



THÈSE

En vue de l'obtention du **DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE**

Délivré par l'Université Toulouse 2 - Jean Jaurès

Présentée et soutenue par

Clara PLANCHER

Le 8 décembre 2023

**Modélisation et spatialisation des signatures polliniques pour une
approche rétrospective des paysages: l'exemple du paysage
montagnard pyrénéen de Bassiès (Vicdessos - France)**

Ecole doctorale : **TESC - Temps, Espaces, Sociétés, Cultures**

Spécialité : **Environnement et sociétés**

Unité de recherche :

GEODE - Géographie de l'Environnement

Thèse dirigée par

Didier GALOP et Florence MAZIER

Jury

Mme Christelle HELY-ALLEAUME, Rapporteur

Mme Odile PEYRON, Rapporteur

M. Benjamin BERGEROT, Examineur

M. Erwan MESSAGER, Examineur

M. Cédric GAUCHEREL, Examineur

M. Didier GALOP, Directeur de thèse

Mme Florence MAZIER, Co-directrice de thèse

Thèse

En vue de l'obtention du Doctorat de l'Université de Toulouse

Université Toulouse 2 – Jean Jaurès

Modélisation et spatialisation des signatures polliniques pour une approche rétrospective des paysages : l'exemple du paysage montagnard pyrénéen de Bassiès (Videssos – France)

Présentée et soutenue le 8 décembre 2023 par

Clara Plancher

Ecole doctorale TESC – Temp, Espaces, Sociétés, Cultures ; Spécialité : Environnement et sociétés

Composition du jury :

Rapporteuses : Mme **Christelle HELY-ALLEAUME** et Mme **Odile PEYRON**

Examineurs : M. **Benjamin BERGEROT**, M. **Erwan MESSAGER**, et M. **Cédric GAUCHEREL**

Directeur.rice.s de thèse : M. **Didier GALOP** et Mme **Florence MAZIER**



Table des matières

Remerciements	1
Résumé	6
Abstract	7
I. Introduction	9
II. Concepts, contexte scientifique et méthodes d'étude des paysages	13
II.1. Paysages : cadre théorique et contexte scientifique	13
II.1.1. Les paysages comme objets d'étude	13
II.1.2. Les paysages montagnards européens : des paysages anthropisés sensibles	15
II.1.3. Contexte du cirque glaciaire pyrénéen de Bassiès (Haut-Videssos, France)	16
II.2. Etudier les paysages passés de manière quantitative et spatialisée	19
II.2.1. Les cartes d'occupation du sol : des données appropriées pour les approches spatialement explicites	19
II.2.2. Les données polliniques et les modèles de dispersion/déposition : une portée temporelle étendue pour l'étude des paysages passés	22
Bilan	26
III. Méthodologie employée pour la reconstruction rétrospective de l'occupation du sol : développement de l'approche BACKLAND et première application sur le paysage de Bassiès.	27
IV. Modélisation des données polliniques par les algorithmes de reconstruction du paysage (REVEALS et LOVE) et leur utilisation pour la reconstruction spatialisée des paysages passés.	29
IV.1. Spatial and temporal patterns of upland vegetation over the last 200 years in the northern Pyrenees: example from the Bassiès valley, Ariège, France. (<i>Quaternary Science Reviews</i> , 2022)..	30
Abstract	31
Key words	31
IV.1.1. Introduction	31
IV.1.2. Material and methods	34
IV.1.3. Results	41
IV.1.4. Discussion	47
IV.1.5. Conclusion	55
IV.2. BACKLAND: spatially explicit and high resolution pollen-based BACKward LAND-cover reconstructions (<i>Ecography</i> , in press)	57
Abstract	57
Keywords	58
IV.2.1. Introduction	58
IV.2.2. Materials	61
IV.2.3. Methods	66

IV.2.4. Results	71
IV.2.5. Discussion.....	78
IV.2.6. Conclusion	85
V. La dynamique paysagère de Bassiès aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles et ses relations avec les activités pastorales.....	86
V.1. Introduction	86
V.2. Matériel.....	88
V.2.1.Zone d'étude	88
V.2.2.Données	91
V.3. Méthodes	94
V.3.1. Application de BACKLAND pour la reconstruction de la mosaïque paysagère de Bassiès aux XIX ^{ème} et XX ^{ème} siècles.....	94
V.3.2. Analyses des changements d'occupation du sol.....	96
V.3.3. Relations entre pression pastorale et caractéristiques paysagères.....	98
V.4. Résultats.....	99
V.4.1. Dynamique paysagère de Bassiès aux XIX ^{ème} et XX ^{ème} siècles.....	99
V.4.2. Pression pastorale et changements d'occupation du sol	105
V.5. Discussion.....	107
V.5.1. Apports et limites de l'approche BACKLAND	107
V.5.2. Dynamiques temporelle et spatiale de la mosaïque d'occupation du sol aux XIX ^{ème} et XX ^{ème} siècles	110
V.5.3. Paysage de Bassiès et pastoralisme au XX ^{ème} siècle.....	113
V.6. Conclusion	115
VI. Discussion générale.....	117
VI.1. BACKLAND : une méthode de reconstruction des paysages passés	117
VI.1.1. La modélisation des données polliniques par LOVE	117
VI.1.2. Spatialiser la mosaïque paysagère passée	120
VI.2. Dynamique paysagère et pastoralisme	125
VII. Perspectives.....	128
VII.1. Méthodologie d'étude des paysages	128
VII.2. Etudes de biodiversité.....	129
VII.3. Services et fonctionnement des écosystèmes	131
VIII. Conclusion générale.....	133
Bibliographie.....	137
Annexes.....	159
Liste des figures	176
Liste des tables.....	177

Remerciements

C'est avec le plus grand des plaisirs que je rédige enfin ces lignes de remerciements car, avec elles, se matérialise l'aurore d'une vie nouvelle.

Je tiens d'abord à remercier mes directeur.rice.s de thèse, Dider Galop et Florence Mazier, de m'avoir permis de réaliser ce travail, et par conséquent d'avoir provoqué mon coup de foudre avec les Pyrénées. Vos connaissances respectives m'ont beaucoup apporté, et ce travail ne serait pas le même sans vos apports et réflexions. Florence, j'ai vraiment été chanceuse de t'avoir comme directrice de thèse. Tu as toujours eu plus confiance en moi que moi-même, tu as été à l'écoute et m'as soutenue à chacune de mes mésaventures. Merci pour les escapades montagnardes, pour ton engagement corps-et-âme aux inventaires floristiques, pour tous ces bons moments qui ont mis un peu de fun dans ces années de thèse. Je dois la concrétisation de ce projet à ton juste dosage d'humanité, de rigueur, de bienveillance, d'organisation, et d'optimisme. Tu as su trouver les mots justes, me redonner la force mentale et la détermination, un immense merci à toi et à toute l'énergie que tu as mise dans ce projet.

Je remercie ensuite Christelle Hély-Alleaume, Odile Peyron, Benjamin Bergerot, Cédric Gaucherel et Erwan Messenger, membres du jury, d'avoir accepté de lire ce travail et de l'évaluer.

Un remerciement tout particulier à Cédric, présent au sein du jury parce qu'il n'était pas envisageable qu'il en soit autrement. Tu as contribué à faire naître, grandir et se terminer ce projet. Egalement membre de mon comité de suivi, ta vivacité d'esprit, tes idées originales, ta philosophie, ton goût pour les débats et ta passion indéfectible de chercher à mieux comprendre ce monde complexe resteront pour moi des sources de motivation intarissables. Merci d'avoir partagé avec moi la joie de gambader sur les crêtes du cirque de Bassiès quelque soit la météo et l'émerveillement que procure la beauté de ce paysage. Merci pour tout le temps que tu m'as accordé dans ou hors du cadre du travail, pour ton calme, ta patience et ta bienveillance qui m'ont rassuré pendant ces années.

Merci également aux autres membres de mon comité de suivi. Merci à Thomas Houet pour tes conseils, commentaires, et discussions enrichissantes, et pour ramener la convivialité bretonne au refuge de Bassiès. Merci à Shinya Sugita de m'avoir si chaleureusement accueillie à l'Université de Tallin, d'avoir consacré du temps à me former à l'Algorithme de Reconstruction des Paysages et d'avoir apporté des conseils précieux. Merci à Clélia Sirami pour toutes les réflexions intenses dans le cadre de ma thèse ou du projet PASTSERV, pour ton humanité, et pour partager avec moi cette envie de participer activement à un monde meilleur. Merci également pour ton écoute, tes conseils et le soutien que tu m'as apporté dans mes réflexions personnelles.

Je remercie le laboratoire GEODE de m'avoir accueilli dans ce bureau où j'ai pu me sentir comme chez moi et travailler avec le luxe de la vue panoramique. Merci à Hugues, Emilie, Cécile, Magali, Sandrine, Sylvain et Samuel d'égayer les locaux et les pauses midi par votre présence. Merci particulièrement à Emilie et Cécile pour votre écoute, disponibilité et conseils éclairés et éclairants, votre bonne humeur et votre énergie.

Merci également à Matthias Bürgi et à toute l'équipe du WSL de m'avoir accueilli dans le luxe de la guest house du laboratoire. Merci Matthias d'avoir accepté ma venue, de m'avoir aiguillé dans mes réflexions, de m'avoir fait participer aux réunions du laboratoire et présenté à l'équipe, ce fut un séjour très enrichissant.

Je remercie également toute la belle famille du refuge de Bassiès pour leur accueil chaleureux, leur sympathie, leur cuisine généreuse, et particulièrement merci à Philippe et Benoît pour les riches discussions sur Bassiès. Facile de comprendre pourquoi il y'a autant de chercheur.se.s à Bassiès avec un confort pareil !

Je n'aurais certainement pas si bien vécu ces années à GEODE sans la merveilleuse équipe de doctorant.e.s. Merci d'abord aux « anciens combattants », Hugo et Johann, qui m'ont accueillie dans leur bureau il y a un peu plus de 5 ans, qui m'ont mise à l'aise avec humour et décontraction et qui m'ont fait découvrir les subtilités du nouvel univers dans lequel j'entrais. Johann, merci d'être aussi drôle, même dans tes clachs anti-cirque, merci pour toutes les rigolades et passages à Chambéry. Merci ensuite à Léo d'avoir fait vivre le bureau d'à-côté avec tes éclats de rire intempestifs. Ta persévérance et ton calme stoïque face à l'épreuve de la rédaction m'ont à la fois effrayé et montré l'exemple. Maximerci à Romain, ma poulette, mon repère le plus solide pendant toutes ces années, merci d'être un ami aussi chouette et réconfortant ! Heureusement que je termine juste après toi parce que je n'aurais pas supporté être au labo sans tes blagues, sans tes incursions pour tchatcher... Merci de m'avoir aidé à m'aérer l'esprit, de m'avoir fait rire quand j'en avais besoin, et d'avoir fini par venir au cirque avec moi. Méga-Merci à Alice, ton arrivée au labo a littéralement été une amélioration de ma qualité de vie ! Tu as egayé toutes mes journées, ton enthousiasme et ton énergie m'ont remis dans les rails plusieurs fois. Merci d'avoir aussi été une coloc formidable, et surtout merci de partager avec moi cet amour pour la montagne et la nature, pour les escapades pyrénéennes, pour ton amitié, pour les heures de papotage, et pour toutes les parties de petits cochons endiablées. Tu me manques déjà, je suis désolée de te laisser dans l'ambiance morose de l'hiver toulousain, comme tu dirais : finis-y vite ! Merci à Maria d'avoir appris le français aussi vite et aussi bien, parce que sans ça on n'aurait pas autant bavardé, et on se serait pas autant marré ! Reste encore un peu en France s'il te plait ! Merci à Céline, dommage que nos chemins ne se soient pas croisés plus longtemps au labo parce qu'on formait une belle équipe,

merci pour les soirées pizzas au Lherm, pour ta gentillesse et ta bonne humeur. Merci à Frank pour ta sympathie, ton soutien et toutes ces discussions, bon courage pour la suite, et mes encouragements vont aussi à Sarah, Lucie, Solène et Brian.

J'adresse aussi mes remerciements aux différent.e.s stagiaires qui sont passé.e.s par GEODE et qui ont partagé avec moi leurs bonnes vibes, en particulier aux formidables Nico, Colline, Julie, Paul, et Léon. Léon, merci d'avoir partagé avec moi tous ces moments de kiffe en montagne ou ailleurs, merci pour ta personnalité inspirante, merci d'être tombé à pic dans ma vie. Merci également à Hugo, Yaël et Pierre pour leur sympathie et leurs contributions au projet PASTSERV.

Parce que j'ai eu dans mon cursus des enseignants formidables, merci à eux de m'avoir autant appris, depuis l'école élémentaire jusqu'au master CEPAGE. Un remerciement particulier à l'équipe de l'Université du Québec à Chicoutimi de m'avoir mis sur la voie de la paléoécologie et à Serge D. Muller qui m'a fait découvrir la palynologie avec tant de pédagogie et de bienveillance, qui m'a fait aimer la botanique, et qui m'a époustouflé avec ses aquarelles.

J'adresse aussi un immense merci au SUAPS de l'Université de Toulouse Jean Jaurès car sans le sport j'aurais certainement fini par péter une durite ! Merci à Anne Hebraud et à tou.te.s les intervenant.e.s en Arts du Cirque, en particulier Chiara et Marion pour les cours à la Grainerie, ces personnes ont grandement participé à mon bien être physique et mental, et elles ont réveillé cette passion qui dormait chez moi depuis trop longtemps. Un grand merci à Maxime, pour les sorties pyrénéennes avec ou sans les étudiant.e.s, pour toutes nos discussions et points de vues partagés sur le monde qui nous entoure, pour ta compréhension et ta gentillesse.

Je ne saurais pas comment remercier correctement toutes les copines et les copains qui ont ensoleillé ma vie ces dernières années. A toutes les générations de la grande et belle famille de La Creuse et aux squatteur.euse.s de sa mezzanine qui se reconnaîtrons, merci à tous.te.s d'avoir fait vivre avec moi cette petite maison magique et son jardin miraculeux, merci d'en avoir fait un lieu aussi convivial, chaleureux et aimant. Un merci tout particulier à Anaïs sans qui le confinement n'aurait pas eu la même saveur, le même dynamisme, la même dose de joyeuseté et d'inventivité. Et un autre merci particulier à Mathieu de m'avoir branché pour le voyage à vélo, merci également de l'avoir réalisé avec moi, ce fut une évasion indispensable en cette dernière année de thèse, des kilomètres et des kilomètres de pur bonheur, merci pour ton amitié et ta joie de vivre. Je remercie très particulièrement Waël : tu m'as toujours soutenu pendant cette thèse, à vouloir savoir où j'en étais, quelles étaient mes difficultés, comment les contourner, merci pour ton attention, pour ton optimisme, pour avoir cru en moi depuis le début, merci pour tous tes sourires immenses et ta chaleur humaine. J'aurais tellement aimé pouvoir te le dire en face mais tu es parti, repose en paix, bro, I miss you.

Alex, un immense remerciement d'avoir partagé ta vie avec moi pendant presque toute la durée de cette thèse, merci de m'avoir reouvert la voie du cirque, de m'avoir aimé et toujours soutenu, merci pour toutes les aventures qu'on a vécu ensemble, pour toutes les histoires qui nous ont fait grandir, pour cette grande complicité. Enfin, merci d'avoir reçu, entendu et accepté mes réflexions et envies avec philosophie, merci d'être toujours là pour moi et d'avoir laissé s'installer cette belle et profonde amitié.

Parce qu'ils ont toutes et tous contribué à mon bonheur ces dernières années, d'une manière ou d'une autre, merci à : Jonas, les belles bandes des colocs de Soueix et de la Salade, Axel, Chacha et Rémi (et cookie), Ana, Yunus, les gars du bistro.

Parce que j'écris ces dernières lignes depuis ma nouvelle et la plus belle des demeures de Montpellier, merci à tou.te.s les colocs de la Casa Granier : merci à Coco, Mar, Engie, Baudouin et Sacha pour l'amour, l'humour et la bienveillance qui règnent dans cette maison, merci d'être des personnes aussi belles, attentionnées, stimulantes, merci pour l'intérêt que vous portez aux problématiques sociales et écologiques et les belles discussions qu'elles entraînent, et merci de m'avoir permis de finir cette thèse parmi vous, je n'aurais pas pu rêver d'un meilleur contexte. Parce que depuis que je t'ai rencontré je suis à un niveau de bonheur maximal, parce qu'en voyage à vélo on était les plus heureux du monde même avec un camelback d'eau froide comme douche, parce que tu es formidable, que tu me fais rire tous les jours et que tu m'inspires de tes idées de génie, parce que tu es le meilleur des colocs et que tu me combles d'amour et de tendresse, merci mon amoureux, merci Fabien d'être là, super sympa.

Puisque j'aime comprendre le passé pour mieux évaluer le présent, je remercie donc ma famille et toutes ses personnalités marquantes qui m'ont aidé à me construire, à commencer par celles et ceux qui nous ont quitté. Merci à Mamie'iette d'avoir été aussi douce et aimante et de m'avoir communiqué, entre autre, tes recettes de cuisine, ton amour des fleurs et de la nature. Merci à Mamie'vonne de m'avoir transmis cette soif de découvrir le monde et ses différentes cultures et de lutter contre les injustices. Merci à Papy d'avoir tant été là, généreux, et de m'avoir transmis cet intérêt pour le monde paysan, le potager et les poules. Merci à tonton Joël de m'avoir émerveillée avec tes sons et lumières quand j'étais petite. Merci infiniment à tonton Guy, mon père spirituel. Merci pour ta philosophie, ta poésie, pour tout l'amour que tu nous as donné, pour ta joie de vivre, ton énergie, merci pour tous les débats à la maison, pour avoir participé à mon éducation sur l'anarchisme et l'écologie, pour m'avoir transmis ton amour de la nature, de la montagne, de la vie, du sport... ta contribution à la construction de mon identité est immense, tu es parti depuis trop longtemps et tu me manqueras toujours. A ceux de la petite famille qui restent, merci à Denis pour m'avoir toi aussi transmis ton amour des «saltimbanques» à travers tes spectacles. Merci à Elise pour ton humour, ta joie, et pour m'avoir pris

sous ton aile en voyage. Merci à Pascale, ma best cousine ever, pour toutes les discussions, pour ton dynamisme, pour ta compréhension et ton soutien. Merci à ma sœur, Elsa, d'avoir toujours été là pour moi, merci pour ton soutien. Le plus grand des remerciements familiaux revient bien évidemment à mes parents, Sylvie et Serge. Merci de m'avoir apporté autant d'amour et de soutien inconditionnel, de m'avoir fait baigner dans les préoccupations écologiques depuis toujours, de m'avoir emmené autant à la montagne, de m'avoir fait écouter Brassens, Léo Ferré et autres poètes depuis mon enfance. Merci d'avoir mis une clôture autour du jardin pour ne pas que je m'égarre quand j'ai appris à marcher et que j'avais déjà le goût de l'aventure. Merci maman de m'avoir fait aimer l'école, l'art sous toutes ses formes, de m'avoir donné envie d'apprendre, de m'avoir transmis ton intérêt pour l'éducation, le cirque, la culture et la transmission des connaissances. Merci papa de m'avoir toujours incité à faire du sport, de la musique, merci pour m'avoir transmis ton côté militant écologiste de jeunesse, tes expériences de jardinage, ton obsession de la cuisine bien faite, ta colère justifiée contre les dirigeants de ce monde et leurs incohérences. C'est grâce à vous que j'arrive aujourd'hui à la fin de ces années d'étude, je ne vous remercierais jamais assez pour tous vos investissements.

Mes derniers remerciements vont à tou.te.s celles et ceux qui luttent pour la santé de la Terre, qui se soulèvent contre l'ordre en place pour des conditions de vie meilleures. Merci à toute la diversité de militant.e.s, à leur détermination, merci de continuer à défendre nos biens communs, à investir votre temps et votre énergie dans ces luttes. Les sciences font progresser notre compréhension de l'impact de nos activités sur l'état de santé des écosystèmes, dans les revues, dans les bureaux, dans les séminaires, dans des rapports lus, relus par des paires, dans les universités... mais à quoi bon face à tant d'ignorance et d'intérêts contradictoires de la part de celles et ceux qui gouvernent ce monde ? Les combats militants écologistes et la répression qu'ils subissent sont les miroirs de l'incapacité des gouvernements à tenir compte de la compréhension scientifique du monde. Merci donc à celles et ceux qui s'engagent pour diversifier les formes de lutte et rendre visible les enjeux écologiques aux yeux de tou.te.s.

« Il est plus désirable de cultiver le respect du bien que le respect de la loi. »

Henry David Thoreau (1817-1862)

Résumé

Les paysages, systèmes dynamiques à l'interface entre sociétés et environnement, influencent le fonctionnement des écosystèmes et leur biodiversité sur le long-terme. Comprendre les dynamiques spatiotemporelles de leurs caractéristiques (composition et configuration) et comment ces caractéristiques répondent aux changements socio-économiques ou climatiques avec une perspective à long-terme est un enjeu primordial pour la préservation de l'environnement. Les paysages montagnards européens bénéficieraient particulièrement de reconstructions paysagères détaillées sur le long-terme car, exploités depuis plusieurs milliers d'années par les sociétés humaines à qui ils fournissent de nombreux services, ils résultent de l'influence historique de leurs activités et connaissent de profondes transformations induites par les bouleversements socio-économiques des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, dont les impacts environnementaux sont encore mal compris. Mais aucune méthode ne permet actuellement d'étudier les dynamiques paysagères passées en préservant la résolution spatiale et le détail de leur composition offerts par les cartes d'occupation du sol récentes. Les données polliniques fossiles permettent d'accéder à des reconstructions quantitatives et à long-terme de la composition du couvert végétal grâce à l'Algorithme de Reconstruction des Paysages (Landscape Reconstruction Algorithm, LRA) qui les corrige des différences inter-taxonomiques de production, dispersion et déposition, et identifie l'étendue spatiale des zones sources du pollen (Relevant Source Area of Pollen, RSAP). Mais les estimations de la composition passée de la végétation locale issues du LRA (LOcal Vegetation Estimates, LOVE) n'ont jamais été intégrées dans une méthode de reconstruction paysagère à haute résolution spatiale. Cette thèse répond au besoin méthodologique d'accéder à des reconstructions fines et à long-terme des paysages avec le développement d'une approche de reconstruction rétrospective des paysages baptisée BACKLAND (BACKward LAND-cover reconstruction), et participe à une meilleure compréhension des dynamiques paysagères montagnardes en appliquant cette approche sur le paysage pyrénéen de Bassiès, cirque glaciaire perché au-delà de 1500m et zone pastorale historique du Haut-Vicdessos (Ariège). L'approche BACKLAND utilise les estimations LOVE de sites sédimentaires aux RSAPs chevauchantes et deux cartes d'occupation du sol récentes renseignées par des données botaniques, traitées et combinées entre elles par des outils probabilistes et statistiques simples, robustes et répandus, pour estimer de façon rétrospective des séries de cartes d'occupation du sol. L'atlas de la mosaïque paysagère de Bassiès aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles résultant de l'application de BACKLAND contribue à améliorer notre compréhension des relations entre les activités pastorales traditionnelles et les dynamiques paysagères. Ce travail ouvre de nombreuses perspectives de recherches en sciences de l'environnement qui permettront d'accéder à des informations essentielles sur les relations entre activités humaines, paysages et écosystèmes et qui pourront alimenter les réflexions des gestionnaires de l'environnement et des décideurs dans la perspective d'une gestion durable des socio-écosystèmes.

Abstract

Landscapes are dynamic systems linking societies and the environment and influence the functioning of ecosystems and their biodiversity over the long term. Understanding the spatiotemporal dynamics of their characteristics (composition and configuration) and how these characteristics respond to socio-economic or climatic changes with a long-term perspective is a key topic for environmental preservation. European mountain landscapes would particularly benefit from detailed, long-term landscape reconstruction because, exploited for several thousand years by human societies to whom they provide many ecosystem services, they result from the historical influence of their activities and are undergoing major transformations induced by the socio-economic upheavals of the 19th and 20th centuries, and their environmental impacts are still poorly understood. However, there is currently no way of studying past landscape dynamics that preserves the spatial resolution and compositional detail offered by recent land-cover maps. Fossil pollen data provide access to quantitative, long-term reconstructions of plant cover composition using the Landscape Reconstruction Algorithm (LRA), which corrects for inter-taxonomic differences in production, dispersal and deposition, and identifies the spatial extent of the relevant source area of pollen (RSAP). However, LRA estimates of the past composition of local vegetation (LOcal Vegetation Estimates, LOVE) have never been integrated into a high spatial resolution landscape reconstruction method. This thesis answers to the methodological need for detailed and long-term landscape reconstructions by developing retrospective landscape reconstruction approach called BACKLAND (BACKward LAND-cover reconstruction), and contributes to a better understanding of mountain landscape dynamics by applying this approach to the Pyrenean landscape of Bassiès, a glacial cirque above 1500m and a historic pastoral area of the Haut-Videssos (Ariège, France). The BACKLAND approach uses LOVE estimates of sedimentary sites with overlapping RSAPs and two recent land-cover maps described by botanical data. These datasets are processed and combined using simple, robust and widespread probabilistic and statistical tools, to retrospectively estimate series of land-cover maps. The atlas of the Bassiès landscape mosaic covering the 19th and 20th centuries resulting from the application of BACKLAND offers insights into our understanding of the relationship between traditional pastoral activities and mountain landscape dynamics. This work opens up a wide range of research prospects for environmental sciences, as BACKLAND can provide essential information on the relationships between human activities, landscapes and ecosystems, usefull for environmental managers and decision-makers seeking to achieve sustainable management of socio-ecosystems.

A mes parents,

I. Introduction

« L'homme assassine toujours ce qu'il aime ; ainsi nous, les pionniers, nous avons tué notre nature sauvage. Certains disent que c'était nécessaire. Peut-être, mais je suis heureux de ne pas devoir être jeune à une époque où il n'y a plus de nature où profiter de sa jeunesse. À quoi bon la Liberté, sans espace vide sur la carte ? »

Aldo Leopold (1887-1948)

Accélérée en particulier par les bouleversements socio-économiques du XX^{ème} siècle, l'anthropisation des milieux naturels exerce une pression croissante sur les écosystèmes et influence indéniablement notre environnement (McNeill & Engelke, 2016), modifiant ses caractéristiques abiotiques (climat, qualité de l'air, perméabilité des sols...) ou biotiques (changements de végétation, crise de la biodiversité, altération des réseaux trophiques...)(e.g. Brook et al., 2008; Fagúndez, 2013; Goudie, 2018; Hooper et al., 2012; IPCC, 2023...). Parmi les préoccupations écologiques actuelles, les plus médiatisées et celles au cœur des débats publics sont également les plus visibles, notamment l'artificialisation des sols, le dérèglement climatique ou la crise de la biodiversité. Cette *partie visible de l'iceberg* repose pourtant sur une accumulation, dans le temps et dans l'espace, de modifications locales de l'environnement (Turner II, 1994; Turner II et al., 1990). Comprendre les mécanismes des changements globaux et leurs conséquences nécessite donc d'étudier les relations entre activités humaines et environnement à différentes échelles spatiales et temporelles (Fischer et al., 2011; Wessman, 1992). Dans ce contexte, les paysages sont des objets d'études particulièrement intéressants, car les changements biophysiques, socioéconomiques, ou les avancées technologiques à l'échelle globale modifient l'utilisation de leur sols, leurs propriétés et leur fonctions (Antrop & Van Eetvelde, 2017; Kienast et al., 2007; Plieninger et al., 2015). A leur tour, ces changements paysagers contribuent significativement au changement climatique, à la fois local et global par rétroaction, à la perte de diversité biologique et au fonctionnement des écosystèmes (Matson et al., 1997). Du fait des étroites relations entre les sociétés, les paysages et la biodiversité (Duelli, 1997; Rosenzweig, 1995; Wiens, 2009), étudier les transformations des paysages sous l'influence des activités humaines est également approprié pour la mise en place des mesures de gestion et de protection durables des habitats et des espèces (Crooks & Sanjayan, 2006; Fischer et al., 2011; Leite et al., 2013; Opdam et al., 2013; M. G. Turner, 1989; Wu, 2013). Ainsi, de par la position centrale qu'occupent les paysages dans les relations qu'entretiennent les humains avec l'environnement, leurs transformations soulèvent de nombreuses questions. Comment nos activités transforment-elles les paysages, leur composition et leurs caractéristiques spatiales au cours du temps ? Avec quelle rapidité, quelle intensité, quelle

étendue ? Comment ces changements paysagers impactent à leur tour l'environnement, les écosystèmes, la biodiversité... ? Quels sont les délais de réponse impliqués dans les relations entre activités humaines/paysages et biodiversité ? Quelles mesures permettraient une gestion durable des paysages ?

Les paysages montagnards européens sont particulièrement concernés par ces questionnements sur les causes et conséquences environnementales des changements paysagers. Les montagnes européennes connaissent de profondes mutations paysagères, particulièrement amplifiées par les bouleversements socio-économiques du XX^{ème} siècle associés à l'abandon des pratiques pastorales traditionnelles (Bracchetti et al., 2012; Chauchard et al., 2007; Ferrara et al., 2021; Galop et al., 2011; Houet, Ribière, et al., 2012; MacDonald et al., 2000; Sanjuán et al., 2018; Viciani et al., 2017, parmi d'autres). Le manque de recul temporel dans l'étude de leurs changements freine notre compréhension de l'impact à long-terme des activités humaines sur ces paysages aux écosystèmes particulièrement riches et également sensibles face au réchauffement climatique (Dullinger et al., 2012; P. Egan & Price, 2017; Elsen & Tingley, 2015; Engler et al., 2011; Francon et al., 2023; Price et al., 2022).

Pour répondre à ces questionnements, il est nécessaire d'étudier les dynamiques paysagères avec une fine résolution spatiale et une description détaillée des types, quantités et localisation des changements et leurs impacts sur l'environnement (Houet, Ribière, et al., 2012). Ajouter à la précision spatiale une perspective historique à long-terme à l'étude des paysages éclairerait ces réflexions, et bénéficierait à de nombreuses communautés scientifiques (JA. Dearing et al., 2015; D. Foster et al., 2003; Herrault et al., 2015; Seddon et al., 2014). Néanmoins, aucune méthode n'existe actuellement pour étudier les paysages passés sur le long-terme avec une résolution spatiale fine et une description détaillée de ses composantes. Il est en effet possible d'explorer leurs dynamiques récentes de manière spatialement explicite en s'appuyant sur des cartes d'occupation du sol, décrivant le paysage comme une mosaïque hétérogène de différents types d'habitats (Forman, 1995; Kienast et al., 2007; M. G. Turner et al., 2001) ou à long-terme en s'appuyant sur des données paléoenvironnementales (en particulier le pollen fossile), pouvant refléter la composition du paysage mais qui comportent un certain nombre de biais (Campbell, 1999; M. B. Davis, 1968, 1973; M. B. Davis & Brubaker, 1973; Goring et al., 2013; Meltsov et al., 2011; Tauber, 1965, 1967) et ne donnent pas accès à une spatialisation détaillée du couvert végétal. La modélisation des données polliniques par l'algorithme de reconstruction des paysages (Landscape Reconstruction Algorithm, LRA, Sugita, 2007a, 2007b) permet de réduire considérablement les biais perturbant la relation pollen-végétation, et présente également l'avantage d'estimer l'étendue spatiale ciblée par la reconstruction de la végétation autour des sites sédimentaires à partir du pollen fossile. Bien que représentant une avancée scientifique majeure et une amélioration

dans la spatialisation des reconstructions basées sur le pollen fossile, le LRA ne permet pas de spatialiser la distribution des taxons au sein d'un paysage. Ainsi, en se basant sur les méthodes déjà existantes, il faut choisir entre précision spatiale et recul temporel, ce qui freine l'accès à une compréhension approfondie des paysages en tant que socio-écosystèmes dynamiques et complexes.

Cette thèse est donc axée sur un double objectif :

- celui d'un développement méthodologique permettant de reconstruire des dynamiques paysagères détaillées sur le long-terme en mobilisant à la fois des cartes d'occupation du sol et des données polliniques modélisées par le LRA.
- celui de participer à une meilleure compréhension de l'influence des activités humaines sur les paysages montagnards en appliquant ce développement méthodologique à une zone d'étude pyrénéenne idoine - le cirque glaciaire de Bassiès (Haut-Videssos, Ariège)- et en analysant les liens entre la dynamique paysagère reconstruite et l'historique de l'activité pastorale de ce secteur.

Cette thèse a bénéficié du soutien de programmes de recherches pluridisciplinaires portés par l'Observatoire Homme Milieux Pyrénées Haut-Videssos (LabEx DRIHM), permettant notamment la réalisation et la participation à des missions de terrain à Bassiès, le dialogue avec les chercheurs impliqués dans ces programmes, visant à comprendre la dynamique du socio-écosystème de Bassiès via différentes approches, mais également des échanges riches d'informations avec la famille des gestionnaires du refuge de Bassiès, dont B. Dupui, le berger en activité actuellement sur l'estive. Un de ces programmes m'a également permis un séjour de 10 jours à l'Université de Tallin (Estonie) en 2019 pour être formée auprès de S. Sugita à la modélisation des données polliniques par le Landscape Reconstruction Algorithm (Sugita, 2007a, 2007b). En 2020, j'ai également bénéficié d'une aide à la mobilité financée par le laboratoire GEODE et l'Université Toulouse Jean Jaurès, grâce à laquelle j'ai pu faire un séjour de recherche d'un mois au sein de l'Institut Fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL, Birmensdorf, Suisse) dans l'unité Dynamique du paysage, supervisée par M. Bürgi. Ce séjour a porté sur l'analyse des relations entre les données pastorales de Bassiès (présentées section V.2.2.2.) et la dynamique paysagère estimée grâce à l'application de l'approche de spatialisation des données polliniques développée durant ma thèse. Enfin, j'ai pu participer à l'encadrement de deux stages, l'un portant sur une analyse comparative des trajectoires de la diversité végétale enregistrées sur les 200 dernières années par les séquences polliniques des sites sédimentaires de Bassiès (C. Bonnet, M1), et l'autre étudiant les influences de l'histoire paysagère (estimée à partir des reconstructions produites durant cette thèse) sur la biodiversité végétale actuelle de Bassiès (H. Belly,

M2). Cette expérience d'encadrement a permis d'alimenter mes réflexions sur les différentes pistes de recherches en relation avec mon travail.

Organisation du manuscrit : Pour favoriser la compréhension de l'ensemble du manuscrit, une section introductive (**section II.**) dresse un aperçu de l'état des connaissances scientifiques sur les paysages et leurs relations avec les sociétés, les écosystèmes et la biodiversité, avec un focus particulier sur les paysages montagnards et celui du site pyrénéen de Bassiès, ciblé par ce travail de thèse (**section II.1.**). Puis les principales sources de données et méthodes employées pour étudier les paysages passés sont présentées, en pointant leurs avantages, leurs inconvénients, et les raisons pour lesquelles elles ne permettent actuellement pas de répondre au besoin d'une perspective historique à long-terme (**section II.2.**). La méthodologie employée sur l'ensemble de la thèse est ensuite synthétisée (**section III.**) pour permettre une vision plus globale de la thèse qui s'appuie ensuite sur des présentations sous forme d'articles (**section IV.** : deux articles publiés, et **section V.** : qui sera remobilisée pour une soumission à postériori). Selon le même principe, une discussion générale est ensuite proposée (**section VI.**) groupant une discussion autour des deux objectifs de la thèse : le développement méthodologique (**VI.1.**) et son application pour la reconstruction de la dynamique paysagère de Bassiès (**VI.2.**). Enfin, les perspectives scientifiques offertes par ce travail de thèse sont présentées (**section VII.**). La présentation du travail sous la forme d'articles indépendants présente l'inconvénient de répéter certains points méthodologiques, inconvénient que les lecteur.rice.s comprendront.

II. Concepts, contexte scientifique et méthodes d'étude des paysages

II.1. Paysages : cadre théorique et contexte scientifique

Les paysages sont au cœur de ce sujet de thèse. Derrière ce terme de paysage se cachent une longue histoire scientifique, des concepts, des outils et des méthodes d'analyse, de nombreuses connaissances accumulées et des zones d'ombre qui restent encore à éclaircir. Pour étayer les propos synthétiques tenus en introduction, sans pour autant se prétendre exhaustive, cette section dresse d'abord une présentation plus étoffée de l'état des connaissances scientifiques portant sur paysages et leurs relations avec les sociétés et les écosystèmes (II.1.1.), avec un focus particulier sur les paysages montagnards Pyrénéens (II.1.2.), et le cirque glaciaire de Bassiès (II.1.3.).

II.1.1. Les paysages comme objets d'étude

Le concept de paysage est associé à de nombreuses définitions nées d'une histoire scientifique foisonnante. Il convient donc avant tout de définir le positionnement scientifique de cette thèse quant au concept du paysage.

C'est tout particulièrement à partir de la fin du XX^{ème} siècle en Europe, que l'attention portée aux paysages s'est accentuée en réponse à l'intensification de leurs transformations. La multiplication de congrès internationaux et de conventions a stimulé de nouvelles recherches sur les paysages, favorisant une diversification des concepts et méthodes d'étude des paysages (Antrop & Van Eetvelde, 2017). Un essor de la description quantitative des paysages a lieu à partir des années 1960 avec la généralisation des métriques paysagères, amplifié ensuite dans les années 1980 par le développement des sciences de l'information géographiques (SIG), la naissance des analyses spatiales et de la modélisation (Antrop, 2000; Antrop & Van Eetvelde, 2017). Au cours de ces années d'ouverture scientifique sont apparues de nouveaux concepts et définitions du paysage. Les géographes considèrent le paysage comme une interprétation sociale d'un objet matériel, à la fois sujet et objet d'étude (Bertrand, 1978), et certains les définissent comme une synthèse entre éléments naturels et anthropiques en interactions dans une région (Antrop, 2000; Skånes, 1997).

L'écologie du paysage, développée notamment suite aux travaux pionniers de Troll (1939), considère le paysage comme une mosaïque constituée de patchs discrets (c.à.d. un ensemble regroupant des étendues plus ou moins grandes et homogènes de différents types d'occupation du sol), associés à différents niveaux d'anthropisation (Forman, 1995; Kienast et al., 2007; M. G. Turner et al., 2001).

L'étendue spatiale associée au paysage est variable, souvent associée au champ de vision humain, englobant une mosaïque d'occupation du sol sur quelques hectares voire plusieurs kilomètres carrés (Kienast et al., 2007; M. G. Turner, 1989). L'écologie du paysage s'intéresse aux caractéristiques spatiales des paysages, notamment à leur hétérogénéité (Risser et al., 1984 ; Turner et al., 2001, Turner 1989) ou à la connectivité des habitats qui le composent (Crooks & Sanjayan, 2006). L'étude des processus (« processes ») à l'origine des changements paysagers et les interrelations entre ces processus et les caractéristiques spatiales du paysage (« patterns ») occupe une place importante en écologie du paysage (Fu et al., 2011). Cet accent mis sur le « pattern and process » des mosaïques d'occupation du sol, à différentes échelles spatiales et temporelles, différencie l'écologie du paysage des autres disciplines de l'écologie (M. G. Turner, 1989). En Europe, les processus conduisant aux changements d'occupation du sol (« land-cover changes ») sont souvent d'origine anthropique, répondant à des changements d'utilisation des sols (« land-use changes ») et sous l'influence de multiples forces motrices (« drivers ») d'origine écologique, socio-économiques, politiques, technologiques et/ou culturelles (Brandt et al., 1999; Bürgi et al., 2004; Forman, 1995; M. G. Turner et al., 2001).

Aujourd'hui, il est démontré que les paysages ont un rôle modérateur sur la composition et la distribution des populations et de la biodiversité (Burel, 1989; Cousins & Aggemyr, 2008; Fahrig, 2003; Fahrig et al., 2011; Gardner & Engelhardt, 2008; Tschardt et al., 2012), ou encore que leurs dynamiques spatiales et temporelles passées influencent la distribution et la composition actuelles de la biodiversité (Dahlström & Eriksson, 2003; Dupouey et al., 2002; Fahrig, 2018; Fahrig et al., 2011; Herrault et al., 2015; Mimet et al., 2016; Plieninger et al., 2015; Sirami et al., 2019), de la diversité α associée aux points d'inventaires à la biodiversité β pouvant caractériser l'ensemble du paysage et ses alentours (Duelli, 1997; Rosenzweig, 1995; Wiens, 2009). Les dynamiques spatiales et temporelles des paysages influencent également la gamme de services écosystémiques qu'ils soutiennent (Bürgi et al., 2015; W. Chen et al., 2021; Duarte et al., 2018; Egarter et al., 2016; Egarter Vigl et al., 2017; Jeffers et al., 2015; Plieninger et al., 2015; Y. Wang & Dai, 2020), et donc les bénéfices que sont capables d'apporter aux sociétés (services de régulation, de production, services culturels, écologiques...). Puisqu'elles relient l'espace, le temps, l'humain et l'environnement, et dans le contexte actuel de crise écologique, l'étude des dynamiques paysagères sont d'un intérêt scientifique majeur (Bracchetti et al., 2012; Campagnaro et al., 2017; Le Provost et al., 2020; Otero et al., 2015; Rhemtulla et al., 2009; Rhemtulla & Mladenoff, 2007; Viciani et al., 2017). Par ailleurs, l'écologie du paysage permet un dialogue entre scientifiques et gestionnaires depuis les années 1970 (M. G. Turner, 1989) et est associée à des recommandations de gestion, de protection et de restauration des écosystèmes depuis les années 1990 (Hansson & Angelstam, 1991; Leite et al., 2013; Sherren et al., 2010; Wiens, 2009).

Appliquer les concepts de l'écologie du paysage, c'est-à-dire s'intéresser aux dynamiques de leurs caractéristiques spatiales, les processus à leur origine et leurs conséquences environnementales semble alors particulièrement important dans le contexte actuel de bouleversements socio-économiques, climatiques et écologiques. Il est notamment crucial d'appliquer des telles approches aux paysages montagnards européens.

II.1.2. Les paysages montagnards européens : des paysages anthropisés sensibles

En Europe, les chaînes de montagne sont considérées comme des « hotspots » de changements d'utilisation et d'occupation du sol, particulièrement concernées par l'enfrichement (c.à.d. le déclin des surfaces de pelouses et l'augmentation des surfaces forestières) (Kuemmerle et al., 2016), sous l'influence de l'abandon des pratiques pastorales traditionnelles avec les bouleversements socio-économiques du XX^{ème} siècle (Bracchetti et al., 2012; Chauchard et al., 2007; Ferrara et al., 2021; Galop et al., 2011; Houet, Ribière, et al., 2012; MacDonald et al., 2000; Romero-Díaz et al., 2017; Sanjuán et al., 2018; Tasser et al., 2007; Viciani et al., 2017, parmi d'autres). Or, la biodiversité particulièrement riche des écosystèmes de montagne est en partie due au maintien des pelouses subalpines, entretenues par le pastoralisme extensif traditionnel qui, présent depuis plusieurs milliers d'années (Körner, 2019; Körner & Spehn, 2002), influençait sur le long-terme la configuration (hétérogénéité spatiale, distribution des types d'occupation du sol...) et la composition des paysages montagnards (i.e. les proportions des types d'occupation du sol)(Carmel & Kadmon, 1999; Cislighi et al., 2019; Fernández-García & Calvo, 2023; Pakeman et al., 2019). De plus, les écosystèmes montagnards fournissent une gamme diversifiée de services aux sociétés (P. Egan & Price, 2017; Grêt-Regamey et al., 2012), dont la multi-fonctionnalité est assurée par le maintien de l'hétérogénéité du paysage (Lavorel et al., 2017). Le processus d'enfrichement des paysages montagnards est souvent associé à une perte d'hétérogénéité paysagère (Carmel & Kadmon, 1999; Egarter Vigl et al., 2017; MacDonald et al., 2000; Mottet et al., 2006), menaçant la gamme de services écosystémiques qu'ils supportent (Lavorel et al., 2017) et leurs communautés biologiques (Farina, 1997). Mais les impacts écologiques sont parfois considérés comme bénéfiques, associés, entre autres, à la provision de services écosystémiques de régulation (e.g. régulation de l'érosion, stockage de l'eau, séquestration du carbone atmosphérique... Rudel et al., 2005). De nombreuses études se focalisent néanmoins sur les écosystèmes forestiers, conduisant à sous-estimer l'importance des milieux ouverts par manque d'informations (Walker 2012).

Parvenir à une compréhension globale de l'impact de l'abandon pastoral sur les écosystèmes de montagne nécessiterait donc des approches holistiques des changements paysagers, intégrant l'ensemble de ces composantes (voir section II.2.1.), difficilement réalisables du fait de la multiplicité des enjeux concernés par les changements paysagers (économiques, écologiques, sociaux) et de la difficulté à identifier précisément les relations facteurs/paysages/variables réponses (biodiversité

spécifique, fonctionnelle, services écosystémiques). De plus, ces relations complexes intègrent des délais de réponse dont les durées sont encore mal connues et variables selon les contextes (Pakeman et al., 2019). Néanmoins, des pistes de recherches permettraient de faciliter la mise en place d'études intégratives des paysages. Par exemple, les études à fine échelle spatiale des changements de composition et de configuration des paysages améliorent notre compréhension des processus à l'origine des changements paysagers et de leur impact sur l'environnement (Houet et al., 2010a, Queiroz et al., 2014). Augmenter le recul temporel des reconstructions paysagères permettrait également d'intégrer les processus écologiques les plus lents et d'identifier des délais de réponse entre changements de pratiques, changements paysagers, et biodiversité, et bénéficierait à plusieurs communautés scientifiques (JA. Dearing et al., 2015; D. Foster et al., 2003; Herrault et al., 2015; Seddon et al., 2014). S'appuyer sur des référentiels historiques permettrait par la suite la mise en place de stratégies et politiques de gestions éclairées et sans parti pris idéologique (Métailié et al., 2021).

Du fait de l'importance des paysages montagnards pour la biodiversité et les bénéfices apportés aux sociétés, mieux comprendre leurs dynamiques spatiales et temporelles et la façon dont elles répondent aux activités humaines est un enjeu à la fois scientifique et social, pour le bien-être des populations qui en dépendent (Mengist et al., 2020). Cette thèse s'inscrit dans la perspective d'une compréhension améliorée des changements de composition et de configuration des paysages sur le long terme, en ciblant une zone d'étude située dans les Pyrénées, chaîne de montagnes aux paysages particulièrement touchés par l'abandon des pratiques pastorales.

II.1.3. Contexte du cirque glaciaire pyrénéen de Bassiès (Haut-Videssos, France)

La présence des troupeaux à l'étage subalpin pour le pâturage estival (système transhumant) a influencé la composition et la distribution de la végétation en zone subalpine sur l'ensemble du massif pyrénéen au moins depuis l'âge du Bronze (Bal et al., 2010; Galop, 1998, 2005; Galop et al., 2007, 2007; Mengist et al., 2020; Métailié et al., 2021; Rendu et al., 2016). Le système agro-sylvo-pastoral « traditionnel » de ce massif, valorisant les ressources montagnardes depuis les fonds de vallées aux cimes via une répartition des activités, a contribué à le mettre en valeur et à organiser les sociétés montagnardes jusqu'à la fin du XIX^{ème} siècle (Chevalier, 1954; Eychenne, 2018).

Après un pic d'intensité de pâturage répertorié dans plusieurs sous-massifs entre la fin du XVIII^{ème} siècle et le XIX^{ème} siècle (Chevalier, 1954; Taillefer, 1939), les 200 dernières années ont bouleversé l'environnement pyrénéen (Métailié et al., 2021). Les estives pyrénéennes connaissent un affaïssement progressif de la pression pastorale avec les bouleversements socio-économiques du XX^{ème} siècle, et un effondrement à partir des années 1950-1960. L'industrialisation et la mécanisation intensives favorisent l'exode vers les plaines et par conséquent l'abandon des activités traditionnelles

pyrénéennes (Métailié et al., 2021). A l'instar des dynamiques observées sur les autres chaînes de montagnes pyrénéennes, ce déclin de cette pression anthropique entraîne alors la mise en place de nouvelles dynamiques paysagères (MacDonald et al., 2000) : la colonisation par les pins à crochet et autres ligneux (Améztegui et al., 2010; Chauchard et al., 2007; Galop et al., 2011; Gartzia et al., 2014; Houet, Ribière, et al., 2012; Roura-Pascual et al., 2005; Vacquié et al., 2016) et l'élévation de la limite supérieure des forêts (Batllori & Gutiérrez, 2008), pouvant aussi être favorisées par le réchauffement climatique (Bonanomi et al., 2020; Francon et al., 2023; Vitali et al., 2017). Les changements paysagers pyrénéens, bien que répondant à une dynamique économique nationale, répondent à des systèmes d'exploitation propres à chaque localité (Galop, 2005), interdisant toute généralisation et rendant indispensable l'utilisation de données socioéconomiques propre à chaque zone d'étude, difficilement accessibles.

