012) [Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland](#). *J. Ecol.* 100: 1422-1433.
- Cavalli D., Cabassi G., Borrelli L., Fuccella R., Degano L., Bechini L., Marino P. (2014) [Nitrogen fertiliser value of digested dairy cow slurry, its liquid and solid fractions, and of dairy cow slurry](#). *Ital. J. Agron.* 9: 71-78.
- Ceulemans T., Stevens C.J., Duchateau L., Jacquemyn H., Gowing D.J., Merckx R., Wallace H., van Rooijen N., Goethem T., Bobbink R., Dorland E., Gaudnik C., Alard D., Corcket E., Muller S., Dise N.B., Dupré C., Diekmann M., Honney O. (2014) [Soil phosphorus constrains biodiversity across European grasslands](#). *Glob. Change Biol.* 20: 3814-3822.
- DeMalach N., Kadmon R. (2017) [Light competition explains diversity decline better than niche dimensionality](#). *Funct. Ecol.* 31: 1834-1838.
- Dickson T.L., Gross K.L. (2013) [Plant community responses to long-term fertilization: changes in functional group abundance drive changes in species richness](#). *Oecologia* 173: 1513-1520.
- Dickson T.L., Mittelbach G.G., Reynolds H.L., Gross K.L. (2014) [Height and clonality traits determine plant community responses to fertilization](#). *Ecology* 95: 2443-2452.
- Duffková R., Libichová H. (2013) [Effects of cattle slurry application on plant species composition of moderately moist Arrhenatherion grassland](#). *Plant Soil Environ.* 11: 485-491.
- Duru M., Cruz P., Theau J.P., Jouany C., Ansquer P., Al Haj Khaled R., Therond O. (2007) [Typologies de prairies riches en espèces en vue d'évaluer leur valeur d'usage : bases agro-écologiques et exemples d'applications](#). *Fourrages* 192 : 453-475.
- Eilts J.A., Mittelbach G.G., Reynolds H.L., Gross K.L. (2011) [Resource heterogeneity, soil fertility, and species diversity: effects of clonal species on plant communities](#). *Am. Nat.* 177: 574-588.
- Gaujour E., Amiaud B., Mignolet C., Plantureux S. (2012) [Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review](#). *Agron. Sustain. Dev.* 32: 133-160.
- Gazol A., Tamme R., Price J.N., Hiiesalu I., Laanisto L., Pärtel M. (2013) [A negative heterogeneity relationship found in experimental grassland communities](#). *Oecologia* 173: 545-555.