Le cirque glaciaire de Bassiès, localisé sur la commune d'Auzat (Ariège, Haut-Videssos), est particulièrement propice à la mise en place d'une étude locale. Il constitue un objet d'études scientifiques pluridisciplinaires historique, et plus particulièrement depuis 2009, date de la création de l'**Observatoire Homme-Milieu (OHM)** Pyrénées Haut-Videssos (LabEx DRIIHM) et du Parc Naturel Régional des Pyrénées ariégeoises dont il fait partie. L'observatoire a été créé par l'Institut Ecologie et Environnement du CNRS afin de suivre les évolutions de cet espace montagnard soumis à de profondes mutations, les ruptures, transitions, et adaptation socio-écologiques. De nombreuses études, mêlant, entre autres, palynologie, anthracologie, histoire, géographie historique ont porté sur l'histoire des peuplements forestiers du Videssos en lien avec les activités pastorales et métallurgiques (Davasas & Galop, 1990; Galop & Jalut, 1994), l'impact de l'abandon pastoral (Galop et al., 2011; Vacquié et al., 2016) ou du changement climatique (Francon et al., 2023) sur la végétation.

Sa dynamique paysagère est globalement représentative des processus et dynamiques d'abandons sylvo-pastoraux dans les Pyrénées de l'est et centrales. En contexte de minima forestier depuis le XVII^{ème} siècle, l'arrêt de la métallurgie du Videssos et le déclin de la pression pastorale dans les années 1950 ont eu pour conséquence une expansion naturelle du couvert forestier sur l'ensemble des versants en contrebas du cirque (Carré, 2010) et une colonisation par les landes et les pins en altitude (Galop et al., 2011; Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016).

Aujourd'hui, le paysage de Bassiès est constitué par une mosaïque hétérogène de pelouses, de nombreuses zones humides (ruisseaux, torrents, lacs, tourbières...), landes à éricacées (dominées par *Calluna vulgaris* ou *Rhododendron ferrugineum* mais également *Vaccinium myrtillus*), et de peuplements clairsemés mais en expansion rapide de Pins à crochet (*Pinus uncinata*). Avec un socle perché à plus de 1500m d'altitude et des crêtes l'isolant par endroits de la végétation des versants qui

l'entourent, Bassiès surplombe des ombrées peuplées de hêtraies (*Fagus sylvatica*) et quelques patches de hêtraie-sapinière montagnarde (*F. sylvatica* et *Abies alba*) qui est rare, voire absente, au sein-même du cirque glaciaire (Mazier et al., 2022). Le paysage de Bassiès est intégré dans une Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF 730012118, inpn.mnhn.fr), associé à une diversité d'habitats et d'espèces remarquable, avec notamment une flore particulièrement riche comprenant plusieurs espèces protégées nationalement ou régionalement. Il s'agit d'une zone associée à de nombreux intérêts écologiques patrimoniaux (amphibiens, oiseaux, mammifères, insectes, flore), fonctionnels (épuration des eaux, habitats pour populations animales ou végétales) mais, à l'instar de l'ensemble des paysages montagnards européens, la compréhension des relations entre les activités humaines, les changements du paysage et leurs impacts sur la diversité est incomplète.

En effet, si les tendances observées à Bassiès semblent représentatives des dynamiques régionales (c.à.d. celles des communes intégrées à l'OHM), la compréhension de sa propre dynamique paysagère et des processus à l'origine de son hétérogénéité est lacunaire du fait du manque d'études locales (c.à.d. focalisées sur les dynamiques socio-économiques et écologiques de ce territoire d'estive). Une reconstruction paléoenvironnementale locale basée notamment sur les données polliniques et le signal incendie de la tourbière d'Orry de Théo, à proximité immédiate d'orrys (i.e. abris de bergers), a mis en évidence corrélation entre la pression pastorale historique d'Auzat et l'enfrichement, ainsi qu'une diminution de la diversité floristique autour de ce site (Galop et al., 2011).

Bien qu'il constitue un centre pastoral important du Haut-Videssos au moins depuis le XVII^{ème} siècle, de par son accessibilité difficile, Bassiès est historiquement une zone d'estives relativement marginale en comparaison des autres sur ce secteur (D. Galop, communication personnelle). De plus, au sein-même de Bassiès, la topographie complexe influence la distribution de la végétation et la conduite des troupeaux. La dynamique pastorale enregistrée à l'échelle de la commune d'Auzat n'est donc potentiellement pas représentative de celle de Bassiès, du moins en termes d'intensité de pâturage, et l'histoire reconstruite à partir des archives sédimentaires de la tourbière d'Orry de Théo ne représenterait qu'une des multiples trajectoires paysagères ayant contribué à composer, sur le long terme, la mosaïque hétérogène à l'échelle de l'ensemble du cirque. Bassiès comportant de nombreux sites sédimentaires, analyser leurs données polliniques serait un moyen de refléter la variabilité spatiale et temporelle des dynamiques de végétation dans ce secteur.

Retracer avec précision la dynamique paysagère de Bassiès au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, impactés par les bouleversements socio-économiques, permettrait d'affiner notre compréhension des relations entre les activités humaines, le paysage et la diversité de cet environnement montagnard en

mutation mais aucune méthode existante ne permet actuellement d'y parvenir (voir section II.2.). Néanmoins, le paysage de Bassiès est idéal pour un développement méthodologique visant à atteindre cet objectif, car de nombreuses données cartographiques (Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016), botaniques (Mazier et al., 2022), polliniques (section IV.1.) et relatives à l'activité pastorale (section V.) étaient à disposition pour mon travail de thèse. La section suivante présente les principales approches de reconstruction des paysages passés et leur incapacité à répondre au besoin de reconstructions à résolution spatiale fine et donnant une composition du paysage détaillée sur le long-terme.

II.2. Etudier les paysages passés de manière quantitative et spatialisée

Considérant les paysages comme des mosaïques hétérogènes de types d'occupation du sol, cette section présente les potentiels et limites des approches existantes pour l'étude de leurs dynamiques passées, mobilisant deux principales sources d'information : les cartes d'occupation du sol (II.2.1.) et la modélisation des données polliniques (II.2.2.).

II.2.1. Les cartes d'occupation du sol : des données appropriées pour les approches spatialement explicites

Les cartes d'occupation du sol résultent d'un compromis entre trois types de résolution : le détail de leur classification, la résolution spatiale et la résolution temporelle (N. E. Zimmermann et al., 2007). Aucune méthode ne permet d'éviter la dégradation de la résolution spatiale ou de la classification lorsqu'il s'agit de reconstruire des dynamiques paysagères sur le long-terme. L'étude des dynamiques paysagères s'appuyant sur des cartes issues de la télédétection sont celles accédant à la plus haute résolution spatiale, mais sont limitées par leur courte portée historique, c'est-à-dire pas plus ancienne que les dernières décennies du XX^{ème} siècle pour l'imagerie satellitaire et les années 1950 pour les photographies aériennes panchromatiques. Cette portée temporelle ne permet pas de capturer l'intégralité des processus écologiques et leurs effets d'héritage à long-terme dans les analyses de changements des paysages, freinant la compréhension des interactions entre activités humaines, paysages et biodiversité.

Les cartes historiques de cadastres ou de relevés de végétation permettent quant à elles de remonter jusqu'au XIX^{ème} siècle (Cadastre Napoléonien par exemple). Néanmoins, leur interprétation est limitée car elles sont biaisées par l'objectif-même de leur réalisation, souvent focalisée sur certains types de végétations seulement (Dahlström, 2008). Elles ne sont également pas exhaustive spatialement (certains endroits ne sont pas cartographiés selon le but initial de la cartographie), ni temporellement (certaines périodes ne sont pas couvertes), ne facilitant pas l'accès à une portée temporelle élargie pour l'étude des paysages (R. M. Fyfe et al., 2015). L'analyse de cartes d'occupation du sol sur le long

terme pose également des problèmes méthodologiques du fait des différences de classification entre les types de cartes et la date à laquelle elles ont été obtenues (Nedd et al., 2021).

L'utilisation de cartes passées a néanmoins permis une nette amélioration de notre compréhension de l'influence des changements d'occupation du sol sur les écosystèmes et la biodiversité dans différents contextes paysagers (Cousins et al., 2007, 2015; Cousins & Eriksson, 2008; Herrault et al., 2015; Lavorel et al., 2017; Lindborg & Eriksson, 2004; Neumann et al., 2017; Sirami et al., 2010; P. Zimmermann et al., 2010). Les cartes d'occupation du sol permettent en particulier d'accéder aux caractéristiques spatiales des mosaïques paysagères, autrement-dit à leur configuration. Elles ont notamment permis de mettre en évidence que la configuration d'un paysage peut changer davantage au cours du temps que sa composition (Mimet et al., 2016), car un petit changement de composition peut influencer plusieurs caractéristiques spatiales du paysage, comme la taille des patches, leur connectivité ou l'hétérogénéité, influençant à leur tour le fonctionnement des écosystèmes (voir section II.1.1.). Cela contribue à expliquer l'intérêt porté par les écologues aux dynamiques spatiales des changements paysagers, et donc l'intérêt scientifique des cartes d'occupation du sol qui permettent à la fois d'accéder à la composition et à la configuration des paysages passés et d'en quantifier les changements historiques.

Les cartes d'occupation du sol passées sont des outils permettant l'intégration de l'ensemble des éléments constitutifs des paysages à différentes échelles spatiales, les rendant particulièrement propices à une approche holistique des paysages (B.-L. Li, 2000; Naveh, 2000). Cette approche holistique, reposant notamment sur le principe systémique selon lequel « *le tout est plus grand que la somme des parties* », permet de mieux comprendre la complexité des mosaïques paysagères dans l'espace et dans le temps, les interactions entre les différents habitats et leurs relations avec les écosystèmes. Les analyses multiéchelles des changements paysagers sont particulièrement intéressantes dans l'optique d'une approche holistique des dynamiques paysagères, de leurs impacts écologiques et de la mise en place de mesures de gestion (Blaschke & Hay, 2001; Ding et al., 2023; Gaucherel et al., 2007; Gaucherel, Vezy, et al., 2016; Kierepka et al., 2020; Lemly & Cooper, 2011; Plieninger et al., 2015; Rossi & Van Halder, 2010; Viers et al., 2012; Wu et al., 2000).

Parmi les études s'appuyant sur l'analyse multiéchelle des paysages, nombreuses sont celles utilisant la méthode d'analyses des gradients ou de zones-tampon concentriques, utilisant plusieurs étendues d'observation des changements paysagers, notamment de leur hétérogénéité, pour en évaluer l'impact sur la biodiversité, les services écosystémiques ou autres sujets d'étude (W. Chen et al., 2021; Ding et al., 2023; Kierepka et al., 2020; Rossi & Van Halder, 2010). Quelques soient les indices utilisés pour estimer l'hétérogénéité d'une mosaïque paysagère, ils sont souvent mesurés sur l'ensemble de chaque

étendue spatiale considérée, aboutissant à une valeur unique par étendue spatiale. Des outils ont néanmoins été développés pour quantifier l'hétérogénéité d'une mosaïque paysagère en chaque point du paysage grâce à des fenêtres d'observation glissantes sur des cartes rasters : l'indice calculé est associé au pixel central de chaque fenêtre qui, en se déplaçant sur l'ensemble de la carte, permet d'associer chaque pixel à une valeur d'hétérogénéité paysagère. Souvent utilisés avec des fenêtres d'observation d'une étendue fixée, plusieurs calculs sont nécessaires pour produire des cartes d'hétérogénéité considérant différentes tailles de fenêtres glissantes. L'outil Multiscale Heterogeneity Map (Gaucherel, 2007), permet d'analyser simultanément l'hétérogénéité à chaque endroit de la mosaïque et selon chaque taille de fenêtre glissante, proposant ainsi une carte d'hétérogénéité multiéchelle en recourant aux indices d'hétérogénéité classiques (Shannon, contagion...). Combinée avec un profil multiéchelle représentant la variation de l'indice calculé selon la taille de la fenêtre glissante, la carte produite par MHM est adaptée pour l'étude des propriétés spatiales des paysages telles que l'anisotropie, l'agrégation ou les effets de bords dans la distribution des données environnementales (Gaucherel et al., 2007), et l'outil MHM s'ancre parfaitement dans l'optique d'une approche holistique des paysages.

Dans la continuité de MHM, un outil a été développé pour comparer deux jeux de données spatialement explicites, également basé sur l'utilisation de fenêtres glissantes de taille variable: Comparison Map Profile (CMP, Gaucherel et al., 2008). CMP utilise des indices de similarité permettant la comparaison de jeux de données quantitatives ou qualitatives intégrant plusieurs échelles d'observation. L'obtention d'une carte de comparaison multiéchelle, également associée à un profil, permet d'éviter, contrairement aux indices globaux, la perte d'informations sur la localisation des différences ou des similarités entre les deux sources de données. CMP a notamment été utilisé pour comparer des sorties de modèles de distribution (Gritti et al., 2013) ou pour comparer des distributions d'espèces avec des variables environnementales ou paysagères (Gaucherel et al., 2018; Gaucherel, Vezy, et al., 2016; Pavageau et al., 2017). Appliqué à des cartes d'occupation du sol caractérisant une mosaïque paysagère à deux périodes différentes, CMP permet de mettre en évidence les changements d'occupation du sol de façon quantitative et localement spatialisée (Gaucherel, Neha, et al., 2016). Dans la perspective d'une reconstruction à long-terme, CMP présente un fort potentiel pour analyser et visualiser les dynamiques paysagères, identifier des hotspots de changements, des zones de stabilité... Ainsi, des outils analytiques permettent d'étudier finement les caractéristiques paysagères et leurs variations spatiotemporelles. Mais du fait de l'étendue temporelle limitée des cartes d'occupation du sol, leur application est pour l'instant restreinte à des périodes récentes.

Le paysage de Bassiès est notamment couvert par une série de 5 cartes d'occupation du sol historiques issues de photographies IGN en noir et blanc est disponible entre 1942 et 1983 (Houet, Ribière, et al.,

2012), ainsi que 3 cartes d'occupation du sol récentes issues d'images aériennes en couleurs (de 1993, 2003, Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016). Ces cartes ont déjà été utilisées par des études s'intéressant au passé du paysage de Bassiès. Les cartes de 1942 à 2003 ont été utilisées pour caractériser la dynamique de reforestation sur l'ensemble du Vicdessos (Houet, Ribière, et al., 2012), en utilisant une nomenclature simplifiée des types d'occupation du sol du fait des différences de précision entre les cartes avant et après 1990. Cette étude indique une dynamique de reforestation tardive sur les zones d'altitude du Vicdessos dont fait partie Bassiès, qui s'accélère à partir de 1993. Les cartes de 1962, 1993 et 2003 ont été utilisées pour évaluer l'efficacité de la modélisation des données polliniques pour quantifier la composition de la végétation à Bassiès (Marquer et al., 2020a ; voir section II.2.2.). Les mobilisations de ces cartes dans ces précédents travaux à visée historique témoignent d'un effort scientifique jusqu'alors plutôt concentré sur les dynamiques de composition de la mosaïque paysagère.

Cette thèse souhaite offrir une façon d'aller plus en profondeur dans l'analyse paysagère passée : plus loin dans le temps, plus en détail dans l'espace, et en visant une approche holistique de la dynamique paysagère avec l'utilisation des outils d'analyse multiéchelle sur le long-terme, grâce au développement d'une méthode d'estimation de cartes d'occupation du sol passées à haute résolution spatiale et décrivant avec précision la composition de la mosaïque paysagère. Pour aller au-delà les limites temporelles des cartes d'occupation du sol, les données paléoenvironnementales sont indispensables, en particulier les données polliniques modélisées par les modèles de dispersion/déposition, décrites dans la section suivante.

II.2.2. Les données polliniques et les modèles de dispersion/déposition : une portée temporelle étendue pour l'étude des paysages passés

Seules les données paléoenvironnementales ont un recul temporel suffisant pour intégrer les processus écologiques les plus lents, dont l'intégration est nécessaire pour la mise en place de mesures de gestions durables (Antrop, 2005; J. A. Dearing, 2013; Pakeman et al., 2019). Depuis les travaux pionniers de Lennart von Post au début du XX^{ème} siècle (version traduite M. Davis & Faegri, 1967), les données polliniques fossiles préservées dans les archives sédimentaires sont couramment utilisées pour reconstruire les dynamiques de végétation sur le long terme (R. M. Fyfe & Woodbridge, 2012; Giesecke et al., 2017; Joannin et al., 2012; Jolly et al., 1998; Tarasov et al., 2007, 2009). En plus de cet aspect temporel, les assemblages polliniques ont le potentiel de refléter la végétation et sa diversité à différentes échelles (selon Whittaker, 1977), celle d'une communauté (diversité α), d'un paysage (diversité γ) ou d'une région (diversité ϵ) (B. V. Odgaard, 2013). L'étendue spatiale de la reconstruction varie avec la taille du bassin sédimentaire (Jackson, 1990; Jacobson & Bradshaw, 1981; Janssen, 1981; Prentice, 1985) et dépend de la structure de la végétation environnante (Bunting et al., 2004; Jackson,

1990; Meltsov et al., 2013; Sugita, 1994). Déterminer l'étendue spatiale reflétée par un assemblage pollinique n'est donc pas un exercice trivial. De plus, les données polliniques fossiles présentent de nombreux biais liés à la précision de l'identification taxonomique des grains de pollen (Goring et al., 2013), et aux différences inter-taxonomiques de production, dispersion, déposition et préservation du pollen (Campbell, 1999; M. B. Davis, 1968, 1973; M. B. Davis & Brubaker, 1973; Meltsov et al., 2011; Tauber, 1965, 1967).

L'ensemble de ces biais impactant les proportions relatives des taxons polliniques au sein des assemblages, et étant donné le caractère variable de l'étendue spatiale reflétée par les données polliniques, leur traduction en termes de végétation ou de types d'occupation du sol est complexe et leur utilisation pour des reconstructions quantitatives et spatialement explicites encore peu explorée (Bunting et al., 2018). Malgré ces difficultés, plusieurs méthodes ont été explorées pour la reconstruction spatialisée de la végétation à partir des données polliniques, telles que les coefficients de calibration régionaux et les cartes auto-organisées (Lindbladh et al., 2000), les techniques d'interpolation combinées à des approches d'analogues modernes (Zanon et al., 2018), la pseudobiomisation (Prentice et al., 1996; R. M. Fyfe et al., 2015), ou les modèles spatiotemporels basés sur la chaîne de Markov (Poska et al., 2008).

Depuis les années 1980, les avancées en théorie de l'analyse pollinique (Prentice, 1985, 1988; Sugita, 1993, 1994) ont permis de mieux prendre en compte les biais impactant les assemblages polliniques pour en améliorer l'interprétation. Aujourd'hui, l'approche la plus efficace pour corriger ces biais est celle de l'algorithme de reconstruction des paysages (**Landscape Reconstruction Algorithm, LRA**, Sugita, 2007b, 2007a). Le LRA nécessite des données polliniques de sites multiples (lacs ou tourbières), et son application se déroule en deux étapes permettant d'estimer la composition de la végétation régionale et locale respectivement. Les deux étapes intègrent des modèles de dispersion et de déposition des grains de pollen (Prentice, 1985, 1988; Sugita, 1993, 1994), paramétrés pour chaque taxon selon sa productivité pollinique relative (dispersion) et la vitesse de chute de son pollen (déposition). Le LRA repose sur quelques hypothèses de base, telles qu'un transport aérien des grains de pollen uniquement, par un vent uniforme depuis toutes les directions, une uniformité dans la composition taxonomique des végétations régionale et locale, ou encore une productivité pollinique constante pour chaque taxon (Sugita, 2007b, 2007a). L'impact des écarts par rapport à certaines de ces hypothèses sur la modélisation par le LRA a été testé par des études empiriques ou de simulations (Bunting et al., 2004; M.-J. J. Gaillard et al., 2008; S. Hellman et al., 2008; S. E. V. Hellman et al., 2008; Mazier et al., 2008; Middleton & Bunting, 2004; Nielsen, 2004; Nielsen & Sugita, 2005), et le LRA reste malgré tout un moyen de corriger efficacement les biais des données polliniques.

La première étape, nommée **Regional Estimates of VEgetation Abundance from Large Sites (REVEALS**, Sugita, 2007a) doit être en théorie appliqué sur des sites sédimentaires de grande taille (>100ha, Sugita, 2007a, 2007b) car leurs assemblages polliniques présentent peu de variations inter-sites et reflètent donc davantage la végétation régionale que les petits sites (Webb III et al., 1978; Sugita, 1994; S. Hellman et al., 2008). Si plusieurs sites sont utilisés pour estimer la composition de la végétation au sein d'une même région, le modèle REVEALS donne la composition moyenne de la végétation régionale (généralement dans un rayon de 50-100km) en se basant sur l'homogénéité des estimations entre les sites utilisés. Une fois cette composition régionale estimée, il est possible de quantifier la composition de la végétation localement, en utilisant la deuxième étape du LRA, nommée **LOcale VEgetation Estimates (LOVE**, Sugita, 2007b). Initialement, LOVE a été pensé pour être appliqué sur les données polliniques d'autres sites sédimentaires localisés dans la même région que celui ou ceux utilisés pour REVEALS, mais cette fois de petite taille (<100 ha), afin d'avoir une signature plus locale, représentant la végétation aux abords des sites, c'est-à-dire dans la zone source du pollen local (**Relevant Source Area of Pollen, RSAP** ; Sugita, 1994). Il est possible d'évaluer la RSAP moderne d'un site de manière empirique, en comparant les données polliniques de surface aux abondances actuelles des plantes dans la végétation pondérées par la distance au site (**Distance Weighted Plant Abundance, DWPA** ; Broström, 2002; Broström et al., 2005; Calcote, 1995; Sugita, 1994; Sugita et al., 1999). D'après Sugita (1994), la RSAP d'un site correspond alors au rayon à partir duquel la corrélation entre les données polliniques et les DWPA n'augmente plus et fluctue le plus souvent entre 100m et 3000m (Q. Cui, 2013; S. Hellman et al., 2009; Hjelle & Sugita, 2012; F. Li et al., 2018; Nielsen & Sugita, 2005; Poska et al., 2008; Sugita, Parshall, et al., 2010). Il s'agit, autrement dit, de la plus petite étendue spatiale pouvant être reflétée par un assemblage pollinique. Il est possible d'utiliser une approche de modélisation inversée pour estimer la RSAP de sites dans le passé lors de l'application de LOVE sur les données polliniques fossiles (Sugita, 2007b). Pour chaque petit site, le modèle LOVE soustrait aux données polliniques la composante d'origine régionale estimée précédemment par REVEALS et propose une reconstruction quantitative de la composition de la végétation au sein de la RSAP, exprimée en DWPA, en s'appuyant également sur les paramètres de production et dispersion des grains de pollen propres à chaque taxon. Le LRA a été testé et appliqué avec succès dans de nombreux contextes, particulièrement en plaines (Abraham et al., 2017; Q. Cui, 2013; Q. Y. Cui et al., 2014; Fredh et al., 2019; R. M. Fyfe et al., 2013; M.-J. Gaillard et al., 2010; Hjelle et al., 2015; Hultberg et al., 2014; Mazier et al., 2015; Nielsen et al., 2012; Nielsen & Odgaard, 2010; F. Olsson et al., 2010; Poska et al., 2014; Prøsch-Danielsen et al., 2020; Sugita, Parshall, et al., 2010), où il a également été montré une meilleure performance des estimations LOVE que des données polliniques brutes pour reconstruire la variabilité spatiale et temporelle du couvert végétal entre sites sédimentaires voisins (Overballe-Petersen et al., 2013).

En contexte montagnard, la relation pollen-végétation est perturbée par des conditions environnementales complexes : les soulèvements orographiques peuvent transporter sur de longues distances et déposer dans les sites sédimentaires montagnards le pollen en provenance des plaines (Fall, 1992; Markgraf, 1980; Ortu et al., 2006; Randall, 1990; Zhang et al., 2017), le relief montagnard entraîne de fortes variations de couvert végétal sur de faibles distances, la végétation régionale diffère de celle présente en altitude, la végétation alpine est dominée par les plantes entomogames qui sont sous-représentées dans les assemblages polliniques (Fall, 1992; Markgraf, 1980), et les vents sont complexes avec des gradients et des directions très variables d'un site à l'autre (Markgraf, 1980). Dans ce contexte environnemental complexe, plusieurs des hypothèses de base du LRA ne sont pas respectées. De plus, idéalement dans les régions montagneuses, appliquer le LRA nécessiterait des données polliniques de grands et de petits sites répartis de manière aléatoire dans les zones de montagne et de plaine de la région d'intérêt, afin de distinguer les apports régional avec REVEALS et local avec LOVE (Marquer et al., 2020a). Il est difficile de réaliser ce scénario en réalité car les sites polliniques appropriés en montagne sont généralement petits et situés dans des zones subalpines ou alpines (Simonneau et al., 2013). Néanmoins, il a été démontré qu'en l'absence de sites de grande taille sur une zone d'étude, l'utilisation de multiples petits sites permet tout de même de quantifier raisonnablement la composition de la végétation avec REVEALS et LOVE (R. M. Fyfe et al., 2013), et ce même en contexte subalpin, malgré les écarts aux hypothèses de base du LRA et en ne sélectionnant que des sites en haute altitude (Marquer et al., 2020a). Le centre d'intérêt de cette thèse étant la reconstruction des mosaïques d'occupation du sol sur le long-terme et de façon spatialement explicite, avec un focus particulier sur les paysages montagnards, le LRA présente trois atouts considérables : son efficacité pour corriger les biais des données polliniques en contexte subalpin, son potentiel d'application sur le long-terme, et la possibilité d'identifier clairement l'étendue spatiale de la reconstruction avec LOVE. Bien que l'efficacité du LRA ait été testée en montagne sur des données polliniques récentes (Marquer et al., 2020a), encore aucune étude ne propose de l'appliquer pour une reconstruction à long-terme de l'occupation du sol d'un paysage de montagne, et le potentiel de LOVE pour la spatialisation de l'occupation du sol a encore été peu explorée.

Récemment, les estimations LOVE ont servi à la spatialisation du couvert végétal via des méthodes d'interpolation entre RSAP distantes (O'Dwyer et al., 2021). Elles ont également été utilisées à titre comparatif par une approche de modélisation par scénarios multiples (MSA, Bunting et al., 2018), dans laquelle des mosaïques paysagères probables sont simulées puis leurs assemblages polliniques sont modélisés et comparés aux estimations LOVE des assemblages polliniques existants. Les mosaïques paysagères associées aux meilleures adéquations entre simulations et estimations LOVE reflètent alors une gamme de paysages probables (Bunting et al., 2018; Bunting & Middleton, 2005; Middleton &

Bunting, 2004). Il est cependant difficile de proposer des scénarios plausibles de dynamiques d'occupation du sol avec ces méthodes (Bunting et al., 2018; Caseldine et al., 2008) qui n'intègrent pas la dépendance spatiale et temporelle (Ewers et al., 2013; Griffith, 2010; Legendre, 1993; Reynolds & Madden, 1988) dans la distribution et la composition du couvert végétal entre périodes successives. Intégrer cette dépendance, nommée par la suite *autocorrélation spatiotemporelle*, au sein d'une méthode de spatialisation des estimations LOVE améliorerait la plausibilité des dynamiques de végétation reconstruites.

Bilan

Aucune des approches existantes ne permet d'atteindre une perspective à long-terme dans l'étude des paysages tout en proposant une reconstruction spatialement explicite, à fine échelle spatiale et avec une nomenclature fine :

1. **Les cartes d'occupation du sol** permettent d'accéder aux caractéristiques spatiales du paysage et sont adaptées pour intégrer la complexité des paysages dans leur ensemble, mais elles n'ont pas une portée temporelle suffisante pour adopter une perspective historique englobant les impacts à long-terme des changements paysagers sur l'environnement.
2. **Les données polliniques modélisées par LOVE** permettent de reconstruire les dynamiques de composition de l'occupation du sol passée à l'échelle locale sur le long-terme, dans l'étendue spatiale clairement définie de la RSAP, mais elles n'ont encore jamais été utilisées en montagne pour application sur le long-terme, et leur potentiel pour la spatialisation du couvert végétal a encore été peu exploré.

Pour répondre aux besoins des écologues, archéologues, gestionnaires de l'environnement, il est donc nécessaire de développer des approches complémentaires qui permettraient de proposer des trajectoires d'occupation du sol à long terme les plus détaillées possibles. Une telle approche est proposée dans le cadre de cette thèse, synthétisée dans la section suivante.

III. Méthodologie employée pour la reconstruction rétrospective de l'occupation du sol : développement de l'approche BACKLAND et première application sur le paysage de Bassiès.

La méthodologie employée au long de ce travail de thèse repose principalement sur l'idée qu'il serait possible de combiner (1) des cartes d'occupation du sol d'un paysage comprenant (2) un ensemble d'estimations LOVE issues de petits sites au sein d'une approche de modélisation rétrospective des mosaïques d'occupation du sol afin de profiter des avantages de chaque type de données : la précision spatiale pour les premières et le long-terme pour les deuxièmes. Les sections IV. et V. suivent alors le cheminement scientifique emprunté au cours de la thèse :

- **Section IV.1.** : Il y est présenté la première application du LRA pour reconstruire la dynamique de végétation en zone de montagne sur le long-terme, en s'appuyant sur les données polliniques d'un ensemble de 7 petits sites sédimentaires de Bassiès et d'un site complémentaire situé dans un bassin versant voisin. Cette application s'effectue sur 14 fenêtres temporelles de 20-10 ans entre 1800 et 2013. Les objectifs de cette application sont (1) d'évaluer la performance de l'approche LRA sur le long-terme à corriger les données polliniques de leurs biais et (2) à révéler la variabilité temporelle et spatiale de l'occupation du sol passée de ce paysage hétérogène malgré la forte proximité géographique des sites, et (3) de proposer une analyse des différentes trajectoires de l'occupation du sol estimées à Bassiès en lien avec l'abandon des pratiques pastorales. Pour répondre à ces objectifs, les données polliniques brutes et leurs estimations LOVE sont comparées à des données botaniques (Mazier et al., 2022) associées à des cartes d'occupation du sol historiques et subactuelles (1942-2008, Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016) par des indices de dissimilarité. Puis les estimations LOVE des taxons polliniques sont groupés en 4 catégories d'occupation du sol (Forêts de feuillus ou de pins, landes, et pelouses) afin d'analyser les différentes trajectoires d'occupation du sol estimées au sein des RSAPs de 1km et d'explorer la variabilité de la dynamique d'enfrichement post abandon pastoral. Cette partie de mon travail de thèse a été publiée dans *Quaternary Science Reviews* (Plancher et al., 2022). L'application du LRA constitue la première étape nécessaire pour la reconstruction spatialisée de l'occupation du sol passée.
- **Section IV.2.** : Il s'agit de la mise en place, de l'apprentissage et de l'évaluation de l'approche proposée, baptisée **BACKLAND** (pour **BACK**ward **LAND**-cover reconstruction) sur une période récente. Cette étape mobilise les estimations LOVE de la fenêtre temporelle 1990-2000, les cartes d'occupation du sol de 1993 et 2008 (Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016), un modèle numérique de terrain et des variables environnementales complémentaires. L'approche

BACKLAND est présentée en détails dans la section IV.2., mais une description synthétique des principales innovations implémentées avec BACKLAND est donnée ici afin de mettre en évidence l'originalité de ce développement méthodologique, au cœur de mon travail de thèse, et ses principes théoriques. BACKLAND repose d'abord sur une idée originale d'utilisation des estimations LOVE pour la spatialisation du couvert végétal passé. Comme présenté dans la section précédente, les estimations LOVE quantifient la composition de la végétation dans la RSAP (Relevant Source Area of Pollen) des sites sédimentaires par des DWPA (Distance Weighted Plant Abundance). Ces DWPA, reflétant la plus grande contribution à l'assemblage pollinique des plantes se situant à proximité du site. Autrement dit, si un grain de pollen est présent dans un assemblage pollinique, il est plus probable que sa plante-mère soit localisée à proximité du site. Nous avons donc supposé que des fonctions de densité de probabilité (Hély & Lézine, 2014; Kühl et al., 2002; Ledru et al., 2016; Lézine et al., 2011) gaussiennes peuvent être utilisées pour distribuer la présence des taxons autour des points de prélèvement dans l'espace constitué de l'ensemble des RSAPs utilisées. De plus, bien que la composition de la végétation soit supposée homogène au sein des RSAPs par le LRA (Sugita, 2007b), si des sites sédimentaires sont suffisamment proches les uns des autres pour que leurs RSAPs se chevauchent, comme c'est le cas pour les sites de Bassiès, nous avons supposé qu'il serait possible d'utiliser cette redondance d'information pour mieux spatialiser la distribution des taxons polliniques au sein-même des RSAPs. Les estimations LOVE de la fenêtre temporelle 1990-2000 sont donc spatialisées en se basant sur ces idées originales, puis, souhaitant tenir compte de l'autocorrélation spatiale et temporelle dans la distribution des taxons entre périodes successives, j'ai proposé une manière simple de la prendre en compte de manière rétroactive en utilisant la carte d'occupation du sol de 2008, renseignée par les données botaniques, pour contraindre la distribution des taxons estimée en 1990-2000. Enfin, des modèles linéaires multiples (Guisan & Zimmermann, 2000)-sont proposés pour expliquer statistiquement, via une approche en validation croisée (N. D. Bennett et al., 2013; Hastie et al., 2009), les distributions multiéchelles des types d'occupation du sol calculées par MHM (Multiscale Heterogeneity Map, Gaucherel, 2007) à partir de la carte d'occupation du sol de 1993 par les distributions des taxons estimées en 1990-2000 et un ensemble de variables environnementales. Cette étape de mise en place et d'apprentissage des modèles conduit à la reconstruction d'une carte d'occupation du sol, et la qualité de la modélisation est évaluée par une comparaison spatialement explicite et multiéchelle avec la carte d'occupation du sol de 1993 en utilisant CMP (Comparison Map Profile, Gaucherel et al., 2008). Conçue pour être ensuite appliquée de manière rétrospective sur les estimations LOVE passée, le potentiel de BACKLAND pour la reconstruction des mosaïques paysagères passées avec une résolution spatiale et une nomenclature fines est également discuté. Cette partie de mon travail a fait l'objet d'une publication dans *Ecography* (Plancher et al., in press).

- **Section V.** : Enfin, BACKLAND est appliquée sur les fenêtres temporelles passées caractérisées par les estimations LOVE pour produire une série de cartes d'occupation du sol reflétant la dynamique paysagère de Bassiès depuis 1800. Pour retracer les changements de composition de la mosaïque d'occupation du sol, des analyses de transitions et des calculs de taux de changement effectués. De plus, dans l'objectif d'une approche holistique du paysage, les changements de configuration de la mosaïque paysagère de Bassiès sont également analysés avec une approche multiéchelle en utilisant MHM et Comparison Map Profile (CMP, Gaucherel et al., 2008). Les changements de composition (en particulier l'évolution des surfaces de pelouses) et de configuration du paysage de Bassiès au XX^{ème} siècle sont ensuite mis en regard de données pastorales disponibles sur cette période, afin d'explorer les relations entre activité pastorale et caractéristiques paysagères. Dans ces analyses nous souhaitons en particulier vérifier si les changements de pression de pâturage historiques sont corrélés à la dynamique d'enfrichement modélisée par l'approche et si l'hétérogénéité spatiale du paysage est influencée par la variabilité spatiotemporelle de la gestion pastorale.

L'ensemble de la méthodologie employée et des résultats obtenus lors de ce travail sont ensuite discutés en section VI., puis les différentes perspectives scientifiques ouvertes par cette thèse sont présentées en section VII.

IV. Modélisation des données polliniques par les algorithmes de reconstruction du paysage (REVEALS et LOVE) et leur utilisation pour la reconstruction spatialisée des paysages passés.

Cette section a pour objectif de mettre en place et tester une approche pour la reconstruction des paysages passés en s'appuyant d'abord sur la modélisation des données polliniques par l'approche LRA (Sugita 2007a, 2007b). L'application et l'évaluation de cette approche pour quantifier la composition de la végétation locale passée sur la zone d'étude de la vallée de Bassiès ont fait l'objet d'une publication scientifique dans *Quaternary Science Reviews* (IV.1). Puis ces estimations servent de base à un développement méthodologique utilisant des outils probabilistes et statistiques simples pour produire de façon rétroactive des séries de cartes d'occupation du sol passées. Le développement et l'apprentissage de cette approche sur des données subactuelles ont fait l'objet d'une publication dans *Ecography* (IV.2).

IV.1. Spatial and temporal patterns of upland vegetation over the last 200 years in the northern Pyrenees: example from the Bassiès valley, Ariège, France. (*Quaternary Science Reviews*, 2022)

Author names and affiliations

Clara Plancher^a, Didier Galop^{a,b}, Thomas Houet^c, Emilie Lerigoleur^a, Laurent Marquer^d, Shinya Sugita^e, Florence Mazier^a.

^aGEODE, UMR 5602 CNRS, Toulouse, France. clara.plancher@univ-tlse2.fr ; emilie.lerigoleur@univ-tlse.fr ; didier.galop@univ-tlse2.fr ; florence.mazier@univ-tlse2.fr

^bLabex DRIHM, Observatoire Hommes-Milieus Pyrénées (OHM), Toulouse, France.

^cLETG-Rennes, UMR 6554 CNRS, Rennes, France. thomas.houet@univ-rennes2.fr

^dDepartment of Botany, University of Innsbruck, Austria. laurent.marquer@uibk.ac.at

^eInstitute of Ecology, Tallinn University, Estonia. sugita@tlu.ee

Corresponding author

Clara Plancher, GEODE, UMR 5602 CNRS, Toulouse, France. clara.plancher@univ-tlse2.fr

To be cited as : C. Plancher, D. Galop, T. Houet, E. Lerigoleur, L. Marquer, S. Sugita, F. Mazier (2022). Spatial and temporal patterns of upland vegetation over the last 200 years in the northern pyrenees: Example from the Bassiès valley, Ariège, France. *Quaternary Science Reviews*. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107753>

Abstract

Quantitative estimates of past vegetation with a clearly defined spatial scale are a critical step to better understand the patterns and processes of changes in vegetation and land-cover over time and space. However, such estimates are difficult to obtain from pollen data due to their lack of spatial dimension and the inter-taxonomic differences in pollen production, dispersal, and deposition mechanisms. This study assesses the potential of the Landscape Reconstruction Algorithm (LRA) to reconstruct the spatial and temporal patterns of upland vegetation over the last 200 years in the Bassiès Valley, northern Pyrenees. We used well-dated pollen records from eight bogs and ponds and vegetation and land-cover data within a 1-km radius from each site to evaluate the LRA-based reconstruction of local land-cover. The LRA approach was then used to reconstruct the 200-year history of local land-use dynamics at 10 to 20-year intervals around each site in relation to land-abandonment. Our study shows that LRA-based estimates, in addition to allowing long-term reconstruction, (1) are more sensitive to vegetation composition changes over time and space compared to historical land-cover maps and pollen percentages, (2) improve the reconstruction of local vegetation compared to pollen percentages alone and (3) reveal site-specific land-cover trajectories. These trajectories distinguish four types of sites within the Bassiès valley despite the small-sized study area. Some sites have undergone strong variations in their land-cover composition over time (ESC and EM), and others have remained more stable but differing in their land-cover composition, either dominated exclusively by heathland (LEG and W1652) or by grassland (OT), or characterised by a dominance of heathland with intermediate proportions of grassland (FOUZ and SIG). These results highlight the variability of relationships between pastoral practices and land-cover in such a complex environment as a high altitude mountain cirque. The quantification of past vegetation dynamics provides opportunities for bridging the gap between researchers, policy makers and practitioners, and should be taken into account to further investigate the effect of long-term grazing activities on the past and modern plant and landscape diversity.

Key words

Vegetation dynamics, Historical land-cover maps, pollen data, Landscape Reconstruction Algorithm, grazing activities, shrub encroachment, Western Europe, Pyrenees

IV.1.1. Introduction

The well-functioning of mountain ecosystems is closely linked to their biodiversity (Cardinale et al., 2012; Loreau et al., 2001; Naeem et al., 1994) and provides ecosystem services essential to over 50% of the world's population (Ariza et al., 2013; P. Egan & Price, 2017; Viviroli & Weingartner, 2004). In European mountains, biodiversity and ecosystem services are particularly impacted by ongoing land-cover changes (Engler et al., 2011; Körner, 2019; Körner & Spehn, 2002; E. G. A. Olsson et al., 2000; Payne et al., 2017; Szczypta et al., 2013). After millennia of human activities, socio-economic changes

since the 1950s have led to a sharp decline in mountain agro-pastoral activities (MacDonald et al., 2000; Price et al., 2022), particularly in the Pyrenees (Chevalier, 1954; Galop et al., 2011; Gragson et al., 2015; Mottet, 2005). The abandonment of traditional pastoral practices has favoured the expansion of dwarf shrub species, gradually leading to shrub encroachment and/or reforestation of sub-alpine summer pastures (Carré, 2010; Kuemmerle et al., 2016; Pereira & Navarro, 2015). These recent changes raise questions about the conservation and management of their biodiversity, closely linked to the landscape configuration (i.e. spatial characteristics; (Gardner & Engelhardt, 2008; Harlio et al., 2019; Herrault et al., 2015) and composition (Freléchoux et al., 2007). Therefore, understanding past land-cover dynamics is a research priority for the sustainable management of mountain landscapes, ecosystems and resources (Bruley et al., 2021; Davies & Bunting, 2010; Gleeson et al., 2016; Price et al., 2022; Willis et al., 2007).

Although long-term palaeoecological data, and pollen data in particular, are valuable for addressing conservation biology issues (Froyd & Willis, 2008; V. V. Rull, 2010; Willis & Birks, 2006), they are still underused in this field due to several methodological challenges (Willis & Bhagwat, 2010). While various approaches exist to transform pollen data into land-cover, most of them are not adaptable to the reconstruction of quantitative and local land-cover at a defined spatial scale (R. Fyfe et al., 2010; R. M. Fyfe et al., 2015; Mazier et al., 2006; Pirzamanbein et al., 2014; Prentice et al., 1996). The Landscape Reconstitution Algorithm (LRA; Sugita, 2007b, 2007a) is currently the most appropriate approach to infer past quantitative vegetation cover composition within a defined area, namely the relevant source area of pollen (RSAP; Sugita, 1994), based on pollen data from lakes and bogs. Using a 2-step process that corrects for inter-taxonomic differences in pollen production, dispersal, and deposition mechanisms, the LRA approach estimates and distinguishes the relative abundances of plant taxa at a regional scale (REVEALS; Sugita, 2007a) from those around targeted sedimentary sites at a known local scale (LOVE; Sugita, 2007b). Ideally in mountain areas, applying the LRA would require pollen counts from large and small sites randomly distributed in both mountains and lowland areas in the region of interest to distinguish the regional from the local pollen signal using the REVEALS and LOVE models respectively (Marquer et al., 2020a). However, it is hard to achieve this scenario in reality, as suitable pollen sites in mountains are mainly small and located in sub-alpine or alpine zones (Simonneau et al., 2013). Based on simulated and empirical data, Marquer et al. (2020a) showed that, as long as multiple pollen sites are available, the application of LRA appears to provide reasonable estimates of regional and local vegetation even if the sites are systematically selected in the high-elevation patches, making the LRA approach a promising method for the reconstruction of mountain vegetation dynamics. They used a simulation experiment to clarify the biases affecting LRA estimates in the Bassiès valley (Auzat, French Pyrenees) and successfully tested its robustness, on three recent time windows, by comparing vegetation and land-cover data both within a 50-km radius around the Bassiès valley and within a 2-

km radius from each site for evaluation of the REVEALS- and LOVE-based reconstruction of the regional and local plant cover.

This study is a step forward from that of Marquer et al. (2020a) in evaluating the potential of LOVE to reconstruct past local vegetation changes in mountainous areas. Based on a series of vegetation maps available between 1942 and 2008 for the Bassiès valley, local-cover data were compared to those estimated by pollen percentages and LOVE-based reconstruction of vegetation around each site. The LRA approach was then applied at a fine spatial scale with a 10-20 year time resolution over the past 200 years to study the impact of land-abandonment on local vegetation composition, as this period illustrates significant socioeconomic upheavals in the Auzat area, ranging from overexploitation to agro-pastoral abandonment of summer pastures, reforestation, hydroelectric construction, migration from rural to urban areas, socio-economic transformation and the introduction of recreational activities (Carré, 2010; Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016). A previous study compared palaeoecological data (pollen, soil erosion and fire data) to documentary sources (demographic and pastoral data) to investigate the role of land-abandonment, linked to the decline of the sheep stock from ca 20,000 in the early 1800s to less than 1,000 in 2005, on vegetation dynamics and plant diversity on the Bassiès summer pastures (Galop et al., 2011). Pollen data revealed that a sharp increase in shrub species (*Calluna vulgaris* and *Juniperus*) and trees (*Pinus* and *Betula*) correlated with a loss of floristic diversity around a small peatbog (Galop et al., 2011). However, it is very unlikely that the vegetation dynamics at this specific site are uniform on the whole Bassiès valley scale, given the heterogeneous pressure of extensive pastoral activity on the vegetation (Deleglise, 2011; Gartzia et al., 2014; Mottet, 2005) and the ecological constraints linked to mountain topography (Anzini et al., 2013; Gartzia et al., 2014; Kampmann et al., 2008; Sanjuán et al., 2018).

Thus, understanding local-scale vegetation composition and patterning of the Bassiès summer pastures requires a multi-site approach to study the links between grazing activities and their impact on the landscape. Along with insights into the applicability and reliability of the LRA approach in a mountain context, this paper explores the reconstruction of the local land-cover composition and trajectories around multiple small sites over the last 200 years and discusses these trajectories in relation to the evolution of local pastoral practices.

IV.1.2. Material and methods

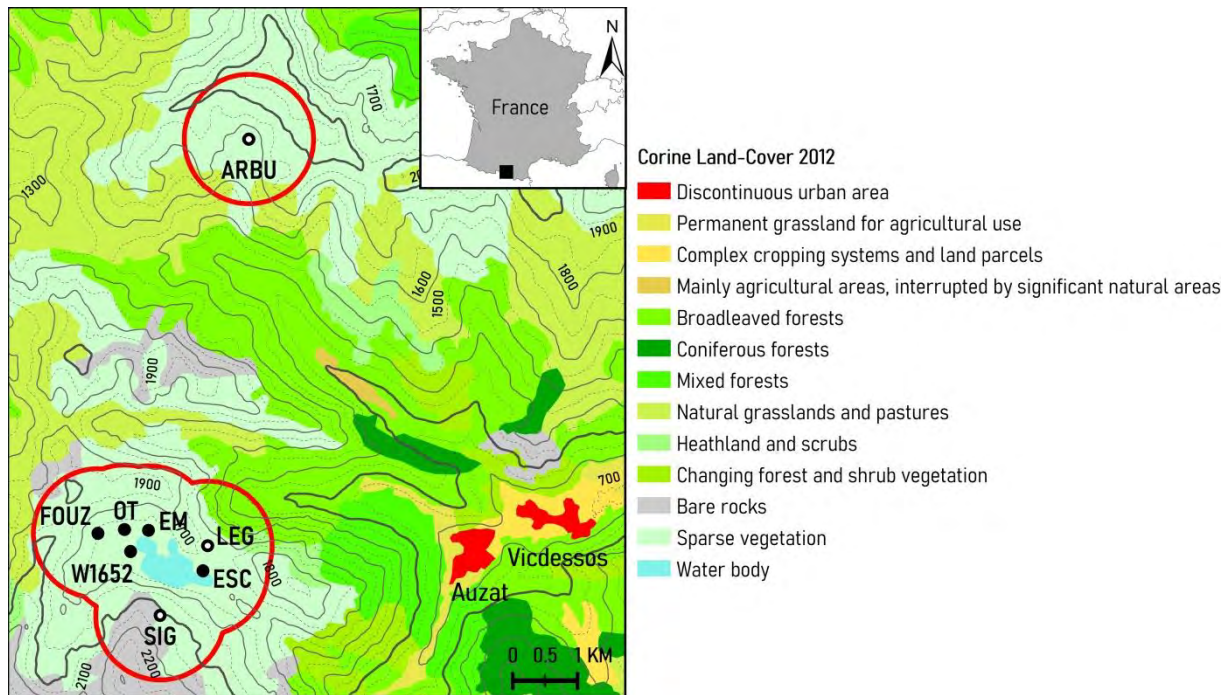


Figure 1: Location of the study area and sedimentary sites. Black dots: peat bogs; White dots: lakes; Red lines: Relevant Source Areas of Pollen.

IV.1.2.1. Study area

The Bassiès valley is located within the Hercynian axial zone of the Pyrenees in the Auzat municipality of the High Vicdessos area. Its granitic base is punctuated by flat areas and concave depressions, remnants of the last glacial period. This topography has favoured the post-glacial appearance of small lakes and peatbogs. This upland area is characterised by an Atlantic mountain climate, with abundant rainfall (1640 mm per year), 30% of which falls as snow from November-December to April-May, and an average annual temperature of 6.6°C (Quintana-Seguí et al., 2008; Simonneau et al., 2013). The dominant winds are west and north-west, with speeds varying between 0 and 4 m.s⁻¹ (Szczypta et al., 2015).

The current dominant vegetation types in the Bassiès valley are heathlands followed by multiple-sized grassland patches mainly distributed on the slopes above the current tree-line at around 1600 m. Heathlands are dominated by *Calluna vulgaris* or *Rhododendron ferrugineum*, associated with *Vaccinium myrtillus*, *Nardus stricta* and *Scirpus cespitosum*. Grasslands are dominated by patches of *Festuca eskia*, an endemic community characterised by poor forage quality, and patches of *Nardus stricta* growing on wetter and more productive grasslands (Komac et al., 2014; Saule, 2018). Forest patches are concentrated on northern slopes, beech forests and clumps of mountain pine (*Pinus*

uncinata) with understory layers of *R. ferrugineum* and *V. myrtillus*, are respectively located below and above 1600m.

IV.1.2.2 Datasets

IV.1.2.2.1 Pollen records

We used pollen records from eight small sedimentary sites (radius varying from 6 to 113m, [Table 1](#)): two lakes and five peat bogs in the Bassiès valley, and one lake (ARBU) in a neighbouring watershed 6 km to the north ([Fig. 1](#)). All sites are above the current tree-line distributed between 1600 and 2000 m a.s.l. ([Table 1](#)). The minimum and maximum distances between the Bassiès sites are 350m (W1652 and OT) and 1730m (ESC and FOUZ) respectively. Raw radiocarbon dates, dated material, type of age-depth model at each individual site were previously published ([Table. 1](#)) and reviewed by Marquer et al. (2020a). Age-depth models of sediments were constructed by using both the 210 Pb CRS (Constant Rate of Supply) model (Appleby, 2001) and the CLAM radiocarbon age depth model (Blaauw, 2010). To integrate chronological uncertainties, the pollen counts were pooled together for each 10-year time window between 1940-2013 cal AD and each 20-year time window from 1800 to 1940 cal AD. Hereafter the time windows (TW) are referred to by their centre (e.g. TW1810 for 1800 to 1820). Among the 14 TWs, the number of sites per TW varied from two (TW1850) to eight (TW1930, TW1955 and after TW1965) and the total sum of pollen counts varied from 2477 (TW1850) to 25509 (TW2005).

Table 1 : Sites characteristics and age/depth models references. Lat.: Latitude; Long.: Longitude

Bassin type	Names	Acronym	Lat. (D.D)	Long. (D.D)	Elevation (m)	Radius (m)	Time windows without pollen data	Age/depth model
Lakes	Arbu	ARBU	42.821	1.437	1740	113	TW1975	Marquer et al. (2020)
	Legunabens	LEG	42.764	1.431	1680	58	-	Marquer et al. (2020)
	Sigriou	SIG	72.754	1.422	2000	66	TW1810-TW1910	Simonneau et al. (2013)
Bogs	Escale	ESC	42.761	1.43	1630	40	TW1850 ; TW890 ; TW1955	Hansson et al. (2017)
	Etang mort	EM	42.766	1.419	1670	36	TW1810-TW1890 ; TW1965	Hansson et al. (2017)
	Fouzes	FOUZ	42.766	1.41	1720	13	TW1810-TW1850	Marquer et al. (2020)
	Orry de Théo	OT	42.766	1.415	1680	31	TW1810 ; TW1850	Galop et al. (2011)
	W1652a	W1652	42.763	1.416	1660	6	TW1810-TW1910	Hansson et al. (2017)

Table 2 : LRA parameters for targeted taxa (from Mazier et al., 2012)

Land-cover type	Pollen taxa	RPP and standard errors	Fall speeds of pollen (m/s)
Broadleaved forest	<i>Abies</i>	6.88 ± 1.44	0.12
	<i>Betula</i>	3.09 ± 0.27	0.024
	<i>Corylus</i>	1.99 ± 0.19	0.025
	<i>Fagus</i>	2.35 ± 0.11	0.057
	<i>Fraxinus</i>	1.03 ± 0.11	0.022
	<i>Picea</i>	2.62 ± 0.12	0.056
	<i>Quercus</i>	5.83 ± 0.15	0.035
	<i>Tilia</i>	0.8 ± 0.03	0.032
Pine forest	<i>Juniperus</i>	2.07 ± 0.04	0.016
	<i>Pinus</i>	6.38 ± 0.45	0.031
Heathland	<i>Calluna vulgaris</i>	0.82 ± 0.02	0.038
	Ericaceae	0.07 ± 0.04	0.038
Grassland	Comp. SF. Cich.	0.16 ± 0.02	0.051
	Cyperaceae	0.87 ± 0.06	0.035
	<i>Plantago lanc.</i>	1.04 ± 0.09	0.029
	Poaceae	1 ± 0	0.035
	<i>Potentilla-t</i>	1.19 ± 0.13	0.018
	<i>Salix</i>	1.22 ± 0.11	0.022

IV.1.2.2.2 Observed land-cover maps

Local land-cover maps of the Bassiès valley for 1942, 1953, 1962, 1976, 1983, 1993 and 2008 (Haunold, 2015; Houet, Ribière, et al., 2012) were suitable for the data-model comparison for the 7 most recent time windows (TW1945 to TW2005; Fig. 2). The land-cover classifications were performed on panchromatic (1942-1983) or colour (1993 and 2008) aerial images with a geographic object-based image analysis combining visual interpretation and automatic classification (Houet, Ribière, et al., 2012; Sheeren et al., 2012). Due to the different types of aerial images, the pre- and post-1993 land-cover maps differ in their land-cover types, except for broadleaved and mixed forests. For the pre-1993 land-cover maps, the land-cover types include grasslands dominated by *Calluna*, grasslands dominated by other Ericaceae, Shrubs and low trees (Houet, Ribière, et al., 2012; Marquer et al., 2020a). The post-1993 land-cover types include Pine forest, *Calluna* heathland, Mixed heathland, *Rhododendron* heathland, Peatbogs, *Festuca* grassland and other grasslands.

IV.1.2.3 Methods

IV.1.2.3.1 Reconstruction of vegetation composition over 200 years

In the absence of large lakes, several studies have demonstrated that it is possible to use a network of small-sized sites to calculate the regional vegetation abundance with REVEALS, although error estimates are likely to be larger (Trondman et al., 2016). (Hjelle et al., 2015) have argued that the larger the number of small sites used, the better the REVEALS estimates. Preliminary analysis showed that incorporating all available pollen sites from public (EPD) or private databases (PaleoPyr; (Lerigoleur et al., 2015) within a 50-km radius around our study area did not significantly improve the REVEALS results. Therefore well-dated and high-resolution pollen data from eight sites within the High Videssos area ([Fig. 1](#)) were used as input to the LRA, although not all sites cover the same time duration ([Table 1](#)).

We used the Leave-One-Out strategy (Efron & Tibshirani, 1998; Mazier et al., 2015; Sugita, Parshall, et al., 2010) to reconstruct local plant abundance around each target site. Pollen data from the 'target' site of each run were used as input to the LOVE model, but excluded from the REVEALS regional vegetation estimates. The resulting values are distance-weighted plant abundances (DWPA, expressed as percentage of total cover) within the Relevant Source Area of Pollen (RSAP) defined as the distance from which, for each site, the results for all taxa fall between 0 and 100%.

The LOVE estimates are based on 18 taxa previously identified as dominant and characteristic taxa in this area (Marquer et al., 2020a). The Relative Pollen Productivity (RPP) and fall speed of pollen (FSP) are those established by (Mazier et al., 2012, [Table 2](#)). In this study, Zmax, the maximum spatial extent of the regional vegetation from the centre of the study sites was set to 25 km, while it was set to 50 km by Marquer et al. (2020a), to better fulfil the LRA assumption of similarity between regional and local vegetation composition in our area (Sugita, 2007a) by excluding the cultivated areas in the most distant plains. All other conditions and parameters specific to the LRA are the same as those in (Marquer et al., 2020a): airborne pollen transport was approximated by the Gaussian Plume model (Prentice, 1985; Sugita, 1993, 1994, 2007a, 2007a) for lakes (Sugita, 1993) and for peatbogs (Prentice, 1985, 1988), assuming a neutral atmospheric condition and a wind speed of 3 msec⁻¹. The REVEALS.v6.2.4.exe and LOVE.6.4.4.exe computer programmes (Sugita, unpublished) were used for the LRA application.

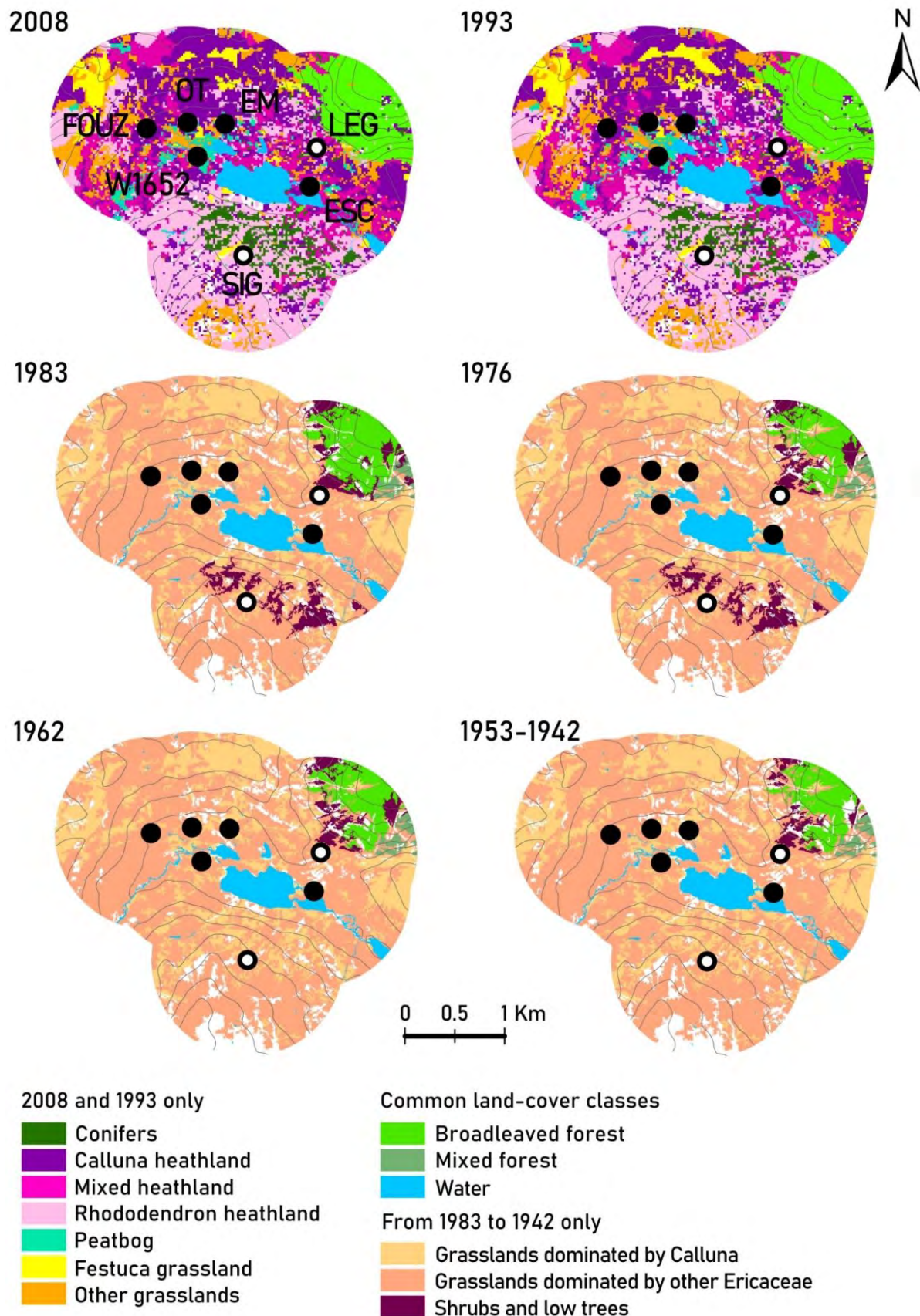


Figure 2: Land-cover maps used for comparison with pollen-based estimates (Pollen percentage or LOVE estimates) of vegetation composition from TW1945 to TW2005. Black dots: peat bogs; White dots: lakes.

Adapted from Marquer et al. (2020a).

IV.1.2.3.2 Numerical analysis

IV.1.2.3.2.1 Map-based DWPAs

For the comparison with the LOVE estimates and pollen percentages, the plant composition extracted from each land-cover map needs to be distance-weighted (Mazier et al. 2015). The proportions of the area (m²) occupied by individual land-cover type were estimated in successive concentric rings at each 5m-increment out to 1km from the centre of each site (ARBU excluded as no maps were available). The radius was chosen based on the results of the estimation of the RSAPs of the sedimentary sites (see section II.1.2.3.1). Plant composition in each land-cover type (Table 3) was adapted from Marquer et al. (2020a) including recent botanical surveys for beech and mixed forest categories (Mazier et al., 2022). Cumulative estimates of plant composition within a 1-km radius were calculated using a distance weighting method based on the Gaussian Plume Model and the FSP (Table 2), hereafter referred to as DWPAs. For all calculations, we used ArcGIS 10.4, an R script (Binet, unpublished) and the “DWPACalculator.v7.3” (Sugita, unpublished).

IV.1.2.3.2.2 Dissimilarity indices

The reliability of reconstructions based on pollen proportions (PPs) or LOVE estimates (LOVEs) was evaluated according to their dissimilarity from the DWPAs, and the variability of land-cover trajectories was assessed through past-present dissimilarity. For this purpose, two dissimilarity indices based on squared chord distance were used:

- The Dissimilarity index between PPs and DWPAs (PPs-DWPAs) and between LOVEs and DWPAs (LOVEs-DWPAs) from TW1945 to TW2005, the period covered by the observed vegetation maps.
- The Dissimilarity index between Past and Present vegetation (PPD, (Marquer et al., 2014, 2017), calculated between the modern time window (TW2005) and each other time window, up to TW1945 for DWPAs (DWPAs-PPD) and up to TW1810 for both PPs (PPs-PPD) and LOVEs (LOVEs-PPD).

A Spearman rank correlation test between the number of pollen sites available at each time window and the interquartile ranges of PPs-PPDs and LOVE-PPDs was performed to test the influence of missing data on their variability.

Table 3 : Harmonisation of land-cover types into land-cover categories used for LRA-based reconstruction and their associated 18 taxa-based composition. Coloured backgrounds highlight the maximum proportion of each taxon, justifying their assignment to the land-cover category of the same background colour. *this type is botanically assimilated to the 2008-1993 mixed heathland type. **: <0.005%; Broad.: Broadleaved; Mix.: Mixed; Rhodo.: Rhododendron; Dom.: Dominated by; Vulg.: *vulgaris*; Comp. SF. Cich.: Compositae SubFamily Cichorioideae; lanc.: *lanceolata*; -t:-type.

Land-cover categories used in this study		Broad. forest		Pine forest	Heathland			Grassland					
Land-cover types from maps		Broad.	Mix.	Pine forest	<i>Calluna</i>	Mix. / Shrubs and low trees*	Rhodo.	Dom. Calluna	Dom. other Ericaceae	Pasture land	Festuca	Other	Peat bogs
Corresponding maps		all maps		2008-1993 / 1983-1942				1983 to 1942			2008-1993		
18 taxa-based composition (%)	<i>Abies</i>	4.7	22.2	-	-	**	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Betula</i>	4.3	1.2	**	0.01	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Corylus</i>	12.4	-	-	-	-	-	-	-	6.1	-	-	-
	<i>Fagus</i>	49.5	55.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Fraxinus</i>	4.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Picea</i>	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Quercus</i>	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Tilia</i>	3.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Juniperus</i>	0.02	-	6.3	4.1	0.7	0.8	1.1	5.0	-	0.9	-	-
	<i>Pinus</i>	-	-	32.4	0.2	2.0	**	-	-	-	-	-	-
	<i>Calluna vulg.</i>	**	**	15.3	53.3	22.6	10.7	16.8	10.0	-	6.1	4.3	5.4
	Ericaceae	9.0	16.5	43.9	16.0	14.0	72.5	5.6	67.0	6.1	4.9	7.2	5.4
	Comp. SF. Cich.	0.01	0.3	0.03	0.6	0.03	0.02	5.6	2.0	6.1	2.3	0.01	3.2
	Cyperaceae	1.6	2.7	0.06	4.4	42.2	2.0	11.2	5.0	12.2	2.7	26.8	43.0
	<i>Plantago lanc.</i>	-	-	-	**	-	-	1.1	-	3.7	-	**	-
	Poaceae	8.8	2.0	1.9	19.1	17.2	12.1	56.2	10.0	61.0	79.7	60.6	37.6
	<i>Potentilla-t</i>	1.7	-	0.01	2.2	1.3	1.8	2.2	1.0	3.7	3.4	1.1	5.4
	<i>Salix</i>	-	-	-	**	-	-	-	-	1.2	-	-	-

IV.1.2.3.2.3 Land-cover reconstructions

The comparison between PPs, LOVEs and DWPA was performed on four land-cover categories grouping all land-cover types of the observed maps (Table 3): Broadleaved forests (including broadleaved and mixed forests), Pine forest, Heathlands (including *Calluna* heathland, Mixed heathland, *Rhododendron* heathland, Shrubs and Low Tree and *Rhododendron* grassland), and Grasslands (including *Festuca* Grassland, Other Grasslands, *Calluna* grassland and Peatbogs). Each of the 18 taxa was assigned to one of the land-cover categories based on their dominance in each land-cover type (Table 3). The integration of floristic data from local forest inventories (Mazier et al., 2022)

explains the modification of the pollen taxon groupings compared to those of Marquer et al. (2020a) which was based on expert judgement, especially the integration of *Abies* and *Picea* in the broadleaved forest instead of the conifers category (Table 3). The mean and standard errors of each category were obtained following the delta method (Stuart et al., 1994).

Exploration and testing of the LOVEs patterns across all pollen sites over the last 200 years was performed by direct gradient analysis. Preliminary Detrended Correspondence Analysis showed that the categorized LOVE dataset has a short gradient length (<2.2), therefore a linear-based method analysis was found suitable in this case (Ter Braak & Prentice, 1988). Principal components analysis (PCA) was run on log-transformed, standardised and categorised LOVEs and implemented by the R package VEGAN (Oksanen et al., 2013).

IV.1.3. Results

IV.1.3.1. Relevant Source Area of pollen (RSAP)

The RSAP represents the smallest scale for which local vegetation composition can be estimated (Sugita, 2007b). In our study, the RSAP estimates for the 14 time windows varied from 250 to 900m. Hereafter we assume that the area within a 1-km radius from each site is appropriate and suitable for the local scale of reconstruction of vegetation in the area. This RSAP was used to compare LOVE estimates (LOVEs) and DWPAs and was considered as the spatial unit of vegetation reconstruction around the sites.

IV.1.3.2. Dissimilarity between pollen-based estimates of vegetation composition (PPs or LOVE estimates) and DWPAs

Considering the 18 taxa and over the 7 time windows used for the comparison, the median dissimilarity index between LOVEs and DWPAs (LOVEs-DWPAs), ranging from 0.42 at TW1955 to 0.80 at TW2005, is always lower than the median PPs-DWPAs, ranging from 0.87 at TW2005 to 1.01 at TW1945 (Fig. 3a). The interquartile ranges of LOVEs-DWPAs are also larger, except for TW1955.

The LOVEs are more accurate than pollen percentages, as evidenced by the lower LOVEs-DWPAs for all TWs used for comparison (Fig. 3a), but accuracy varies between the four land-cover types (Fig. 3b). Pine forest and broadleaved forest are the two categories with the smallest standard errors and whose LOVEs are the most similar to the DWPAs (Fig. 3b). Heathland is always under-represented in PPs whereas it is broadly similar between the LOVEs and DWPAs, though with high uncertainties. The cover of grasslands is in general overestimated by LOVEs and underestimated by PPs relative to the DWPAs. However, considering their uncertainties, LOVEs are more often equivalent to DWPAs than PPs are.

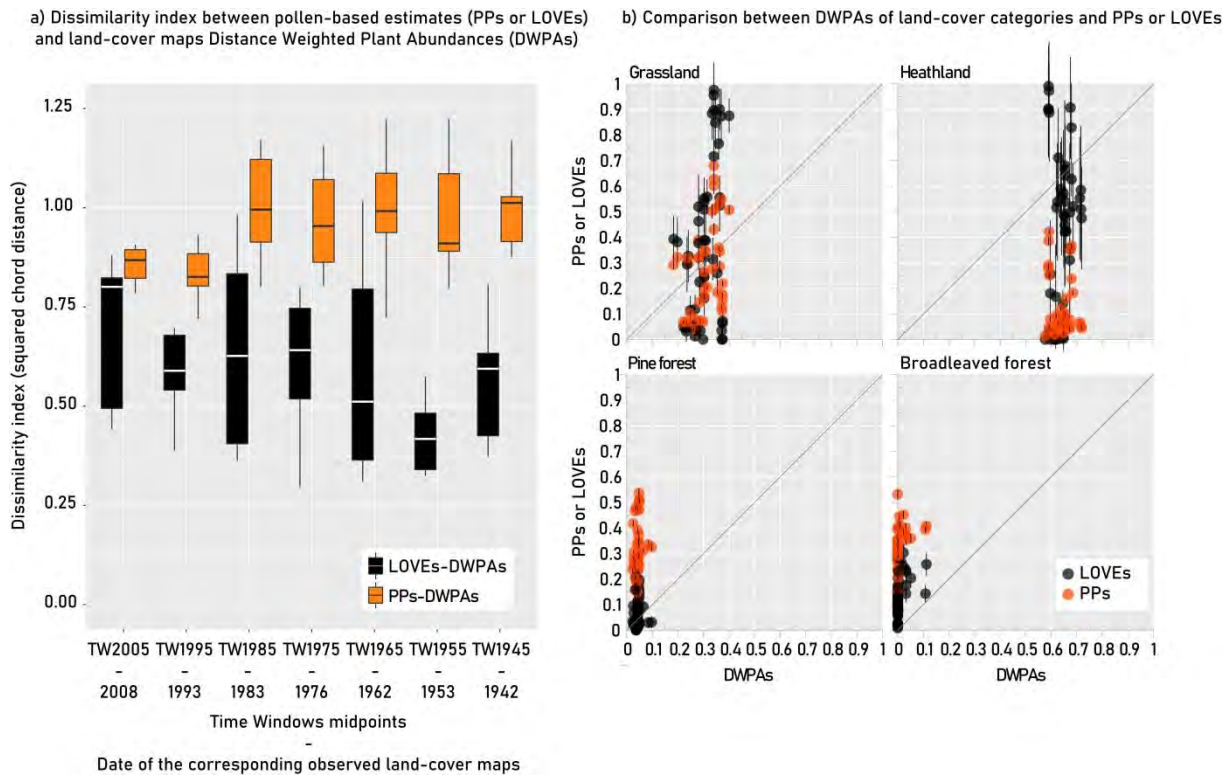


Figure 3: Evaluation of pollen-based estimates. a) Dissimilarity indexes between pollen-based estimates (PPs or LOVEs) with map-based DWPAs; b) Comparison of pollen-based estimates of land-cover categories with their map-based DWPAs. ARBU is excluded.

IV.1.3.3. Differences in dissimilarity between past and present vegetation (TW 2005) over time reflected by pollen proportions (PPs-PPD), LOVE estimates (LOVEs-PPD) and Distance-weighted plant abundance (DWPAs-PPD).

The dissimilarity index between past and present vegetation (LOVEs-PPD, PPs-PPD or DWPAs-PPD) was calculated up to TW1945 for DWPAs-PPD and up to TW1810 for LOVEs and PPs-PPD (Fig. 4). No significant correlation was found between the number of available sites at each time window and the interquartile range of PPs-PPD ($\rho=0.13$ and $p\text{-value}=0.68$) or LOVEs-PPD ($\rho=0.11$ and $p\text{-value}=0.72$). When available, DWPAs-PPD had a negligible median value (TW1995), intermediate between that of LOVEs-PPD and PPs-PPD, and the minimum between-site variability, indicated by minimum interquartile ranges. Over all time windows, LOVEs-PPDs had the largest and most variable median values (between 0.1 and 0.37, for TW1995 and TW1810) and interquartile ranges (at least 1.5 times larger than those of the PPs-PPDs, except TW1870 and TW1955). A first phase of high variability of LOVEs-PPDs can be distinguished at TW1810-TW1830, also corresponding to a first decrease in their median value. The PPD contraction observed at TW1850 is an artefact, as LEG was the only available

site. A general trend of convergence towards their current composition (TW1870-TW1890) is then observed, with less than half the inter-site variability of the previous period. The LOVEs-PPD then become highly variable during the first half of the 20th century (TW1910-TW1945), with few markedly different sites (median off-centre towards the lower limit of the interquartile range, Fig. 4; ESC, EM, Fig. 5). Then the sites converge towards a higher median dissimilarity at TW1955, which drops drastically at TW1965 and then fluctuates slightly until TW1995 with a high inter-site variability that gradually decreases. LOVEs-PPD from sites ARBU, EM and ESC show greater variability over the last 200 years than LOVEs-PPD from other sites (Fig. 5). EM and ESC therefore have more influence on the variability of LOVEs-PPD than the other sites (ARBU being excluded from Fig. 4). LOVEs-PPD for EM are particularly high for TW1910-TW1930, and remain stable and low after a sharp decrease at TW1945. The LOVEs-PPD at ESC first shows a decrease (TW1810-TW1870), then a phase of gradual increase (TW1870-TW1965) and finally a rapid decrease until the present. Although all the other sites show less variable LOVEs-PPD over time, a general increase in LOVEs-PPD can be seen around the 1950s (TW1945-TW1955).

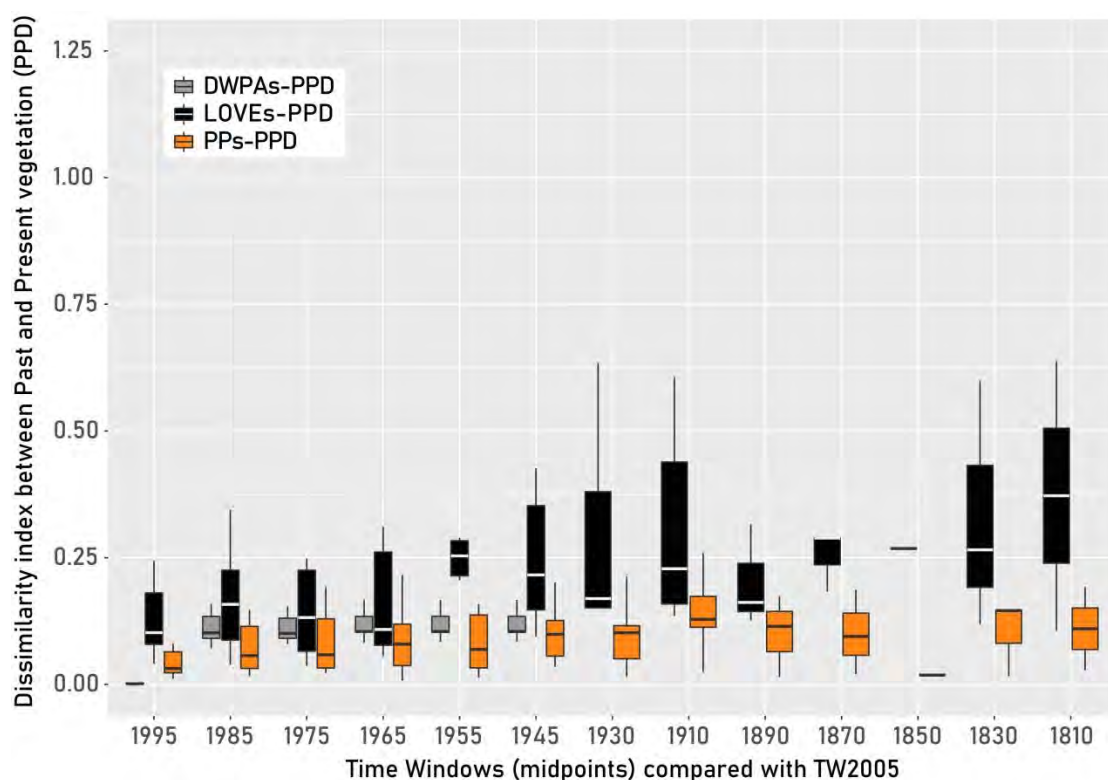


Figure 4: Comparison of estimated vegetation composition changes. Land-cover dissimilarity with TW2005 composition revealed by Past-Present Dissimilarity indexes for DWPAs (DWPAs-PPD) or pollen-based estimates (PPs-PPD and LOVEs-PPD). ARBU is excluded.

IV.1.3.4. LOVE-based reconstruction of land-cover composition and dynamics over 200 years

Hereafter we will describe only the LOVE-based reconstructions of the four land-cover categories (grassland, heathland, pine forest and broadleaved forest) over the last 200 years. LOVE estimates revealed significant differences between and within sites, that can be classified into four types of trajectories: highly variable sites (ARBU, ESC, EM, Fig. 5a), intermediate-grassland sites (FOUZ, SIG, Fig. 5b), heathland-dominated sites (LEG, W1652 Fig. 5c) and one grassland-dominated site (OT, Fig. 5d).

Over the last 200 years, the landscape around ARBU, ESC and EM has changed from a predominance of grassland to a mosaic incorporating heathland and trees in greater proportions. At ARBU and ESC, the grassland cover has changed significantly since the early 1800s, with a decline in the 1800s, followed by an increase in the mid-1900s. This grassland increase was higher and lasted longer at ESC (+43% at TW1945, with 50-55% until TW1975) compared to ARBU (+9.8% between TW1910 and TW1945 with 37%). Grasslands then dropped to their lowest cover from 1985 to the present (12.7% and 3.2% at ARBU and ESC respectively). The heathland cover has gradually expanded since the 1800s but declined in the mid-1900s and then increased until TW2005 (66.6% around ARBU and 62.7% around ESC). Woodland cover slowly increased at both ARBU and ESC over the entire period.

On the contrary, at EM, heathland, pine forest and broadleaved forest expanded sharply at TW1930 (+41.5%, +12.9% and +6.6% respectively) while the percentage of grassland cover decreased drastically to 37.5%. It subsequently increased gradually while heathland decreased and eventually disappeared locally at TW1985. Wooded communities, although also declining until TW1985, reached their maximum cover at TW2005 (20.1% and 23.7% for pine forest and broadleaved forest).

The other sites exhibit fewer land-cover composition changes over the last 200 years. The landscape of LEG and W1652 was dominated by heathland (>45% at LEG and >71% at W1652) and almost no grassland (<2% at both sites), with a higher forest cover at LEG (>23% compared to a maximum of 18% for W1652 at TW1930). Intermediate grassland sites, SIG and FOUZ, showed higher proportions and continuity of grassland, which has gradually increased since the minimum cover reached at TW1985 (29% at SIG and 16% at FOUZ). While the TW2005 land-cover composition at SIG is intermediate between the compositions experienced since TW1930, that of FOUZ is a special case characterised by a very low proportion of tree categories. Finally, OT is the only grassland-dominated site with no heathland during the whole period, except at TW1955. This peat bog also shows an irregular increase in the proportions of broadleaved forest and pine forest since TW1930, reaching their maximum proportions at TW2005.

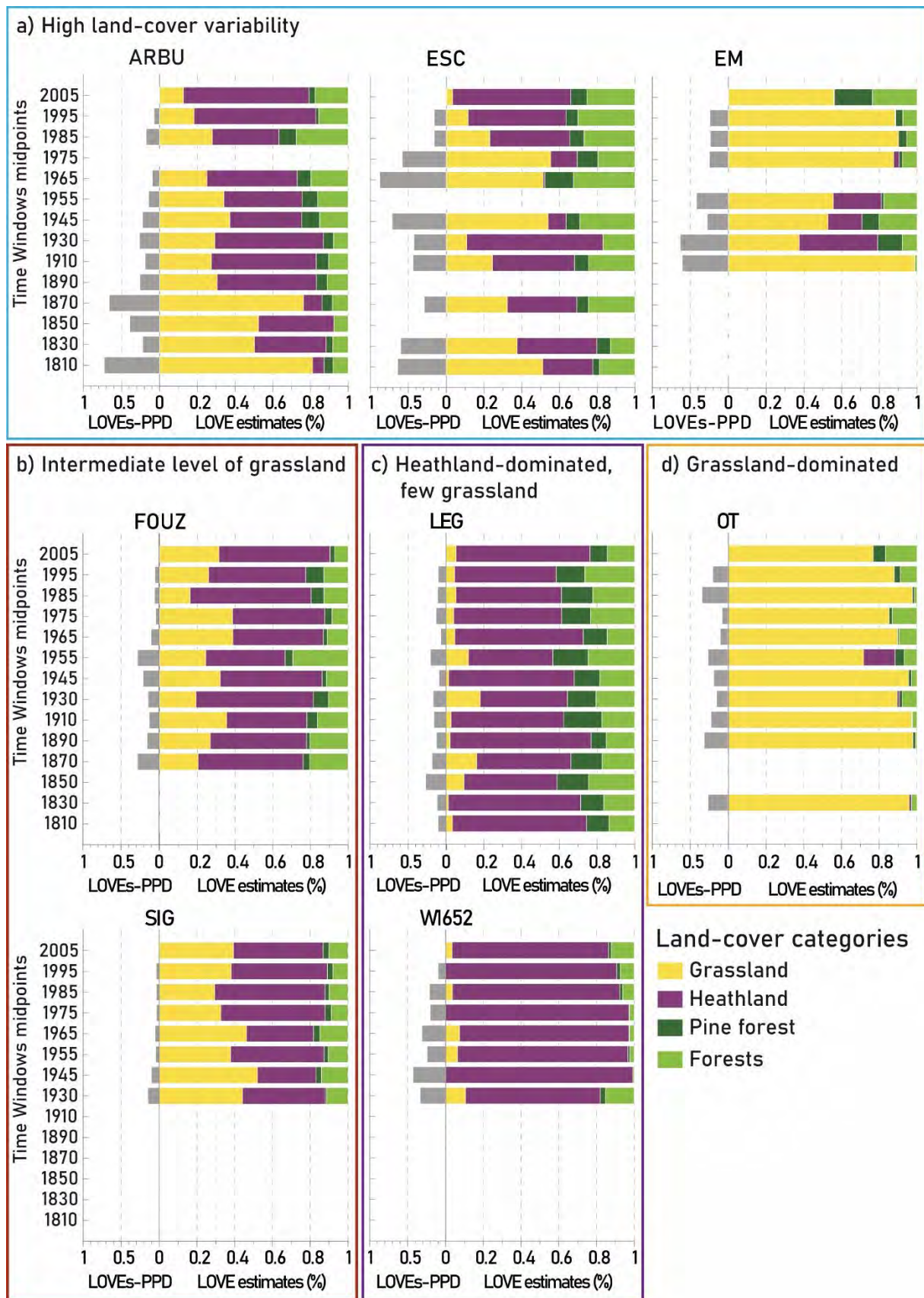


Figure 5: Land-cover trajectories around Bassiès sedimentary sites. Site land-cover dissimilarity with TW2005 (LOVEs-PPD) and land-cover reconstruction over 200 years based on LOVE estimates.

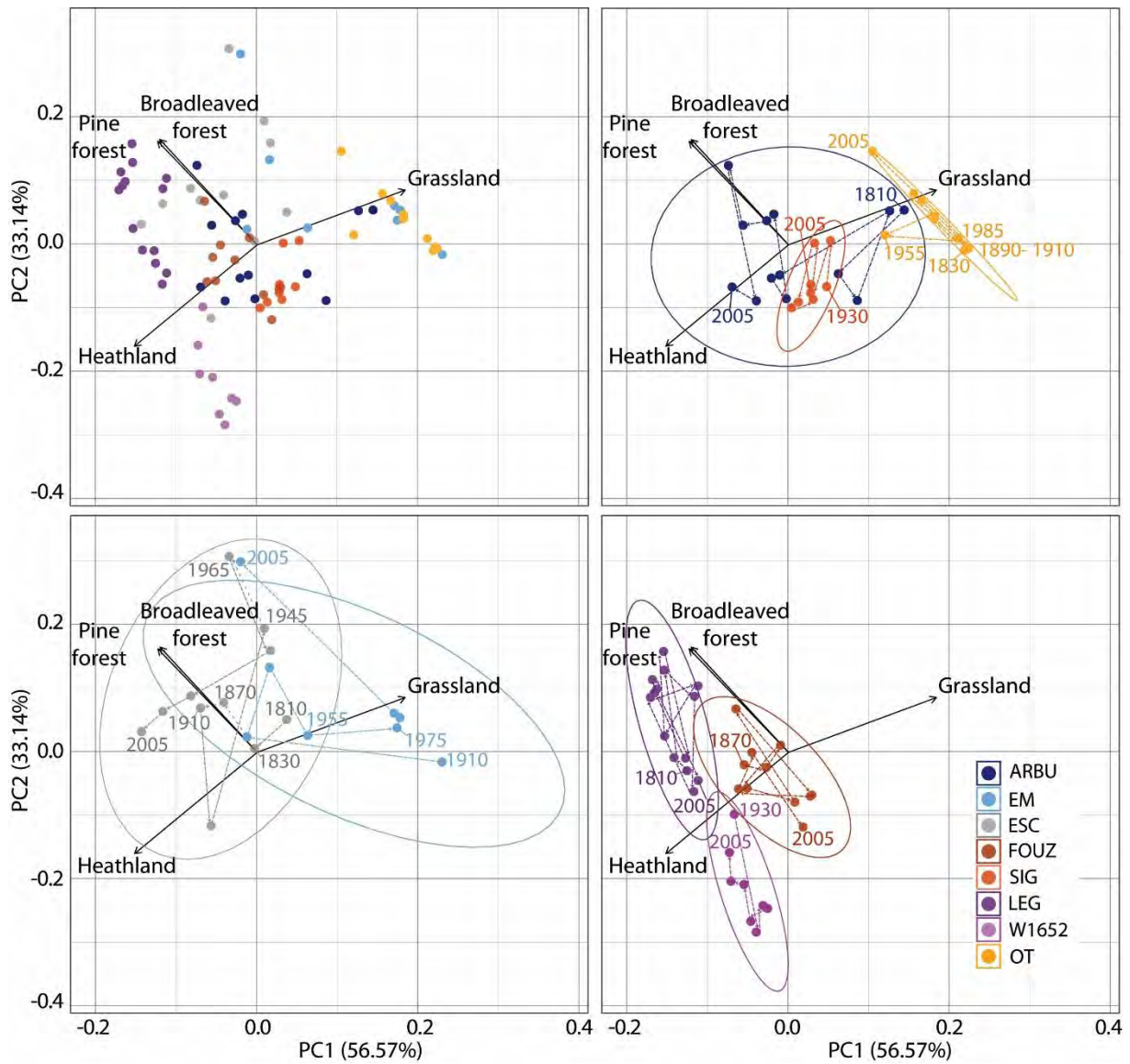


Figure 6: Site land-cover trajectories over time (TW midpoints) resulting from the PCA analysis of the LOVE-based land-cover composition. The top left-hand corner shows all the sites together, the others represent sites whose trajectories overlap as little as possible for a better visibility of the results.

PCA analysis was used to explore time trajectories of land-cover based on the LOVE estimates of individual sites over the 14 TWs (Fig. 6) and to show their spatial and temporal variability within and between sites. The first two PCA axes capture 89.7% of the total variance of the data (i.e. 56.6% and 33.1% respectively) and explain significantly the variability of the dataset with an inertia rate of 90.09% (> 61.86% the 0.95 quantile of a normal random distribution). Axis 1 represents a gradient of openness and contrasts wooded land-cover TWs with grassland TWs. It is highly correlated with LOVE estimates from site OT ($r^2=0.97$). Axis 2 separates heathland from other land-cover types. Land-cover around the sites over the 14 TWs can be distinguished into heathland-dominated TWs (bottom left of the PCA axis),

heathland-grassland-influenced TWs (bottom right), grassland-dominated TWs (top right) and wood-covered TWs (top left). With the exception of the land-cover trajectory of W1652 which remains exclusively heathland-dominated, all site trajectories fluctuate between these land-cover influences, and no trajectory is similar to another, reflecting the high spatial and temporal variability of land-cover in the study area.

IV.1.4. Discussion

IV.1.4.1. Advantages and disadvantages of pollen data and historical maps for past land-cover reconstruction

IV.1.4.1.1. Map-based approach to estimate changes in vegetation composition

Time series of spatially-explicit land-cover maps appear to be less sensitive than pollen percentages and LOVE estimates to record plant composition changes (Fig. 4). The sources of errors in the map-based estimates of land-cover changes relate to the interpretation of original maps (derived from black and white or colour infra-red aerial images), to the accompanying descriptions in terms of land-cover types and plant composition, and to the harmonization of land-cover types between maps. The land-cover maps from (Houet, Ribière, et al., 2012) were initially designed to evaluate the magnitude, the direction and the dynamics of land-cover changes from 1942 to 2008 over a larger area than Bassiès. Their results indicated a landscape enclosure process that began in the 1990s on the highest parts (Bassiès area included) with an increase in forest cover from 2 to 9%. However, aerial images might underestimate the increase in tree and shrub cover sensed by the LOVE-based estimates. Mapping historical mountain vegetation at a high spatial resolution is challenging as the classification of aerial images is often hindered by i) the lack of spectral discernibility between vegetation types, ii) the difficulty of delineating the boundaries of different vegetation types in a heterogeneous landscape mosaic, iii) the fact that a given vegetation formation may have a different phenology due to seasonal or composite classes of vegetation; iv) the shadow effect from nearby trees or cliffs (Cots-Folch et al., 2007; Dirnböck et al., 2003; Dobrowski et al., 2008; X. Li & Shao, 2014; Zhang Id et al., 2020). The overall accuracy of the 2008 classified map was assessed at 82.5% when comparing the classified land-cover types with their corresponding ground truth data (Haunold, 2015). As field data from older maps are not available, it is assumed that a similar accuracy was achieved for 1993 using the same method. Accuracy for the land-cover maps pre-1993 cannot be assessed and therefore can partly explain the difficulty of evaluating the shrub encroachment (increase in Ericaceae plants) before 1993.

Plant composition in each land-cover type was approximated by a local botanical expert for land-cover maps pre-1993 and by a botanical survey on the valley of Bassiès for the two recent maps. The vegetation surveys were based on 116 spermatophyte species that were further grouped into pollen morphological types. Taxonomic harmonization and the application of the distance-weighted method to land-cover maps are necessary for a comparison of the LOVE- and map-based vegetation estimates (see section II.1.2.3.2.1). For this study we worked with 18 pollen taxa representing 80% to 98% of the total plant cover. Since most of the 18 taxa are present in several land-cover types (Table 3), the transition from one land-cover type to another between two maps does not necessarily imply a large change in 18 taxa-based composition, also explaining the minimal change in composition estimated from the maps in this study. Given this limitation, the tree land-cover types are the best point of comparison between the LOVE-based and map-based vegetation composition estimates, since (1) they are the only types dominated by trees (Table 3), meaning that a change from a non-tree to a tree cover type (or vice versa) is detectable based on the 18 taxa, and (2) their nomenclature is the same for all maps from 1942 to 2008.

The relative overestimation of grassland cover in LOVE estimates compared to land-cover maps is similar to that described in several studies (Q. Y. Cui et al., 2014; Mazier et al., 2015; Nielsen & Odgaard, 2010). To a lesser extent heathland cover is also overestimated in our study. The best explanation is directly and irreversibly linked to our assumptions of assigning each taxon to a unique land-cover category, while the taxa which dominate heathlands are ubiquitous taxa present in most other land-cover types. In spite of the sources of error and drawbacks discussed above, land-cover maps have been widely used in other studies (Q. Y. Cui et al., 2014; Hjelle et al., 2015; Marquer et al., 2020a; Nielsen & Odgaard, 2004, 2010; Overballe-Petersen et al., 2013; Poska et al., 2014) as they constitute a unique opportunity to evaluate LOVE estimates against independent data.

IV.1.4.1.2. Potential and limitation of the LRA approach for land-cover reconstruction in mountain areas

IV.1.4.1.2.1. Site selection, pollen productivity and dispersal in mountains

The importance of the site-selection strategy when applying the LRA approach for reconstruction of vegetation and land cover has been widely acknowledged (Abraham et al., 2017; Hjelle et al., 2015; Marquer et al., 2020a; Trondman et al., 2016). In mountain areas, the complex topography imposes sampling small sites above the tree line (Simonneau et al., 2013), influencing the evaluation of long distance pollen transport from lower altitudes (Fall, 1992; Leunda et al., 2017; F. Li et al., 2017; Markgraf, 1980; Ortu et al., 2006) - an important step for an objective reconstruction of local vegetation (Sugita, 2007b, 2007a). This constraint is responsible for an underestimation of regional tree taxon proportions by REVEALS, and thus for their overestimation in the local vegetation by LOVE (Marquer et

al., 2020a). In the present study, this overestimation is the highest for sites closer to tree stands (LEG, ESC, EM, results not shown). Both LOVE and DWPA reconstructions are based on the Gaussian Plume Model for pollen dispersal that gives greater importance to pollen arriving from shorter distances (Prentice, 1985; Sugita, 1993, 1994, 2007b, 2007a), especially for pollen types with a high fall speed such as *Abies* and *Fagus*. Thus the overestimation caused by the mountain site sampling bias is amplified when sites locally record high proportions of arboreal pollen due to their geographical proximity to tree stands. The use of a Lagrangian Stochastic Model (LSM) as pollen dispersal scheme (Kuparinen et al., 2007; Theuerkauf et al., 2013, 2016) instead of a GPM could help pollen-based mountain vegetation reconstructions, but more work needs to be done before the LSM scheme can be adopted (Marquer et al., 2020b). Overall, the LRA approach is a significant improvement in pollen-based mountain vegetation reconstruction at the local- and landscape-scales over pollen percentages alone as it reduces the overestimation of broadleaved and pine forests. Therefore the LOVE results provide an accurate estimate of heathland and grasslands (Fig. 3), the dominant land-cover types in Bassiès (i.e. covering 86% of the surveyed area on the 2008 land-cover map).

Most LRA reconstructions assume that pollen production is constant over space and time. Differences in abiotic (e.g. geology, soil types, and climate), biotic (e.g. genetics, species' range limits, demography, spatial structure of vegetation, and succession stages), and anthropogenic (e.g. land-use, grazing pressure, etc.) factors might – and in some cases were shown to – influence pollen productivity estimates (Broström et al., 2004, 2008; M. J. Gaillard et al., 2008; Matthias et al., 2012; Sjogren et al., 2006; Sugita, Hicks, et al., 2010; van der Knaap et al., 2010; Waller et al., 2012).

For example, while dendrochronological analyses show the presence of some mature pine trunks with a 706-year chronology (1305-2010, (Coughlan, 2012) within a 1-km radius of SIG, the LOVE-based conifer cover estimated here is very low and underestimated over recent time windows (data not shown). This underestimation may be caused partially by young trees that do not produce pollen in great quantities, i.e. *Pinus* reaches its flowering age at 20 years (Matthias et al., 2012). Moreover, SIG is located 260m above other sites, at 2000m. Under harsh climatic conditions, the flowering age of *Pinus* may be even later, and at this altitude the period of pollinisation may be reduced to a couple of days and be climate-dependent as has been shown along a latitudinal gradient (Hicks et al., 2001; Mazier et al., 2012), although the evidence to support this is limited.

Concerning herb species, they are likely to have a lower pollen productivity in pastures than in hay meadows, especially if grazing pressure is high, leading to an underestimation of grassland cover (Baker, 2012; Vera, 2000). Therefore changes in LOVE-based grassland cover might be related to changes in grazing pressure through time. In the context of land abandonment in our study area, grazing pressure has decreased gradually over the last 200 years (Galop et al., 2011, Fig. 7), and has never exceeded 0.3 GLU/ha (Galop, unpublished), a value considered as low to medium compared to extensive alpine farms

(Dobremez & Borg, 2015). Therefore LOVE-based grassland changes more likely reflect changes in grassland area rather than changes in grazing intensity around sedimentary sites. Further empirical studies on the effect of land-use management, and grazing pressure in particular, on pollen productivity would help understand pollen-vegetation relationships within complex managed landscapes (Bunting et al., 2016). Coprophilous fungi can also be used as independent indicators of grazing intensity (Cugny et al., 2010) and are currently being analysed in the Bassiès sediment cores (Galop unpubl.) They will further help elucidate grassland vegetation-grazer interactions and assess the spatiotemporal variability of pastoral activity between our pollen sites.