- Gerhold P., Price J.N., Püssa K., Kalamees R., Aher K., Kaasik A., Partel M. (2013) [Functional and phylogenetic community assembly linked to changes in species diversity in a long-term resource manipulation experiment](#). *J. Veg. Sci.* 24: 843-852.
- Grime J.P. (2006) [Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences](#). *J. Veg. Sci.* 17: 255-260.
- Hautier Y., Niklaus P.A., Hector A. (2009) [Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication](#). *Science* 324: 636-638.
- Hejcman M., Klaudivová M., Stursa J., Pavlů V., Schellberg J., Hejcmanová P., Hák J., Rauch O., Vacek S. (2007) [Revisiting a 37 years abandoned fertilizer experiment on \*Nardus\* grassland in the Czech Republic](#). *Agr. Ecosyst. Environ.* 118: 231-236.
- Hejcman M., Schellberg J., Pavlů V. (2010) [Long-term effects of cutting frequency and liming on soil chemical properties, biomass production and plant species composition of \*Lolio-Cynosuretum\* grassland after the cessation of fertilizer application](#). *Appl. Veg. Sci.* 13: 257-269.
- Hejcman M., Strnad L., Hejcmanová P., Pavlů V. (2012) [Response of plant species composition, biomass production and biomass chemical properties to high N, P and K application rates in \*Dactylis glomerata\*- and \*Festuca arundinacea\*-dominated grassland](#). *Grass Forage Sci.* 67: 488-506.
- Humbert J.Y., Dwyer J.M., Andrey A., Arlettaz R. (2016) [Impacts of nitrogen addition on plant biodiversity in mountain grasslands depend on dose, application duration and climate: a systematic review](#). *Global Change Biol.* 22: 110-120.
- Hutchings M.J., John E.A., Wijesinghe D.K. (2003) [Towards understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities](#). *Ecology* 84: 2322-2334.
- Isbell F., Reich P.B., Tilman D., Hobbie S.E., Polasky S., Binder S. (2013) [Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity](#). *P. Natl. Acad. Sci. USA* 110: 11911-11916.
- Jacquemyn H., Brys R., Hermy M. (2003) [Short-term effects of different management regimes on the response of calcareous grassland vegetation to increased nitrogen](#). *Biol. Conserv.* 111: 137-147.
- Karst J.D., Belter P.B., Bennett J.A., Cahill J.F. (2012) [Context dependence in foraging behaviour of \*Achillea millefolium\*](#). *Oecologia* 170: 925-933.
- Kirkham F.W., Tallowin J.R.B., Sanderson R.A., Bhogal A., Chambers B.J., Stevens D.P. (2008) [The impact of organic and inorganic fertilizers and lime on the species-richness and plant functional characteristics of hay meadow communities](#). *Biol. Conserv.* 141: 1411-1427.
- Kirkham F.W., Tallowin J.R.B., Dunn R.M., Bhogal A., Chambers B.J., Bardgett, R.D. (2014) [Ecologically sustainable fertility management for the maintenance of species-rich hay meadows: a 12-year fertilizer and lime experiment](#). *J. Appl. Ecol.* 51: 152-161.
- Lundholm J.T. (2009) [Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses](#). *J. Veg. Sci.* 20: 377-391.
- Mason N.W.H., de Bello F., Doležal J., Lepš, J. (2011) [Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities](#). *J. Ecol.* 99: 788-796.
- Mauchamp L., Mouly A., Badot P.M., Gillet F. (2014) [Impact of management type and intensity on multiple facets of grassland biodiversity in the French Jura Mountains](#). *Appl. Veg. Sci.* 17: 645-657.
- Mauchamp L., Mouly A., Badot P.M., Gillet F. (2016) [Impact of nitrogen inputs on multiple facets of plant biodiversity in mountain grasslands: does nutrient source matter?](#) *Appl. Veg. Sci.* 19: 206-217.

- Mayfield M.M., Levine J.M. (2010) [Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. Ecol. Lett. 13: 1085-1093.](#)
- Mommer L.J., van Ruijven J., Jansen C., van de Steeg H.M., de Kroon H. (2012) [Interactive effects of nutrient heterogeneity and competition: implications for root foraging theory. Funct. Ecol. 26: 66-73.](#)
- Oborny B., Mony C., Herben T. (2012) [From virtual plants to real communities: a review of modelling clonal growth. Ecol. Model. 234: 3-19.](#)
- Padilla F., Mommer L.J., de Caluwe H., Smit-Tiekstra A.E., Wagemaker C.A.M., Ouborg N.J., de Kroon H. (2013) [Early root overproduction not triggered by nutrients decisive for competitive success belowground. PLoS ONE 8: e55805.](#)
- Pakeman R.J., Lennon J.J., Brooker R.W. (2011) [Trait assembly in plant assemblages and its modulation by productivity and disturbance. Oecologia 167: 209-218.](#)
- Parfitt R.L., Yeates G.W., Ross D.J., Mackay A.D., Budding P.J. (2005) [Relationships between soil biota, nitrogen and phosphorus availability, and pasture growth under organic and conventional management. Appl. Soil Ecol. 28: 1-13.](#)
- Plantureux S., Peeters A., McCracken D. (2005) [Biodiversity in intensive grasslands. Effect of management, improvement and challenges. Agron. Res. 3: 153-164.](#)
- Price J.N., Gazol A., Tamme R., Hiiesalu I., Pärtel M. (2014) [The functional assembly of experimental grasslands in relation to fertility and resource heterogeneity. Funct. Ecol. 28: 509-519.](#)
- Prober S.M., Thiele K.R., Speijers J. (2013) [Management legacies shape decadal-scale responses of plant diversity to experimental disturbance regimes in fragmented grassy woodlands. J. Appl. Ecol. 50: 376-386.](#)
- Rajaniemi T.K. (2002) [Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. J. Ecol. 90: 316-324.](#)
- Roscher C., Schumacher J., Lipowsky A., Gubsch M., Weigelt A., Pompe S., Kolle O., Buchmann N., Schmid B., Schulze E.D. (2013) [A functional trait-based approach to understand community assembly and diversity-productivity relationships over 7 years in experimental grasslands. Perspect. Plant Ecol. 15: 139-149.](#)
- Tamme R., Hiiesalu I., Laanisto L., Szava-Kovats R., Pärtel M. (2010) [Environmental heterogeneity, species diversity and coexistence at different spatial scales. J. Veg. Sci. 21: 796-801.](#)
- van Dobben H.F., Wiegert Wamelink G.W., Slim P.A., Kamiński J., Piórkowski H. (2017) [Species-rich grasslands can persist under nitrogen-rich but phosphorus-limited conditions. Plant soil 411: 451-466.](#)