Another important issue is the availability of estimates of relative pollen productivity (RPP) for the constituent taxa. This study used a set of RPP-means per taxon from Mazier et al. (2012) created by calculating the mean of all RPP values compiled from previous studies in NW Europe excluding outliers (Mazier et al., 2012). An alternative set of RPP-means recently published by (Githumbi et al., 2022) with more taxa, Mediterranean taxa in particular, was tested but did not produce better results (Annexe 1B). Whilst the RPP dataset from Mazier et al. 2012 would probably differ from RPP values derived from modern pollen and vegetation data in the Pyrenees, it is the best one at hand for now.

IV.1.4.1.2.2. Impact of departures from assumptions on LOVE-based estimates

This section discusses the main departures from the basic assumptions and necessary conditions for the LRA approach in landscapes with complex topography and wind field in mountain regions.

The LRA approach assumes that no source plants for pollen grow on the sedimentary basin (Sugita, 2007b, 2007a). Therefore, applying the LRA approach for reconstruction using pollen records from peat bogs could be problematic as some herb taxa (Poaceae, Cyperaceae, Ericaceae and *Calluna vulgaris*) frequently grow on peatbog surfaces and produce pollen but can also originate from other vegetation types (Andersen & Berglund, 1994; Q. Y. Cui et al., 2013, 2014; Nielsen et al., 2012; Trondman et al., 2016). In our case, the sites associated with the highest overestimates of grasslands are indeed those where Cyperaceae dominates the herbaceous pollen assemblage (OT and EM, data not shown), while the site concerned by the overestimation of heathlands has high proportions of *Calluna vulgaris* (W1652, data not shown). As plant species are grouped into pollen morphological type and one taxon may belong to distinct land-cover categories, it is not possible to distinguish pollen coming from on-site peat bog vegetation from surrounding and distant vegetation. The sedge family (Cyperaceae) is abundant in several vegetation types such as peat bogs and mixed heathlands and *Calluna vulgaris* - dominant in the heathland communities - is also found in various land-cover types (Table 3). Within the sedge family, *Scirpus cespitosum* is the dominant plant species. Although its presence is assumed to be characteristic of marshy peat bogs (Saule, 2018), in our study area it is favoured by the local

microtopography and the granitic rocks controlling water retention and is therefore widespread across several land-cover types (Table 3). Those two taxa have higher LOVE estimates around peat bog sites compared to lake sites. Several studies have excluded both or one of them from the pollen records in recognition of their likely strong local signal (R. M. Fyfe et al., 2018; Nielsen et al., 2012), however *Calluna* and Cyperaceae are widespread across our study area and are not restricted to peat bogs. Therefore, they have been included as important components of the upland vegetation.

Another issue is the inclusion of insect-pollinated taxa; it would violate one of the LRA assumptions that pollen transport is predominantly airborne. (Mazier et al., 2012) excluded entomophilous taxa from the REVEALS reconstructions to produce European land-cover reconstruction. However, plant communities above the tree line, and particularly the widespread heathland types, are dominated by insect-pollinated taxa such as Ericaceae (e.g. *Rhododendron* spp. and *Vaccinium* spp.) and *Calluna vulgaris* (Table 3) (Marquer et al., 2020a). Moreover, the development of these dwarf shrub taxa in mountain regions following pastoral abandonment represents a scientific challenge as its drivers and impacts on biodiversity and ecosystem functionality are still not well understood (Eldridge et al., 2011; Galop et al., 2011; García-Ruiz et al., 1996; Gartzia et al., 2016; Koch et al., 2015; Pasche et al., 2004). As suggested by former studies (Mariani et al., 2017; Marquer et al., 2020a), however, this study also demonstrates that the LRA approach is efficient for reconstructing vegetation and local land-cover, in particular heathland cover, when entomophilous taxa are included.

IV.1.4.2. LOVE-based reconstruction of spatial heterogeneity in past vegetation

Previous studies have already demonstrated vegetation patterning and composition differences using pollen percentages only (Davies & Tipping, 2004; R. M. Fyfe, 2012; R. M. Fyfe & Woodbridge, 2012; Poska et al., 2008) or LRA-based estimates (Q. Y. Cui et al., 2013, 2014; R. M. Fyfe et al., 2018; Hultberg et al., 2014; Mehl et al., 2015; Mehl & Hjelle, 2016; Poska et al., 2018; Prøsch-Danielsen et al., 2020). Few studies have focused on the last centuries, with a temporal and spatial resolution high enough to capture the short-term land-use changes that occurred during certain critical time intervals such as the last two hundred years (Allen et al., 2020; Marquer et al., 2020a; Mazier et al., 2015). This period witnessed an unprecedented turnover from “traditional” to postmodern landscapes characterized by significant differences in the dynamics, speed and scale of mountainous landscape change (Cevasco & Moreno, 2013). To our knowledge, our study is the first one to explore the LRA approach to reconstruct small-scale land-cover reconstruction based on several nearby small-sized sites with a temporal resolution of 10 to 20 years over the last 200 years.

A considerable advantage of the application of LRA is the estimation of the RSAP, which delimits the area of local vegetation reconstruction. For Bassiès sites, RSAPs vary from 250m to 900m across the 14

time windows. Fluctuating RSAPs over time may have been caused by variations in landscape configuration at regional or local scales (Sugita, 1994). However, it is common to set a constant RSAP for the LRA application, allowing a direct comparison of reconstructions between sites and between time windows (Fredh et al., 2019; Mazier et al., 2015). We therefore set this RSAP at 1km, which is in line with the RSAPs obtained by Marquer et al. (2020a) using the Gaussian plume dispersion model (663-1038 m), but smaller. The estimation of generally smaller RSAPs here is consistent with the exclusion from the regional reconstruction area used for REVEALS of lowland cereal crops present between 25 km and 50 km around Bassiès (see section II.1.2.3.1). Indeed, the inclusion rare taxa can lead to the estimation of larger RSAPs (Bunting et al., 2004; S. Hellman et al., 2009).

The RSAPs obtained here are rather low given that they mainly fluctuate between 1000-2000m in most studies carried out on small to medium sites on plains or plateaus in Europe and China (Q. Cui, 2013; S. Hellman et al., 2009; Hjelle & Sugita, 2012; Poska et al., 2008). It is likely that the small-scale heterogeneity of the vegetation at Bassiès as well as the preponderance of herbaceous taxa explain this result, as RSAPs are generally smaller in open grass-dominated landscapes or with a mosaic of fine-grained vegetation (Broström et al., 2005; Bunting et al., 2004; S. Hellman et al., 2009; F. Li et al., 2017; Matthias et al., 2012; Poska et al., 2011). The complex topography of the environment could also have an influence on the RSAPs of the study sites, but other applications of LRA in a mountain context would be necessary to better understand this influence.

Because of the small distance between sites (<1730m), the RSAPs overlap and create a contiguous study area of less than 9km², particularly suited to the small-scale study of the Bassiès landscape. LOVE-based land-cover reconstructions pointed out site land-cover specificities, not easily recognized by the pollen percentages or the land-cover maps (Fig. 4), and reflect part of the heterogeneity of the Bassiès vegetation despite the close proximity and the overlapping of the site RSAPs. The dissimilarity index between past and present LOVE-based estimates over the last 200 years highlighted the time trajectory of vegetation composition and its variability over time within the study area (Fig. 4) or at each individual site (Fig. 5). The PCA results showed convergences or divergences in land-cover composition changes between or within sites (Fig 6). Our results indicate that variability in land-cover composition over time is heterogeneously spread across the studied landscape, some sites showing much more variable land-cover trajectories (ARBU, EM, ESC, Fig. 5, Fig. 6). Considering their respective land-cover histories, the current vegetation composition around these sites is a peculiar case, characterised either by the lowest recorded grassland cover dominated by heathland (ARBU, ESC), or by a grassland dominated cover with heathland disappearance and maximum tree cover (EM). Assessing the current land-cover situation of the sites with a greater time perspective than is possible with photo-interpretation is particularly important for better management of these areas (Bruley et al., 2021). Although the other sites are less variable over time, their composition differs, reflecting the local variability of land cover in the Bassiès

valley: some are dominated by heathland (LEG and W1652), others have similar proportions of heathland and grassland (SIG and FOUZ), while one site is dominated exclusively by grassland (OT). The more or less intense and sustained increase in grassland cover recorded at most sites during the first half of the 20th century indicated that LOVE-based reconstructions could also distinguish common land-cover trends, which may result from common drivers of land-cover changes within the valley. While not all sites show high variability in land-cover composition, it is very likely that the land-cover configuration has fluctuated under the influence of land-use changes over the last 200 years, particularly the abandonment of pastoralism (Mimet et al., 2016). Although the site-specific spatial structure of vegetation within the RSAP is still impossible to assess quantitatively using the LRA approach alone, further studies will couple these results with new modelling approaches to reconstruct the spatial and temporal distribution of plant taxa within the Bassiès area (Plancher et al., in press)

IV.1.4.3. Impact of pastoral abandonment on shrub encroachment dynamics over 200 years

Local land-cover variability in mountains is controlled by a range of variables including biotic and environmental constraints (e.g. climate, soils, slope, aspect...), and disturbance regimes (i.e. human impact). At the local scale of Bassiès, assuming that neighbouring sites experience similar climatic conditions, climate change can be considered to have had little control over the spatial variability of land-cover. Microtopography and anthropogenic controls are most likely the significant determinants of vegetation variability between the Bassiès sites, in particular grazing management. Over the last 200 years, the sheep stock has sharply decreased in the whole area of Auzat (Fig. 7). Uplands of Bassiès were the first to be abandoned due to their low profitability compared to more accessible and productive grasslands in the surrounding summer pastures (local herders, personal communication). The cessation of this extensive activity favours the overgrowth of woody plants by removing the selection pressure it exerted against the woody plants (Corona Lozada, 2018; Deleglise, 2011; Gartzia et al., 2016). Following this cessation, the most significant factor favouring grassland encroachment by woody plants is their proximity to established heathlands and forests (Dorée et al., 2001; Gartzia et al., 2014). However, of the three sites closest to the current tree-line (LEG and ESC) or pine stands (SIG), only ESC shows a clear decrease in grassland cover following Auzat pastoral decline (Fig. 7), in favor of heathland mainly, and deciduous and pine forest to a lesser extent (Fig. 6). Variability of the time trajectory of land cover between the Bassiès sites may be related to microtopography, and to the spatial and temporal pattern of local pastoral activities.

There is evidence that pastoral activities are spatially heterogeneous and not congruent at landscape scale (Kohler, 2004; Rook, Harvey, et al., 2004), although pastoral data of Auzat do not allow this local

variability to be taken into account. The selection of grazing areas and the type of livestock that can be shepherded depend mainly on the natural and artificial barriers, herbage density and quality, water availability, proximity of a herder's cabin and rotational grazing systems (Anderson & Kothmann, 1980; Rice et al., 1983; Rook, Dumont, et al., 2004; Vacquié et al., 2016). Traditional management of Bassiès uplands was grazing by cows on the most accessible, flatter areas with better forage quality, and mainly by sheep on remote, steeper and poorer areas, from spring to autumn (Vacquié et al., 2016). Extensive grazing cessation in such a complex area may have led to contrasting effects on the landscape, depending on the type of livestock and the productivity of the formerly grazed grasslands (Corona Lozada, 2018; Deleglise, 2011; Gartzia et al., 2016; Wehn et al., 2011), leading to different land-cover trajectories around the sites (Fig. 5, Fig. 6, Fig. 7).

Our results demonstrate that the local vegetation composition around LEG has always been dominated by heathland and forests over the last 200 years. Whilst there are no precise historical maps available in the 1800s, forests were in fact present in 1850 on the sloping area north of LEG according to the first ordnance survey map (French National Mapping Agency, IGN). Pastoral activity around LEG is attested by the presence of several herders' cabins near the lake but was abandoned in the early 19th century (Galop, unpublished). Therefore its influence on the vegetation composition within a 1-km radius around LEG was likely too low in the 1800s to perceive the effect of its abandonment from a pollen point of view. Grasslands around SIG and FOUZ were grazed until 2002 (local herders, personal communication), confirming the LOVE-based grassland cover results. In addition, the high elevation of SIG makes it less vulnerable to encroachment following abandonment (Gartzia et al., 2014, 2016; Montané et al., 2010).

Moreover, uplands have been maintained by fire for centuries to restore their pastoral value when grazing pressure is too low (Galop et al., 2011), especially encouraged by the European Common Agricultural Policy created in 1962. In the 1970s, fire was punctually used to clear abandoned land colonised by shrubby vegetation (*Calluna vulgaris*) on southern slopes in the north of our study area (Galop et al., 2011). Higher grassland cover recorded at OT and EM could thus be explained by both surrounding grazing activities and the regular use of fire and clearings to limit the development of heathland on sunny slopes. It is therefore likely that the increase in forest cover recorded at both sites, which are today further from the tree stands than LEG, ESC and SIG, reflects the development of tree formations in the margins of their RSAPs.

Although it is widely acknowledged that pastoral abandonment since the 1950s has led to scrubland and forest expansion in European mountains (Améztegui et al., 2010; Chauchard et al., 2007; MacDonald et al., 2000; Pereira & Navarro, 2015), this study shows that the vegetation composition dynamics are far more complicated at the upland scale where traditional practices are partly constrained by a complex topography (Sebastià et al., 2008). Our results underline the importance and

potential of the LRA approach to improve the spatial resolution of pollen-based reconstructions of past land-cover changes, for a better understanding of their drivers and their potential legacy to the biodiversity of these endangered environments.

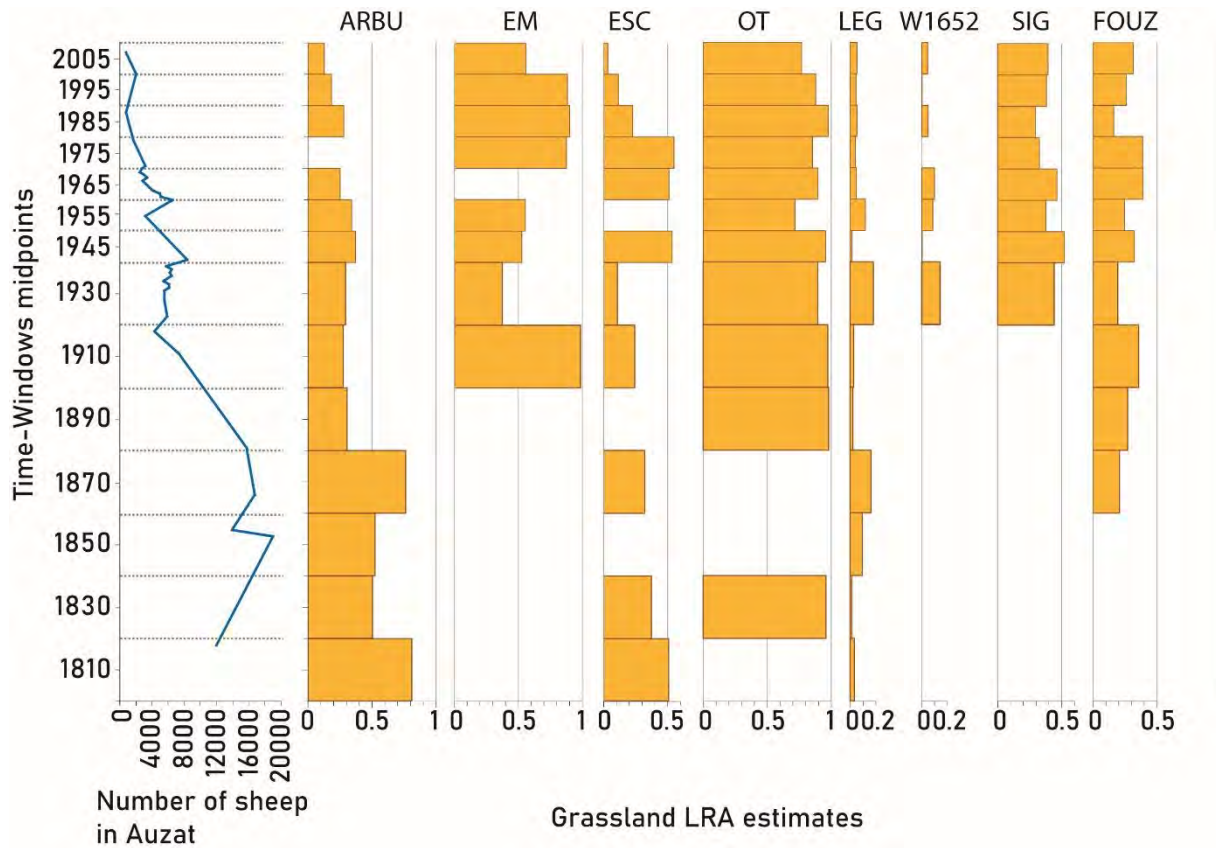


Figure 7: Auzat pastoral load (Galop et al., 2011) and LOVE estimates of grassland proportion

IV.1.5. Conclusion

Spatially explicit reconstructions of past land-cover in mountain areas are currently needed but remain limited due to the high heterogeneity of mountain vegetation, which is difficult to infer from pollen data. This study highlights several advantages of applying the LRA approach for reconstruction of local vegetation and land-cover in the past: (i) LOVE-based estimates, in addition to allowing long-term reconstruction, are more sensitive to vegetation composition changes over time and space compared to historical land-cover data and pollen percentages, and (ii) LOVE-based estimates improve the reconstruction of local vegetation compared to pollen percentages alone and reveal site-specific land-cover trajectories. This study provides opportunities for bridging the gap between researchers, policy makers and practitioners by initiating a dialogue between them and raising their awareness of the applied potential of palaeoecology, the LRA approach in particular, to advance mountain conservation.

An understanding of local- to landscape-scale changes over time and space is essential to further investigate the effect of long-term pastoral practices on past and modern plant and landscape diversity. Further studies will develop modelling approaches to generate LOVE-based land-cover maps to reconstruct both the composition and the configuration of past local vegetation. Combined with precise pastoral data now available on the study area, this will provide insights into how geophysical and socio-demographical drivers can shape the long-term land-cover changes and how the strength of these drivers may vary geographically according to site-specific conditions (M. V. Odgaard et al., 2018)

Acknowledgements

This paper forms part of C. Plancher doctoral thesis co-supervised by F. Mazier and D. Galop and funded by the University Toulouse 2 Jean Jaurès. The data were funded and provided by the ANR JCJC TRAM (ANR-15-CE01-0008) (Trace metal legacy on mountains aquatic ecogeochemistry) and ANR-10-JCJC-1804 MODE-RESPYR (Modeling Past and future land cover changes in the Pyrenees) projects coordinated respectively by G. Le Roux and T. Houet, the PEPS CNRS BIOPAST and POPEYE projects coordinated respectively by D. Galop and F. Mazier. This work was carried out within the framework of the Observatoire Homme-Milieu Pyrénées Haut Vicdessos (headed by D. Galop) and (co)funded by the ANR under the LabEx DRIIHM ANR-11-LABX0010 as part of the DYVAH, GEOSPAT and PASTSERV projects. S. Sugita was partially supported by grants from the Estonia Research Council (IUT18-9; PRG1471). Special thanks are due to Elizabeth Rowley-Jolivet for proofreading the article.

IV.2. BACKLAND: spatially explicit and high resolution pollen-based BACKward LAND-cover reconstructions (*Ecography*, in press).

Author names and affiliations

Clara Plancher^a, Florence Mazier^a, Thomas Houet^b, Cédric Gaucherel^c

^aGEODE, UMR 5602 CNRS, Université Jean Jaures. 5 Allées Antonio Machado, Maison de la Recherche, 31058 Toulouse, France. clara.plancher@univ-tlse2.fr ; florence.mazier@univ-tlse2.fr

^bLETG-Rennes, UMR 6554 CNRS, Université Rennes 2. Place du Recteur Henri le Moal, 35043 Rennes cedex, France. thomas.houet@univ-rennes2.fr

^cAMAP, UMR 5120, INRAE, CIRAD, CNRS, IRD, Université de Montpellier. TA A51/PS2, 34398 Montpellier cedex 5, France. cedric.gaucherel@inrae.fr

Corresponding author

Clara Plancher, GEODE, UMR 5602 CNRS, Université Jean Jaures. 5 Allées Antonio Machado, Maison de la Recherche, 31058 Toulouse, France. clara.plancher@univ-tlse2.fr

Title: BACKLAND: spatially explicit and high-resolution pollen-based BACKward LAND-cover reconstructions.

Abstract

Studying the interactions between humans, land-cover and biodiversity is necessary for the sustainable management of socio-ecosystems and requires long-term reconstructions of past landscapes, improving the integration of slow processes. The main source of information on past vegetation is fossil pollen, but pollen data are biased by inter-taxonomic differential production and dispersal. The Landscape Reconstruction Algorithm (LRA) approach is the most widely used to correct for these biases. The LOVE algorithm (LOcal Vegetation Estimates), the second step in the LRA approach, also estimates the spatial extent of the local vegetation reconstruction zone (the Relevant Source Area of Pollen, RSAP). While LRA estimates have already been integrated into certain past land-cover mapping approaches, none have been designed to allow the diachronic reconstruction of a land-cover mosaic over the long term combining the following points: the direct integration of LOVE estimates as a source of variability in the composition and distribution of pollen taxa, without multiple scenarios, and the integration of spatiotemporal autocorrelation in the taxa distribution between periods. Here, we propose an innovative approach for BACKward LAND-cover reconstruction (BACKLAND), combining

these points and estimating the past land-cover mosaic within a set of RSAPs. Based on three stages using parsimonious assumptions and easy-to-implement probabilistic and statistical tools, this approach requires LOVE estimates of sites close enough to each other for their RSAPs to overlap, botanical data, a Digital Elevation Model and two recent land-cover maps. Developed and tested on a small study area within the mountain landscape of the Bassiès valley (French Pyrenees), BACKLAND achieved the reconstruction of a past land-cover map representing eight land-cover types at a spatial resolution of 20m with a good level of accuracy. We show in this study the originality of this approach and discuss its potential for palaeoenvironmental studies, historical ecology and the management of socio- ecosystems.

Keywords

LOcal VEgetation estimates, Relevant Source Area of Pollen, Vegetation distribution, Landscape reconstruction, Land-cover, Multiple linear regression, Validation

IV.2.1. Introduction

Within the framework of landscape ecology theory, landscapes are defined as heterogeneous land-cover mosaics covering a few hectares to several square kilometres (Kienast et al., 2007; M. G. Turner, 1989), and described by their composition (diversity and relative abundances of land-cover types) and configuration (shape, size, and spatial arrangement of land-cover patches) (Forman, 1995; Kienast et al., 2007; M. G. Turner et al., 2001). In this study, we adopt this definition without integrating its aesthetic and socio-cultural aspects.

Because of the close connections between societies, landscapes and biodiversity (Duelli, 1997; Rosenzweig, 1995; Wiens, 2009), landscape-scale studies are particularly appropriate for implementing ecosystem management or protection measures (Crooks & Sanjayan, 2006; Fischer et al., 2011; Leite et al., 2013; Opdam et al., 2013; M. G. Turner, 1989; Wu, 2013). Landscape management would particularly benefit from fine-scale studies of the quantity, location and frequency of changes within landscapes, as they improve the understanding of the processes behind land-cover change, and of the impact of these changes on the environment (Houet, Loveland, et al., 2010). Reconstructing successions of fine-grained land-cover maps over the long term would refine our understanding of the legacy of past changes on our current environment (Bürgi et al., 2007, 2017; Garbarino et al., 2020; Gillet et al., 2016; Le Provost et al., 2020; Neumann et al., 2017; Pärtel et al., 2007; Tappeiner et al., 2020), an approach advocated by the historical, ecological and paleoecological communities (JA. Dearing et al., 2015; D. Foster et al., 2003; Herrault et al., 2015; Seddon et al., 2014).

However, mapping past land-cover at landscape scale remains challenging due to the loss of both spatial and classification resolution of land-cover types beyond the time extent of remote sensing data, i.e. before the late 20th century for satellite imagery and the 1950s for panchromatic historical aerial

photographs. Cadastral maps and land-cover type surveys may extend mapping back to the 19th century (e.g., the French Napoleonic Cadastre), but these are non-exhaustive in time and spatial coverage, which does not facilitate greater time-depth in landscape change studies (R. M. Fyfe et al., 2015). Moreover, historical land-cover maps focus on a limited number of land-cover types and are therefore incomplete representations of land-cover mosaics (Dahlström, 2008). Historical or remote sensing land-cover maps are the result of a trade-off between three types of resolution: classification detail, spatial resolution and temporal resolution (N. E. Zimmermann et al., 2007). Obtaining continuous multi-decadal records of land-cover maps (JA. Dearing et al., 2015) with these three resolutions in the finest possible degree would be helpful for an array of ecosystem purposes, but this is impossible to achieve today.

Long-term data using pollen analysis offer otherwise almost unachievable possibilities to reconstruct past vegetation. When suitable sediment archives are available for coring, it is possible to work at various temporal and spatial scales with pollen as the direct link to past vegetation. Though pollen analyses provide an opportunity for reconstructing the relative changes in vegetation composition as individual taxa or as land-cover types in a long-term perspective (R. M. Fyfe & Woodbridge, 2012; Giesecke et al., 2017; Joannin et al., 2012; Jolly et al., 1998; Tarasov et al., 2007, 2009), translation into land-cover is not a trivial exercise, especially if the reconstruction aims to be quantitative and spatially referenced rather than qualitative (Bunting et al., 2018).

Over the last decades, advances in the theory of pollen analysis (Prentice, 1985, 1988; Sugita, 1993) coupled with an increase in computer power have led to the development of model-based reconstructions of land-cover composition such as the Landscape Reconstruction Algorithm (LRA, Sugita, 2007a, 2007b). The LRA effectively reduces the biases caused by the non-linear pollen–vegetation relationship due to differences in sedimentary archives, basin size, inter-taxonomic differences in pollen productivity and dispersal characteristics, and spatial scales. Based on pollen extracted from sediments (lakes and bogs) and integrating pollen dispersal and deposition models (Prentice, 1985, 1988; Sugita, 1993, 1994), the LRA uses two models, REVEALS (Regional estimates of vegetation abundance from large sites) and LOVE (Local Vegetation Estimates), to translate pollen assemblages from a set of sedimentary sites into regional and local cover of plant taxa, respectively (Sugita, 2007b, 2007a). The LOVE model provides vegetation composition estimates expressed as distance-weighted plant abundance (DWPA) within a defined area, namely the Relevant Source Area of Pollen (Hjelle & Sugita, 2012; F. Li et al., 2018; Nielsen & Sugita, 2005; Sugita, Parshall, et al., 2010) defined as the smallest area for which vegetation abundance can be modelled using fossil pollen records (Sugita, 2007b). The LRA algorithm has been used widely in many parts of Europe and elsewhere over the last decade with reasonable success, in both flat and mountainous terrains (Q. Y. Cui et al., 2013, 2014; Fredh et al., 2019; R. M. Fyfe et al., 2013; M.-J. Gaillard et al., 2010; Hjelle et al.,

2015; Hultberg et al., 2014; Marquer et al., 2020a; Mazier et al., 2015; Nielsen & Odgaard, 2010; F. Olsson et al., 2010; Plancher et al., 2022; Poska et al., 2014; Prøsch-Danielsen et al., 2020; Sugita, Parshall, et al., 2010). Although LOVE estimates cannot inform on the spatial pattern of reconstructed taxa within the RSAP, they have been shown to perform better than raw pollen data at reconstructing spatial and temporal land-cover variability from neighboring sites (Overballe-Petersen et al., 2013; Plancher et al., 2022).

Several methods have been proposed to produce spatially explicit reconstructions of past local land-cover using the LRA algorithm. Recently, O'Dwyer et al. (2021) used LOVE-based land-cover estimates from multiple sites to create spatially continuous reconstructions of land cover based on interpolation techniques between point data. Alternatively, the Multiple Scenario Approach was developed to simulate the pollen signal from hypothetical maps of past land cover at locations with existing palynological records. The results are then compared statistically with the actual pollen assemblages in order to identify likely past vegetation mosaics (Bunting et al., 2018; Bunting & Middleton, 2005; Middleton & Bunting, 2004). It is however difficult to propose plausible scenarios of land-cover dynamics (Bunting et al., 2018; Caseldine et al., 2008) with these methods, as they do not incorporate spatial and temporal dependency in the distribution and composition of vegetation cover between successive periods. Incorporating this spatial and temporal dependence (hereafter named spatiotemporal autocorrelation) within a method for spatializing LOVE estimates would improve the plausibility of reconstructed land cover dynamics.

To our knowledge, none of the existing approaches for mapping long-term land-cover mosaics have combined (1) the finest possible spatiotemporal and land-cover type classification resolutions and (2) the spatiotemporal autocorrelation in the distribution of vegetation over successional periods. Developing a new approach for producing plausible successions of landscape mosaics with the highest possible precision would allow us to propose successional land-cover trajectories for environmental management studies.

The Bassiès valley, in the French Pyrenees, represents a suitable case study for the development of a spatially explicit reconstruction of past land-cover mosaic based on LOVE estimates. It contains several small sedimentary sites for which pollen data at a high temporal resolution (10-20 years) have already been analysed and converted into DWPA by the LRA approach (Marquer et al., 2020a; Plancher et al., 2022). Plancher et al. (2022) showed that LOVE estimates from multiple sites are variable from one site to another, despite their proximity and the overlap of their RSAPs. Because their RSAPs overlap, the LOVE estimates from the Bassiès sites contain a proportion of plant cover in common. We believe it is possible to use these overlapping RSAPs and redundant plant cover to produce taxon distributions over the study area. Furthermore, the distribution and composition of land-cover types in this valley are

documented by two recent land-cover maps (1993, 2008; (Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016) and modern floristic surveys (2015-2020; Marquer et al., 2020a; Mazier et al., 2022).

In this paper, we propose a new approach for backward predicting past land-cover mosaic based on LOVE estimates and using probabilistic and statistical tools. We hypothesise that (1) LOVE estimates within overlapping RSAPs will enable us to access the past local distribution of individual taxa using probability density functions (PDFs, Kühl et al., 2002); that (2) autocorrelation of the taxon distribution may be backward computed with multiscale spatial analyses (Gaucherel, 2007) by combining recent land-cover maps (Houet, Ribière, et al., 2012) and botanical surveys (Mazier et al., 2022); and that (3) linear models (McCullagh, 1984) should be able to statistically explain land-cover type distributions based on taxon distributions and selected auxiliary environmental variables. Hereafter this approach named BACKward predicting past LAND-cover at fine scale will be referred to as BACKLAND.

In this paper we focus on the methodological aspects of the BACKLAND approach, its implementation and evaluation on recent time windows to generate the past Bassiès land-cover mosaic within a set of overlapping RSAPs of small sedimentary sites. The accuracy of the Bassiès land-cover estimated using BACKLAND is assessed in comparison with a contemporary land-cover map. Finally, we draw conclusions on the possible implications of the BACKLAND approach on fossil pollen records for palaeoenvironmental studies, historical ecology, and socio-ecosystem management.

IV.2.2. Materials

Due to the large number of abbreviations used throughout the article, a summary of the main ones and their meanings is given in [Table 4](#).

IV.2.2.1. Study zone characteristics

The Bassiès valley is located in the Vicdessos area within the Pyrenees mountain range (N42.46; E1.26, Ariège, France, [Fig. 8](#)). It is a hanging glacial valley characterised by a flat bottom at around 1500m of elevation on which wetlands have developed, surrounded by steep slopes culminating at 2676m (Pique Rouge). The average annual precipitation is 1640 mm year⁻¹, with one-third as snow from November-December to April-May, and the average annual temperature is around 7°C (Quintana-Seguí et al., 2008). The dominant winds come mostly from the west and north-west; wind speed varies from 0 to 4 m.s⁻¹ (Szczypta et al., 2015).

Table 4 : Abbreviations frequently used in the paper

Acronym	Meaning
BF	Broadleaved Forest
CH	<i>Calluna</i> Heathland
CMP	Comparison Map Profile (Gaucherel et al., 2008)
FG	<i>Festuca</i> Grassland
MF	Mixed Forest
MH	Mixed Heathland
MHM	Multiscale Heterogeneity Map (Gaucherel 2007)
NRMSE	Normalized Root Mean Square Errors
OG	Other Grassland
PB	Peatbogs (excluded from analysis)
PDFs	Probability Density Functions
PF	Pine Forest
RH	<i>Rhododendron</i> Heathland
RSAP	Relevant Source Area of Pollen (Sugita 1998, 2007b)
TW	Time Window

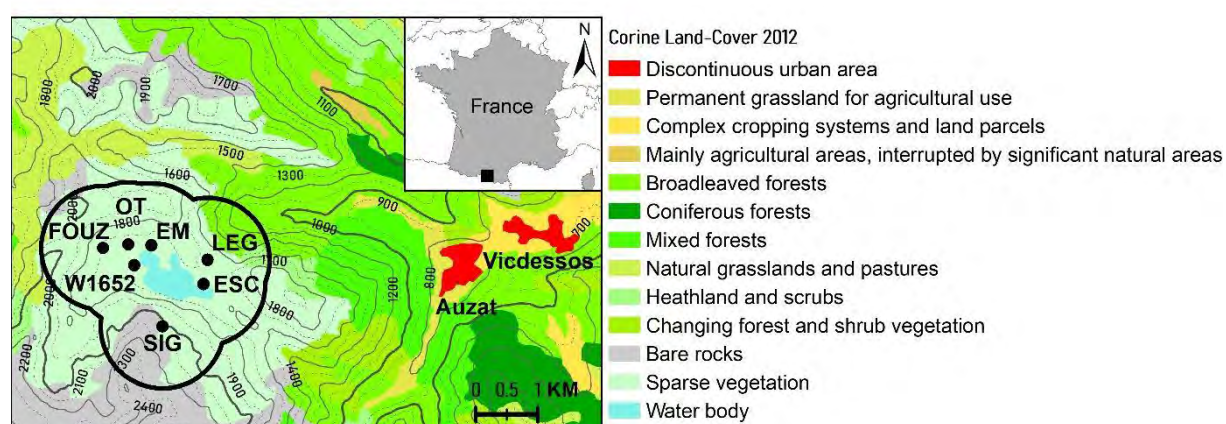


Figure 8 : Location of the study zone (black line) and the targeted sedimentary sites with available TW1995 LOVE estimates of vegetation composition within 1 km Relevant Source Area of Pollen (Plancher et al., 2022). EM: Etang Mort, ESC: Escale; FOUZ: Fouzès; LEG, Legunabens; OT: Orry de Théo; SIG: Sigriou. Characteristics of the sites are given in Table 5.

Our study area covers 9km² in the Bassiès valley and its vicinity: it is delimited by a 1-km radius from each sedimentary site for which LOVE estimates are available (Plancher et al., 2022). The northern part of our study area extends down the northern slopes towards the adjacent valleys (northeast, Fig.8) to a minimum altitude of 1066m. The southern part rises beyond Lake Sigriou (SIG) and represents the highest part, reaching 2410m of elevation.

The modern vegetation is dominated by heathlands (*Rhododendron ferrugineum* or *Calluna vulgaris*-dominated) with different-sized patches of grasslands (*Festuca eskia*, *Nardus stricta*) mainly distributed on slopes. Patches of forest are mainly found on the northern slopes, with beech-dominated forests and clumps of *Pinus uncinata* mainly below and above 1600m respectively.

IV.2.2.2. Datasets

The approach to reconstruct past land-cover maps requires pollen data from several nearby sites translated into Distance Weighted Plant Abundances (DWPAs) using the LRA approach (Sugita, 2007b, 2007a), as well as cartographic (Digital Elevation Model and land-cover maps) and botanical data (see IV.2.2.2.1. and IV.2.2.2.2. below).

IV.2.2.2.1. LOVE-based estimates of local vegetation composition

By taking into account the dispersal and deposition of pollen grains via the Gaussian Plume Model, the LRA approach considers that plants closer to the sampling point contribute more grains to the pollen assemblage than plants further away (Sugita, 2007b). The LOVE model thus provides Distance Weighted Plant Abundances (DWPAs) within the RSAP, the smallest spatial scale for which vegetation composition can be estimated by the model using a fossil pollen record.

Details about the chronology of the sediment cores (^{210}Pb , ^{137}Cs and ^{14}C dates) and the LOVE estimates (Table 5) used in this study were published in Marquer et al. (2020a) and Plancher et al. (2022), including information on age-depth models, site selection, pollen sampling, pollen data, parameters used to run the LRA approach and RSAP calculation. Plancher et al. (2022) showed that the RSAP estimates varied from 250 to nearly 1000m over the last 200 years, therefore the area within a 1-km radius (largest RSAP value) from each site was considered as appropriate and suitable for the local scale of reconstruction of vegetation in the area.

For this paper, we used the LOVE estimates for 18 major taxa available for the 1990-2000 cal. AD time window, further referred to as TW1995. Ten tree taxa (*Abies*, *Betula*, *Corylus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Picea*, *Pinus*, *Quercus*, *Salix* and *Tilia*), three shrub taxa (*Calluna vulgaris*, Ericaceae and *Juniperus*), and five grass taxa (Asteraceae Sub-Family Cichorioideae, Cyperaceae, Poaceae, *Plantago lanceolata* and *Potentilla*-type) were considered. These 18 taxa represent between 72 and 95% of the total pollen count of the targeted time window. The LOVE outputs are expressed in proportions of the total cumulative sum of distance weighted plant abundance at the 1km-RSAP around each of the seven cores. Hereafter, these DWPAs will be referred to as LOVE estimates. LOVE estimates range from 0 to 1; 0 means that the plant species is absent, and 1 that the DWPA within the RSAP is 100%. The LOVE estimate for taxa i at site k will be written $LOVE_{i,k}$ hereafter and the 18 taxa estimates sum up to 100% of the vegetation composition.

Table 5 : Sites' characteristics and LOVE estimates of local 18 taxa-based vegetation composition (from Plancher et al., 2022)

		Sites characteristics						
Name		Legunabens	Sigriou	Etang mort	Escale	Fouzes	Orry de Théo	W1652a
Acronym		LEG	SIG	EM	ESC	FOUZ	OT	W1652
Elevation (m)		1680	2000	1670	1630	1720	1680	1660
Radius (m)		58	66	36	40	13	31	6
Type		Lake	Lake	Bog	Bog	Bog	Bog	Bog
LOVE estimates (% DWPA; Plancher et al., 2022)								
Trees	<i>Abies</i>	2.54	0.91	-	0.20	0.22	0.02	0.03
	<i>Betula</i>	1.65	-	2.20	7.47	2.15	0.79	2.29
	<i>Corylus</i>	4.35	6.36	4.36	3.89	5.03	2.97	1.91
	<i>Fagus</i>	14.32	-	0.14	10.31	1.57	0.95	1.73
	<i>Fraxinus</i>	0.08	-	-	2.90	1.19	2.25	-
	<i>Picea</i>	0.71	0.02	-	0.03	0.03	0.15	0.07
	<i>Pinus</i>	14.49	2.80	3.74	6.22	9.58	3.22	1.91
	<i>Quercus</i>	2.36	-	0.63	5.14	2.74	1.69	1.35
	<i>Salix</i>	0.04	0.21	-	0.12	0.02	0.36	-
	<i>Tilia</i>	0.61	0.71	0.30	0.29	-	-	-
Shrubs	<i>Calluna vulgaris</i>	4.78	-	-	45.92	10.50	-	41.42
	Ericaceae	49.45	51.28	0.29	6.15	41.07	-	49.29
	<i>Juniperus</i>	0.79	0.20	0.05	-	-	0.14	-
Grasses	Comp. SF Cichorioideae	2.37	11.00	3.29	-	0.16	5.20	-
	Cyperaceae	-	1.96	54.02	-	-	23.77	-
	<i>Plantago lanceolata</i>	1.46	1.31	0.95	-	0.47	4.71	-
	Poaceae	-	23.25	24.63	11.36	23.57	50.57	-
	<i>Potentilla</i> -type	-	-	5.37	-	1.69	3.22	-

As the study sites are close to each other (between 352m and 1728m), the RSAP of each site overlaps with at least one (SIG with ESC) and up to four sites (EM with OT, FOUZ, W1652 and LEG). By showing large inter-site variations despite this proximity, these LOVE estimates represent a strong potential for spatializing pollen-based vegetation reconstructions (Plancher et al., 2022). According to LOVE estimates at TW1995, the vegetation cover within 1 km radii is dominated by Ericaceae around SIG, LEG and FOUZ and W1652, by *Calluna vulgaris* around ESC, by Cyperaceae around EM, and by Poaceae around OT (Table 5). Tree taxa represent between 9% (W1652) and 41% (LEG) of the local vegetation, shrubs between 0.1% (OT) and 91% (W1652) and grass taxa between 0% (LEG) and 88% (EM).

IV.2.2.2.2. Cartographic and botanical data

A digital elevation model and two recent land-cover maps (1993 and 2008, (Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016) were used in this paper. The digital elevation model was used to estimate auxiliary environmental variables. These auxiliary variables were integrated in the models to take into account the effects of the environmental variability of the Bassiès landscape on its vegetation distribution (see section IV.2.3.2.2). The 1993 and 2008 land-cover maps are based on true color (RGB) and false color (near infrared) aerial images, classified using a geographic object-based image analysis combining visual interpretation and automatic classification (Houet, Ribière, et al., 2012; Sheeren et al., 2012).

These maps were resampled into a 20m resolution raster grid by averaging the digital elevation model values and by assigning the dominant land-cover type with the largest cover area to each pixel (Fig.9). Preliminary tests showed that a 20m resolution is a reasonable compromise, as it enables even rare land-cover types to be integrated while having a reasonable computing time. BACKLAND is based on a simplified version of the land-cover type nomenclature, excluding from analysis and calculations both non-pollen producing areas (i.e. mineral surfaces, roads, buildings and water surfaces) and peatbogs which are assumed to be constant (PB, Fig.9).

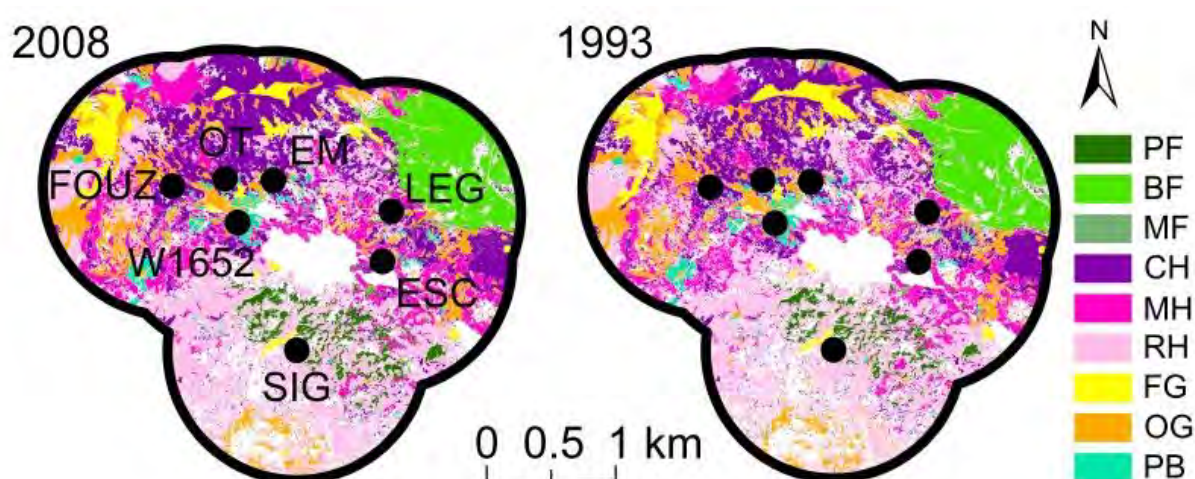


Figure 9 : Land-cover maps used for backward spatiotemporal autocorrelation of taxa distributions (2008) and for models learning (1993). Adapted from Houet et al. (2012). White areas: non-vegetated areas (water, mineral). PF: Pine Forest; BF: Broadleaved Forest; MF: Mixed forest; CH: *Calluna* heathland; MH: Mixed Heathland; RH: *Rhododendron* Heathland; FG: *Festuca* Grassland; OG: Other Grasslands; PB: Peatbogs.

Eight land-cover types were used, comprising three tree forest types (Pine Forest, PF; Broadleaved forest, BF; Mixed forest, MF), three heathland types (*Rhododendron* heathland, RH; *Calluna* heathland, CH; Mixed Heathland, MH), and two grassland types (*Festuca* grassland, FG; Other grasslands, OG). The proportions of each type vary slightly between 1993 and 2008. RH (27.0-28.2% of the vegetated surfaces of the study area in 1993-2008), MH (15.7-15.6%) and CH (24.8-25.2%) are distributed respectively over the southern, central and northern parts of the study area, forming the main matrix of vegetation in which other land-cover types are immersed. Types FG (4.1-3.5%) and OG (13.0-11.3%) are concentrated mainly on the slopes to the western part of the study area. PF (3.3-4.2%) forms small scattered stands on the steep northern slopes separating SIG from the other sites. The type BF (9.5%) is essentially characterized by a homogeneous unit northwest of LEG, in the slope leading to the

adjacent valley, while MF (0.30-0.34%) forms a few small patches in the north-north east of the study area.

The vegetation composition of these land-cover types is based on modern botanical surveys including 125 plots described by 116 vascular plants (Mazier et al., 2022). Plant taxa were grouped according to the 18 pollen morphological types for which Plancher et al. (2022) computed past LOVE estimates. The vegetation data (percentage cover from field survey) were recalculated on the sum of the 18 selected taxa (Table 6). Land-cover types are characterised by seven to 15 of these 18 taxa. Grasslands and heathlands are mainly composed of ubiquitous taxa, present in at least six land-cover types. PF and heathlands are the only types containing *Pinus*, which represents less than 2% in heathlands against 32.4% in PF. BF and MF are the only types containing beech (*Fagus*), representing 49.5 and 55% of the vegetation cover respectively, while BF is composed of more than 20% of taxa present exclusively in this type (*Corylus*, *Fraxinus*, *Picea*, *Quercus* and *Tilia*). The percentage cover of plant taxa for each land-cover type is assumed to be constant over time.

Table 6: Land-cover type botanical composition based on the 18 LOVE taxa (from botanical surveys, Mazier et al., 2022)

Pollen taxa	PF	BF	MF	CH	MH	RH	FG	OG
Trees								
<i>Abies</i>		4.70	22.24		1.28E-03			
<i>Betula</i>	3.22E-03	4.31	1.19	0.01				
<i>Corylus</i>		12.38						
<i>Fagus</i>		49.51	55.04					
<i>Fraxinus</i>		4.48						
<i>Picea</i>		0.22						
<i>Pinus</i>	32.39			0.18	1.97	3.45E-03		
<i>Quercus</i>		0.05						
<i>Salix</i>				8.79E-04				
<i>Tilia</i>		3.27						
Shrubs								
<i>Calluna vulgaris</i>	15.34		2.51E-03	53.33	22.59	10.70	6.06	4.29
Ericaceae	43.90	8.97	16.54	15.99	14.02	72.49	4.95	7.22
<i>Juniperus</i>	6.33	0.02		4.10	0.75	0.84	0.90	
Herbs								
Comp. SF. Cichorioideae	0.03	0.01	0.27	0.62	0.03	0.02	2.28	0.01
Cyperaceae	0.06	1.65	2.68	4.45	42.16	1.98	2.75	26.76
<i>Plantago lanceolata</i>				8.79E-04				1.45E-03
Poaceae	1.93	8.77	2.03	19.14	17.19	12.15	79.68	60.61
<i>Potentilla -t</i>	0.01	1.66		2.18	1.29	1.82	3.37	1.12

IV.2.3. Methods

The BACKLAND method for backward modelling land-cover mosaics required three stages: (1) a preliminary stage (Fig. 10a) generating two intermediate results: taxon distributions based on the 2008 map and taxon distributions based on the LOVE estimates of TW1995. These distributions were used in the second stage to (2) integrate spatiotemporal autocorrelation into the estimated taxon distribution at TW1995, constituting the explanatory variables of the TW1995 land-cover type

distributions with a set of environmental variables (Fig. 10b). Finally, (3) multiple linear models were used to estimate a statistical link between the land-cover type distributions and this set of explanatory variables, ultimately leading to the backward prediction of a land-cover map at TW1995 (Fig. 10c).

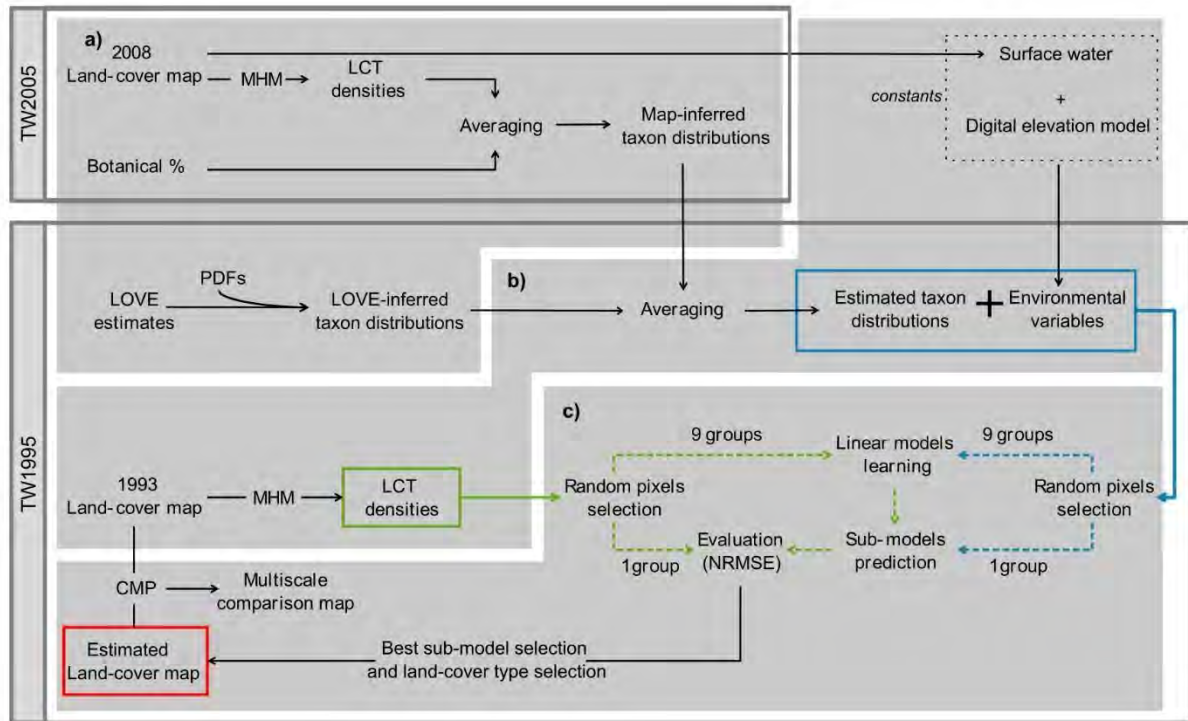


Figure 10 : Backward land-cover reconstruction (BACKLAND), a three-stage approach. a) Preliminary stage for taxon distributions (see section IV.2.3.1.); b) Variables used by the BACKLAND approach (see section IV.2.3.2.); c) BACKLAND modelling (see section IV.2.3.3.). LCT: Land-cover type; Green: explained variables; Blue: explanatory variables; Red: final result; Dotted arrows: learning and cross-validation steps, repeated for each sub-model; Plain arrows: step processed once for each LCT.

IV.2.3.1. Preliminary stage: map-inferred taxon distributions in 2008 and LOVE-inferred taxon distributions at TW1995.

A general characteristic of ecological systems is that their geographical proximity is correlated with their similarity, i.e. they have a positive spatial autocorrelation (Gaucherel, Vezy, et al., 2016; Geography, 2018; Legendre & Fortin, 1989). In the absence of a major disturbance, we can also assume a temporal autocorrelation of the vegetation composition and configuration between two successive time windows. The objective of this stage was to produce two intermediate taxa distribution maps, later used for backward integrating spatiotemporal autocorrelation into the distribution of taxa at TW1995: their recent distribution inferred from the 2008 land-cover map and their past distribution inferred from LOVE estimates at TW1995.

IV.2.3.1.1. Map-inferred taxa distributions in 2008

Recent taxon distributions were obtained from the 2008 land-cover map and the 18 taxa-based botanical compositions of the land-cover types (Fig. 10a), based on the following formula:

$$MID_i = \frac{\sum_{LC=1}^{N_{LC}} D_{LC} * P_{i,LC}}{\sum_{i=1}^I \sum_{LC=1}^{N_{LC}} D_{LC} * P_{i,LC}} \quad (\text{Equation 1})$$

where MID_i represents the Map Inferred taxa Distribution of a taxon i expressed as a proportion of the total vegetation, N_{LC} is the number of land-cover types (eight), $P_{i,LC}$ the botanical proportion of the taxon i in the land-cover type, I the total number of taxa (18), and D_{LC} their multi-scale density. Preliminary analyses showed that the use of quantitative and continuous densities is preferable to the presence/absence of land-cover types for several steps in the processing chain. In this step, the use of multiscale densities was motivated by the need to take into account both the heterogeneity of land-cover types and the fuzziness of their boundaries - due to their permeability to dispersal and colonisation by ubiquitous taxa. We used the Multiscale Heterogeneity Map software (MHM; Gaucherel, 2007; Pavageau et al., 2017) to produce a multi-scale density map for each land-cover type. These maps represent the average proportion of each type in their neighbourhood, on observation scales ranging from 40m to 280m, every 40m, in order to reduce and homogenise possible biases due to scale choices.

IV.2.3.1.2. LOVE-Inferred Taxa distributions at TW-1995

This step corresponds to the translation of point LOVE estimates into LOVE-inferred taxa distribution maps (Fig.10a). First, we assumed that the probability of the presence of a taxon i around each pollen site ($P_{presence_i}$) follows a bivariate normal Probability Density Function (PDF, K hl et al., 2002). This choice was consistent with the working hypotheses of the LRA algorithms, considering that the atmospheric dispersion of pollen follows a Gaussian distribution (Prentice, 1985; Sugita, 1993, 1994, 2007b). Moreover, it had the advantage of requiring few parameters to be estimated, allowing a simple estimation of probability densities:

$$P_{presence_i} \sim PDF, \text{ with } PDF = N(\mu, \Sigma) \quad (\text{Equation 2})$$

where $\mu = [\mu_x, \mu_y]$ and μ_x and μ_y correspond to the longitude and latitude of the site respectively, and where $\Sigma = \begin{pmatrix} \sigma_x & \rho_{xy} \\ \rho_{yx} & \sigma_y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sigma & 0 \\ 0 & \sigma \end{pmatrix}$ the variance-covariance matrix, assuming directional independence and considering a reasonable isotropic bivariate normal distribution. The standard deviation σ of the PDF around μ_x and μ_y is linked with the 1km radius of the Relevant Source Area of Pollen (RSAP; Sugita, 1994), assumed to be constant over time (Plancher et al., 2022). As the LRA algorithm does not provide a measure of uncertainty for RSAP (Sugita, 2007b), it was assumed that each taxon is present within RSAP with a 99.9% probability. Then,

$$P(\mu_* - RSAP < Presence_i < \mu_* + RSAP) = 0.999 \quad (\text{Equation 3})$$

where $Presence_i$ is the geographic coordinate of a pixel where taxon i presence probability is estimated. Here, μ_* represents μ_x or μ_y , as equation 3 is valid in both directions of space. According to the tables of quantiles of the normal distribution,

$$P(\mu_* - 3.09 * \sigma < Presence_i < \mu_* + 3.09 * \sigma) = 0.999, \text{ and then } \sigma = RSAP/3.09 \quad (\text{Equation 4})$$

LOVE estimates represent the composition of vegetation as reflected by pollen assemblages, incorporating dispersal/deposition biases and thus the fact that more distant emitting plants contribute less to the pollen assemblage than nearby plants (Distance-Weighted Plant Abundance, Sugita, 2007b). It therefore makes sense to combine these LOVE estimates with bivariate Gaussian probability density functions of taxon presence centered on the sampling points. For each taxon, the PDF around each site was therefore weighted by its corresponding LOVE estimate. As the PDFs are continuous and thus overlapping, a taxon LOVE-inferred distribution is the weighted sum of the seven PDFs of each site, obtained as follows:

$$LID_i = \sum_{k=1}^K PDF_k \times LOVE_{i,k} / \sum_{i=1}^I \sum_{k=1}^K PDF_k \times LOVE_{i,k} \quad (\text{Equation 5})$$

where LID_i is the LOVE-inferred distribution of the taxon i , K and I are the total number of sites and taxa included, respectively (i.e. seven and 18 in this case), and PDF_k is the probability density of a taxon's presence around site k . PDFs and LOVE-inferred distribution calculations were coded under the R cran® (R Core Team, 2021).

IV.2.3.2. Variables used by the BACKLAND approach

IV.2.3.2.1. Land-cover distributions at TW1995

The explained variables, representative of the land-cover type distribution at TW1995, were the multiscale densities of each land-cover type on the 1993 map, computed with MHM with the same settings as those used for the map-inferred distributions (see IV.2.3.1.1.). Models based on presence/absence maps of each land-cover type were tested, but using the multiscale density maps improved the goodness of fit of the models (not shown).

IV.2.3.2.2. Explanatory variables

Two types of variables were used in the models to explain the TW1995 land-cover type densities: the estimated taxon distributions at TW1995 and environmental variables. First, the estimated taxon distributions were obtained by averaging the 2008 map-inferred distributions and the TW1995 LOVE-inferred distributions. Estimated distributions at TW1995 thus take into account backward spatiotemporal autocorrelation, yet assuming a similar influence of map-inferred distributions and LOVE-inferred distributions. The residual autocorrelation of the models (Crase et al., 2012) was previously considered but produced too strong a constraint in the models.

Environmental variables were included for calculating the effect of auxiliary explanatory variables on the vegetation distribution. Average values for elevation, exposure, slope and curvature were estimated from the digital elevation model. In order to obtain a North-South gradient, the exposure values were set between 0° (North) and 180° (South). The distance from the centre of each cell to the nearest water point (i.e. stream, lake) was derived from the original 2008 land-cover (Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016).

IV.2.3.3. Backward landscape modelling

Finally the BACKLAND approach for landscape backward prediction involves (see **IV.2.3.3.1.**) learning and applying the models to the set of variables in order to then (see **IV.2.3.3.2.**) backward-model a land-cover map and assess its similarity with the observed data (**Fig.10c**).

IV.2.3.3.1. Land-cover types multiple linear regressions

The relationship between land-cover type densities and explanatory variables (estimated taxon distributions and environmental variables) was explored by ordinary multiple linear regressions, commonly used in statistical analysis of spatial data to predict distribution maps (Guisan & Zimmermann, 2000). One linear regression was built for each land-cover type, assuming that their densities follow a Gaussian distribution and respond linearly to the explanatory variables. Since we considered the composition of a land-cover type to be constant, the model of a given type contains only the estimated distributions of taxa whose presence in this type was attested by the botanical data. The purpose of this supervision was to help the models produce a relevant statistical link. Then, a stepwise regression was applied to each model as a first analysis, in order to select only the estimated distributions and the environmental variables that significantly explained the variance of the studied land-cover type density ($p < 0.05$). The models and stepwise regressions were computed using the "stats" and "MASS" packages (R Core Team, 2021; Ripley et al., 2013).

In order to estimate the prediction errors of the models, a K-fold cross-validation was implemented for the learning of each model (N. D. Bennett et al., 2013; Hastie et al., 2009). For each land-cover type, the response variable (land-cover type density) and the selected explanatory variables were divided into ten random groups (the same for all land-cover type models), each comprising 2,100 pixels. Then, ten different sub-models were run, each time removing a different group of pixels to perform the training on the other nine groups (18,900 pixels) and the prediction of the density of the land-cover type in question on the excluded group. The Normalized Root Mean Square Errors (NRMSE, Shcherbakov et al., 2013) were then used to estimate the prediction error of each land-cover type sub-model and to compare the predictive power of the different models with each other:

$$NRMSE = RMSE / \overline{D_{obs}} = \sqrt{\frac{\sum (D_{obs} - D_{pred})^2}{N}} / \overline{D_{obs}} \quad (\text{Equation 6})$$

with D_{obs} the observed density of a land-cover type in a pixel, D_{pred} the density predicted by the corresponding sub-model on this pixel, and N the number of observations (2,100 pixels). We chose to normalise the RMSE to avoid the scale dependency between land-cover type models (Shcherbakov et al., 2013).

IV.2.3.3.2. Estimated land-cover map prediction and evaluation

Finally, the densities of each land-cover type were predicted over the whole study area using the best sub-model, selected on the basis of the minimum NRMSE, pinpointing the model with the best predictive power. Using the sub-model with the best goodness of fit (largest fitted R^2) or the complete models before cross-validation did not significantly change the prediction of the models. At each pixel, the land-cover type corresponding to the highest predicted density value is chosen, ultimately producing pixel-by-pixel the land-cover mosaic of the past landscape. The similarity between the TW1995 predicted map and the observed 1993 map was evaluated using the Comparison Map Profile software (CMP, Gaucherel et al., 2008, 2018), calculating the Cohen's Kappa Index (Cohen, 1960) at the same observation scales as those used by the MHM software to calculate land-cover type densities (see section IV.2.3.1.1.). CMP produces a multi-scale comparison map, thus reducing scaling biases too, where the average Kappa value at each pixel quantifies the average similarity between the two maps in the vicinity of that pixel. An average Kappa higher than 0.6 reflects a strong similarity between observed and estimated datasets (Cohen, 1960; Landis & Koch, 1977). Using the same method, we also evaluated the similarity between the BACKLAND map at TW1995 and the 2008 map integrated into the BACKLAND estimation with the map-inferred taxon distributions. This was done in order to test the influence of the 2008 map on the final TW1995 BACKLAND result. These comparisons finally enabled the overall quality of the proposed method to be assessed. In order to test for a potential bias related to the different spatial configurations of the land-cover types, a Pearson correlation coefficient was calculated between their average patch density on the observed 1993 land-cover map and the average Kappa index between their observed and BACKLAND-estimated distributions.

IV.2.4. Results

IV.2.4.1. Intermediate maps and estimated taxa distributions

The LOVE-inferred distributions showed gradients in vegetation composition (Fig.11b) following the variability of the LOVE estimates between the seven sedimentary sites at TW1995 (Table 5). By integrating the 2008 map-inferred (Fig.11a) and the TW1995 LOVE-inferred distributions with equal weights, the estimated taxa distributions at TW1995 kept the gradients associated with the LOVE-inferred distributions while being constrained by the map-inferred distributions (Fig.11c), thus incorporating the spatiotemporal autocorrelation in a straightforward manner.

According to the estimated distributions, the areas that were the most represented by grass taxa during the TW1995 were the northern and western parts of the study area, concentrating the highest percentages of Cyperaceae and Poaceae, reaching up to 42% and 52% respectively (Fig. 11c). The southern part of the study area was mainly associated with the dominance of Ericaceae, with percentages greater than 50% over most of the studied area, and reaching 61% of the estimated vegetation. Their abundance estimated by the TW1995 LOVE-inferred distributions in the North-East part was largely mitigated by the map-inferred distributions constraint, as the broadleaved forest present at this location on the 2008 land-cover map contains only a small amount of Ericaceae (Table 6). The other two shrub taxa (*Calluna vulgaris* and *Juniperus*), mainly present in the central and northern parts, were more disparately distributed throughout the study area, with a strong predominance of *Calluna vulgaris* (up to 43%) over *Juniperus* (less than 3%). Finally, the eastern part was associated with the dominance of tree taxa, mainly *Fagus* in the northeast, whose percentages reached 32% in places, and *Pinus*, more to the southeast, representing around 15% of the vegetation (Fig. 11c).

IV.2.4.2. Land-cover models

IV.2.4.2.1. Variables selection and cross-validation

The land-cover type densities from the 1993 land-cover map were related to the taxon distributions estimated at TW1995 and the environmental variables using multiple linear models. The stepwise regression did not change the composition of the linear predictors based on the land-cover type botanical composition, with the exception of the exclusion of *Quercus*, and *Tilia* estimated distributions from the broadleaved forest (BF) predictor (Table 7). All environmental variables were also used by the stepwise regression. Slope, elevation and distance to the nearest water point were significant in the linear models for all land-cover types, while only *Rhododendron* Heathland (RH) was not significantly associated with exposure. Terrain curvature was only significantly explanatory for the *Festuca* grassland (FG) distribution (positive influence), while the other environmental variables were significant for all land-cover types, except distance to water for Mixed Heathlands (MH).

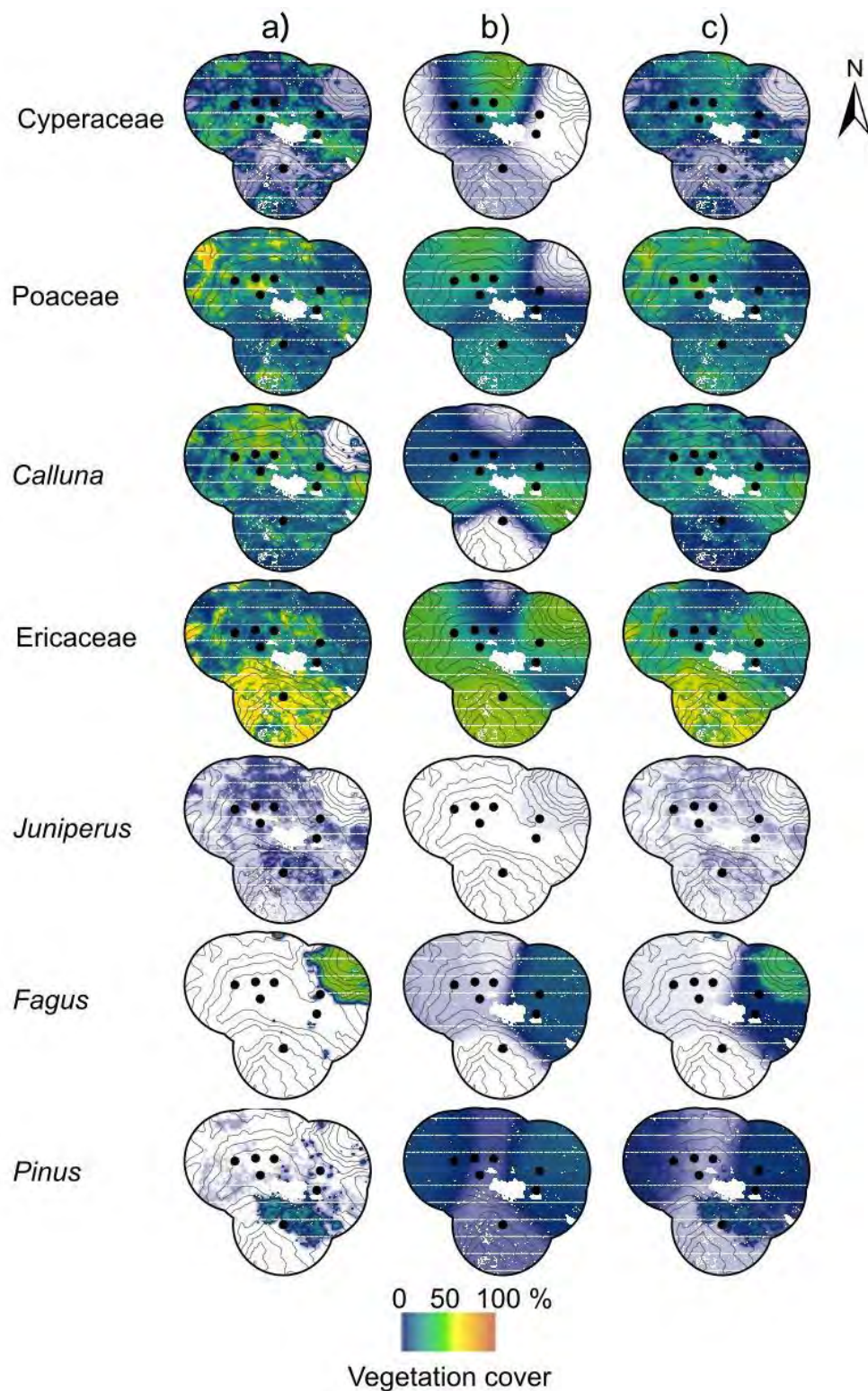


Figure 11 : Taxon distribution maps. a) Map-inferred taxon distributions based on 2008 land-cover map. b) LOVE-inferred taxon distributions based on TW1995 LOVE estimates. c) Estimated taxon distributions obtained by averaging a) and b). Only 7 taxa are shown here.

All linear models performed with K-fold cross-validation were significant ($p < 0.05$). The goodness of fit of each sub-model was not greatly influenced by the random sampling, as adjusted R^2 appear stable across sub-models with small standard deviations (less than 0.002) (Fig. 12a). BF had the highest average fitted R^2 (0.99), followed by mixed forests (MF, 0.91). Pine forest (PF) had an average fitted R^2 of 0.83, and mixed (MH), *Rhododendron* (RH) and *Calluna* heathlands (CH) had fitted R^2 of 0.76, 0.88 and 0.89, respectively. Grasslands showed the lowest fitted R^2 , with averages of 0.43 and 0.63 for FG and other grasslands (OG).

NRMSEs indicate differences in the quality of model predictions (Fig. 12b). The model with the highest predictive power was the BF model. The three heathlands and PF models had intermediate predictive abilities, with the CH model being the best of the three heathlands, followed by RH, MH and PF. The MF and FG models had significantly higher NRMSEs than the others, with higher standard deviations, indicating a higher sensitivity to random sampling.

Table 7 : Multiple linear predictor composition. Only explanatory variables with significant influence on the land-cover type density are shown ($p < 0.05$).

Explanatory variables		Tree-covered coefficients (x10000)			Heathlands coefficients (x10000)			Grasslands coefficients (x10000)	
		PF	BF	MF	CH	MH	RH	FG	OG
(Intercept)		-1833.79		-138.03	2959.93	-3523.91	-4331.16	382.85	
Estimated taxon distributions	Trees								
	<i>Abies</i>		-514.84	322.78		23.68			
	<i>Betula</i>	212.20	-324.29	46.25	-224.61				
	<i>Corylus</i>		17.76						
	<i>Fagus</i>		225.85	-36.29					
	<i>Fraxinus</i>		-104.14						
	<i>Picea</i>		-2635.98						
	<i>Pinus</i>	88.11			-287.80	304.24	202.76		
	<i>Salix</i>				-4176.78				
	Shrubs								
	<i>Calluna vulgaris</i>	-10.19		2.13	-22.43	100.83	95.79	-1.36	-8.48
	Ericaceae	25.43	1.07	0.97	-36.13	11.61	72.27	-11.29	2.41
	<i>Juniperus</i>	498.23	19.86		1571.21	-1643.32	-1414.47	-87.77	
	Herbs								
	Comp. SF Cichorioideae	33.20	-17.84	-11.90	-240.27	283.70	376.16	23.16	-76.77
	Cyperaceae	29.11	1.35	1.92	-30.33	65.33	-14.20	-33.33	28.09
	<i>Plantago lanceolata</i>				239.38				73.38
	Poaceae	24.49	1.50	2.73	-15.73	-19.90	-13.70	22.32	62.52
	<i>Potentilla</i> -type	-90.92	24.37		-392.79	330.99	1077.23	222.61	-609.22
Environmental variables	Slope	1.87	0.47	0.36	1.62	-2.96	4.46	-2.64	2.57
	Exposure	-0.64	0.04	-0.11	0.99	0.36		-0.76	1.21
	Altitude	-0.27	0.08	-0.03	0.51	0.55	-0.12	-0.08	-0.20
	Curve							3.71	
	Distance to water	-0.19	-0.12	-0.02	0.15		-0.12	0.05	0.44

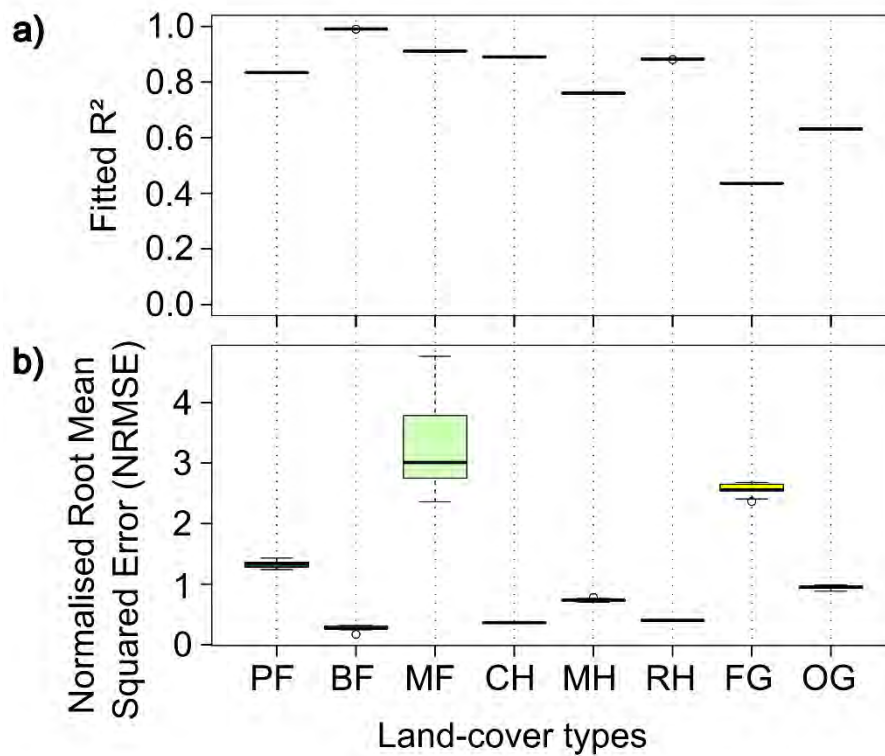


Figure 12 : Estimation of model fit by K-fold cross-validation. a) Sub-models fitted R^2 and b) Sub-models Normalized Root Mean Square Errors (NRMSE).

IV.2.4.2.2. Composition of predictors

The linear predictors of land-cover type densities contained between six (FG) and 12 (BF) estimated taxa distributions, and between three (RH) and five (FG) environmental variables. The linear predictors of the two grassland types were composed of ten common explanatory variables (six estimated distributions and four environmental variables). But only four of these ten common variables had the same sign of coefficient, indicating opposite effects of most variables on grassland type density. The taxa that most influenced the distribution of FG were *Juniperus* and *Potentilla*-type (negatively and positively, respectively). Conversely, the density of OG was the most negatively influenced by the estimated distribution of *Potentilla*-type, and the most positively by that of *Plantago lanceolata*. Both grassland types are denser at lower elevations and away from water, but FG is favoured by a rather flat terrain with a northern exposure, while OG is favoured by slope and southern exposure. FG is the only land-cover type influenced by curvature, with a positive effect indicating a positive influence of a curved terrain favouring rainwater runoff. Regarding the three heathland types, the CH predictor differed from both MH and RH in terms of the influence of the estimated distributions. With seven estimated distributions having the same sign coefficient, MH and RH had the most similar predictors, MH differing only by a positive influence of *Abies* and *Cyperaceae*. The patches of CH and RH are denser on the slopes, whatever the exposure for RH but preferentially South for CH, closer to water points and at

lower altitude for RH and far from water points and at higher altitude for CH. The density of MH is disadvantaged by slope, but is favoured by southern exposures and altitude.

The three tree-covered types were positively influenced by the estimated distributions of Cyperaceae, Ericaceae and Poaceae. *Fagus* estimated distribution was associated with the largest coefficient of BF, while MF was mostly influenced by *Abies*, and PF by *Juniperus*. Regarding the influence of the environmental variables, the densities of the three forest types are favoured by steep slopes and the proximity to water points. PF and MF are denser on northern slopes and altitude has a negative influence on the density of their patches, unlike BF.

IV.2.4.2.3. Predicted land-cover map

The 1993 land-cover map and its BACKLAND estimate for TW1995 were highly similar (Fig.13), with an average multiscale Kappa of 0.65 (>0.6 , Landis & Koch, 1977). However, the mean Kappa is higher between the estimated TW1995 map and the 2008 map (0.71), integrated into the BACKLAND estimate by map-inferred distribution as a representation of spatiotemporal autocorrelation.

The average multiscale similarity differed according to the predicted land-cover type (Fig.13) and was positively correlated with the average multiscale patch density of each type (Fig. 14). The land-cover type associated with the best prediction was Deciduous Forest, which also had the densest patches, while *Festuca* Grassland was the least well predicted type, although Pine and Mixed Forest patches showed lower mean multiscale densities (Fig. 14).

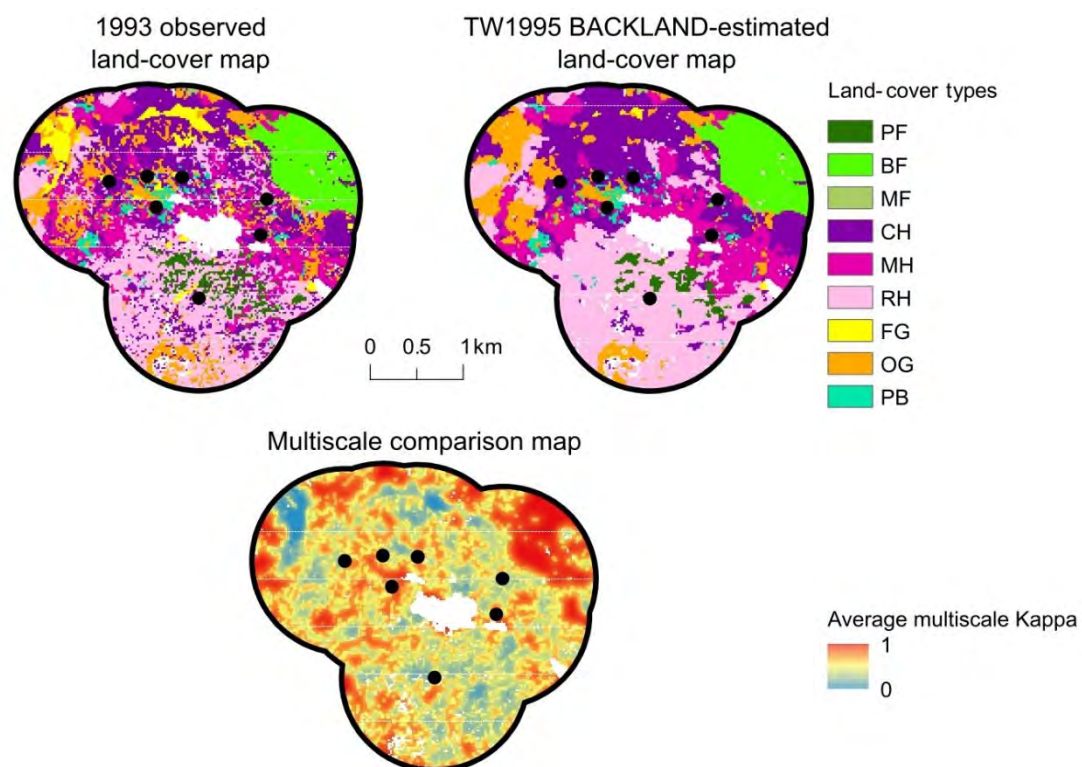


Figure 13 : Observed 1993 and BACKLAND-estimated TW1995 land-cover maps and their corresponding multiscale comparison map.

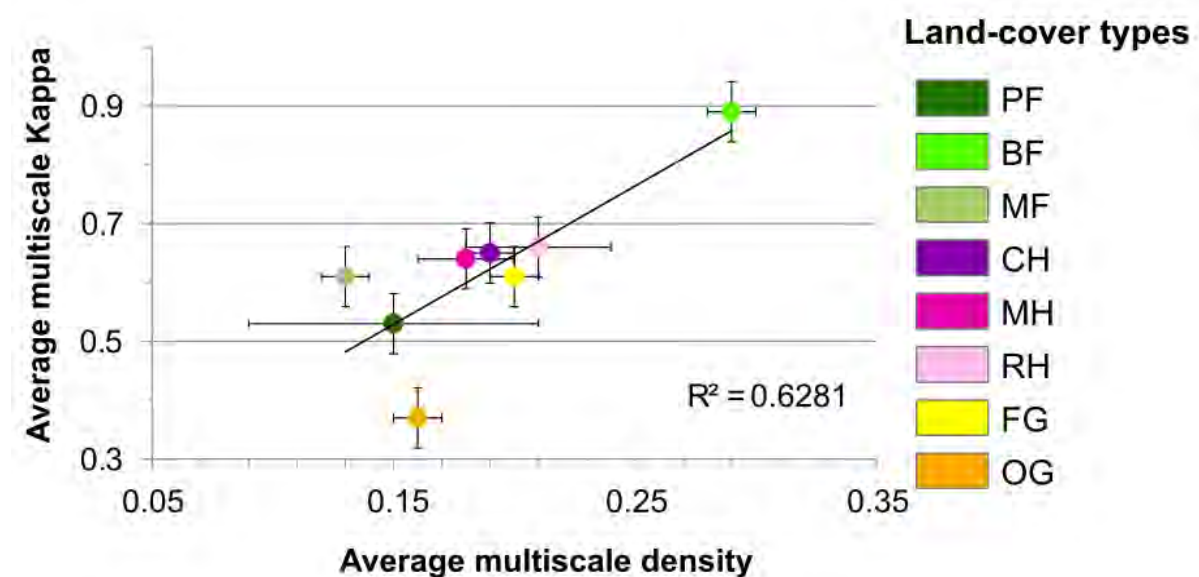


Figure 14 : Correlation between the 1993 teledetected land-cover average densities and their BACKLAND-estimated distribution accuracy. (Average multiscale Kappa between the 1993 (Houet et al., 2012) and the BACKLAND-estimated TW1995 land-cover maps).

IV.2.5. Discussion

In this study, we succeeded in reconstructing a continuous land-cover mosaic by combining LOVE estimates around nearby sedimentary sites and recent cartographic and botanical data. The proposed BACKLAND approach “*BACKward reconstruction of LAND-cover mosaics*” was implemented on a recent time-window (TW1995, 1990-2000) to test its robustness and reliability. In the Bassiès study area, we achieved high levels of accuracy in terms of both land-cover types (eight) and spatial resolution (20m). To our knowledge, this is the first past land-cover map reconstruction derived from pollen data with such a detailed vegetation composition and spatial resolution. BACKLAND integrates one of the most important properties of land cover and land-cover change, i.e. its strong dependence over space and time (i.e., spatial autocorrelation and temporal dependence). For this purpose, the reconstruction requires a three-stage approach (Intermediate taxon distributions, land-cover and explanatory variables estimation, and land-cover backward modelling) detailed in the following section. After a discussion of the advantages and weaknesses of the BACKLAND approach (see IV.2.5.1.), it is compared to other existing pollen-based land-cover reconstruction approaches (see IV.2.5.2.). Finally, we present its potential in the fields of historical ecology, landscape ecology and habitat management (see IV.2.5.3.).

IV.2.5.1. BACKLAND approach

IV.2.5.1.1. Application conditions and required data

The BACKLAND approach relies on past estimates of local vegetation composition estimated by the Landscape Reconstruction Algorithm approach (REVEALS and LOVE, Sugita, 2007a, 2007b). The use of LOVE estimates of vegetation composition is motivated by the characterisation of the spatial extent of the reconstruction using the Relevant Source Areas of Pollen (RSAPs), which is essential for the BACKLAND approach and cannot be identified with raw pollen data, and because they allow a more accurate reconstruction than the latter (S. E. V. Hellman et al., 2008; Marquer et al., 2020a; Mazier et al., 2015; Overballe-Petersen et al., 2013; Plancher et al., 2022; Sugita, Parshall, et al., 2010). However, certain conditions are necessary for the application of the LRA approach (Sugita, 2007b, 2007a), and therefore for the application of BACKLAND. In particular, it is necessary to have the input parameters of the LRA, including pollen fall speeds, estimates of the relative pollen productivity of key taxa and their standard errors. These values exist for a large number of African, Asiatic and European plant taxa (Bunting et al., 2013; Duffin & Bunting, 2008; M.-J. Gaillard et al., 2021; Githumbi et al., 2022; F. Li et al., 2018; Wieczorek & Herzschuh, 2020), although the data are currently mainly provided for central/northern European and Chinese plant taxa (Wieczorek & Herzschuh, 2020). Furthermore, the BACKLAND approach relies on the redundancy of information between LOVE estimates to provide continuous maps of LOVE-inferred taxa distribution. It is therefore necessary to target a study area

comprising sedimentary sites that are sufficiently close to each other so that their RSAPs overlap as much as possible. Therefore areas with a dense network of lakes and peat bogs, such as mountain areas with a bedrock of magmatic rocks or boreal regions (Peiry, 2015), should be particularly suitable if well-preserved sediments and reliable chronologies are available.

In addition, BACKLAND requires a pair of recent and past land-cover maps characterising the land-cover mosaic of the studied landscape with the same land-cover type classification. The past land-cover map must be within the time-window of the LOVE estimates. The spatial resolution and classification of land-cover types achieved by BACKLAND reconstructions depends on their definition on the land-cover maps used for training. Moreover, the more the landscape contains rare or highly fragmented land-cover types, the finer the spatial resolution required to integrate these types into the models, which can generate excessive computation times. In this study, a spatial resolution of 20m was a reasonable compromise between number of land-cover types and computation times. Additional maps may also be needed to extract auxiliary variables depending on the studied landscapes and the environmental constraints influencing their vegetation distribution. A digital elevation model was used here to extract altitude, exposure, slope and curvature variables. The distance to the nearest water point, a significant auxiliary variable for all land-cover types here, was extracted from the recent land-cover map, but other sources providing information on the hydrographic network can be considered.

Finally, botanical data should provide information on the recent floristic composition of the land-cover types. The species reported by these inventories must be converted according to the key pollen taxa modelled by LOVE, which are considered to represent 100% of the vegetation cover. These data are then combined in different steps by several simple methods to produce the backward landscape prediction, detailed in the next section.

IV.2.5.1.2. Originality and assumptions of the BACKLAND approach

In stage A of the approach (Fig. 10a), the recent land-cover map and botanical data are combined into map-inferred taxon distributions (Fig. 11a) with the Multiscale Heterogeneity Map software (MHM, Gaucherel, 2007). MHM density analysis takes into account the heterogeneity and the multiscale distribution of species (X. Chen et al., 2005; Dray et al., 2012; Gaucherel, 2007; Lemly & Cooper, 2011; Viers et al., 2012). In Bassiès, plant taxa are mainly ubiquitous and are found in various proportions in several land-cover types, thus justifying the use of a multiscale tool. By combining botanical data and multiscale density maps, we assume that land-cover densities influence linearly and with equal weight the taxon proportion for the production of map-inferred taxon distributions. In the absence of any contradictory evidence, this seems to be a reasonable assumption. These map-inferred distributions form one of the two categories of intermediate taxon distribution maps and are used in stage B of the BACKLAND approach to retroactively integrate spatiotemporal autocorrelation into the distribution of

taxa estimated at the past time window. The other category of intermediate distribution maps is LOVE-inferred taxon distributions (Fig.11b), which are a main originality of the BACKLAND approach. They are formed by the combination of Probability Density Functions (PDFs, Kühl et al., 2002) with LOVE estimates from nearby sedimentary sites. For this step, we assumed a bivariate Gaussian distribution of taxon occurrence probability around pollen sites, with 99% probability that a taxon is present within the RSAPs. While elevation co-kriging has been advocated for the spatial interpolation of LRA estimates beyond RSAPs (O'Dwyer et al., 2021), these two assumptions in line with the Gaussian dispersion of pollen grains around the study sites (Prentice, 1985) make the method proposed here both more parsimonious and more suitable for LOVE spatialisation when RSAPs overlap. Moreover, this method revealed smooth LOVE compositional gradients, which would have been difficult with kriging as the latter performs poorly when it is necessary to extrapolate estimates beyond the sedimentary sites over the entire study area (not shown). PDFs are already used in palaeoecology at regional to continental scales to infer broad and long-term vegetation changes based on pollen percentage data (Hély & Lézine, 2014; Ledru et al., 2016). Here, they allowed the construction of distribution maps of pollen taxa whose abundance gradients are determined both by variations in their LOVE estimates between each site and by their probability of occurrence within the 9km² study area, taking into account the overlapping RSAPs. Such local gradients would not have been revealed using raw pollen percentages that show less spatial variability than the LOVE estimates (Plancher et al., 2022). The LOVE-inferred distributions are intermediate results that could also be of interest for studies on past plant distributions (Annexe 2).

In stage B (Fig.10b), we used MHM density maps to smooth past (1993) land-cover distributions and make their spatial variability comparable to continuous explanatory variables (Fig. 10b). The land-cover explanatory variables included environmental variables as well as a set of estimated taxa distributions at TW1995, according to the botanical composition of each land-cover type. The choice of auxiliary environmental variables depends on the study area and it could be relevant to integrate others, such as pedological data not available in our area. The TW1995 estimated taxon distributions are the result of averaging TW1995 LOVE-inferred distributions and 2008 Map-inferred distributions to incorporate the land-cover spatiotemporal autocorrelation directly into explanatory variables. This straightforward and exploratory way to integrate spatiotemporal autocorrelation resulted in estimated distributions consistent with 2008 taxon distributions and that revealed TW1995 LOVE-based gradients (Fig. 11c), while using residual autocorrelation (Crane et al., 2012) would drive the results towards the sole landscape autocorrelation, preventing LOVE-based variations from being revealed (not shown). The production of estimated taxon distributions is based on two assumptions. First, due to the integration of map-inferred distributions, it is assumed that the same land-cover types were present during the study period and that their composition remained constant. This imposes a limited temporal

perspective on the application of BACKLAND, since the older the time window targeted, the less reasonable this assumption is. Then, the incorporation of spatiotemporal autocorrelation in the estimated taxon distributions assumes an influence of equal weight between 2008 map-inferred and TW1995 LOVE-inferred distributions through averaging. The relative influence of map-inferred and LOVE-inferred distributions could be estimated based on independent data indicating environmental or societal changes that may have sharply modified vegetation composition and/or patterns, and thus the influence of autocorrelation between two target periods (e.g. proxies related to local fire events or grazing activities). There is currently no way of estimating such weighting factors, so their use would require additional assumptions about the stationarity of taxon distributions over time. Our approach, although involving a strong and arbitrary hypothesis, remains parsimonious. In our case study in particular, the recent land-cover maps used to implement BACKLAND are very similar (Fig. 9), so it is unlikely that the integration of spatial autocorrelation with the 2008 map-inferred distribution would have a strong impact on the BACKLAND estimate of TW1995. It would be interesting to implement the BACKLAND approach on study areas that have recently undergone significant landscape changes, and which are informed by land-cover maps, in order to assess the influence of the integration of map-inferred taxon distributions.

In stage C (Fig.10c), traditional and easy-to-use multiple linear models were employed for the backward modelling of a TW1995 land-cover map. We therefore assumed a linear relationship between land-cover type densities and explanatory variables. Such conditions are not fully met in our datasets, but large sample sizes limit departures from this assumption. Transforming the data or using more complex and non-linear models (e.g. Generalized Additive Models, Hastie & Tibshirani, 1987) did not change the quality of the results (not shown). Untransformed land-cover type densities, as well as linear models less prone to overfitting to the training data than other less straightforward or non-linear models, were therefore preferred, especially since they revealed a good fit to the predictors and an overall high accuracy (Fig. 12). First, the stepwise regression and cross-validation training of the linear models identified statistically significant relationships between all 1993 land-cover density maps and explanatory variables (Table 7). The estimation of negative coefficients associated with some estimated taxon distributions, despite their integration on a botanical basis, is evidence of the taxon distribution heterogeneity, as most taxa are found in all types in varying proportions (Table 7). The significant influence of environmental variables on the distribution of all land-cover types reflects the environmental constraints in the Bassiès vegetation distribution. Nevertheless, the signs of these environmental influences must be interpreted with caution, as statistical relationships can be estimated by the models through interactions with other variables not included in the models. Here, the positive influence of altitude and southern exposure on the Broadleaved Forest (BF) patch density could be due

to the presence of scree (a non-pollen-producing area excluded from analyses) located on the northern slope underlying LEG, thus reducing the density of the forest patch mainly in its lowest part. The variability in prediction accuracy between land-cover types revealed a weakness in modelling the most heterogeneous and rarest ones in the study area (here Mixed Forest, Pine Forest and *Festuca* Grasslands, Fig. 12b, Fig.13, Fig. 14). The greater difference in spatial variability between explanatory variables and rare land-cover type distributions (which have low densities across the whole landscape) made it more difficult to establish a linear relationship between them than for the more abundant types in the study area. We thus expect BACKLAND to have difficulty representing the rarest and most fragmented land-cover types. This difficulty could explain why the TW1995 BACKLAND-estimated map is more similar to the 2008 map than to the 1993 map. Indeed, the main difference between the two remote-sensed maps is the reduction in the patch of *Festuca* grassland to the north of the study area (Fig.9). Since BACKLAND performs poorly in representing this type of land-cover, the map estimated at TW1995 is slightly more similar to the 2008 map.

The ideal landscape on which this approach could be applied would be a land-cover mosaic with high equitability and aggregation indexes, thus avoiding representation biases that disadvantage the sparsest or most fragmented land-cover types. Nevertheless, all things considered, BACKLAND produced a land-cover map representing the eight targeted land-cover types with a strong similarity with the reference map of 1993 (Average Kappa=0.65>0.6, Landis & Koch, 1977), attesting the potential of this approach for the reconstruction of past land-cover mosaics. Such precision in terms of nomenclature and spatial resolution together with simple and parsimonious working assumptions make the BACKLAND method original and fully complementary to previous attempts at pollen-based spatially explicit land-cover reconstructions.

Finally, uncertainties arising from both the datasets used (botanical data, LOVE estimates, maps) and the methods employed (PDFs, linear models) are present at each stage of the learning process and will accumulate when applying BACKLAND on past time-windows. This methodological development should be completed by an uncertainty propagation analysis in order to be able to assess the uncertainty of the estimated land-cover maps.

IV.2.5.2. Comparison with previous pollen-based land-cover maps

Based on LOVE estimates of local vegetation composition, using a combination of simple probabilistic and statistical tools, and relying on reasonable assumptions, the BACKLAND method represents a new way of exploring past land-cover mosaics that is complementary to existing approaches. Other approaches proposed land-cover maps based on pollen data and pollen dispersal and deposition. With the Multiple Scenario Approach (MSA, Bunting et al., 2018; Bunting & Middleton, 2009 ; HUMPOL,

Bunting & Middleton, 2005; Middleton & Bunting, 2004), plausible landscape scenarios are selected on the basis of the best similarities between modelled and empirical pollen data: LOVE data are therefore not used directly for vegetation spatialization, despite their potential to reflect inter-site variations (Overballe-Petersen et al., 2013; Plancher et al., 2022), and map successions do not take account of spatiotemporal autocorrelation in taxon distribution. Due to the multiplicity of plausible scenarios, the analysis of landscape dynamics proposed by the MSA is complex. In BACKLAND, LOVE estimates are used directly in the production of taxon distribution maps. LOVE estimates therefore play a role in both the estimation of land-cover composition and the distribution of land-cover types estimated by the models, thus limiting the assumptions on taxon location, and spatiotemporal autocorrelation ensures plausible continuity in the estimated landscape dynamics. Although LOVE estimates have previously been used to directly produce taxon distribution maps via interpolation techniques (O'Dwyer et al., 2021), BACKLAND has the advantage of basing taxon distributions on Gaussian probability density functions of taxon occurrence consistent with the LRA assumptions (Prentice, 1985; Sugita, 2007b). Compared with the smooth distributions produced by interpolation techniques (O'Dwyer et al., 2021), and because BACKLAND integrates spatiotemporal autocorrelation, taxon distribution maps estimated by BACKLAND are both more spatially heterogeneous (and thus more realistic) and less impacted by potential pollen biases persisting after LRA modelling - which may, for example, be due to changes in the structure of the vegetation close to the sites rather than in the composition (Sugita, Parshall, et al., 2010). The use of multiple linear models results in the production of a single land-cover map, greatly facilitating the interpretability of the results, particularly for future BACKLAND applications for long-term land-cover mosaic successions, which is difficult when multiple scenarios are proposed (Bunting et al., 2018; Caseldine et al., 2008). Finally, using linear models does not constrain the direction of possible transitions between land-cover types from one period to another, unlike the use of Markov Chain models also used for the reconstruction of a spatially explicit landscape within a lake RSAP (Poska et al., 2008).