## 2. Supporting information to the paper “Vole disturbances and plant community diversity in a productive hay meadow”

A. List of the 56 encountered vascular plant species. The two last columns present their relative percentage cover for plots located in “low density units” and “high density units” (group means and standard errors).

| species name                   | family          | plant life form | Relative cover (%) |                    |
|--------------------------------|-----------------|-----------------|--------------------|--------------------|
|                                |                 |                 | low density units  | high density units |
| <i>Achillea millefolium</i>    | Asteraceae      | forb            | 0.01 ± 0.01        | 0.24 ± 0.11        |
| <i>Agrimonia eupatoria</i>     | Rosaceae        | forb            | < 0.01             | 0                  |
| <i>Ajuga reptans</i>           | Lamiaceae       | forb            | 0.01               | 0.32 ± 0.19        |
| <i>Alchemilla monticola</i>    | Rosaceae        | forb            | 0.01               | 0.24 ± 0.11        |
| <i>Alopecurus pratensis</i>    | Poaceae         | grass           | 0                  | 0.28 ± 0.19        |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i>   | Poaceae         | grass           | 0.78 ± 0.76        | 0.33 ± 0.19        |
| <i>Anthriscus sylvestris</i>   | Apiaceae        | forb            | 8.76 ± 2.21        | 2.32 ± 0.77        |
| <i>Avenula pubescens</i>       | Poaceae         | grass           | 0                  | < 0.01             |
| <i>Barbarea vulgaris</i>       | Brassicaceae    | forb            | 0                  | 0.02 ± 0.01        |
| <i>Bellis perennis</i>         | Asteraceae      | forb            | 0                  | 0.06 ± 0.03        |
| <i>Bistorta officinalis</i>    | Polygonaceae    | forb            | 0.19 ± 0.19        | 0.16 ± 0.16        |
| <i>Bromus hordeaceus</i>       | Poaceae         | grass           | 21.75 ± 3.29       | 23.54 ± 2.10       |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> | Brassicaceae    | forb            | 0                  | < 0.01             |
| <i>Capsella rubella</i>        | Brassicaceae    | forb            | 0                  | < 0.01             |
| <i>Centaurea jacea</i>         | Asteraceae      | forb            | 0                  | < 0.01             |
| <i>Cerastium fontanum</i>      | Caryophyllaceae | forb            | 0.73 ± 0.22        | 2.81 ± 0.87        |
| <i>Chenopodium album</i>       | Amaranthaceae   | forb            | 0                  | < 0.01             |
| <i>Crepis biennis</i>          | Asteraceae      | forb            | 0                  | 0.01 ± 0.01        |
| <i>Dactylis glomerata</i>      | Poaceae         | grass           | 18.12 ± 2.11       | 22.93 ± 2.15       |
| <i>Galeopsis tetrahit</i>      | Lamiaceae       | forb            | 0                  | 0.01               |
| <i>Galium album</i>            | Rubiaceae       | forb            | 0.12 ± 0.11        | 0.11 ± 0.11        |
| <i>Geranium sylvaticum</i>     | Geraniaceae     | forb            | 4.35 ± 2.10        | 0.47 ± 0.21        |
| <i>Glechoma hederacea</i>      | Lamiaceae       | forb            | 0                  | < 0.01             |
| <i>Heracleum sphondylium</i>   | Asteraceae      | forb            | 4.06 ± 1.17        | 2.17 ± 1.24        |
| <i>Holcus lanatus</i>          | Poaceae         | grass           | 0                  | < 0.01             |
| <i>Lamium album</i>            | Lamiaceae       | forb            | 2.84 ± 1.89        | 1.35 ± 0.72        |
| <i>Lathyrus pratensis</i>      | Fabaceae        | legume          | < 0.01             | 0.02 ± 0.01        |
| <i>Leucanthemum ircutianum</i> | Asteraceae      | forb            | 0                  | 0.02 ± 0.01        |
| <i>Lolium perenne</i>          | Poaceae         | grass           | 2.22 ± 0.88        | 4.84 ± 1.33        |
| <i>Myosotis arvensis</i>       | Boraginaceae    | forb            | 0.20 ± 0.03        | 0.41 ± 0.17        |