IV.2.5.3. Implications for environmental sciences

BACKLAND has an interesting potential to reconstruct long-term land-cover mosaic dynamics in anthropogenic contexts, where reverse transitions to natural vegetation succession can occur. Indeed, once BACKLAND has been implemented over a recent period, it is intended to be easily applied retroactively and step-by-step to produce a succession of land-cover maps based on pollen data (as long as the study area meets the conditions outlined in section IV.2.5.1.1.). Retroactive application only requires (1) estimating the new map-inferred taxon distributions from the recent land-cover map and (2) calculating the LOVE-inferred taxon distributions corresponding to the targeted past time period to

(3) obtain their corresponding estimated distributions. Obtaining the new estimated distributions, associated with the explanatory environmental variables, thus appears to be sufficient to predict the land-cover mosaic of the targeted past period. In theory, this process can be repeated step-by-step to produce a temporal atlas of land cover spanning several centuries (Plancher et al., in progress, section V.). By producing a continuous series of maps using the same approach, it offers the possibility to study long-term land-cover composition and configuration changes without the issues of nomenclature changes and resolution degradation.

The BACKLAND approach is a static modeling approach, and the integrated explanatory variables do not include socio-economic, ecological or climatic drivers whose variation can influence the land-cover spatial and temporal variability. However, by integrating and spatialising the LOVE estimates, BACKLAND indirectly integrates the effect of these drivers on vegetation composition and configuration. Future studies would be needed to compare the outputs of this static diachronic approach with those of other types of pattern-based (Houet, Galop, et al., 2012; Houet, Ribière, et al., 2012; Houet, Verburg, et al., 2010) or process-based (Cosme et al., 2022; Gaucherel et al., 2020; Gaucherel & Pommereau, 2019) modeling approaches, in order to evaluate and interpret the convergences and divergences of the modeled trajectories. Such comparisons will allow a better overall understanding of the Bassiès socio-ecosystem dynamics (Gritti et al., 2013; Houet, Verburg, et al., 2010).

Better understanding and managing cultural landscapes, characterizing their ecosystem service dynamics, being able to predict their trajectories following land-use and land-cover changes, and improving their management strategies are research priorities involving a close connection between ecology and palaeoecology (V. Rull, 2014; Seddon et al., 2014). Indeed, the few decades covered by ecological studies are not enough to fully integrate ecological processes (Jeffers et al., 2015). Unlike ecology, paleoecology allows the integration of slow processes, but palaeoecologists must make an effort to ensure that paleoecological data are suited to the needs of ecologists, especially in terms of spatial resolution and extent of reconstructions (Birks, 2019; V. Rull, 2014). Ecological processes evolve over time under the influence of the spatial context in which they operate (Leibold et al., 2004; Ricklefs, 1987), but there are still few approaches that are capable of integrating both the temporal and spatial aspects of ecosystem dynamics over the long term (White et al., 2010). This study represents progress in the conciliation between paleoecology and general ecology. By increasing the temporal extent of landscape change studies as well as their precision in terms of nomenclature and spatial resolution of land-cover reconstructions, BACKLAND will help to improve our understanding of the legacy of land-cover change on biodiversity at several scales (alpha, beta diversities, Duelli, 1997; Rosenzweig, 1995; Tschardt et al., 2012; Wiens, 2009; Woodbridge et al., 2020; P. Zimmermann et al., 2010), to assess

the responses and feedbacks of vegetation to global change (B. L. Turner et al., 2007; Turner II, 1994), and to refine studies on species autecology (Abraham et al., 2023).

IV.2.6. Conclusion

Maps of past land-cover mosaic provide essential information related to the ecological state of land areas and how they have been modified by humans. Hence, accurate information related to past land cover is essential both for managing natural resources and for understanding society's ecological, biophysical, and resource management footprint. In this paper we describe a new approach based on LOVE estimates of neighbouring sites with overlapping RSAPs, cartographic and botanical data, and parsimonious statistical tools, to backward estimate land-cover maps with a 20 m spatial resolution. The approach has been tested on a well-documented area in terms of available pollen and cartographic data. Its accuracy was assessed on a recent time window, revealing a high similarity between the observed and estimated maps. It makes BACKLAND a promising approach to provide fine-grained reconstruction of heterogeneous land-cover mosaics. By integrating spatiotemporal autocorrelation in estimated taxon distributions, BACKLAND is suitable for exploring long-term land-cover dynamics. Moving forward, we will apply the method to fossil pollen data from consecutive time windows over the last 200 years in the Bassiès area.

Acknowledgements

This paper forms part of C. Plancher's doctoral thesis cosupervised by F. Mazier and D. Galop and funded by the University Toulouse 2 Jean Jaures. The data were funded and provided by the ANR JCJC TRAM (ANR-15-CE01-0008) (Trace metal legacy on mountains aquatic ecogeochemistry) and ANR-10-JCJC-1804 MODE-RESPYR (Modelling Past and future land cover changes in the Pyrenees) projects coordinated respectively by G. Le Roux and T. Houet, the PEPS CNRS BIOPAST and POPEYE projects coordinated respectively by D. Galop and F. Mazier. This work was carried out within the framework of the Observatoire Homme-Milieu Pyrénées Haut Vicdessos (headed by D. Galop) and (co)funded by the ANR under the LabEx DRIHM ANR-11-LABX0010 as part of the DYVAH, GEOSPAT and PASTSERV projects. Special thanks are due to Elizabeth Rowley-Jolivet for proofreading the article. The manuscript was improved thanks to the helpful comments and suggestions from the two referees.

V. La dynamique paysagère de Bassiès aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles et ses relations avec les activités pastorales

V.1. Introduction

S'il est reconnu que les paysages montagnards européens connaissent un enrichissement favorisé par l'abandon pastoral du XX^{ème} siècle, la compréhension des processus à l'origine de ces changements paysagers et de leurs conséquences environnementales induisent reste lacunaire (voir section II.1.2.). Les approches étudiant les dynamiques paysagères avec une perspective à long-terme, une résolution spatiale et une caractérisation de leur composition fines sont préconisées pour améliorer cette compréhension et répondre aux besoins de différentes communautés scientifiques (J. A. Dearing, 2013; Houet, Ribière, et al., 2012; Pakeman et al., 2019), mais des limites méthodologiques empêchent ce type de reconstructions (voir section II.2.).

C'est notamment le cas du cirque glaciaire de Bassiès, espace pastoral historique du Haut-Vicdessos (Auzat), où la dynamique d'enrichissement est reconnue (Galop et al., 2011; Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016) mais où le manque de reconstructions locales et spatialement explicites empêchent de comprendre en détail comment l'abandon du pastoralisme a influencé ses caractéristiques paysagères sur le long-terme et les trajectoires ayant conduit à son hétérogénéité actuelle (voir section II.1.3.).

En effet, une étude a déjà montré une corrélation entre la taille des cheptels ovins de la commune d'Auzat et la composition de la végétation autour de la tourbière d'Orry de Théo à Bassiès, estimée à partir de données polliniques fossiles (Galop et al., 2011), mais est insuffisante pour comprendre la dynamique de ce paysage hétérogène. En effet, la dynamique de végétation enregistrée par ces données polliniques ne permet pas d'accéder aux caractéristiques spatiales du paysage. Aussi, les éleveurs de la commune sont répartis sur différentes estives, et les éleveurs utilisant la même estive se la partagent selon différents secteurs, donc lier les données pastorales communales à la variabilité spatiotemporelle d'un paysage d'estive semble problématique, bien que ce soit l'échelle la plus souvent disponible pour les archives pastorales (Chauchard et al., 2007; Matson et al., 1997; Tasser et al., 2007). Il est donc nécessaire d'accéder à une plus grande précision spatiale à la fois de sa dynamique paysagère passée et des données pastorales historiques pour comprendre la dynamique de ce paysage hétérogène.

L'approche innovante BACKLAND développée pendant cette thèse pour produire de reconstructions rétrospectives des paysages (**section IV.2.**, Plancher et al., in press). Elle combine la perspective à long-terme offerte par les données polliniques fossile modélisées par l'algorithme de reconstruction des

paysages (LRA, Sugita, 2007a, 2007b) avec la précision des cartes d'occupation du sol issue de télédétection, et tient compte de l'autocorrélation spatiale dans la distribution de la végétation entre période successives. Cette approche a été développée et testée avec succès sur la zone d'estive de la vallée de Bassiès, en mobilisant des données polliniques, cartographiques et botaniques récentes, répondant à l'objectif méthodologique de cette thèse. Pour répondre à l'objectif d'apporter une contribution scientifique à la compréhension des dynamiques paysagères montagnardes, l'application de BACKLAND pour produire une succession de cartes d'occupation du sol retraçant la dynamique paysagère de Bassiès aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles est présenté ici. Pour cela, les estimations LRA retraçant les dynamiques d'occupation du sol locales autour des sites sédimentaires de Bassiès depuis 1800 avec des fenêtres temporelles de 20-10 ans (section IV.1., Plancher et al., 2022) sont mobilisées.

Grâce à cette reconstruction, nous souhaitons explorer la dynamique spatiotemporelle du paysage de Bassiès, évaluer ses changements de composition, mais aussi de configuration, en particulier l'évolution de son hétérogénéité paysagère au cours de ces deux siècles marqués par l'abandon du pastoralisme. Quelles sont les dynamiques spatiotemporelles du processus d'enfrichement à Bassiès ? Est-il associé à une diminution de l'hétérogénéité paysagère (homogénéisation), à l'instar d'autres paysages montagnards concernés par l'abandon du pâturage extensif (Carmel & Kadmon, 1999; Egarter Vigl et al., 2017; MacDonald et al., 2000; Mottet et al., 2006), ou bien ce processus d'homogénéisation est-il limité, comme cela peut être le cas lorsqu'une forte hétérogénéité environnementale contraint la distribution de la végétation (Bricca et al., 2022)? Pour répondre à ces questionnement dans la perspective d'une approche holistique de la dynamique paysagère, des outils d'analyses multiéchelles sont utilisés pour évaluer les caractéristiques paysagères (Multiscale Heterogeneity Map, Gaucherel, 2007) et de leurs changements (Comparison Map Profile, Gaucherel et al., 2008) de façon spatialement explicite et sur le long-terme.

De plus, grâce à de nombreuses archives et à des entretiens réalisés auprès d'éleveurs d'Auzat (D. Galop, non publié), un jeu de données retraçant l'historique de la charge pastorale des différents secteurs de pâturage de Bassiès au XX^{ème} siècle a été mis à disposition pour les analyses de ce travail de thèse. La dynamique d'occupation du sol reconstruite par BACKLAND sur le XX^{ème} siècle peut donc être analysée en relation avec la dynamique pastorale de ce paysage avec une précision jusqu'alors inatteignable avec les approches préexistantes, offrant la possibilité d'explorer plusieurs questionnements scientifiques encore peu documentés : La variabilité spatiale (d'un secteur à l'autre) ou temporelle de la charge pastorale est-elle associée à différentes trajectoires d'occupation du sol au sein du paysage ? La charge pastorale est-elle liée à l'hétérogénéité du paysage ? avec quelle rapidité et intensité le paysage de Bassiès a-t-il répondu à l'abandon pastoral ? Des calculs de corrélations entre

l'historique des charges pastorales et les dynamiques de composition et de configuration du paysage au cours du XX^{ème} siècle sont utilisés dans l'objectif de répondre à ces interrogations.

L'enfrichement suite à l'abandon pastoral étant un processus déjà mis en évidence dans les Pyrénées (Améztegui et al., 2010; Batllori & Gutiérrez, 2008; Chauchard et al., 2007; Gartzia et al., 2016; Kuemmerle et al., 2016; Métailié et al., 2021; Roura-Pascual et al., 2005) et à Bassiès (Galop et al., 2011; Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016), le pâturage extensif traditionnel étant souvent perçu comme entretenant l'hétérogénéité des paysages pastoraux et son abandon comme vecteur d'homogénéisation, la dynamique de la mosaïque paysagère reconstruite au XX^{ème} siècle devrait montrer une corrélation positive entre les charges pastorales, les proportions de pelouse et l'hétérogénéité spatiale de chaque secteur.

V.2. Matériel

V.2.1. Zone d'étude

V.2.1.1. *Caractéristiques abiotiques et composition de la végétation actuelle*

Le cirque glaciaire de Bassiès est situé dans la zone axiale hercynienne des Pyrénées, dans la commune d'Auzat (Haut-Videssos, Ariège). Son socle granitique est ponctué de replats et de dépressions, vestiges de la dernière période glaciaire. Cette topographie a favorisé l'apparition postglaciaire de petits lacs et de tourbières. Au sein de Bassiès, la zone ciblée par cette étude est délimitée par une zone d'environ 9km² délimitée par l'ensemble des zones sources des données polliniques (Relevant Source Area of Pollen, RSAP, Sugita, 2007b) déterminées par Plancher et al. (2022) autour des 7 sites sédimentaires utilisés pour les analyses polliniques (section IV.1.3.1.).

La topographie complexe de cette zone située entre 1060m à 2400m, comprise entre les étages montagnard et subalpin, est caractérisée par des variations d'altitude, d'exposition, de pente et de sols qui influencent une distribution hétérogène de la végétation. Sur la zone d'étude, au-dessus de la limite actuelle de la forêt qui se situe actuellement sur à environ 1600 m, les landes dominent. Elles sont ponctuées par des patches de pelouses de tailles variables principalement répartis sur les pentes. Les landes sont dominées par la callune (*Calluna vulgaris*) ou le rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*), en association avec *Vaccinium myrtillus*, *Nardus stricta* et *Scirpus cespitosum* principalement. Les pelouses sont dominées par le gispet (*Festuca eskia*), une endémique pyrénéenne caractérisée par une faible qualité fourragère (Komac et al., 2014), et le nard (*Nardus stricta*) préférant les pelouses plus humides et plus productives (Komac et al., 2014 ; Saule, 2018). Les forêts sont concentrées sur les versants nord, les forêts de hêtres (*Fagus sylvatica*) et les peuplements de pins à crochets (*Pinus uncinata*) avec des sous-étages de *R. ferrugineum* et *V. myrtillus*, sont respectivement situés en dessous et au-dessus de 1600m.

Note : Cette description succincte de la composition de la végétation est basée sur des inventaires de terrain visant à caractériser la composition floristique des types d'occupation du sol issus de la classification des cartes de 1993 et 2008 (Houet, Ribière, et al., 2012; Vacqu   et al., 2016), mobilis  es    plusieurs reprise dans ce travail de th  se. Une premi  re s  rie d'inventaires avait   t   r  alis  e en 2015, ciblant les diff  rents types de pelouses et landes de Bassi  s (Haunold, 2015). J'ai pu compl  ter ces donn  es au cours de ma th  se en r  alisant les inventaires floristiques des for  ts feuillues, mixtes et des peuplements de pins    crochets en 2020, totalisant 26 placettes d'inventaires, puis en participant aux inventaires floristiques des tourbi  res en 2022 (c'est derniers ne sont pas mobilis  s dans le contexte de la th  se). L'ensemble de ces donn  es floristiques et leurs m  tadonn  es sont disponibles en libre acc  s (Mazier et al., 2022). Ces donn  es floristiques sont celles mobilis  es dans les sections pr  c  dentes, mais n'ont pas   t   pr  sent  es du fait des exigences de synth  se demand  es pour la publication des articles correspondant (section IV.1., Plancher et al., 2022 et section IV.2., Plancher et al., in press).

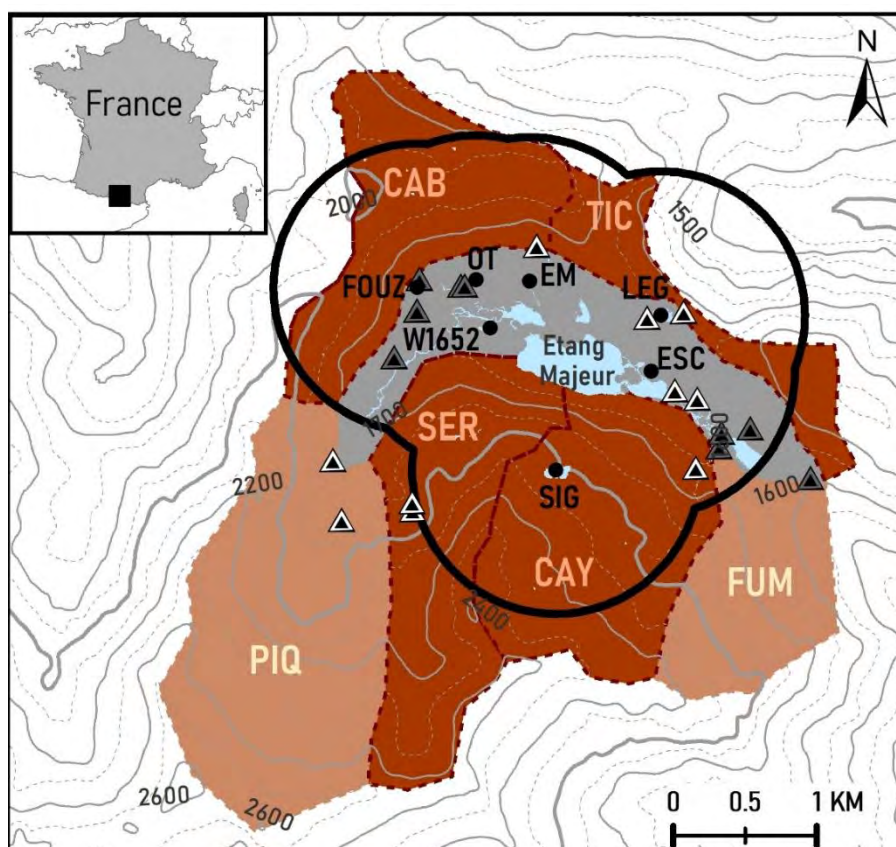


Figure 15 : Zone d'  tude, sites s  dimentaires et d  limitation des parcours pastoraux. CAB : Cabanatous, CAY : Caychal, FUM : Fum, PIQ : Pique Rouge, SER : Serrette, TIC : Tic. Gris : secteur p  tur   par les bovins (BOV). Marron fonc   : secteurs inclus p  tur  s par des ovins, Marron clair : secteurs pastoraux exclus (sous-repr  sent  s dans la zone d'  tude). Points : sites s  dimentaires avec estimations LOVE (d'apr  s Plancher et al., 2022), FOUZ : Fouz  s, OT : Orry de Th  o, EM : Etang Mort, LEG : Legunabens, ESC : Escales, SIG : Sigriou. Triangle clair : orry abandonn   entre 1837-1853, triangle fonc   : orry abandonn   apr  s 1853. Lignes grises : isolignes    100m d'intervalle.

V.2.1.2. Histoire du pastoralisme et influences des activités humaines sur le territoire du Haut-Videssos

A Bassiès, comme dans l'ensemble du haut Videssos et des secteurs voisins, la présence d'un système d'exploitation agro-pastoral est attestée depuis l'âge du Bronze (Galop, 1998; Galop & Jalut, 1994). A partir du XIV^{ème} siècle, les données palynologiques ont montré que l'expansion importante des activités agro-pastorales était synchrone avec une diminution des peuplements forestiers dans le secteur du Videssos, dont l'exploitation s'est également intensifiée avec la récolte de bois accordée aux habitants de plus en plus nombreux et l'intensification des activités métallurgiques (Davassee, 2000; Davassee & Galop, 1990; Galop, 1998). En effet, en raison d'importants gisements métallifères, la vallée du Videssos a également constitué un pôle métallurgique majeur dont les origines remontent à l'Antiquité (Fouédjeu et al., 2022; Galop, 1998). La surexploitation des espaces forestiers a atteint son apogée à partir des XVII^{ème}-XVIII^{ème} siècles, avec la disparition de la plupart des peuplements forestiers du Videssos. Cette phase de surexploitation résulte d'une dynamique régionale et provoque une homogénéisation des paysages de la Haute-Ariège (Davassee & Galop, 1990).

Au début du XIX^{ème} siècle, début de notre période d'étude, la vallée de Bassiès et ses environs proches sont donc entièrement déboisés, malgré les tentatives de restauration des peuplements forestiers rejetées par la population locale qui a besoin d'espaces ouverts pour l'agriculture et le pâturage de ses troupeaux (Davassee, 2000; Davassee & Galop, 1990). Le pastoralisme extensif traditionnel à Bassiès est un système transhumant familial, les troupeaux (principalement ovins et bovins) rejoignant les estives de juin à septembre. Les troupeaux remontant des plaines de la Garonne et de basse Ariège sont guidés vers les estives par les éleveurs ou les bergers où ils se répartissent selon des parcours délimités (Fig. 15)(Taillefer, 1939). Au sein de ces secteurs, les orrys (cabanes en pierres sèches), souvent situés à proximité des points d'eau, constituaient des abris saisonniers pour les bergers, mais servaient également de points de rassemblement pour le soin du bétail, la traite et le parage des jeunes animaux. Le XIX^{ème} siècle marque un tournant dans la dynamique socio-économique du Haut-Videssos, l'industrialisation entraînant l'abandon des activités pastorales et une dépopulation massive des vallées de montagne au profit des plaines : le système transhumant entre en crise, les orrys sont progressivement abandonnés (Fig. 15) et les troupeaux de moins en moins importants (Galop et al., 2011).

Suite à cet abandon et particulièrement au cours du XX^{ème} siècle, les archives paléoenvironnementales, les photographies historiques et les images aériennes ont attesté d'une augmentation des surfaces occupées par les ligneux bas (*Calluna vulgaris*, *Rhododendron ferrugineum*, *Juniperus communis*) et par les forêts (Galop et al., 2013), d'abord dans le fond des vallées puis, plus lentement, sur les versants et à plus haute altitude (Houet, Ribière, et al., 2012). Nous nous attendons donc à montrer une

augmentation des landes et des forêts via la reconstitution paysagère proposée dans cette étude au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles.

V.2.2. Données

V.2.2.1. Composition de la végétation passée estimée par la modélisation des signatures polliniques

L'estimation de la composition passée de la végétation autour des sites sédimentaires est basée sur des Estimations Locales de Végétation (LOVE) obtenues à partir des données polliniques de sept sites sédimentaires de Bassiès (Plancher et al., 2022).

Les estimations locales de la composition de la végétation autour des sites sédimentaires de Bassiès utilisées ici sont les résultats de l'application de l'algorithme de reconstruction des paysages (LRA, Sugita, 2007a, 2007b) sur leurs données polliniques fossiles (section IV.1, Plancher et al., 2022). Il s'agit en particulier des estimations locales du LRA, estimées par la deuxième étape de l'algorithme, LOVE (Local Vegetation Estimates, Sugita, 2007b), caractérisant la composition de la végétation autour des sites au sein des zones sources du pollen (Relevant Source Area of Pollen, RSAP, Sugita, 2007b), estimées correspondre à des rayons de 1km autour des sites (section IV.1.3.1.). Ces estimations intègrent les productions, dispersion et déposition différentielles des grains de pollen entre taxons par un modèle gaussien (Sugita, 1993, 2007b, 2007a), reflétant ainsi le fait que la végétation proche du site contribue davantage à l'assemblage pollinique que la végétation éloignée. Les estimations LOVE sont donc des abondances de plantes pondérées par la distance entre plante émettrice et point de prélèvement du pollen (Distance Weighted Plant Abundance, DWPA, Sugita, 2007b).

Des estimations LOVE produites par Plancher et al. (2022), nous utilisons ici celles couvrant la période de 200 ans entre les années 1800 et 2000 sur 12 fenêtres temporelles (Time Window, TW) de 10 ans à 20 ans (après ou avant 1940 ; Plancher et al., 2022), référées ensuite en fonction de leur date centrale : « TWcentre ». Elles représentent les proportions de 18 taxons précédemment identifiés comme localement dominants (Marquer et al., 2020a; Plancher et al., 2022), dont 10 taxons arborescents (*Abies*, *Betula*, *Corylus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Picea*, *Quercus*, *Tilia*, *Pinus*, *Salix*), 3 taxons arbustifs (*Juniperus*, *Calluna vulgaris*, *Ericaceae*) et 5 taxons herbacés (Comp. SF. Cichorioideae, Cyperaceae, *Plantago lanceolata*, Poaceae, *Potentilla*-type). Selon les sites sédimentaires, les estimations LOVE mobilisées n'ont pas toutes la même portée temporelle et ne renseignent pas toutes les fenêtres temporelles (Fig.5), avec un minimum d'un seul site renseigné pour TW1850 (LEG).

Les estimations LOVE de la fenêtre temporelle 1990-2000 (TW1995, non mobilisée dans cette partie du travail) ont déjà été utilisées avec succès pour mettre en œuvre et tester l'approche BACKLAND (BACKward LAND-cover reconstruction, Plancher et al., in press), destinée à produire des reconstructions rétrospectives des mosaïques d'occupation du sol, sur un ensemble de données subactuelles. Nous nous appuyons sur la variabilité temporelle et inter-sites des estimations LOVE révélées précédemment (Plancher et al., 2022) comme moteur des changements spatiotemporels du paysage passé dans la vallée Bassiès. Pour cela, l'approche BACKLAND a été appliquée ici afin de produire un atlas historique des changements d'occupation du sol au sein de la zone d'étude aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles (méthode détaillée section **V.3.1.**).

V.2.2.2. Historique de la charge pastorale à Bassiès au XX^{ème} siècle

Note : Les données relatives à la charge pastorale de Bassiès ont été acquises par D. Galop, elles ont été mobilisées durant cette thèse, mais elles feront l'objet d'une publication ultérieure par l'auteur, les données brutes ne sont donc pas rendues disponibles avec ce travail de thèse.

L'historique de la charge pastorale des parcours d'estive de Bassiès au cours du XX^{ème} siècle (1905-2003) est basé sur les documents douaniers et forestiers, donnant avec une précision quasi-annuelle la taille des cheptels ovins et bovins. Les informations apportées par ces documents ont été confirmées par deux éleveurs d'Auzat faisant pâturer leurs troupeaux à Bassiès après la seconde guerre mondiale (Jean Lamic et Alfred Denjean (†)) et par l'éleveur l'exploitant actuellement (Benoit Dupui).

Durant la période étudiée, 8 cabanes (orrys) étaient encore utilisées par 6 familles d'Auzat, réparties aux alentours des points d'eau (**Fig.15**). Ces cabanes étant traditionnellement des structures familiales (Chevalier, 1956) souvent identifiées par le nom, prénom ou sobriquet de l'éleveur voire de sa famille. L'identification des éleveurs ayant occupé chaque cabane a donc été possible grâce à la connaissance de la toponymie vernaculaire des 3 éleveurs enquêtés. Connaissant l'identité des éleveurs associés à chaque cabane et leur localisation, l'historique de la charge pastorale de chaque parcours d'estive de la vallée de Bassiès a pu être reconstitué. La délimitation spatiale des parcours a été réalisée à partir de l'enquête orale et d'un travail sur carte topographique avec les trois bergers.

Les bovins et les ovins se répartissent respectivement sur le fond de la vallée et sur les versants. Nous supposons ici arbitrairement une délimitation stricte et imperméable des secteurs de pâturage et la séparation des bovins et des ovins au cours des 200 ans étudiés, bien que le respect de ces limites par

les bergers dépende probablement de la pression pastorale globale sur la zone d'étude et de la quantité de fourrage disponible pour les animaux. En l'absence de données supplémentaires concernant les mouvements de bétail entre secteurs, cette hypothèse est parcimonieuse. Dans notre zone d'étude, 4 secteurs ovins sont considérés pour l'analyse (Cabanatous, Plaine de Tic, Serrette et Caychal). Les autres secteurs ont été exclus en raison de leur faible représentation dans la zone d'étude (<5% de leurs surfaces, secteurs de Fum et de la Pique Rouge) (Fig. 15). La surface des secteurs varie entre 0,93 et 2,29 km² (respectivement Tic et Serrette) et leur représentation moyenne (c'est-à-dire la partie de leur surface incluse dans la zone d'étude) est de 72,5 %, avec un minimum de 47,6 % et un maximum de 91% (respectivement Serrette et secteur bovin). Chacun de ces secteurs présente des caractéristiques topographiques spécifiques. Le secteur bovin, situé au centre de la zone d'étude, présente des valeurs moyennes les plus faibles pour l'altitude et la pente (1672 m et 15°, respectivement, d'après un modèle numérique de terrain) et est aussi le plus humide, incluant la plupart des lacs et des tourbières de la zone d'étude. Les secteurs Cabanatous et Tic, situés au nord de la zone d'étude, sont principalement exposés au sud et présentent des pentes moyennes de l'ordre de 28°. Enfin, les secteurs de Serrette et de Caychal, situés au sud de la zone d'étude, sont principalement exposés au nord et présentent des pentes moyennes de l'ordre de 31° et 26° respectivement.

Les procès-verbaux de marques disponibles à partir de 1940 sous-estiment la taille du cheptel ovien, notamment le ratio adultes/agneaux. La composition détaillée du cheptel ovien fournie par les formulaires douaniers entre 1905 et 1935 a été utilisée afin d'uniformiser les données sur l'ensemble du XXème siècle. Ces derniers indiquent que les agneaux représentaient 32% des ovins en estive, rejoignant les observations de F. Taillefer (Taillefer, 1939). En supposant une constance de ce ratio au cours du XXème siècle, appliquer un coefficient de correction de 1.47 aux chiffres procès-verbaux de marque a permis de rétablir ce ratio sur l'ensemble de la période documentée. Aucune information quantitative ne permet de vérifier la constance du ratio adultes/agneaux mais son maintien dans des proportions équivalentes jusqu'à une date récente a été confirmé par plusieurs éleveurs de la vallée lors d'une enquête orale.

V.2.2.3. Données floristiques et variables environnementales

L'application de l'approche BACKLAND pour la reconstruction rétrospective des mosaïques d'occupation du sol nécessite l'intégration de données floristiques caractérisant la composition de chacun des 8 types d'occupation du sol (OS) modélisés, suivant la nomenclature utilisée par Plancher et al. (2022) (section IV.2.) : 3 types de forêts (peuplements de pins à crochet (Pine Forest, PF), forêt mixte (Mixed Forest, MF) et forêt feuillue (Broadleaved Forest, BF)), 3 types de landes (à callune (Calluna Heathland, CH), mixte (Mixed Heathland, MH), et à rhododendron (Rhododendron Heathland, RH)), et 2 types de pelouse (à gispette, *Festuca eskia* (Festuca Grassland, FG) et autres pelouses (Other

Grasslands, OG)). Ces types d'OS sont ceux présents sur les cartes d'occupation du sol récentes (1993 et 2008) utilisées lors de l'apprentissage de BACKLAND sur les données subactuelles (Houet, Ribière, et al., 2012; Plancher et al., in press; Vacquié et al., 2016). La distribution des tourbières telle qu'elle est représentée sur la carte d'occupation du sol de 2008 est considérée comme constante au cours des 200 dernières années étudiées et n'a donc pas été incluse dans la modélisation. La composition botanique des OS est une issue d'une correspondance entre les 18 taxons polliniques utilisés par LOVE et les plantes inventoriées sur le terrain (Marquer et al., 2020a; Mazier et al., 2022). Ces compositions sont considérées comme constantes au cours du XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, et sont utilisées par BACKLAND pour l'intégration de l'autocorrélation spatiotemporelle rétroactive dans la distribution des taxons (section **IV.2.3.1.1.**, Plancher et al., in press).

Les modèles utilisés par BACKLAND intègrent également des variables environnementales considérées comme constantes dans le temps, permettant de prendre en compte l'influence de l'hétérogénéité géomorphologique et hydrographique de la zone d'étude sur la configuration de la végétation. L'altitude, l'exposition, la courbure et la pente ont été extraites du modèle numérique de terrain (MNT), tandis que la distance au point d'eau le plus proche a été estimée à partir de la carte de l'occupation du sol observée en 2008 (Vacquié et al., 2016).

V.3. Méthodes

V.3.1. Application de BACKLAND pour la reconstruction de la mosaïque paysagère de Bassiès aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles

L'approche BACKLAND, développée et testée sur les sites de Bassiès (section **IV.2.**), a été appliquée dans cette étude sur les 12 fenêtres temporelles (Time Window, TW) documentées par les estimations LOVE entre 1800 et 2000 (Plancher et al., 2022) afin de produire une série de 12 cartes d'occupation du sol retraçant la dynamique paysagère de Bassiès aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles.

L'application de BACKLAND a nécessité (a) le calcul des distributions de chaque taxon basées sur les estimations LOVE (LOVE-Inferred Distributions, LIDs, Plancher et al., in press) pour chacune des 12 TW ciblées (**Fig. 16a**), et (b) le calcul des distributions finalement estimées pour les taxons (Estimated Distributions, EDs) en intégrant rétroactivement l'autocorrélation spatiotemporelle (Legendre, 1993; Reynolds & Madden, 1988). Enfin, (c) les modèles prédictifs de Plancher et al. (in press) (section **IV.2.4.2.2.**) utilisent les EDs et les variables environnementales pour estimer les distributions des types d'occupation du sol et ainsi produire une carte d'occupation du sol à chaque fenêtre temporelle ciblée (**Fig. 16c**). Les opérations (a-c) sont répétées étape par étape pour chaque fenêtre temporelle afin de produire une série de cartes de l'occupation du sol. Nous rappelons ici brièvement les méthodes et

objectifs de chaque étape (a-c), leurs détails méthodologiques étant donnés en section **IV.2.3.** (Plancher et al., in press) :

- (a) Les LIDs (**Fig.16a**) sont basées sur des fonctions de densité de probabilité gaussiennes de présence des taxons autour des points d'inventaires, pondérées par les estimations LOVE de chaque taxon, à chaque TW ciblée. Elles représentent les gradients d'abondance passée de chaque taxon dans la zone d'étude et garantissent que la variabilité spatiotemporelle des estimations LOVE soit reflétée dans la prochaine étape.
- (b) Les EDs (**Fig.16b**) sont calculées en intégrant rétroactivement l'autocorrélation spatiotemporelle dans la distribution des taxons entre TW+x et TW. Pour ce faire, les EDs résultent de la pondération des LIDs de la TW ciblée par les distributions basées sur les cartes d'occupation du sol (**Map-Inferred Distributions, MIDs**, section **II.2.3.1.1.**) précédemment estimées à TW+x.
- (c) Les modèles prédictifs (**Fig.16c**) utilisés sont des modèles linéaires multiples fréquemment utilisés en écologie pour estimer les distributions d'espèces (Guisan and Zimmermann, 2000). Ils ont été mis en place via une approche en validation croisée sur un jeu de données subactuelles (Bennett et al., 2013; Hastie et al., 2009) (section **IV.2.3.3.**). Ils utilisent comme variables explicatives les EDs estimées à chaque TW et les variables environnementales pour aboutir à l'estimation d'une carte d'OS représentative de la mosaïque paysagère de chaque TW. Les détails de cette étape de modélisation et de la composition des prédicteurs linéaires estimés sont présentés en section **IV.2.3.2.** et **IV.2.4.2.2.** respectivement. En raison de la difficulté de l'approche BACKLAND à prédire la distribution des pelouses à gispet (FG)(Plancher et al., in press), leurs distributions estimées par BACKLAND ont ici été regroupées avec celles des autres pelouses (OG), formant ainsi la catégorie « Pelouses » (« Grasslands », Gr).

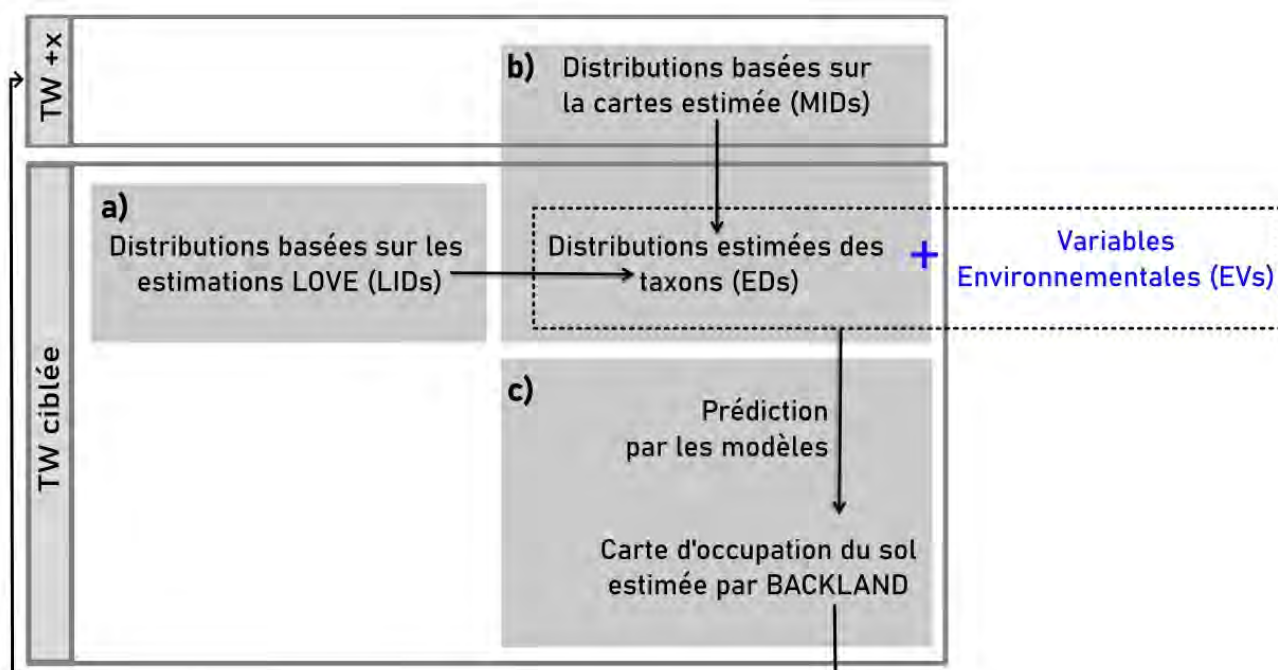


Figure 16: Application de l'approche BACKLAND à des fenêtres temporelles passées (Time Window, TW). Figure adaptée de Plancher et al., (in press). a) Estimation des distributions des taxons basées sur les estimations LOVE issues de Plancher et al. (2022)(section IV.1.) ; b) calcul des distributions estimées ; c) Modélisation rétrospective de la mosaïque paysagère. +x : période séparant la TW ciblée et celle préalablement estimée, plus récente ; Bleu : Variables environnementales constantes dans le temps. La carte d'occupation du sol estimée par BACKLAND à TW peut ensuite être utilisée comme carte TW+x pour reconstruire la carte d'occupation du sol d'une fenêtre temporelle plus ancienne, et ce schéma peut être répété pour une reconstruction rétrospective du paysage pas-à-pas. La terminologie employée mobilise des termes en anglais afin d'être en accord avec l'article présenté en section IV.2.

V.3.2. Analyses des changements d'occupation du sol

Afin de caractériser les changements du paysage au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, les 12 cartes d'occupation du sol estimées par BACKLAND de TW1810 à TW1985, ainsi que celle estimée pour TW1990 via l'étude préalable de Plancher et al. (in press) et la carte d'occupation du sol issue de télédétection de 2008 (Vacquié et al., 2016) ont été analysées sur la base de deux approches complémentaires : (1) une analyse des changements de composition et (2) une analyse des changements de configuration de la mosaïque paysagère.

Les changements de composition ont été évalués au moyen de trois analyses globales et spatiales utilisant l'analyse d'intensité ('OpenLand' package, Exavier & Zeilhofer, 2021):

- le calcul du taux de changement annuel entre chaque fenêtre temporelle, indiquant la surface de la zone d'étude (qui totalise environ 9km²) ayant transité vers d'autres types d'occupation du sol en tenant compte de la durée de chaque TW. Un taux de changement uniforme est également estimé, caractérisant le taux de changement qui aurait été observé si l'ampleur des changements d'une période à l'autre avait été constant sur la période d'étude (Exavier & Zeilhofer, 2021). Les périodes associées à des taux de changement supérieurs à ce taux uniforme sont ensuite considérées comme des périodes de changements intenses, et celles associées à un taux inférieur à des périodes de changements faibles.
- une analyse de transition pour estimer surfaces de chaque type d'OS ayant transité vers chaque autre type d'OS. Cela permet d'explorer les dynamiques temporelles de succession des types d'occupation du sol.
- le calcul de la variation surfacique de chaque OS (perte ou gain) bruts et nets OS sur l'ensemble de la période étudiée. Le gain ou la perte brute correspond au total des surfaces gagnées ou perdues sur la période pour chaque OS, et leur valeur nette résulte de la différence entre gains et pertes bruts, si la différence est positive il s'agit d'un gain net de surface pour l'OS considérée, et inversement. Ce calcul permet de représenter synthétiquement quels types d'occupation du sol ont connu le plus de modifications de leurs surfaces sur la période d'étude.

Pour les analyses de changements de configuration de la mosaïque paysagère de Bassiès, la carte d'occupation du sol de 2008 (Vacquié et al., 2016) a été exclue afin d'éviter les biais dans l'évaluation des métriques paysagères dus aux différences d'hétérogénéité entre cette carte issue de télédétection et les cartes estimées par BACKLAND. Les changements de configuration ont été évalués par des analyses spatialement explicites et multiéchelles à l'aide de deux programmes : Multiscale Heterogeneity Map et Comparison Map Profile (MHM et CMP, Gaucherel, 2007 et Gaucherel et al., 2008). Pour ces analyses multiéchelles, nous avons intégré toutes les étendues spatiales entre 40m et 260m autour de chaque pixel. Le choix de ces étendues est basé sur la capacité de colonisation du pin à crochet (*P. uncinata*), l'espèce ayant la plus grande capacité de colonisation dans notre zone d'étude : la majorité des recrutements des plantules ont lieu à moins de 50m de la plante mère (Camarero et al., 2005), et sont possibles jusqu'à 200m (Dullinger et al., 2004). Les changements de configuration de la mosaïque paysagère ont donc été abordés par :

- L'indice de Kappa (Cohen, 1960) multiéchelle (moyenne de l'indice de Kappa sur toutes étendues d'observation considérées), calculé par CMP, évalue, à chaque pixel, la similarité

moyenne entre deux cartes d'occupation du sol successives. Pour identifier les zones plus ou moins soumises aux changements d'OS dans le temps, la moyenne sur l'ensemble de la période d'étude de l'indice de Kappa multiéchelle et son écart-type ont été cartographiés.

- L'indice de contagion multiéchelle, proxy de l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque paysagère (Gaucherel, 2007; Gaucherel et al., 2007; Riitters et al., 1996; Wu et al., 2000), a été estimé par MHM pour chaque fenêtre temporelle. Ces cartes ont ensuite été normalisées afin d'atténuer l'effet de la perte d'hétérogénéité spécifique à BACKLAND (Plancher et al., in press). Ensuite, la distance multiéchelle, calculée par CMP, évalue la variation entre deux cartes d'hétérogénéité multiéchelle normalisée successives. Pour identifier les zones plus ou moins soumises aux variations de l'hétérogénéité dans le temps, la moyenne sur l'ensemble de la période d'étude de la distance multiéchelle et son écart-type ont été cartographiés.

V.3.3. Relations entre pression pastorale et caractéristiques paysagères

Les données pastorales disponibles pour le XX^{ème} siècle ont été utilisées dans l'objectif d'évaluer la variabilité de la pression de pâturage au sein du paysage de Bassiès et d'identifier de potentielles corrélations avec les changements de composition et de configuration de la mosaïque paysagère estimés. Les charges pastorales ont donc été converties en proxy de la Pression Pastorale (PP) par une transformation en équivalent Unités de Gros Bétail par hectare (UGB/ha), en tenant compte de la surface de chaque secteur et en considérant qu'un bovin équivaut à 10 ovins (ec.europa.eu).

A partir des cartes d'occupation BACKLAND, des cartes d'hétérogénéité multiéchelle normalisées estimées par MHM à partir de ces cartes (voir section précédente) et de la délimitation spatiale des secteurs pastoraux, il a été possible d'affecter à chaque secteur pastoral et pour chaque fenêtre temporelle la proportion de sa surface occupée par les pelouses et une valeur d'hétérogénéité multiéchelle moyenne, permettant de mettre en relation les dynamiques pastorales, la composition et la configuration de la mosaïque paysagère.

Des tests préliminaires ont montré une meilleure adéquation entre les jeux de données en intégrant un décalage temporel de 5 ans entre la pression pastorale et les données issues des cartes d'occupation du sol BACKLAND. La pression pastorale a donc été moyennée sur des fenêtres temporelles décalées, par exemple, les pressions pastorales de 1995-2005 ont été mises en relation avec les reconstructions BACKLAND de TW2005 (2000-2010). Des coefficients de corrélation non-paramétriques de Spearman ont été calculés entre les dynamiques de la pression pastorale, la proportion de pelouses et l'hétérogénéité moyenne multiéchelle normalisée de chaque secteur au cours du XX^{ème} siècle.

V.4. Résultats

V.4.1. Dynamique paysagère de Bassiès aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles

V.4.1.1. Changements de composition de la mosaïque paysagère

L'atlas formé des 12 cartes d'occupation du sol produites ici entre TW1810 et TW1985, la carte d'occupation du sol estimée lors de la mise en place de l'approche BACKLAND (section IV.2.4.2.3., Plancher et al., in press) et la carte d'occupation du sol issue de télédétection de 2008 révèle d'abord une intensité de changement variable au cours du temps (Fig. 17), avec un taux de changement annuel uniforme de 1.25km² sur une surface totale d'environ 9km² (soit environ 14% de la zone d'étude). Au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, il est possible d'identifier quatre phases de changement intenses (au-dessus du taux uniforme : TW1810-TW1850, TW1870-TW1890, TW1945-TW1955 et TW1965-2008) et trois phases de faibles changements (en-dessous du taux uniforme : TW1850-TW1870, TW1890-TW1945 et TW1955-TW1965). Le début de la période d'étude correspond aux changements les plus intenses (de TW1810 à TW1850), avec des taux supérieurs à 2km² de changement de surface annuels (Fig. 17), soit plus de 23% de la surface de la zone d'étude. Les autres phases de changements intenses ont des taux de changements annuels compris entre 1.4km² et 1.9km² (soit entre 15 et 21% de la zone d'étude). L'intensité de changement minimum est celle estimée entre TW1850 (fenêtre temporelle pour laquelle seul le site LEG est renseigné par des estimations LOVE) et TW1870, avec 0.14km², soit moins de 2%. Les autres phases caractérisées par de faibles changements ont des taux annuels compris entre 0.36 et 0.84km² (soit entre 4 et 9% de la zone d'étude).

Ces résultats donnant une indication sur la dynamique de changement de façon aspatiale et permettant d'identifier des phases de changements d'intensités différentes, sont complétés par les analyses de transition réalisées sur les cartes d'occupation du sol estimées par BACKLAND (Fig. 18). Pour ces analyses de transition, nous avons choisi d'exclure la phase de changements minimum estimée précédemment à TW1850-TW1870 du fait du manque de données sur TW1850 et de considérer TW1810-TW1890 comme une seule phase de changements intenses. Sur l'ensemble de la période d'étude, les analyses de transition révèlent principalement (1) une diminution généralisée des surfaces de pelouses, qui représentent presque 3.5km² sur la carte estimée pour TW1810 et à peine plus de 1.2km² sur la carte d'occupation du sol de 2008 (Fig.18b), en faveur de (2) une augmentation des surfaces occupées par les landes, principalement des landes à Rhododendron qui, absentes sur l'estimation de TW1810, progressent d'abord dans les secteurs SER et CAY pour recouvrir presque 3.3km² de la zone d'étude à TW1955-TW1965, puis (3) une légère augmentation surfacique des peuplements de pins.

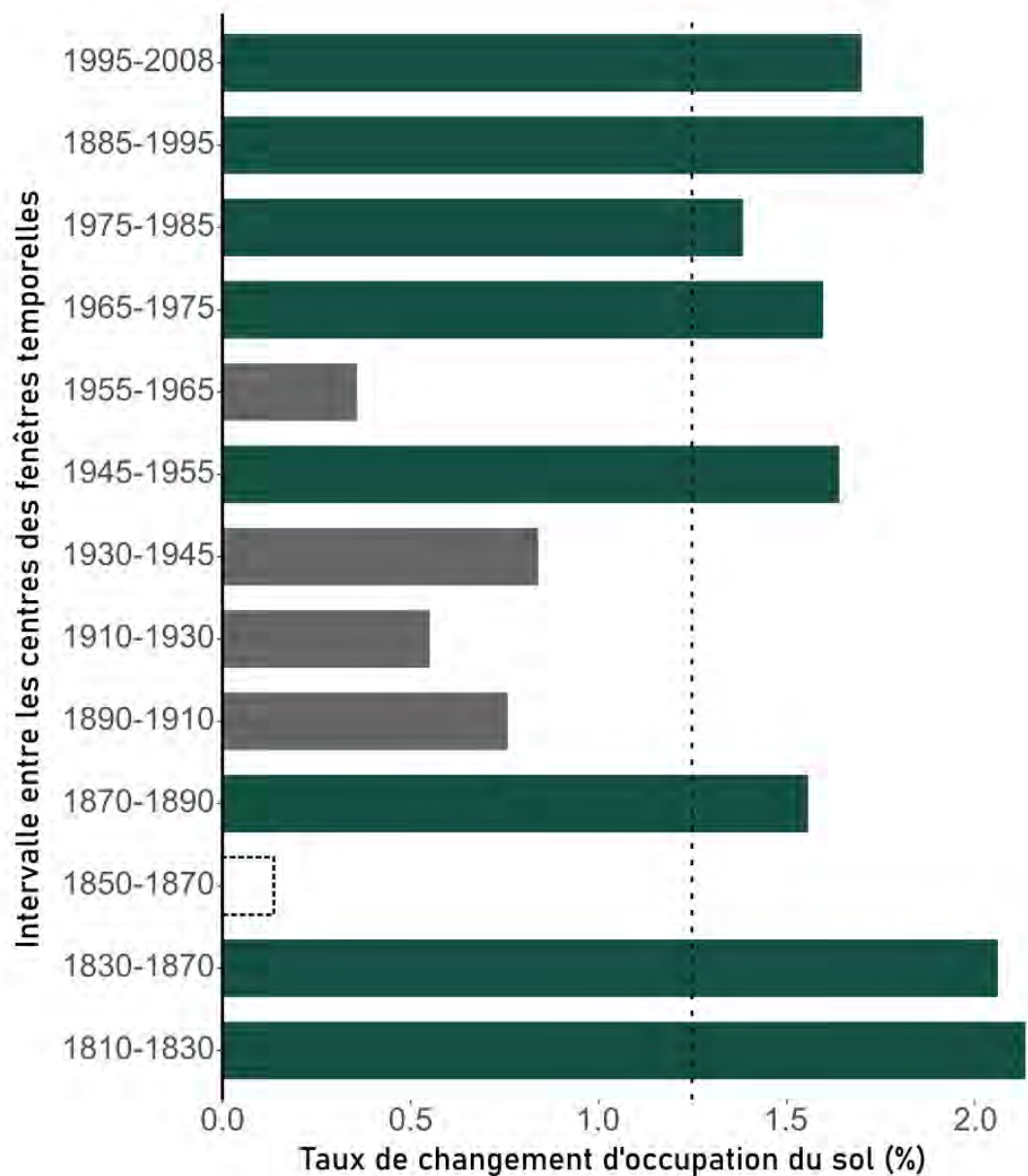
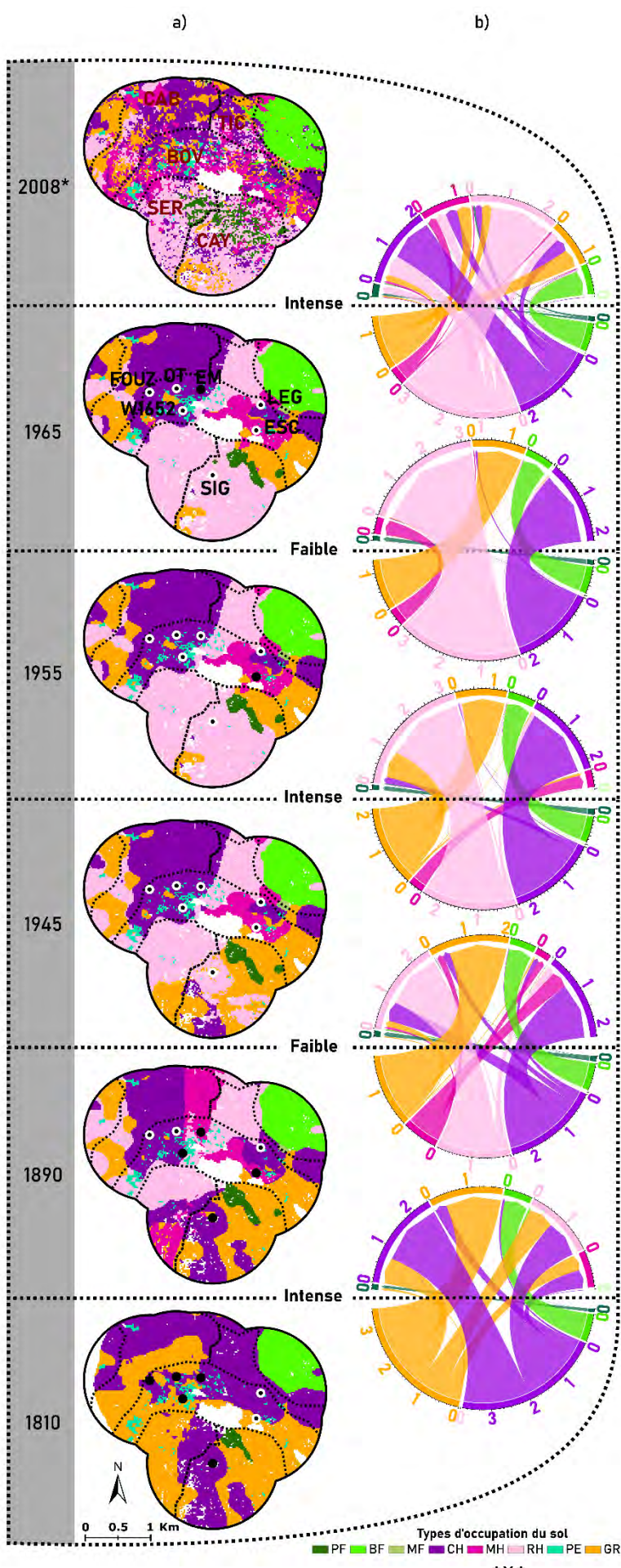


Figure 17 : Taux de changement d'occupation du sol entre les fenêtres temporelles. Ligne pointillée : Taux uniforme ; Barre pointillée : faible nombre de sites sédimentaire renseigné par les estimations LOVE.

Figure 18 : Atlas de la mosaïque paysagère de Bassiès depuis 1800 et changements de composition de l'occupation du sol associés.

a) Cartes d'occupation du sol issue de télédétection récente (*) et estimées par BACKLAND sur les fenêtres temporelles (TW) passées. Lignes pointillée : Délimitation des secteurs pastoraux (CAB : Cabanatus, TIC : Tic, BOV : Bovins, SER : Serrette, CAY : Caychal). Points blancs/noirs : Estimations LOVE disponibles/manquantes sur le site sédimentaire correspondant (FOUZ : Fouzès, OT : Orry de Théo, EM : Etang Mort, LEG : Legunabens, ESC : Escales, SIG : Sigriou, W1652 : W1652, Plancher et al., 2022)

b) Transitions estimées sur les périodes ciblées en fonction de leur intensités de changement (voir Fig.17). Intense/Faible : Taux de changement supérieur/inférieur au taux uniforme (voir Fig. 17). Les parties inférieure/supérieure représentent respectivement la composition de la mosaïque paysagère au début/à la fin des périodes ciblées. Les flèches de couleur indiquent la surface (km²) de chaque type d'occupation du sol concerné par la transition vers les autres types. Les sigles utilisés correspondent aux termes anglophones utilisés dans les publications. PF : forêt de pins ; BF : forêt de feuillus, MF : forêt mixte, CH : lande à callunes, MH : lande mixte, RH : lande à rhododendrons, PE : tourbières, GR : pelouses. Les tourbières, considérées comme constantes dans le temps, sont exclues des analyses.



La première phase de changements intenses entre TW1810-TW1890 est principalement caractérisée par la transition des pelouses (Gr) vers les landes à callune (CH) et les landes à rhododendron (RH), représentant chacune plus de 0.6km², et en moindre mesure vers les landes mixtes (MH) sur environ 0.3km² (Fig. 18b). Les autres transitions concernent le changement de CH vers toutes les autres occupations du sol (sauf vers les peuplements de pins, PF), majoritairement vers RH, dépassant 0.9km (Fig. 18b). La première phase associée à de faibles changements (TW1890-TW1945) est caractérisée par une plus grande diversité de transitions de plus faibles étendues. En termes de surface, les transitions les plus importantes correspondent à des changements entre les différents types de landes, de CH vers RH (environ 0.5 km² ; Fig. 18b) dans le Sud de la zone d'étude (entre les secteurs SER et CAY, Fig. 18a), et de MH vers CH (environ 0.4 km² ; Fig. 18b), dans le secteur CAB (Fig. 18a). Durant cette période, les surfaces de pelouses sont moins impactées, avec de petites transitions vers les landes (toutes <0.2km²). La deuxième phase de changements intenses identifiée (TW1945-TW1955) se traduit par de plus importantes transitions des Gr vers RH (environ 0.7km², Fig.18b), principalement dans les secteurs SER et CAY (Fig.18a). La deuxième de faibles changements (TW1955-TW1965) est caractérisée par de très faibles surfaces de transition, la plus importante étant une transition de CH vers Gr (<0.1km², Fig.18b). Enfin, la dernière période de changements intenses présente de nombreux types de transitions qui concernent la plupart des OS. Les plus importantes concernent Gr, avec plus de 0.4km² de transition vers MH et plus de 0.2km² vers RH (mais à l'inverse ce sont aussi plus de 0.2km² de RH qui transitent vers Gr), et RH, avec plus de 0.5km² de transition vers CH, environ 0.2km² vers MH et PF, et enfin CH, dont plus de 0.3km² sont remplacés par Gr, et environ 0.2km² par MH et RH.

Sur l'ensemble de la période d'étude, Gr et CH sont les deux types ayant subi une perte nette de surface (-2.3km² et -1.6 km² respectivement ; Fig. 19), les surfaces gagnées ne compensant pas les pertes. Le plus grand gain net de surface correspond à RH (+2.2km²), suivi de MH (+1.3km²). Les trois types de forêts ont également connu un net gain de surface de plus faible étendue (tous inférieurs à 0.1km²).

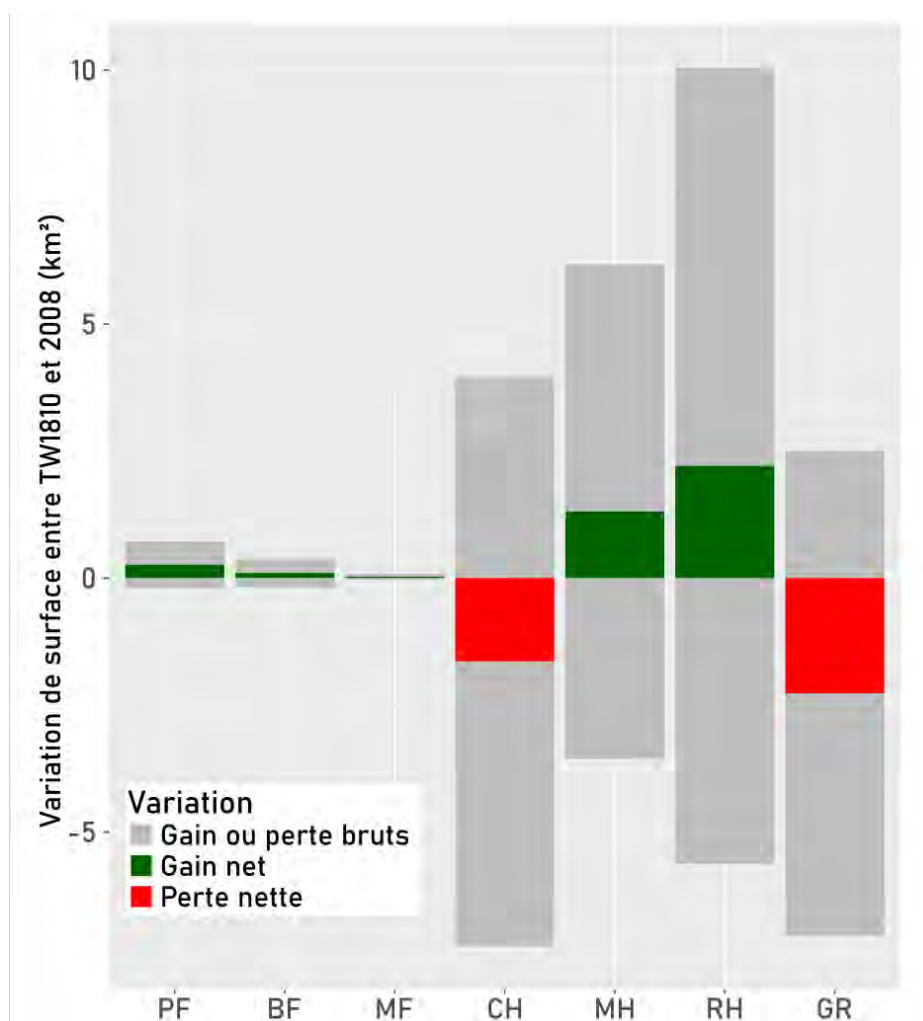


Figure 19 : Variations brute et nette de composition de la mosaïque paysagère au XIX^{ème} et XX^{ème} siècles (km²). PF : peuplements de pins, BF : forêt feuillue, MF : forêt mixte, CH : lande à callune, MH : lande mixte, RH : lande à rhododendron, GR : pelouses

V.4.1.2. Changements de configuration de la mosaïque paysagère

D'après l'atlas de la mosaïque paysagère de Bassiès estimé avec BACKLAND, les changements d'occupation du sol passés se répartissent préférentiellement sur certaines zones entre TW1810 et TW1990 (Fig. 20). Au sein de chaque secteur pastoral, l'hétérogénéité multiéchelle a diminué ou augmenté selon les endroits (Fig.20a, haut), et connu plus ou moins de variations au cours du temps (Fig.20a, bas). Les secteurs du Sud de la zone d'étude sont les plus concernés par une diminution d'hétérogénéité moyenne multiéchelle, la majeure partie de leurs surfaces étant associée à une distance positive entre hétérogénéités multiéchelles du passé vers l'actuel (donc à une homogénéisation, Fig. 20a), avec des moyennes par secteur de 4.66×10^{-3} (SER) et 6.82×10^{-3} (CAY). Le secteur COW est associé à la plus forte perte d'hétérogénéité multiéchelle, sur une petite zone entre l'étang Majeur (au centre

de la zone d'étude) et les orrys présents sur sa partie ouest (Fig. 15), semblant être également l'endroit où l'hétérogénéité a été la plus variable dans le temps (Fig. 20a, bas). Le secteur COW est très contrasté, puisqu'autour de cette zone de diminution de l'hétérogénéité multiéchelle, une grande partie du secteur est au contraire associée à un gain d'hétérogénéité multiéchelle (Fig. 20a, haut). Avec ce fort contraste entre perte et gain d'hétérogénéité, la distance moyenne de ce secteur est la plus proche de zéro, à 0.26×10^{-3} . L'augmentation de l'hétérogénéité multiéchelle concerne davantage les secteurs du Nord de la zone d'étude, qui présentent des valeurs de distances moyennes négatives de -7.10×10^{-3} (TIC) et -1.96×10^{-3} (CAB). Sur l'ensemble de la zone d'étude, la distance moyenne entre hétérogénéités multiéchelles est de 2.00×10^{-3} , signifiant une perte d'hétérogénéité moyenne faible sur la période de reconstruction paysagère (TW1810 et TW1995).

Les changements d'occupation du sol ne sont pas nécessairement liés à des changements d'hétérogénéité de la mosaïque paysagère : la distribution du Kappa multiéchelle moyen (Fig. 20b) diffère de celle de la distance moyenne entre hétérogénéités (Fig. 20a). L'Ouest de la zone d'étude a été le plus soumis aux changements d'occupation du sol sur la période d'étude, le secteur CAB est celui en ayant connu le plus, associé au Kappa multiéchelle moyen aspatial le plus faible (0.71), suivi de SER (0.78), COW (0.80), TIC (0.83) et CAY (0.85). Les profils des indices multiéchelles du Kappa ou de la distance entre les hétérogénéités n'ont pas révélé d'influence de l'échelle d'observation sur les similarités entre cartes (Annexe 3C, 3D).

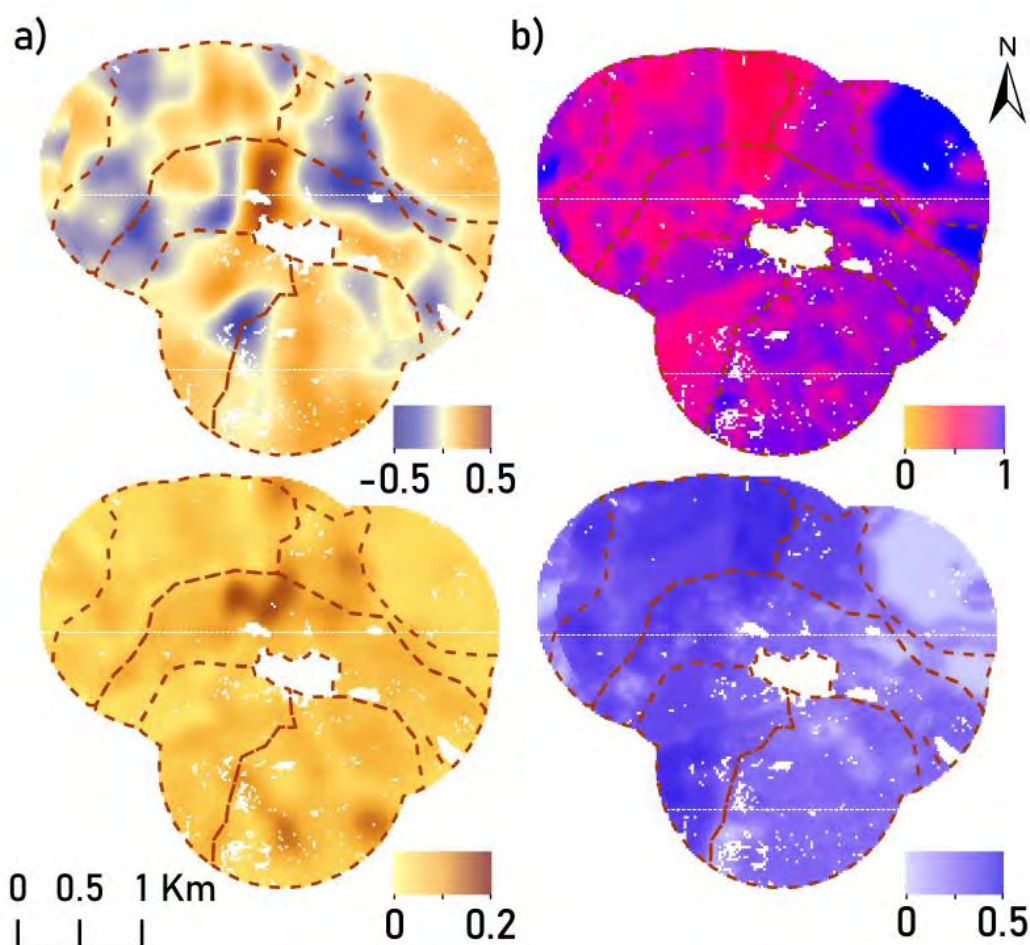


Figure 20 : Analyses multiéchelles de l'atlas de la mosaïque d'occupation du sol estimé par BACKLAND. a) Distance moyenne entre les hétérogénéités multiéchelles normalisées (en haut) et son écart-type (en bas) entre TW1810-TW1995 (sans unité). Une distance positive/négative indique une perte/un gain d'hétérogénéité entre le passé et la situation récente. b) Indice de Kappa multiéchelle moyen (en haut) et son écart-type (en bas) entre TW1810 et TW1995. Kappa=1 indique une similarité parfaite entre les cartes. Lignes pointillées : Délimitation des secteurs pastoraux.

V.4.2. Pression pastorale et changements d'occupation du sol

La pression pastorale est positivement corrélée à la proportion de pelouses dans chaque secteur sauf CAB ($\rho=-0.83$, Table 8), et plutôt faiblement à TIC ($\rho=0.39$) et CAY ($\rho=0.53$). A CAB, la proportion occupée par les pelouses, à la différence de tous les autres secteurs, tend à augmenter très graduellement jusqu'à la fenêtre temporelle TW1965 (1960-1970) alors que la pression pastorale diminue. C'est également le secteur ayant la pression pastorale la plus élevée (>0.25 UGB/ha jusqu'à TW1930).

Pour le secteur TIC, on remarque que la diminution de la pression pastorale, plus marquée à partir de TW1945, s'appuyant les charges pastorale de 1935-1945, s'accompagne d'une légère augmentation des proportions de pelouse. A CAY, au contraire, la pression pastorale augmente à partir de TW1945,

et est associée à une diminution de la proportion des pelouses (Fig. 21). La plus forte corrélation entre la pression pastorale et la proportion de pelouse est estimée à l'échelle de Bassiès, en groupant l'ensemble des secteurs ($\rho=0.95$).

Les trajectoires de l'hétérogénéité multiéchelle normalisée moyenne de chaque secteur estimées via MHM (Multiscale Heterogeneity Map, Gaucherel, 2007) à partir de chaque carte d'occupation du sol estimée par BACKLAND montrent une légère tendance à la hausse pour tous les secteurs pastoraux au XX^{ème} siècle (Fig. 21). Pour tous les secteurs pastoraux, PP est anti-corrélée à l'hétérogénéité multiéchelle moyenne (aspatiale). Les plus fortes anti-corrélations sont estimées pour les secteurs TIC ($\rho=-0.94$) - les dynamiques enregistrées sur ce secteur sont néanmoins très peu variables - et sur l'ensemble de la zone d'étude ($\rho=-0.90$, Table 8).

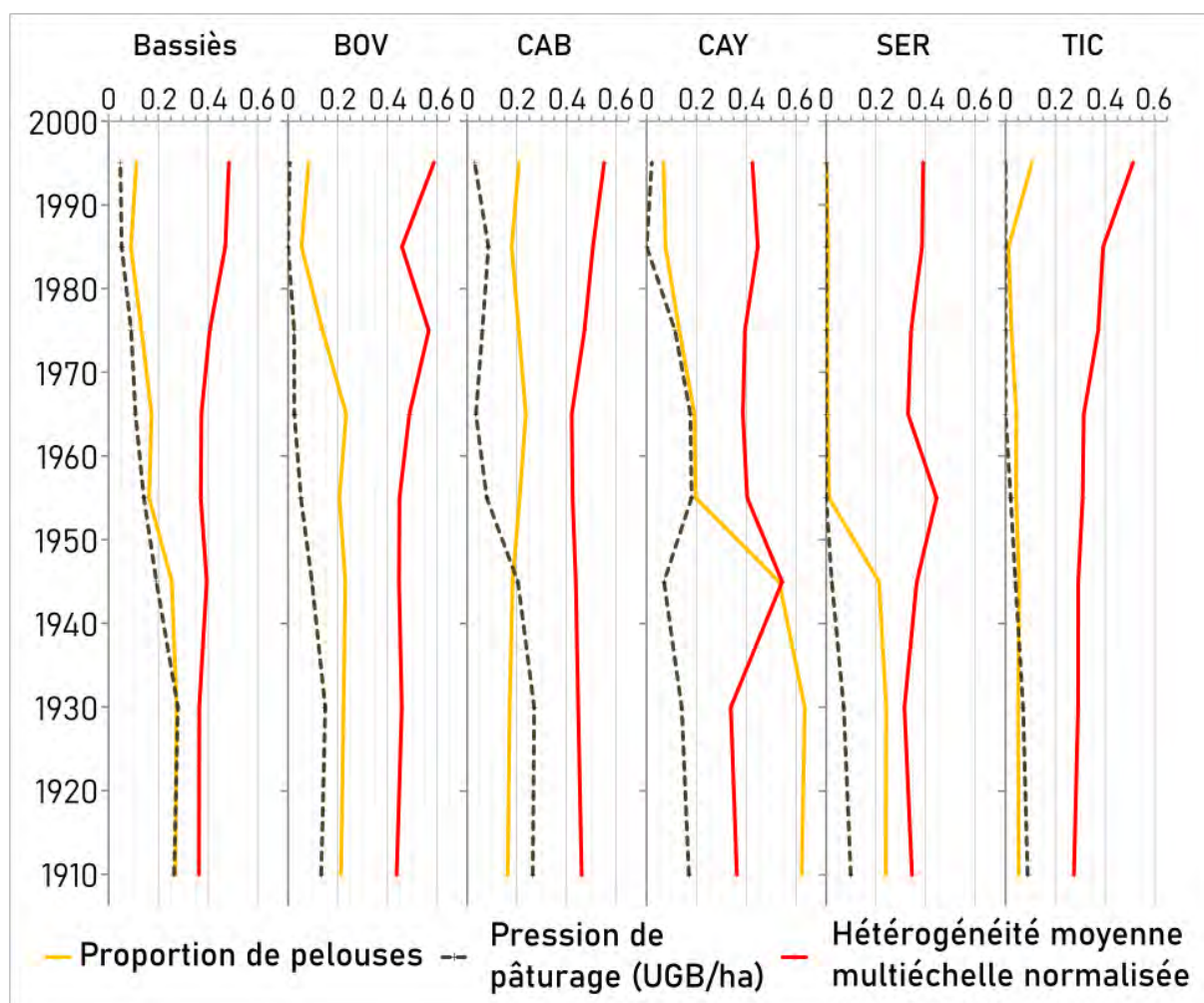


Figure 21 : Corrélations entre activité pastorale et changements paysagers à Bassiès au XX^{ème} siècle. Variations de la pression pastorale de l'estive de Bassiès et selon chaque secteur (décalage de 5 ans inclus), trajectoires estimées des proportions de pelouses et de l'hétérogénéité moyenne multiéchelle normalisée.

Table 8: Coefficients de corrélation de Spearman entre la pression pastorale (PP), l'hétérogénéité spatiale (He) et la surface de pelouse (Gr) de chaque secteur. Ces calculs reflètent les corrélations entre les trajectoires représentées par la Fig. 21.

		PP	He
Bassières	Gr	0.95	-0.86
	He	-0.90	
COW	Gr	0.69	-0.40
	He	-0.71	
CAB	Gr	-0.83	-0.38
	He	-0.14	
CAY	Gr	0.53	-0.31
	He	-0.41	
SER	Gr	0.85	-0.31
	He	-0.41	
TIC	Gr	0.39	-0.24
	He	-0.94	

V.5. Discussion

Cette étude présente une première application de l'approche BACKLAND, reconstituant sur deux siècles l'évolution diachronique d'un paysage montagnard pyrénéen composé de 7 types d'occupation du sol. C'est la première fois qu'une reconstruction paysagère permet d'accéder à la composition et à la configuration d'un paysage sur le long-terme à une résolution spatiale aussi fine. Dans les sections suivantes nous discutons d'abord des apports et limites de BACKLAND pour les reconstructions paysagères sur le long-terme (V.5.1.). Puis, la dynamique spatiotemporelle de la mosaïque paysagère au XIX^{ème} et XX^{ème} siècle est analysée (V.5.2.) et les relations entre pâturage et mosaïque paysagère au XX^{ème} siècle sont discutées (V.5.3.).

V.5.1. Apports et limites de l'approche BACKLAND

L'approche BACKLAND a été conçue pour produire des reconstructions rétrospectives diachroniques de mosaïques paysagères à haute résolutions spatiale et temporelle et de nomenclature de types d'occupation du sol fine sur le long-terme. Elle a été développée et testée sur la zone d'étude de la vallée de Bassières (section IV.2.). Son originalité réside dans l'utilisation des estimations LOVE comme porteuses de variabilité spatiale et temporelle dans la composition de la végétation, tout en intégrant l'autocorrélation spatiotemporelle dans la distribution des taxons de façon rétroactive, laquelle devrait garantir une certaine cohérence dans les changements de la mosaïque paysagère d'une date à l'autre. Son application a permis ici de produire une série de 12 cartes représentant 7 types d'occupation du sol par fenêtre temporelle de 10-20 ans au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, avec une résolution spatiale de 20m. Lors de la mise en place de l'approche (section IV.2., Plancher et al., in press), nous avons indiqué

un risque de perte d'hétérogénéité multiéchelle des mosaïques paysagères au fil des estimations passées, voire une perte de certains types d'occupation du sol, dûes à une difficulté de modélisation des types d'occupation du sol les plus rares et fragmentées et des zones les plus hétérogènes composées de petits patches de végétation. Les résultats obtenus ici montrent que l'homogénéisation est minime en moyenne, et n'est pas uniforme sur le paysage reconstitué puisque certaines zones sont estimées avoir au contraire subi une perte d'hétérogénéité moyenne du passé vers l'actuel (Fig. 20a). Même en l'absence de normalisation des cartes d'hétérogénéité, cette dégradation n'est pas continue et correspond principalement aux cartes estimées les plus récentes (TW1985, TW1975, Annexe 3A), indiquant une stabilisation rapide du phénomène d'homogénéisation lors de l'application de la méthode sur le long terme. Ceci peut s'expliquer par l'intégration rétroactive de l'autocorrélation spatiotemporelle dans la distribution des taxons, influençant la distribution de la mosaïque paysagère passée.

L'application de BACKLAND sur une période couverte par des images aériennes historiques peut également présenter un avantage. Par exemple, sur la zone d'étude de Bassiès, BACKLAND présente une plus grande précision dans la nomenclature des types d'occupation du sol qu'une étude basée sur de la télédétection (Houet, Ribière, et al., 2012), puisque son apprentissage se base sur la nomenclature des cartes d'occupation du sol issues de télédétection les plus récentes (Houet, Ribière, et al., 2012; Vacquié et al., 2016) et que l'approche permet d'appliquer la même nomenclature et résolution spatiale sur long-terme.

Un avantage considérable de l'approche BACKLAND comparativement aux méthodes existantes est la possibilité de modéliser des transitions inverses à celles observées lors de l'apprentissage. Par exemple, la modélisation de transitions non-tendanciennes est difficile à exécuter avec des approches basées sur les automates cellulaires (Poska et al., 2008b). Les activités sont cependant susceptibles de générer de telles transitions inverses aux dynamiques naturelles de succession végétale (par exemple via le recours aux écobuages, à la coupe de bois...). Les estimations LOVE, puisqu'elles reflètent la composition de la végétation émettrice, portent l'empreinte des activités humaines, et leur intégration dans BACKLAND, est un atout considérable pour l'étude des relations entre paysages et activités humaines passées. De telles transitions inverses peuvent également être modélisées via la MSA (Multiple Scenario Approach, Bunting et al., 2018). Cette approche se base sur la simulation de paysages plausibles, dont les données polliniques simulées sont comparées aux estimations LOVE des sites sédimentaires localisés actuellement dans ces paysages simulé, et ne prennent pas en compte l'autocorrélation spatiale dans les distributions des taxons entre fenêtres temporelles. Avec le MSA, il est donc complexe d'identifier des scénarios paysagers plausibles, reflétant la continuité spatiotemporelle des dynamiques paysagères (Bunting et al., 2018; Caseldine et al., 2008).

Avec BACKLAND, le chevauchement des zones sources du pollen (Relevant Source Area of Pollen, RSAP, Sugita, 2007b) de sites proches est utilisé pour spatialiser les estimations LOVE au sein des RSAP et sur l'ensemble de la zone d'étude. Intégrées dans les variables explicatives des modèles, les estimations LOVE influencent directement la variabilité spatiotemporelle de la mosaïque paysagère reconstruite par BACKLAND, comme en témoignent les résultats présentés ici. En effet, malgré l'intégration rétroactive de l'autocorrélation spatiotemporelle, les mosaïques d'occupation du sol estimées sont bien variables d'une fenêtre de temps à l'autre (Fig. 18). Il n'est cependant pas possible de juger de la pertinence du poids égal et constant accordé aux estimations LOVE et à cette autocorrélation spatiotemporelle. Ainsi, l'atlas reconstruit par BACKLAND représente une version lissée et moyenne des changements ayant pu avoir lieu sur la zone d'étude. Il serait intéressant de fournir une gamme d'atlas basée sur des poids plus ou moins importants de l'autocorrélation spatiotemporelle, afin d'évaluer la variabilité minimale (forte autocorrélation) et maximale (faible autocorrélation) du paysage sur la période d'étude.

Idéalement, l'approche BACKLAND devrait être appliquée sur un nombre constant de sites sédimentaires et des données polliniques disponibles en continu (pour toutes les fenêtres de temps) pour la période d'étude. Nous montrons effectivement pour certaines fenêtres temporelles des résultats biaisés par un nombre de sites trop faible. Entre TW1810 et TW1890 le nombre de sites sédimentaires renseignés par des données polliniques est faible, localisées principalement sur l'Est de la zone d'étude, jusqu'à un seul site renseigné pour TW1850 (LEG, Fig.5) expliquant notamment la perte de certains pixels sur l'extrémité Ouest de la zone de reconstruction, les densités des types d'occupation du sol prédites par les modèles étant nulles. La faible quantité de données disponibles à cette période explique également pourquoi le taux de changement annuel estimé pour TW1850-TW1870 est aussi faible (Fig. 17), car seules les estimations LOVE du site LEG sont utilisées pour la reconstruction de la mosaïque d'occupation du sol à TW1850. Ce site montrant peu de variabilité temporelle dans sa dynamique d'occupation du sol (Fig. 5), la reconstruction BACKLAND à TW1850 est très similaire à celle de TW1870 qui lui précède dans l'approche de modélisation rétrospective. Les cartes estimées pour la période du XIX^{ème} siècle sont donc moins fiables, les changements estimés à l'Ouest étant de plus en dehors des RSAPs des sites disponibles à l'Est, et dans des conditions environnementales contrastées (e.g. exposition, proximité à la forêt). Il serait intéressant de compléter les estimations LOVE sur l'ensemble des sites et la totalité de la période d'étude afin d'avoir un nombre constant de sites intégrés dans les modélisations et produire des cartes plus robustes. Néanmoins, exhausser un tel souhait n'est pas forcément possible en réalité, puisqu'il dépend de la portée temporelle reflétée par les dépôts sédimentaires et de leur résolution chronologique, influencées par de nombreux facteurs environnementaux (Giesecke & Fontana, 2008; Muller, 2002) dépassant la bonne volonté et les exigences des analystes. Pouvoir reconstruire des mosaïques d'occupation du sol passées même

lorsque le nombre de sites sédimentaires n'est pas constant peut donc aussi constituer un point fort de l'approche BACKLAND.

V.5.2. Dynamiques temporelle et spatiale de la mosaïque d'occupation du sol aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles

L'application de BACKLAND a permis de reconstruire une dynamique paysagère de la vallée de Bassiès en une série de 12 cartes d'occupation du sol de TW1810 à TW1985. Les résultats obtenus permettent de vérifier l'hypothèse d'enfrichement de la zone d'étude avec un gain net des forêts et des landes et une perte nette des surfaces de pelouses (Fig. 19). L'analyse paysagère portée sur ces cartes a permis d'identifier différentes phases caractérisées par des intensités de changements plus ou moins fortes (Fig.17).

Au XIX^{ème} siècle, l'intensité de changement maximale a été estimée et traduit principalement la colonisation des pelouses par les landes à l'Ouest de la zone d'étude (Fig.18). Ces résultats sont à nuancer étant donné le faible nombre de sites sédimentaires renseignés par les estimations LOVE, perturbant la spatialisation du couvert végétal par BACKLAND. En effet, au XIX^{ème} siècle la pression pastorale était supérieure à celle du 20^{ème} siècle à l'échelle de la commune d'Auzat (Galop et al., 2011) et des experts locaux affirment que, dans ce contexte pastoral, les secteurs de Bassiès n'étaient pas encore soumis à l'enfrichement, à l'instar d'autres secteurs pyrénéens (Métailié et al., 2004). Les reconstructions BACKLAND produites pour le XX^{ème} siècle, sont plus robustes avec au minimum 5 sites documentés (Fig.5, Plancher et al., 2022).

Nous nous attendions à révéler un processus d'homogénéisation post-abandon limité à Bassiès, la forte hétérogénéité environnementale de cette zone montagnarde contraignant le développement des ligneux (Bricca et al., 2022). La carte représentant la moyenne sur les XIX^{ème} et XX^{ème} siècles des distances entre hétérogénéités multiéchelles de cartes successives (Fig. 20a), établie par CMP (Comparison Map Profile, Gaucherel et al., 2008), révèle des contrastes importants sur l'ensemble de la zone d'étude, avec une homogénéisation touchant principalement (en termes de surface concernée) le Sud de la zone d'étude (secteurs CAY, SER, Fig.20a). Les secteurs SER et CAY, principalement en exposition Nord, semblent avoir été les plus impactés par l'enfrichement par les landes à rhododendron, particulièrement depuis TW1945 (Fig.18). Du fait de leur exposition, ces secteurs sont en effet les plus propices au développement des rhododendrons (Métailié & Paegelow, 2004; Pasche et al., 2004), d'autant plus que le recours aux écobuages pour limiter leur développement se fait préférentiellement sur les expositions Sud (J.P. Métailié et D. Galop, communication personnelle, Coughlan, 2014). Le secteur CAY correspond également au secteur le plus impacté par l'expansion des peuplements de pin à crochets (*Pinus uncinata*), présent dès les début dans la zone d'étude (Fig.18) sur le versant Nord au

dessous du lac de Sigriou (SIG). Cette colonisation est associée à une zone de gain d'hétérogénéité multiéchelle sur l'ensemble de la période d'étude (Fig.20a). La présence de *P. uncinata* sur cette zone est attestée par des troncs retrouvés en contrebas dans les sédiments de l'étang Majeur (Fig.15), datant de plus de 300ans (M. Coughlan, communication personnelle), et son expansion sur ce versant Nord en accord avec les dynamiques observées ailleurs dans les Pyrénées (Améztegui et al., 2010).

Sur les autres secteurs, l'hétérogénéité semble avoir par endroit augmenté et par endroit diminué sur l'ensemble de la période d'étude. Au centre du secteur BOV se situe une zone où l'intensité du phénomène d'homogénéisation est localement plus important que partout ailleurs sur la zone d'étude (Fig.20a, haut). A cet endroit, la variabilité de l'hétérogénéité au cours du temps (Fig.20a, bas) est également plus importante, et correspondant également à une zone ayant subi de nombreux changements d'occupation du sol (Fig.20b). Ses surfaces de pelouses ont diminué au profit des landes, avec une régression des landes à callune au profit des landes mixtes principalement (Fig.18a, Annexe 4). Bien qu'en moyenne l'hétérogénéité multiéchelle du secteur BOV ait diminué entre le XIX^{ème} et le XX^{ème} siècle (Fig.20), il s'agit du secteur le plus contrasté en termes de dynamique d'hétérogénéité paysagère.

Ce secteur est localisé à plus basse altitude que les autres, dans le fond du cirque de Bassiès, sa topographie et le substrat granitique permettent la présence d'un sol plus profond, d'un réseau hydrographique dense, comprenant grande densité de points d'eau, de zones tourbeuses... des conditions environnementales favorisant la présence d'une végétation plus productive, notamment de pelouses plus appétentes, pâturées préférentiellement par les bovins (B. Dupui, communication personnelle). De plus, le pâturage traditionnel extensif d'intensité modérée favorise des réponses différenciées de la végétation pâturée, car le bétail peut être plus sélectif dans ces conditions qu'en situation de pâturage intensif (Cornelissen & Vulink, 2015; Tóth et al., 2018), il se peut donc que la déprise pastorale ait provoqué des trajectoires d'occupation du sol différenciées, particulièrement au sein du secteur BOV où les conditions environnementales sont moins extrêmes que sur les secteurs de versant. L'impact du pâturage et de son abandon sur la végétation étant variable selon les conditions environnementales (Bricca et al., 2022), l'intensité du pâturage initiale (Cornelissen & Vulink, 2015; Tóth et al., 2018) et la productivité de la végétation (Deleglise, 2011), il se peut que les conditions environnementales de ce secteur favorisent des réponses plus rapides et plus diversifiées de la végétation face à la déprise pastorale comparativement aux secteurs de versant (Errea et al., 2023).

Les secteurs du Nord de la zone d'étude, CAB et TIC (Fig.15), montrent, en moyenne sur la période étudiée, un gain d'hétérogénéité multiéchelle (Fig.20a). A TIC, ce gain concerne la plus grande partie de sa surface. Le secteur TIC est le plus proche de la limite supérieure de la forêt feuillue occupant la partie Nord-Est de la zone d'étude sur l'ensemble de la période étudiée (Fig.18). Cette proximité rend ce secteur plus propice à la colonisation par les ligneux (Gartzia et al., 2014). Les changements d'occupation

du sol associés à ce secteur sont principalement des transitions entre les différents types de landes : il est dominé par la lande à callune au début de la période d'étude, puis la lande à rhododendron et la lande mixte apparaissent avec la formation de plus petits patchs (Fig.18, Annexe 4). On remarque aussi l'apparition progressive d'un petit patch de forêt mixte à proximité de l'étang de Légunabens (LEG) (Fig. 18). La transition de la lande à callune vers les landes à rhododendron ou landes mixtes et la diminution nette des surfaces de landes à callune estimées sur l'ensemble de la période d'étude à Bassiès (Fig.19) peuvent témoigner d'une dynamique d'enfrichement post abandon pastoral, puisque le maintien de ces landes dans les paysages montagnards est très dépendante de l'activité pastorale (Alonso & Hartley, 1998; Doche, 1990; Loiseau & de Montard, 1998; Rosa García et al., 2013). Concernant le secteur CAB, sa surface concernée par le gain d'hétérogénéité (Fig.20a) correspond à une zone initialement dominée par les pelouses (TW1810, Fig.18a), dont les surfaces ont diminué au profit des landes mais parviennent à se maintenir jusqu'à aujourd'hui, tandis qu'à l'Est du secteur, sur le versant Sud (Annexe 5), une légère homogénéisation est estimée et correspond à une plus forte domination par les landes.

Ces résultats montrent donc une forte variabilité dans la dynamique d'enfrichement de Bassiès en condition de déprise pastorale, et une influence variable de cet enfrichement sur la dynamique de l'hétérogénéité paysagère. Ces résultats tendent d'abord à supporter l'hypothèse d'un contrôle physiogéographique de la colonisation par les ligneux, associé à un processus d'homogénéisation de la végétation limité (Bricca et al., 2022). Néanmoins, le processus d'homogénéisation n'est pas nécessairement la première réponse paysagère à l'abandon pastoral : la diminution des surfaces de pelouses au profit des landes, associée par endroit à une augmentation de l'hétérogénéité (Fig.18, Fig.20) pourrait en fait indiquer une phase de fragmentation des types de végétation jusqu'alors maintenus par l'activité pastorale (Errea et al., 2023). Cette fragmentation conduit dans un premier temps à une augmentation de l'hétérogénéité du paysage via la cohabitation, pendant un certain temps, des reliques de paysages pastoraux et des zones soumises à la colonisation par les ligneux (Errea et al., 2023). Sans intervention de gestion, la poursuite de l'enfrichement conduit, avec le temps, l'enfrichement élimine les vestiges du paysage pastoral et tend à homogénéiser le paysage (Errea et al., 2023; Lavorel et al., 2017; Varga et al., 2018; Vicente-Serrano et al., 2000). Le délai nécessaire pour passer d'un paysage fragmenté hétérogène à un paysage où l'enfrichement a conduit à la domination des ligneux et à l'homogénéisation du paysage n'est peut-être pas encore atteint sur l'ensemble des estives de Bassiès, où les conditions environnementales sont très hétérogènes et peuvent entraîner des réponses à vitesses variables de la végétation aux changements d'activités humaines ou aux changements environnementaux (Errea et al., 2023; Pakeman et al., 2019).

Ainsi, bien que l'homogénéisation liée à l'enfrichement semble limitée d'après nos résultats, il peut s'agir d'un stade encore précoce de ce processus à vitesse variable à l'échelle du paysage. Dans un

contexte où le réchauffement climatique favorise la croissance des ligneux (Francon et al., 2023) et leur élévation altitudinale (Cudlín et al., 2017; Grace et al., 2002; Zindros et al., 2020), on peut supposer que les conditions environnementales montagnardes et subalpines soient de moins en moins limitantes à la croissance des ligneux, et par conséquent que le contrôle physiogéographique limite de moins en moins l'homogénéisation des paysages montagnards. Mieux comprendre comment les activités pastorales sont reliées à l'hétérogénéité du paysage permettrait notamment de mettre en place des mesures de gestion adéquates pour préserver la diversité des paysages montagnards.

V.5.3. Paysage de Bassiès et pastoralisme au XX^{ème} siècle

En étudiant les trajectoires de la mosaïque paysagère conjointement à l'historique de l'activité pastorale de Bassiès au XX^{ème} siècle, il était attendu une corrélation positive entre la pression pastorale, les proportions de pelouses et l'hétérogénéité spatiale de chaque secteur.

Nos résultats confirment la corrélation positive entre la pression pastorale et la surface de pelouse à l'échelle de Bassiès ainsi que pour chaque secteur pastoral sauf celui de Cabanatus (CAB, Fig. 21). Une gestion par le feu sur ce secteur, non prise en compte dans nos analyses, peut participer à expliquer l'anticorrélation estimée entre la pression pastorale et les surfaces de pelouses sur CAB, où la réduction importante du cheptel ovin en 1955 (intégrant les données de 1945-1955) est concomitante à l'augmentation des surfaces de pelouses (Fig. 21). Bien que l'intensité, la fréquence et la localisation passées des écobuages de Bassiès soient peu documentées, des photographies anciennes sur le secteur montrent un recours fréquent aux brûlages dès les années 1940 sur ce versant, et correspondait à de petits feux (<1ha) éparses (Métailié, J.P., non publié). Le recours aux écobuages préférentiellement sur les versants sud, lié au contrôle physiogéographique des dynamiques végétation-feu, est documenté ailleurs sur la chaîne Pyrénéenne (Coughlan 2014) comme sur d'autres chaînes de montagne (Mouillot et al., 2003, Flatley et al., 2011, Heyerdahl, 2001). Les sédiments de la tourbière d'Orry de Théo, située en contrebas du secteur CAB, enregistrent une agmentation graduelle de la concentration de microcharbons dès le début du XX^{ème} siècle, et des pics d'intensité plus importante apparaissent à partir des années 1950, en particulier dans les années 1970, reflétant le recours aux écobuages pour lutter contre l'embroussaillage en contexte d'abandon (Galop et al., 2011). L'intervention humaine pour restaurer les pelouses des secteurs pastoraux en déprise peut également expliquer la baisse d'intensité des changements d'occupation du sol estimée sur la période TW1955-TW1965 (Fig. 17), période durant laquelle la principale transition enregistrée correspond à la transition de petites surfaces de landes à callune vers des pelouses, localisées sur le versant Sud-Est du secteur CAB (Fig. 18b).

Il est également possible que la complexité de la gestion pastorale soit impliquée dans l'estimation d'anticorrélations ou de faibles corrélations entre les pressions pastorales et les surfaces de pelouse de

certains secteurs. En effet, bien que les données pastorales utilisées soient, à notre connaissance, à un niveau de précision jusqu'alors jamais atteint dans l'étude des relations historiques entre dynamique paysagère et pastoralisme traditionnel, intégrant généralement des données communales, elles ne permettent pas d'étudier la stratégie de gestion des troupeaux au sein des secteurs, quels étaient leurs parcours, leurs zones de regroupement, le temps qu'ils passaient à chaque endroit parcouru... L'influence de l'hétérogénéité spatiale de la pression pastorale ne peut pas être intégrée. De plus, nous avons établi dans cette étude une délimitation des secteurs à dire d'acteurs, mais leurs limites n'étaient probablement pas strictement respectées, particulièrement en contexte de déprise pastorale durant lesquelles davantage de ressources étaient disponibles pour les herbivores. En effet, à partir des années 1950-60, de nombreux orrys sont abandonnés sur les estives de Bassiès : des secteurs se libèrent et les bergers encore en activité peuvent faire pâturer leurs troupeaux en dehors de leurs secteurs déclarés (Galop, D., communication personnelle). Ainsi, bien que la charge pastorale officielle du secteur CAB diminue en 1955, des troupeaux en provenance d'autre secteurs peuvent en profiter pour y faire pâturer occasionnellement leurs troupeaux, ce serait notamment le cas du troupeau de l'éleveur installé au secteur de la cabane des Fouzes qui exploitait à partir des années 80 la totalité du versant entre pique Rouge et Cabanatus (Galop D., communication personnelle). Il en serait de même avec le secteur CAY, pour lequel le nombre de brebis augmente soudainement à partir des années 1940s mais où les surfaces de pelouses diminuent : déclarées à CAY, les brebis étaient en fait conduites sur les espaces libres de Bassiès (Galop D., communication personnelle). Cette tendance pourrait d'ailleurs traduire une transition dans le mode de gestion pastoral : le passage d'un système intensif (durant lequel la surface pâturée par chaque troupeau est contrôlée et constante) à un système extensif (plus grandes surfaces de pâturage par troupeau). Alors que dans un contexte de pelouse productive du Vercors une pression de pâturage proche de 0.3UGB/ha peut être assimilée à un pâturage extensif (Deleglise, 2011), son maintien jusqu'à la fin des années 1930 à Bassiès (Fig.21), milieu comparativement peu productif, peut avoir constitué une pression suffisante pour maintenir les surfaces de pelouse dans chaque secteur. Son déclin et la mise à disposition de secteurs de pâturage aux éleveurs restants aurait alors favorisé le processus d'enfrichement en favorisant le pâturage sur les secteurs les plus intéressants pour les éleveurs et délaissant les autres ? Ceci est conforté par l'estimation d'une meilleure corrélation entre pression pastorale et surfaces de pelouses lorsque les données des secteurs pastoraux sont agrégées sur l'ensemble de Bassiès plutôt que par secteur pastoral (Table 8). Et ceci expliquerait également l'estimation d'une anticorrélation entre la pression pastorale et l'hétérogénéité multiéchelle des secteurs de pâturage au cours du XX^{ème} siècle, puisque c'est à partir de TW1930 que l'hétérogénéité multiéchelle moyenne de la plupart des secteurs commence à augmenter (Fig.21). De plus, le pâturage extensif et son déclin entraînant des réponses diversifiées de la végétation, ceci semblerait également

en accord avec la variabilité spatiale de la dynamique d'hétérogénéité paysagère de Bassiès estimée avec l'approche multiéchelle spatialement explicite (Fig. 20a),

Finalement, durant la plus récente période d'intensification des changements d'occupation du sol (TW1965-TW2008, Fig. 17), associé à une diversification des transitions entre occupations du sol (Fig. 18b), le déclin des pelouses se poursuit au profit des ligneux (Fig. 18b), particulièrement en fond de vallée et sur les pentes adjacentes de l'Est de la zone d'étude (Fig. 18a), en accord avec les dynamiques observées sur la chaîne pyrénéennes (Améztegui et al., 2010; Galop et al., 2013; Pasche et al., 2004). Bien que la brutale fragmentation et colonisation du patch de pins à crochet estimée à partir de TW1965, sur le versant Nord surplombant le fond de vallée (Fig. 18a) soit probablement influencée par le biais de perte d'hétérogénéité au fil des reconstructions BACKLAND (section V.5.1.), elle en accord avec les précédentes études sur le secteur (Houet, Galop, et al., 2012; Vacquié et al., 2016), notamment par une paire de photographies prises entre 1976 et 2009 (Galop et al., 2011). Cette colonisation par les ligneux s'inscrit dans un contexte d'abandon massif des activités pastorales, avec une pression pastorale très faible ($<0.1 \text{ UGB/ha}$) sur tous les secteurs de Bassiès dès les années 1970s (Fig. 21).