|                               |                 |        |             |             |
|-------------------------------|-----------------|--------|-------------|-------------|
| <i>Persicaria maculosa</i>    | Polygonaceae    | forb   | 0           | < 0.01      |
| <i>Plantago lanceolata</i>    | Plantaginaceae  | forb   | 0.62 ± 0.21 | 0.68 ± 0.21 |
| <i>Plantago major</i>         | Plantaginaceae  | forb   | 0           | 0.02 ± 0.02 |
| <i>Poa pratensis</i>          | Poaceae         | grass  | 2.77 ± 1.01 | 2.70 ± 0.80 |
| <i>Poa trivialis</i>          | Poaceae         | grass  | 7.34 ± 1.39 | 9.67 ± 1.39 |
| <i>Polygonum aviculare</i>    | Polygonaceae    | forb   | 0           | < 0.01      |
| <i>Ranunculus acris</i>       | Ranunculaceae   | forb   | 4.97 ± 0.92 | 5.07 ± 1.18 |
| <i>Ranunculus repens</i>      | Ranunculaceae   | forb   | 0           | 0.02 ± 0.02 |
| <i>Raphanus raphanistrum</i>  | Brassicaceae    | forb   | 0           | < 0.01      |
| <i>Rumex acetosa</i>          | Polygonaceae    | forb   | 4.49 ± 1.23 | 3.14 ± 1.01 |
| <i>Rumex crispus</i>          | Polygonaceae    | forb   | 0.01 ± 0.01 | 0.02 ± 0.02 |
| <i>Rumex obtusifolius</i>     | Polygonaceae    | forb   | 0.73 ± 0.59 | 0.21 ± 0.16 |
| <i>Schedonorus pratensis</i>  | Poaceae         | grass  | 4.31 ± 1.42 | 2.87 ± 1.30 |
| <i>Silene dioica</i>          | Caryophyllaceae | forb   | 0.51 ± 0.21 | 0.31 ± 0.15 |
| <i>Stellaria media</i>        | Caryophyllaceae | forb   | 0           | < 0.01      |
| <i>Taraxacum officinale</i>   | Asteraceae      | forb   | 4.10 ± 0.02 | 4.69 ± 1.21 |
| <i>Tragopogon pratense</i>    | Asteraceae      | forb   | 0.01        | 0.01 ± 0.01 |
| <i>Trifolium pratense</i>     | Fabaceae        | legume | 4.94 ± 1.12 | 3.88 ± 0.92 |
| <i>Trifolium repens</i>       | Fabaceae        | legume | 0           | 0.03 ± 0.02 |
| <i>Trisetum flavescens</i>    | Poaceae         | grass  | 0.02 ± 0.01 | 0.08 ± 0.03 |
| <i>Urtica dioica</i>          | Urticaceae      | forb   | 0           | 0.21 ± 0.21 |
| <i>Veronica arvensis</i>      | Plantaginaceae  | forb   | 0.41 ± 0.14 | 0.72 ± 0.21 |
| <i>Veronica chamaedrys</i>    | Plantaginaceae  | forb   | 0.49 ± 0.17 | 2.76 ± 0.90 |
| <i>Veronica serpyllifolia</i> | Plantaginaceae  | forb   | 0           | 0.04 ± 0.02 |
| <i>Vicia cracca</i>           | Fabaceae        | legume | 0.09 ± 0.03 | 0.20 ± 0.03 |
| <i>Vicia sepium</i>           | Fabaceae        | legume | 0.04 ± 0.02 | 0           |

**B.** Degree of joint fidelity ( $\phi$ ) of the species associated with one group (“low density units” or “high density units”) obtained after 5000 permutations. All results are displayed.

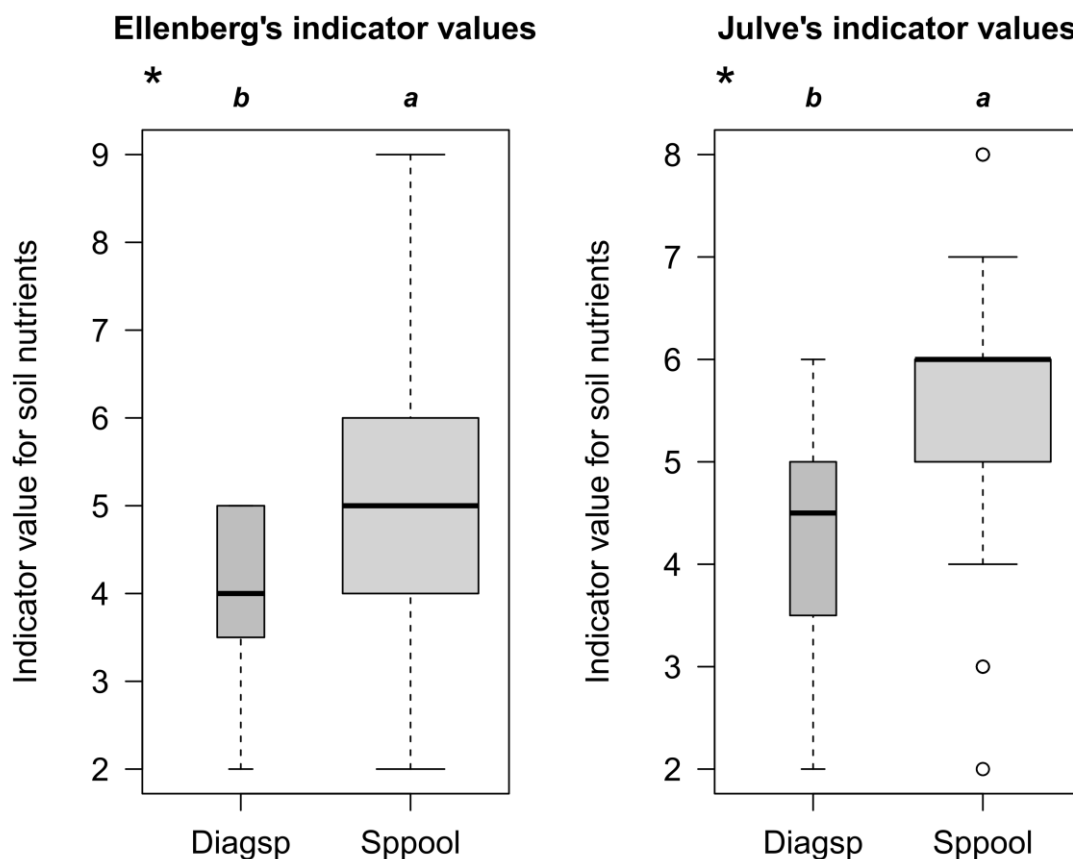
|   | $\phi$ | $P$     |
|---|--------|---------|
| <b>Species associated with low density units</b>  |        |         |
| <i>Anthriscus sylvestris</i>                      | 0.449  | 0.009   |
| <i>Geranium sylvaticum</i>                        | 0.318  | 0.031   |
| <i>Vicia sepium</i>                               | 0.260  | 0.226   |
| <i>Heracleum sphondylium</i>                      | 0.199  | 0.290   |
| <i>Agrimonia eupatoria</i>                        | 0.180  | 1.000   |
| <i>Rumex obtusifolius</i>                         | 0.154  | 0.680   |
| <i>Rumex acetosa</i>                              | 0.153  | 0.412   |
| <i>Silene dioica</i>                              | 0.141  | 0.406   |
| <i>Schedonorus pratensis</i>                      | 0.136  | 0.466   |
| <i>Lamium album</i>                               | 0.133  | 0.577   |
| <i>Trifolium pratense</i>                         | 0.133  | 0.471   |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i>                      | 0.103  | 1.000   |
| <i>Bistorta officinalis</i>                       | 0.023  | 0.746   |
| <i>Galium album</i>                               | 0.014  | 1.000   |
| <i>Poa pratensis</i>                              | 0.010  | 0.954   |
| <b>Species associated with high density units</b> |        |         |
| <i>Vicia cracca</i>                               | 0.430  | 0.014   |
| <i>Veronica chamaedrys</i>                        | 0.414  | 0.005   |
| <i>Cerastium fontanum</i>                         | 0.390  | 0.016   |
| <i>Galeopsis tetrahit</i>                         | 0.374  | 0.107   |
| <i>Alchemilla monticola</i>                       | 0.356  | < 0.001 |
| <i>Trisetum flavescens</i>                        | 0.344  | 0.055   |
| <i>Bellis perennis</i>                            | 0.339  | 0.045   |
| <i>Achillea millefolium</i>                       | 0.338  | 0.002   |
| <i>Veronica serpyllifolia</i>                     | 0.329  | 0.104   |
| <i>Lolium perenne</i>                             | 0.289  | 0.110   |
| <i>Trifolium repens</i>                           | 0.289  | 0.095   |
| <i>Ajuga reptans</i>                              | 0.285  | < 0.001 |
| <i>Dactylis glomerata</i>                         | 0.280  | 0.124   |
| <i>Capsella rubella</i>                           | 0.258  | 0.482   |
| <i>Alopecurus pratensis</i>                       | 0.256  | 0.485   |
| <i>Polygonum aviculare</i>                        | 0.256  | 0.469   |
| <i>Persicaria maculosa</i>                        | 0.255  | 0.487   |

|                                |       |       |
|--------------------------------|-------|-------|
| <i>Myosotis arvensis</i>       | 0.226 | 0.345 |
| <i>Lathyrus pratensis</i>      | 0.222 | 0.206 |
| <i>Veronica arvensis</i>       | 0.214 | 0.190 |
| <i>Poa trivialis</i>           | 0.211 | 0.252 |
| <i>Plantago major</i>          | 0.207 | 0.229 |
| <i>Ranunculus repens</i>       | 0.207 | 0.225 |
| <i>Barbarea vulgaris</i>       | 0.199 | 0.484 |
| <i>Crepis biennis</i>          | 0.195 | 0.487 |
| <i>Leucanthemum ircutianum</i> | 0.193 | 0.488 |
| <i>Avenula pubescens</i>       | 0.180 | 1.000 |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> | 0.180 | 1.000 |
| <i>Centaurea jacea</i>         | 0.180 | 1.000 |
| <i>Chenopodium album</i>       | 0.180 | 1.000 |
| <i>Glechoma hederacea</i>      | 0.180 | 1.000 |
| <i>Holcus lanatus</i>          | 0.180 | 1.000 |
| <i>Raphanus raphanistrum</i>   | 0.180 | 1.000 |
| <i>Stellaria media</i>         | 0.180 | 1.000 |
| <i>Urtica dioica</i>           | 0.180 | 1.000 |
| <i>Tragopogon pratensis</i>    | 0.113 | 0.913 |
| <i>Bromus hordeaceus</i>       | 0.083 | 0.653 |
| <i>Taraxacum officinale</i>    | 0.068 | 0.712 |
| <i>Plantago lanceolata</i>     | 0.037 | 0.785 |
| <i>Rumex crispus</i>           | 0.030 | 1.000 |
| <i>Ranunculus acris</i>        | 0.012 | 0.946 |

---

### 3. Supporting information to the paper “Towards the assessment of biodiversity and management practices in mountain pastures using diagnostic species?”

**A.** Boxplots showing the distribution of the indicator values for soil nutrients between the eight diagnostic species of mesic pastures (Diagsp) and the species pool of the 45 vegetation plots excluding diagnostic species (Sppool), according to [Ellenberg \(1992\)](#) and [Julve \(2014\)](#). Only species present in more than 5% of the vegetation plots and with available indicator values were retained to define the species pool (n = 58 for Ellenberg’s indicator values and n = 69 for Julve’s indicator values). Differences in the distributions between diagnostic species and the species pool were tested using Wilcoxon-Mann-Whitney tests ( $P = 0.048$  using Ellenberg’s indicator values and  $P = 0.013$  using Julve’s indicator values).



#### References:

- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. (1992) [Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18: 1-258.](#)
- Julve P. (2014). [Baseflor : Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France - Baseveg : Répertoire synonymique des groupements végétaux de France.](#) <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm> [accessed May 10, 2019].

**B.** Boxplots showing the distribution of the trait values for specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), maximum plant height (MH) and leaf nitrogen content (LNC) between the eight diagnostic species of mesic pastures (Diagsp) and the species pool of the 45 vegetation plots excluding diagnostic species (Sppool). Only species present in more than 5% of the vegetation plots and with available trait values were retained to define the species pool (n = 70 for SLA, 71 for LDMC, 71 for MH and 64 for LNC).