En permettant de reconstruire de telles variabilités spatiales dans les dynamiques d'occupation du sol passées, l'approche BACKLAND apparaît comme un outil prometteur pour améliorer la compréhension de l'influence des pratiques pastorales sur les mosaïques paysagères en tant que systèmes dynamiques complexes, piste de recherche encore peu explorée comparativement aux analyses à l'échelle d'un type d'habitat particulier (B.-L. Li, 2000; Mimet et al., 2016; Moore et al., 2015; Naveh, 2000; Pakeman et al., 2019). Il n'est en revanche pas possible de relier plus finement les données pastorales disponibles et les cartes estimées par BACKLAND étant donné une résolution spatiale plus basse des données de charges pastorale comparativement aux cartes d'occupation du sol estimées. Combiner les reconstructions et ces charges pastorales avec d'autres proxys paléoécologiques pouvant refléter l'activité pastorale passée (données polliniques brutes, champignons coprophiles, ADN sédimentaire ; Cugny et al., 2010; Fenderson et al., 2020; Mazier et al., 2006; Taberlet et al., 2012) permettrait d'ajouter des indices sur la variabilité de l'activité pastorale dans le temps et entre les sites sédimentaires, qu'il serait intéressant de comparer aux charges pastorales par secteur.

V.6. Conclusion

Cette étude constitue une première reconstruction rétrospective d'une mosaïque paysagère avec BACKLAND et retrace la dynamique paysagère d'une partie du cirque glaciaire de Bassiès aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles. Bien que la méthode présente des limites, elle est la première à permettre la production de cartes d'occupation du sol passées avec une résolution spatiale de une nomenclature des types d'occupation du sol aussi fines, et présente une dynamique de mosaïque paysagère qui semble cohérente avec les dynamiques pyrénéennes documentées. L'analyse de la série de cartes

d'occupation du sol obtenue en termes de changements de configuration et de composition du paysage a ouvert des pistes de réflexion sur les relations entre les dynamiques de l'activité pastorale et des changements paysagers. Le processus d'enfrichement influencé par la déprise pastorale au cours du XIX^{ème} et XX^{ème} siècle est vérifié par une diminution de plus de la moitié des surfaces de pelouses, corrélée positivement à la diminution de la pression pastorale sur la plupart des secteurs pastoraux. Néanmoins, l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque paysagère a changé de manière contrastée sur la zone d'étude, probablement sous l'influence de conditions environnementales complexes, entraînant des délais de réponse variable de la végétation face à l'abandon pastoral, mais probablement aussi par un processus de fragmentation des patchs de végétation précédant une homogénéisation potentiellement à venir en l'absence de reprise du pâturage. Compte-tenu du manque de données quantitatives et spatialisées sur les dynamiques paysagères passées, particulièrement en contexte montagnard, une telle approche offre de nouvelles possibilités d'étude des relations spatiotemporelles entre les activités humaines et les paysages avec une perspective à long-terme, permettant de répondre aux besoins méthodologiques des sciences de l'environnement, de mieux comprendre les impacts écologiques de nos activités afin d'éclairer les gestionnaires vers la mise en place de mesures durables.

VI. Discussion générale

Cette discussion générale aborde les apports et limites de la méthodologie employée au cours de cette thèse pour répondre aux deux objectifs visés : celui de répondre aux besoins méthodologiques de l'écologie du paysage et autres sciences environnementales en proposant une nouvelle approche nommée BACKward LAND-cover reconstruction (BACKLAND) pour reconstruire des dynamiques paysagères détaillées sur le long-terme (section VI.1.), et celui de participer à une meilleure compréhension de l'influence des activités humaines sur les paysages montagnards en appliquant BACKLAND sur le cirque glaciaire de Bassiès (Haut-Videssos, Ariège) et en analysant les liens entre la dynamique paysagère reconstruite et l'historique de l'activité pastorale de ce secteur (section VI.2.).

VI.1. BACKLAND : une méthode de reconstruction des paysages passés

BACKLAND est à notre connaissance la première approche qui permette d'accéder à une reconstruction de dynamique de mosaïque paysagère sur le long-terme, spatialement explicite et à résolution spatiale et nomenclature des types d'occupation du sol fines. Cette approche nécessite des reconstructions temporelles de la composition de la végétation autour de sites sédimentaires voisins (estimations issues de l'application du Landscape Reconstruction Algorithm, LRA, Sugita, 2007a, 2007b), deux cartes d'occupation du sol récentes associées à des données botaniques, et un modèle numérique de terrain. L'application du LRA pour corriger les données polliniques de leurs biais est donc une première étape nécessaire à la mise en place de cette approche, discutée section VI.1.1. Puis, ces données sont traitées et combinées grâce à des outils probabilistes et des modèles statistiques simples pour produire une carte d'occupation du sol de façon rétrospective (section VI.1.2.).

VI.1.1. La modélisation des données polliniques par LOVE

L'application de l'algorithme de reconstruction des paysages (Landscape Reconstruction Algorithm, LRA, Sugita, 2007a, 2007b) sur les données polliniques des sites sédimentaires de Bassiès (section IV.1.) représente un test, complémentaire à l'étude de Marquer et al. (2020a), de son efficacité à corriger les biais des données polliniques en contexte montagnard, et une première application sur le long-terme dans ce contexte environnemental complexe. Dans le cadre de cette thèse, nous nous focalisons sur les estimations de la composition de la végétation locale passée obtenues avec LOVE (LOCAL Vegetation Estimates, Sugita, 2007b), deuxième étape du LRA visant à estimer la composition de la végétation dans les zones sources du pollen (Relevant Source Area of Pollen, RSAP, Sugita, 2007b), estimées ici représenter des rayons de 1km autour des points de prélèvement sédimentaires (section IV.1.3.1., Plancher et al., 2022). Les résultats obtenus indiquent que les estimations LOVE offrent une

reconstruction **plus juste** de la composition de la végétation passée et une plus grande **variabilité temporelle** (sur 200 ans) **et inter-site (spatiale)** dans la composition de la végétation estimée que les données polliniques brutes.

En effet, les comparaisons effectuées entre les compositions de la végétation estimées par les données polliniques (brutes ou estimations LOVE) ou par les cartes d'occupation du sol issues de télédétection montrent une nette amélioration de la vraisemblance de la composition de la végétation avec LOVE comparativement aux données polliniques brutes, malgré le contexte montagnard loin de respecter les prérequis nécessaires à l'application du LRA (détaillés dans Sugita, 2007b). La sélection de sites sédimentaires exclusivement en zone subalpine est responsable d'une sur-estimation des proportions de taxons forestiers et les taxons entomogames sont sous-représentés (Marquer et al., 2020a) malgré leurs importantes proportions dans la végétation (Mazier et al., 2022). L'intégration de données polliniques de sites disponibles jusque dans un rayon de 50km autour de Bassiès a été testée mais n'a pas amélioré les estimations du LRA (Annexe 1A,1B) et nous avons choisi de limiter l'étendue de la zone de reconstruction régionale de REVEALS à 25km (section **IV.1.2.3.1.**). Malgré cette sélection de sites exclusivement au-delà de la limite supérieure des forêts, nous montrons ici que les estimations LOVE parviennent à limiter ces biais de représentation, les taxons arborescents étant nettement moins sur-représentés et les ligneux bas caractéristiques des landes, dont les entomogames *Calluna vulgaris* et Ericaceae, nettement moins sous-représentés (Plancher et al., 2022, section **IV.1.4.1.2., Fig.3**).

Notons que la modélisation des données polliniques par le LRA nécessite la disponibilité des estimations des productivités polliniques relatives de chaque taxon, considérées constantes dans le temps (Sugita, 2007b, 2007a). Les RPPs utilisées dans cette étude proviennent d'une compilation de RPPs estimées en Europe du Nord-Ouest (Mazier et al., 2012), l'intégration de RPPs publiées récemment et intégrant des données méditerranéennes (Githumbi et al., 2022) n'ayant pas amélioré les résultats (Annexe 1B). Utiliser un jeu de RPPs représentatives de la productivité des taxons en conditions montagnardes permettrait sans doute une amélioration des estimations LOVE. L'acquisition de données floristiques et polliniques modernes dans les Alpes actuellement en cours par le groupe de recherche en modélisation de la végétation de l'Université d'Innsbruck (U. Bisson et L. Marquer) devrait permettre de préciser les valeurs de RPP des taxons montagnards. Malgré les contraintes du paysage montagnard et les limites méthodologiques du LRA, puisque les estimations LOVE permettent une meilleure représentation de la végétation que les données polliniques brutes, les résultats présentés ici démontrent la légitimité de son utilisation pour reconstruire la composition de la végétation montagnarde passée

En accord avec de précédentes application du LRA (Marquer et al., 2014; Woodbridge et al., 2018), nous montrons également une meilleure performance des estimations du LRA à refléter la variabilité temporelle de la composition de la végétation que les données polliniques brutes (Fig.4 ; section IV.1.3.3.). Mieux mettre en évidence les variations de composition de la végétation entre fenêtres de temps successives sur le long-terme avec LOVE favorisera la compréhension des dynamiques de végétation à différentes échelles temporelles, des tendances globales aux variations quasi-décennales plus fines (comme ici avec des variations entre fenêtres temporelles de 10-20ans), qui sont difficilement révélées, ou pas aussi clairement, par les données polliniques brutes (Fig. 4 ; section IV.1.3.3.). Dans l'optique d'étudier les relations entre activités humaines et environnement, mieux mettre en évidence les changements sur le long-terme permettra de mieux évaluer les délais de réponse de la végétation aux changements de pratiques (Marquer et al., 2014; Pakeman et al., 2019).

L'application du LRA sur les sites sédimentaires de Bassiès montrent une plus grande efficacité à restituer la variabilité inter-sites de la composition de la végétation, déjà mise en évidence dans d'autres contextes (Hjelle et al., 2015; Mazier et al., 2015), indiquant un bon potentiel pour la reconstruction des dynamiques de composition des mosaïques paysagère. Cette thèse présente une première utilisation du LRA dans un contexte où les sites sédimentaires mobilisés sont tellement proches les uns des autres que leurs RSAPs se chevauchent, formant en quelque sorte une zone source du pollen continue d'environ 9km², englobant les 7 sites sédimentaires de Bassiès (Fig.1 ; section IV.1.2.1.). Malgré une telle configuration, cette thèse a permis de reconstruire des dynamiques de composition du couvert végétal variables entre les sites sédimentaires (Fig.5) révélant un processus de colonisation par les ligneux très variable au sein de la zone d'étude en contexte de déprise pastorale (section IV.1.4.3.). La dynamique à long-terme de la végétation de Bassiès était jusqu'à maintenant renseignée par l'étude pollinique de la tourbière d'Orry de Théo (Galop et al., 2011), représentant un cas exceptionnel de dynamique de végétation au sein de la zone d'étude avec une nette dominance des pelouses sur l'ensemble de la période étudiée (Fig.5). Ce travail souligne donc l'intérêt de recourir à de multiples sites sédimentaires pour mieux évaluer la dynamique de composition des paysages hétérogènes et le potentiel des estimations LOVE pour reconstruire la variabilité spatiale du couvert végétal sur une petite étendue spatiale.

Ce potentiel ayant été démontré dans le première partie de ce travail de thèse, cela a permis ensuite le développement d'une méthode pour spatialiser les estimations LOVE au sein de la zone d'étude (section IV.2.3.1.2.), en supposant que le croisement d'informations entre les RSAPs chevauchantes des sites voisins soit utilisable pour spatialiser l'abondance passée des taxons. L'ensemble du développement méthodologique est discuté dans la section suivante.

VI.1.2. Spatialiser la mosaïque paysagère passée

Un des objectifs de cette thèse était de répondre au besoin méthodologique des communautés scientifiques nécessitant l'accès à des reconstructions de mosaïques paysagères passées sur le long terme et à résolution spatiale fine, encore innaccessibles avec les méthodes existantes (section II.2.). Cet objectif est atteint par la mise en place et l'évaluation de l'approche BACKLAND (BACKward LAND-cover reconstruction), qui ont fait l'objet d'une publication dans *Ecography* (section IV.2.). Cette approche se base sur la spatialisation des estimations LOVE des sites sédimentaires de Bassiès (section IV.1., Plancher et al., 2022) et sur une carte d'occupation du sol récente et des données botaniques (Houet, Ribière, et al., 2012; Mazier et al., 2022; Vacquié et al., 2016), pour produire des cartes de distribution continues des taxons polliniques intégrant l'autocorrélation spatiotemporelle de façon rétroactive. Cette partie de la méthodologie est discutée dans la section suivante (VI.1.2.1.). Puis, ces cartes de distribution des taxons sont utilisées conjointement à des variables environnementales par des modèles permettant de reconstruire des cartes d'occupation du sol passées. Cette partie de la méthodologie est discutée dans la section suivante (VI.1.2.2.)

VI.1.2.1. Les cartes de distribution des taxons

Pour la spatialisation des estimations LOVE au sein de la zone d'étude, dans le but de produire des cartes de distribution des taxons polliniques, nous avons utilisé des fonctions de densité de probabilité (Probability Density Functions, **PDFs**, Kühl et al., 2002)(Fig.3a), couramment utilisés par les biogéographes et écologues (Hély & Lézine, 2014; Ledru et al., 2016; Lézine et al., 2011) et une intégration rétroactive astucieuse de l'**autocorrélation** spatiotemporelle (section IV.2.3.2.2.).

Les estimations LOVE représentent la composition de la végétation au sein des zones source du pollen de chaque site (RSAP, Sugita, 2007b) telle qu'elle est reflétée par les assemblages de pollen, en intégrant les différences inter-taxonomiques de production, dispersion et déposition du pollen via des modèles gaussiens (Prentice, 1985, 1988; Sugita, 1993, 1994). Elles représentent donc le fait que les plantes émettrices les plus éloignées contribuent moins à l'assemblage pollinique que les plantes proches, ce sont des abondances de plantes pondérées par la distance séparant la plante émettrice du point de prélèvement du pollen (Distance-Weighted Plant Abundance, Sugita, 2007b). L'utilisation de PDFs gaussiennes pour représenter la probabilité de présence de chaque taxon au sein de la zone source de pollen de chaque site est donc en bon accord avec les hypothèses de base du LRA, se distinguant des techniques d'interpolation déjà proposées pour spatialiser les données LOVE au sein d'une région (O'Dwyer et al., 2021).

En se basant sur la redondance d'informations portées par les estimations LOVE décrivant la composition de la végétation au sein de RSAPs chevauchantes, combiner ces PDFs sur l'ensemble de la

zone d'étude a permis de révéler des gradients d'abondance des taxons au sein des RSAPs (Fig.4b). Cette étape est une étape cruciale de la méthodologie employée dans cette thèse, car elle permet d'impliquer directement les estimations LOVE dans la variabilité des reconstructions paysagères. Leur variabilité spatiotemporelle a effectivement été le seul moteur des changements d'occupation du sol estimés lors de l'application de BACKLAND sur les XIX^{ème} et XX^{ème} siècles (section V). Elle se distingue donc également de l'approche par scénarios multiples dans laquelle les estimations LOVE, malgré leur potentiel pour la spatialisation, ne sont pas directement intégrées dans les reconstructions paysagères (Bunting et al., 2018).

Les gradients reflétés par les distributions basées sur les estimations LOVE ne permettent cependant pas de représenter la forte hétérogénéité de la distribution des taxons contraints par la topographie complexe du paysage montagnard de Bassiès. J'ai donc proposé une façon simple et directe d'intégrer rétroactivement l'autocorrélation spatiotemporelle en pondérant les distributions basées sur les estimations LOVE de la fenêtre temporelle passée ciblée (1990-2000 pour la mise en place de l'approche BACKLAND) par leurs distributions issues d'une carte d'occupation du sol plus récente (2008, Vacquié et al., 2016) renseignée par des données botaniques (Mazier et al., 2022) (Fig.3b ; Fig.4a). La nomenclature utilisée par la carte d'occupation du sol de 2008, identique à celle de 1993 utilisée comme jeu de données d'entraînement pour la mise en place de BACKLAND (Houet, Ribière, et al., 2012), est par construction celle qui est adoptée par BACKLAND. Mais la complexité de classer les images issues de télédétection en types d'occupation du sol en contexte montagnard (contrastes élevés, expositions, couverture nuageuse...)(Müllerová, 2005) est responsable d'imprécisions sur cette carte. Les données botaniques utilisées tout au long de ce travail de thèse (Mazier et al., 2022) sont en partie issues d'inventaires floristiques réalisés en 2015 sur les différents types de landes et de pelouses dans l'objectif de mesurer la précision de la classification de la carte de 2008 et son adéquation avec la distribution des types de végétation sur le terrain (Haunold, 2015). Cette analyse avait conclu à une correspondance de 65.2% entre la carte et les données floristiques, ou 82.5% de correspondance en considérant que les confusions entre types de pelouses ou les types de landes étaient des erreurs acceptables (Haunold, 2015). La télédétection a donc principalement eu des difficultés à discerner les différents types de landes et de pelouses du paysage de Bassiès, responsable de l'estimation de compositions floristiques assez hétérogènes de ces types d'occupation du sol (Haunold, 2015). La difficulté à cartographier ces types d'occupation du sol avec la télédétection a probablement impacté les reconstructions BACKLAND puisque l'apprentissage des modèles les utilisent (section IV.2.3.2., section IV.2.3.3.), et que leurs données floristiques sont utilisées pour l'intégration de l'autocorrélation spatiotemporelle entre reconstructions successives. Ceci pourrait notamment expliquer certaines transitions entre types de landes estimées lors de l'application de BACKLAND la aux XIX^{ème} et XX^{ème}

siècles (Fig.18). Cependant, n'ayant pas d'autres alternatives pour accéder à deux cartes d'occupation du sol récentes basées sur la même nomenclature des types d'occupation du sol (condition indispensable à la mise en place de BACKLAND, section IV.2.5.1.1.), il s'agit de biais difficilement contournables et inhérents aux analyses de télédétection.

Bien que la méthode d'intégration rétroactive de l'autocorrélation spatiotemporelle dans les distributions des taxons soit améliorable (voir section IV.2.5.1.2.), l'application de BACKLAND sur les XIX^{ème} et XX^{ème} siècles a permis la production d'un atlas de la mosaïque d'occupation du sol de Bassiès sensible à la variabilité spatiotemporelle de la composition de la végétation reflétée par les estimations LOVE (Fig. 18a), tandis que l'utilisation de l'autocorrélation résiduelle (Crane et al., 2012) avait été envisagée mais figeait les reconstructions. Jusqu'à présent, les tentatives de spatialisation des estimations LOVE ne tenaient pas compte des liens spatiotemporels dans la distribution de la végétation (O'Dwyer et al., 2021), malgré l'importance reconnue de reconstruire des dynamiques intégrant la continuité spatiotemporelle des processus écologiques (Bunting et al., 2018; Caseldine et al., 2008).

L'intégration du spatiotemporel dans BACKLAND est faite rétroactivement et en deux étapes : premièrement la dimension spatiale de la végétation est estimée via la cartographie des distributions des taxons basées sur les estimations LOVE à une fenêtre temporelle ciblée, puis le lien temporel entre cette date et une date plus récente est intégré par pondération. Une méthode pleinement *spatiotemporelle* mettrait dès le début à poids égaux les dimensions spatiales et temporelles des reconstructions. Il existe dans la littérature des tentatives de reconstruction spatiotemporelles plus poussées qui pourraient être envisagées pour la spatialisation des estimations LOVE avec les PDFs. Il serait par exemple possible de se baser sur une fonction de distribution de l'autocorrélation *spatiotemporelle* de chaque taxon d'après les séries d'estimations LOVE de chaque site (Gabriel et al., 2017; Opitz et al., 2020; Zamberletti et al., 2021). Une telle approche basée sur une fonction continue serait complémentaire et particulièrement intéressante car elle permettrait notamment d'estimer des cartes de distribution à des périodes non renseignées par les données polliniques. Néanmoins, il faudrait réfléchir à un moyen de conserver l'hétérogénéité spatiale des distributions au fil des reconstructions passées, comme le fait notre approche rétroactive en s'appuyant sur l'intégration des cartes issues de télédétection.

La méthode utilisée avec BACKLAND pour spatialiser les estimations LOVE est finalement simple, mobilisant des fonctions de densité de probabilité dont l'usage est répandu et en accord avec les hypothèses de base du LRA, et intégrant rétroactivement l'autocorrélation spatiotemporelle dans les distributions des taxons estimées d'une fenêtre temporelle à l'autre. Cette méthode a permis la

production de cartes de distribution des taxons dont l'hétérogénéité reflète celle de la mosaïque paysagère tout en intégrant la composition de la végétation passée estimée par le LRA. Contrairement à d'autres approches plus élaborées (Marquer et al., 2017; Pirzamanbein et al., 2014), BACKLAND ne nécessite pas de recourir à des modèles dynamiques pour produire des cartes de distribution, dont les données et paramètres sont souvent inaccessibles à une résolution spatiale aussi fine. Elle est donc plus facilement généralisable.

VI.1.2.2. Modélisation rétrospective des mosaïques d'occupation du sol

BACKLAND repose sur des modèles linéaires multiples (Guisan & Zimmermann, 2000) pour estimer rétrospectivement des cartes d'occupation du sol de nomenclature et de résolutions spatiales fines, en mobilisant les estimations LOVE pour bénéficier de leur perspective à long-terme. Pour la phase d'apprentissage des modèles, des données récentes ont été mobilisées (section IV.2.3., Plancher et al., in press). Les densités multiéchelles de chaque type d'occupation du sol, estimées à partir de la carte d'occupation du sol de 1993 (Houet, Ribière, et al., 2012) par MHM (Multiscale Heterogeneity Map, Gauchere, 2007) sont expliquées, via un processus en validation croisée (Hastie et al., 2009), par une combinaison linéaire de variables intégrant :

- Les distributions des taxons basées sur les estimations LOVE de la fenêtre temporelle 1990-2000 (TW1995, issues de Plancher et al., 2022)
- Des variables environnementales considérées constantes au cours du temps (pente, altitude, courbure du terrain, exposition, distance au plus proche point d'eau) (Annexe 5).

Ces modèles ont permis la production d'une carte d'occupation du sol très ressemblante à la carte d'occupation du sol de référence de 1993 (section IV.2.4.2.3., Kappa multiéchelle moyen = 0.65, Cohen, 1960; Landis & Koch, 1977).

Nous avons utilisés des modèles linéaires de famille gaussienne qui ont produit des résultats similaires à des modèles non paramétriques plus élaborés (General Additive Models, Hastie & Tibshirani, 1987), avec l'avantage de moins sur-ajuster (*overfit*) les données d'apprentissage (Beck & Jackman, 1998; Wood et al., 2015). D'autres types de modèles explicatifs pourraient cependant être envisagés, tels que des modèles linéaires généralisés intégrant d'autres types de distributions des données d'apprentissage (Guisan et al., 1999; McCullagh, 1984), ou la méthode des arbres aléatoires (*Random Forest*, Biau & Scornet, 2016; Breiman, 2001; Evans et al., 2011) qui est capable d'identifier et d'explorer des relations non-intuitives.

Avec l'intégration de l'autocorrélation directement dans les variables explicatives des modèles linéaires, BACKLAND se distingue des modèles basés sur les automates cellulaires ou chaînes de Markov (Pirzamanbein et al., 2014; Poska et al., 2008), car les modèles ne sont pas contraints par un

apprentissage portant sur les transitions observées entre types d'occupation du sol. Ainsi, en ne se focalisant pas sur les transitions observées entre deux périodes récentes, BACKLAND assure davantage de souplesse dans les reconstructions puisque rien n'empêche l'estimation de transitions entre occupation du sol qui seraient inverses à la tendance récente. Dans l'objectif de mieux comprendre les impacts environnementaux des activités humaines, être capable de modéliser des transitions inverses aux tendances observées sur l'actuel est un atout, par exemple dans le cas des dynamiques de déforestation/aforestation passées.

En moyenne, l'hétérogénéité spatiale multiéchelle des mosaïques d'occupation du sol estimées par BACKLAND diminue légèrement au fil des applications rétrospectives (Annexe 3A). Cette diminution peut s'expliquer en partie par une difficulté à modéliser les types d'occupation du sol les plus rares et les plus fragmentées (Fig.5, Fig.6, Fig.7, Plancher et al., in press). Néanmoins, ce biais méthodologique de dégradation de l'hétérogénéité spatiale est rapidement stabilisé (Annexe 3A), et l'analyse spatialement explicite de la dynamique paysagère proposée au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles montre une réponse variable de l'hétérogénéité paysagère aux changements d'occupation du sol, avec par endroits un gain d'hétérogénéité ou une homogénéisation (Fig.20, section V.4.1.). L'intérêt d'une approche spatialement explicite a par ailleurs été mis en évidence par cette étude, permettant d'ouvrir des pistes de réflexion sur les relations entre l'abandon du pâturage traditionnel et la dynamique paysagère de Bassiès (section V.5.2.) qui n'auraient pas été permises sans la spatialisation des estimations LOVE (Fig. 5).

Enfin, BACKLAND est une approche diachronique basée sur des modèles statistiques, n'intégrant pas directement de processus dynamiques dans les reconstructions de mosaïques d'occupation du sol. Néanmoins, les reconstructions paysagères étant basées sur la variabilité des estimations LOVE, les processus à l'origine de leur variabilité sont indirectement reflétés. Elle est également déterministe, puisque les modèles linéaires n'intègrent pas de facteur aléatoire, et considère également une composition botanique constante des types d'occupation du sol modélisés. Elle est donc applicable sur des périodes passées pour lesquelles les conditions d'analogie restent pertinentes, c'est-à-dire avec des taxons polliniques similaires et en proportions constantes au sein de chaque type d'occupation du sol. Plus les fenêtres temporelles récentes (utilisées pour l'apprentissage) et passées sont éloignées dans le temps, moins cette hypothèse est raisonnable, à l'instar des approches paléoenvironnementales supposant l'existence d'analogues modernes aux conditions environnementales, assemblages végétaux, communautés biologiques passées (Jackson & Williams, 2004). En Ariège par exemple, cette hypothèse d'analogie reste raisonnable au moins jusqu'au XVIII^{ème} siècle et il est difficile d'estimer jusqu'à quelle période. A cette époque, l'exploitation forestière a entraîné la disparition des forêts d'altitude de sapin, de pin sylvestre et de pin à crochet (jusqu'à

1800m, 2000m et 2200m respectivement), laissant place à des forêts clairsemées de pins à crochet et à de grandes formations herbacées associées à l'activité pastorale (Davassee & Galop, 1990, 1994), formant alors les types d'occupation du sol analogues à la situation actuelle, bien qu'en des proportions différentes au sein du paysage. Enfin, estimer les incertitudes associées aux estimations BACKLAND et leurs variations spatiotemporelles serait nécessaire pour une interprétation parcimonieuse des résultats. L'approche s'appuie en effet sur une succession d'étapes qui s'influencent les unes les autres, et leurs incertitudes respectives se combinent au fil des étapes de reconstruction. Une collaboration avec des mathématicien.ne.s (T. Klein et A. Lagnoux, Institut de Mathématiques UMR 5219) a démarré dans le cadre de cette thèse et doit être poursuivie dans ce but. Néanmoins, BACKLAND n'est pour l'instant pas aisément réutilisable pour d'autres applications car elle est composée de plusieurs scripts R nécessitant des allers-retours avec le programme Multiscale Heterogeneity Map pour le calcul des densités multiéchelle des types d'occupation du sol, intégrées d'une reconstruction à l'autre pour l'intégration de l'autocorrélation spatiotemporelle (section IV.2.3.1.1.). L'ensemble de la chaîne de traitements doit donc en amont être facilement accessible et utilisable par tout.e utilisateur.ice. Nous avons pour cela fait appel à une équipe de développ.eur.euse.s ([Sigilence Technologies](#)) chargée d'intégrer toute la chaîne de traitements de BACKLAND dans un package R qui sera bientôt en libre accès.

VI.2. Dynamique paysagère et pastoralisme

Le développement de l'approche BACKLAND (Plancher et al., 2022, in press) avait pour objectif de répondre au besoin méthodologique des écologues du paysage et autres communautés scientifiques nécessitant des reconstructions paysagères passées sur le long-terme (JA. Dearing et al., 2015; D. Foster et al., 2003; Herrault et al., 2015; Seddon et al., 2014). Son application sur les XIX^{ème} et XX^{ème} siècles à partir des estimations LOVE des sites sédimentaires de Bassiès (section V) répond à l'objectif de participer à une meilleure compréhension des dynamiques paysagères montagnardes en contexte d'abandon pastoral.

En termes de composition, l'atlas des cartes d'occupation du sol proposé confirme la dynamique d'enfrichement des pelouses, principalement par les landes (Fig.18, Fig.19), et confirme une corrélation positive entre cette diminution et celle de la pression pastorale des estives de Bassiès (Table 8, Fig. 21), en accord avec la littérature scientifique portant sur les Pyrénées (Galop et al., 2011; Métailié et al., 2021) ou d'autres massifs européens (Bracchetti et al., 2012; Chauchard et al., 2007; Ferrara et al., 2021; Freléchoux et al., 2007; Galop et al., 2011; MacDonald et al., 2000; Sanjuán et al., 2018; Tasser

et al., 2007; Viciani et al., 2017). L'influence de la déprise pastorale sur l'homogénéisation du paysage (Errea et al., 2023; Lavorel et al., 2017; Varga et al., 2018; Vicente-Serrano et al., 2000), semble être un processus limité à Bassiès où certaines zones ont connu au contraire une augmentation d'hétérogénéité multiéchelle au cours de la période d'étude (Fig.20). Ces résultats tendent à indiquer une influence des conditions environnementales complexes du cirque de Bassiès sur ce processus d'homogénéisation (Bricca et al., 2022), mais pourraient également indiquer des délais de réponse variables de la végétation au sein de la zone d'étude et un processus de fragmentation des habitats en cours, précédant une homogénéisation potentielle (Errea et al., 2023) en l'absence de reprise du pâturage.

Les analyses corrélatives entre la pression pastorale et la surface de pelouse de chaque secteur (Fig.21) ont permis de discuter de la variabilité spatiotemporelle de la pression pastorale au sein du paysage de Bassiès (section V.5.3.), puisque le respect supposé de leurs délimitations spatiales a probablement diminué avec la mise à disposition de surfaces de pâturage en contexte d'abandon. Une transition vers une exploitation plus extensive des estives à partir des années 1940, à partir desquelles davantage de surfaces de pâturage étaient disponibles pour les troupeaux, peut notamment favoriser les réponses différenciées de la végétation à la déprise pastorale (Deleglise, 2011; Errea et al., 2023).

L'enfrichement estimé à Bassiès semble plutôt associé à une augmentation des surfaces de landes à rhododendron et de landes mixtes, tandis que les landes à callune ont tendance à diminuer (Fig.18, Fig.19). La distribution de la callune est très dépendante de l'activité pastorale extensive en contexte montagnard (Doche, 1990; Loiseau & de Montard, 1998), et il semblerait également qu'elle soit impactée par les pluies azotées en recrudescence au XX^{ème} siècle en lien avec le réchauffement climatique (Aerts et al., 1990; Jeffers et al., 2011). Il est probable que les conditions environnementales et une activité pastorale plus intense au XIX^{ème} siècle (Galop et al., 2011) étaient plus favorables pour la callune, expliquant son recul surfacique depuis. Rappelons également que BACKLAND repose sur une hypothèse de constance de la composition des occupations du sol passées dans le temps, puisque les données botaniques actuelles (Mazier et al., 2022) sont utilisées pour caractériser la composition des types d'occupation du sol sur l'ensemble de la période étudiée. Ainsi, l'approche BACKLAND permet de mettre en évidence des changements de composition et de configuration de la mosaïque paysagère, mais ne permet pas d'intégrer la variabilité potentielle de la composition de la végétation au cours du temps au sein-même des types d'occupation du sol. Du fait des conditions environnementales changeantes et d'une baisse de l'intensité de pâturage, il est possible que la composition de la lande à callune telle que déterminée par les inventaires floristiques récents ne reflète pas tout-à-fait leur composition passée. Ceci, associé aux difficultés de caractériser la composition floristique des landes à partir de la carte issue de télédétection discutées précédemment (section VI.1.2.1.), peut avoir entraîné des confusions dans la modélisation des distributions des types de landes contenant tous

calluna vulgaris dans des proportions variables (Table 3). L'augmentation générale de la surface occupée par l'ensemble des landes au détriment des pelouses reflète tout de même l'enrichissement des estives.

Les analyses spatialement explicites et multiéchelles effectuées avec Multiscale Heterogeneity Map (Gaucherel, 2007) et Comparison Map Profile (Gaucherel et al., 2008) sur l'atlas de mosaïques paysagères proposé par BACKLAND aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles indiquent (1) une hétérogénéité spatiale croissante avec l'étendue d'observation (entre 40m et 260m autour de chaque pixel, section V.3.) quelque soit la fenêtre temporelle étudiée (Annexe 3B), et que (2) pour chaque comparaison effectuée, toutes les échelles d'observation sont concernées par les changements d'hétérogénéité paysagère avec une intensité similaire (Annexe 3D). Ces résultats indiquent que (1) malgré la diminution progressive de l'hétérogénéité multiéchelle moyenne la structure multiéchelle du paysage de Bassiès est préservée au fil des reconstructions, avec une plus grande hétérogénéité du paysage à grande échelle et que (2) le processus d'enrichissement mis en évidence au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, dans le contexte de la déprise pastorale, qu'il soit associé à un gain d'hétérogénéité ou à une homogénéisation selon les endroits, a impacté la configuration du paysage dans son ensemble. Ceci est particulièrement intéressant dans la perspective d'une approche holistique des dynamiques paysagères (B.-L. Li, 2000; Mimet et al., 2016; Naveh, 2000) en contexte d'abandon pastoral : bien que l'enrichissement semble être un processus hétérogène au sein du paysage (Fig.20), les changements d'occupation du sol impliqués ont influencé sur le long-terme l'ensemble du paysage et peuvent donc avoir des répercussions écologiques à toutes les échelles (Holmes et al., 2005; Kierepka et al., 2020; Lemly & Cooper, 2011, 2011; Rossi & Van Halder, 2010).

De tels résultats témoignent de l'importance d'accéder à des reconstructions paysagères sur le long-terme en préservant une résolution spatiale et une nomenclature des types d'occupation du sol fines pour améliorer la compréhension des impacts environnementaux des activités humaine et de la variabilité des temps de réponse de la végétation aux changements de pratiques (Bürgi et al., 2007, 2017; Garbarino et al., 2020; Gillet et al., 2016; Houet, Loveland, et al., 2010; Le Provost et al., 2020; Neumann et al., 2017; Pakeman et al., 2019; Pärtel et al., 2007; Tappeiner et al., 2020). Intégrer la complexité des paysages par une approche holistique (B.-L. Li, 2000) avec une perspective à long-terme favoriserait la mise en place de plans de gestion adaptés (Blaschke & Hay, 2001; Ding et al., 2023; Gaucherel et al., 2007; Gaucherel, Vezy, et al., 2016; Kierepka et al., 2020; Lemly & Cooper, 2011; Plieninger et al., 2015; Rossi & Van Halder, 2010; Viers et al., 2012; Wu et al., 2000). L'approche BACKLAND gagnerait donc à être appliquée sur d'autres sites montagnards présentant les jeux de données nécessaires (section IV.2.5.1.1.), pour une compréhension élargie des dynamiques paysagères montagnardes.

VII. Perspectives

Au-delà de ces reconstructions cartographiques, au cœur de l'écologie du paysage, les résultats de cette thèse permettent d'envisager de nombreuses perspectives pour les méthodes d'étude des paysages (VII.1.), pour la compréhension des relations paysages-biodiversité (VII.2) et pour la gestion des paysages (VII.3.).

VII.1. Méthodologie d'étude des paysages

Cette thèse explore de façon superficielle les liens corrélatifs entre la dynamique paysagère de Bassiès et les pratiques pastorales au XX^{ème} siècle (Fig.21). D'un point de vue méthodologique, il serait intéressant d'aller au-delà de pures corrélations et mieux prendre en compte les processus à l'origine des dynamiques paysagères, par exemple en comparaison avec des modèles mécanistes. En intégrant des processus explicatifs de changements paysagers, les modèles mécanistes apparaissent comme des approches complémentaires à BACKLAND. Une multitude de modèles mécanistes pourrait être envisagée à cet effet. Parmi les plus courants, on trouve ceux à base d'équations différentielles ordinaires, utilisés pour modéliser des dynamiques de populations et/ou d'écosystèmes dans lesquelles les interactions entre variables sont connues ou supposées (Cherkashin & Bibaeva, 2020; James Omaiye, 2023; Lauro, 2013). La modélisation à base d'agents est également une approche complémentaire intéressante, car elle permet la prise en compte de comportements individuels, souvent stochastiques, des interactions non linéaires complexes à une échelle plus fine (Méjean et al., 2021; Shugart et al., 2020; Xiaodong & Shugart, 2005). Enfin, des modèles plus récents et moins connus, dits « à événements discrets » ont également été utilisés en sciences de l'environnement pour modéliser le fonctionnement et les trajectoires de socio-écosystèmes (Cosme et al., 2022, 2023; Gaucherel & Pommereau, 2019; Mao et al., 2021).

Tisser des liens entre ces approches et BACKLAND offrirait des perspectives indéniables d'amélioration de notre compréhension des socio-écosystèmes. A notre connaissance, aucune méthode mécaniste n'a été construite de façon à modéliser rétroactivement leurs objets d'étude. Néanmoins, en prenant les reconstructions BACKLAND les plus anciennes comme point de départ d'une approche mécaniste prospective, il en résulterait une autre dynamique dont l'état final pourrait être comparé avec des données modernes, validée ou invalidée. La validation de cette dynamique permettrait de mettre en évidence la cohérence de celle estimée par BACKLAND, et de mieux comprendre les processus à l'origine du paysage actuel. Mais les cohérences/incohérences entre les dynamiques estimées par BACKLAND et la reconstruction mécaniste seraient tout-aussi intéressantes, car elles ouvriraient des perspectives sur la compréhension des processus à l'œuvre dans ces socio-écosystèmes, et sur les

difficultés d'une approche statistique non-mécaniste comme BACKLAND à modéliser le paysage où l'humain est un acteur majeur des changements. Le travail issu de cette thèse a d'ores et déjà été intégré dans cette perspective de couplage avec un modèle qualitatif à événements discrets (Gaucherel et al., 2020; Gaucherel & Pommereau, 2019; Pommereau et al., 2022), grâce au travail de plusieurs stagiaires encadrés par C.Gaucherel (UMR AMAP) et F.Mazier (UMR GEODE).

VII.2. Etudes de biodiversité

D'un point de vue de la biodiversité, les reconstructions paysagères à long-terme qu'offrent BACKLAND permettront bientôt d'étudier les **dynamiques de diversité** (spécifiques et fonctionnelles) à différentes échelles spatiales, d'identifier des **délais de réponse** des écosystèmes aux changements de pratiques et de paysages, d'évaluer l'**héritage** des changements passés sur les conditions actuelles.

- **Dynamiques de diversité** : En combinant les reconstructions BACKLAND avec d'autres proxys paléoécologiques (données polliniques brutes, champignons coprophiles, ADN sédimentaire ; Cugny et al., 2010; Fenderson et al., 2020; Mazier et al., 2006; Taberlet et al., 2012), il sera possible d'étudier plus finement les liens entre caractéristiques paysagères et changement de biodiversité floristique et faunistique, et d'intégrer les effets du paysage à différentes échelles sur les indices de paléobiodiversité à différents niveaux d'organisation (selon Whittaker, 1977), celle d'une communauté (diversité α), d'un paysage (diversité γ) ou d'une région (diversité ϵ) (B. V. Odgaard, 2013). Par exemple, les données polliniques brutes des sites sédimentaires de Bassiès ont notamment été mobilisées pour des analyses de diversité et comparer leurs trajectoires au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles grâce au stage de C.Bonnet (Annexe 6), intégré au projet interdisciplinaire PASTSERV portant sur la reconstitution des trajectoires à long-terme des communautés végétales et animales, des fonctions écologiques et des services écosystémiques du Haut-Vicdessos (Observatoire Homme-Milieus Pyrénées Haut-Vicdessos). Ce travail a notamment mis en évidence une richesse pollinique plutôt stable, une composition des assemblages qui commencent à changer à partir des années 1920 pour se rapprocher de plus en plus de leurs compositions récentes, et une diminution de l'équitabilité des assemblages à partir des années 1950 (donc la dominance plus prononcée de certains taxons par rapport à d'autres), à l'échelle de l'ensemble de sites (diversité γ), et des trajectoires diversifiées selon les sites sédimentaires. En lien avec l'atlas d'occupation du sol produit et analysé durant cette thèse (section V, Annexe 4), ce travail complémentaire indique une influence du processus d'enrichissement sur la diversité floristique de Bassiès, et permettrait d'étudier les relations entre les dynamiques paysagères (à différentes échelles spatiales autour des sites) et les trajectoires de diversité enregistrées par les données polliniques brutes.

- **Délais de réponse :** Les processus écologiques entraînent des délais de réponse des écosystèmes aux changements d'activités humaines dont les durées sont variables et encore mal connues malgré un intérêt croissant que leur portent les études visant à comprendre les changements paysagers et leurs impacts environnementaux (Bürgi et al., 2017; du Toit et al., 2016; D. R. Foster et al., 1998). Dans le cadre de cette thèse, les données de charges pastorales ont été corrélées aux surfaces de pelouses estimées par BACKLAND en les moyennant sur des fenêtres temporelles décalées de 5 ans par rapport aux fenêtres temporelles utilisées pour les estimations LOVE (section V.5.3.). Alors qu'à Bassiès la reprise de l'activité pastorale en 2020 grâce à la montée en estive du troupeau de B. Dupui semble déjà avoir des répercussions sur la végétation autour du refuge de Bassiès (flore caractéristiques des reposoirs, observations de terrain), il semblerait en effet qu'un délai de 5 ans puisse intégrer le délai de réponse des pelouses aux changements de pression pastorale. Néanmoins, ce délai peut être différent dans le cadre d'une déprise pastorale, et il est également probable qu'il soit variable au sein du paysage, comme l'indique notamment la variabilité des changements d'hétérogénéité estimés par l'analyse multiéchelle de la dynamique paysagère de Bassiès (section V.3.2.). Mais appliquer BACKLAND sur d'autres zones d'étude aidera à mieux identifier ces délais et les facteurs qui les influencent, selon les contextes.

- **Héritage :** Dans la même logique d'un décalage temporel entre les changements de pratiques et leurs effets sur les paysages et la biodiversité, cette dernière *hérite* de l'histoire du paysage dans lequel elle se trouve : le passé d'un paysage peut avoir des conséquences à long-terme sur sa biodiversité (Dupouey et al., 2002; Haddad et al., 2015; Le Provost et al., 2020; Neumann et al., 2017) ou sur d'autres composantes écosystémiques comme les sols (Brudvig et al., 2013; Ziter & Turner, 2018). De telles perspectives d'étude ont déjà été initiées grâce au travail de stage de H. Belly, intégré au projet PASTSERV. La trajectoire d'occupation du sol empruntée par chaque point d'inventaire floristique situé sur la zone d'étude des reconstructions BACKLAND a été estimée grâce à l'atlas de mosaïques paysagères produit durant cette thèse (Annexe 7A). Ceci a permis d'estimer des variables paysagères, telles que l'âge de l'occupation du sol, le nombre de changements ayant eu lieu sur la période couverte par les reconstructions BACKLAND, et l'hétérogénéité multiéchelle de la végétation, avec différents pas de temps, et d'évaluer leur influence sur les diversités spécifiques et fonctionnelles des points d'inventaire (Annexe 7B). Si les variables topographiques expliquent en grande partie la diversité taxonomique et fonctionnelle actuelles, une partie non négligeable est liée à l'histoire de ces relevés et particulièrement l'ancienneté de l'occupation du sol et l'hétérogénéité du paysage passé. Avec le soutien de F. Gillet (UMR 6249 Chrono-environnement), ces analyses sont actuellement revisitées et consolidées avant publication et d'autres analyses sont envisagées (analyse des séries temporelles des classes d'OS, arbre phylogénétique).

VII.3. Services et fonctionnement des écosystèmes

En Europe, l'influence historique des sociétés sur leur environnement a conduit à la construction de socio-écosystèmes, dont les dynamiques écologiques sont en connexion étroite avec les dynamiques sociétales (Giraudoux, 2022). Au sein de ces socio-écosystèmes, les êtres humains tirent des bénéfices de leur environnement, ce qui a conduit à la notion de *service écosystémique*. Ces services, basés sur une vision anthropocentrée des écosystèmes, peuvent être relatifs à l'approvisionnement en ressources, à la régulation, à l'apport socio-culturel de la nature sur l'humain, et au support du fonctionnement général de la biosphère. Ils sont également en interaction entre eux, avec des effets de synergies et d'antagonismes (Howe et al., 2014; Lafond et al., 2017; Rodríguez et al., 2006), au sein de ce qu'on nomme un bouquet de services (E. M. Bennett et al., 2009; Egarter et al., 2016) et dépendent de la façon dont les paysages sont modulés par les activités humaines (Badora & Wróbel, 2020; Bürgi et al., 2015; Burkhard et al., 2009; Sharma et al., 2019; W. Wang et al., 2014). Les zones de montagne sont une source importante de services écosystémiques (P. Egan & Price, 2017; Egarter et al., 2016; Grêt-Regamey & Weibel, 2020; Pătru-Stupariu et al., 2020). Mais il reste difficile d'évaluer et de quantifier les *bouquets* de services écosystémiques dans ces environnements complexes où les données nécessaires sont souvent manquantes (Egarter et al., 2016). Malgré un nombre croissant d'études, encore rares sont celles qui portent sur les dynamiques spatiales et temporelles des bouquets de services écosystémiques et des relations entre services au sein de paysages montagnards (E. M. Bennett et al., 2009; Bürgi et al., 2015; Locatelli et al., 2017). Cartographier les paysages dans le temps apparaît alors comme essentiel pour analyser les dynamiques spatiales et temporelles des changements d'occupation du sol et de leurs relations avec les services écosystémiques (Burkhard et al., 2009; Egarter Vigl et al., 2017; Nedd et al., 2021; Pătru-Stupariu et al., 2020; Vannier et al., 2019). Les services écosystémiques sont notamment ciblés par l'Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques (EFESE), initiée par le ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires, pour proposer des documents de synthèse de l'état de la biodiversité pour en renforcer la prise en compte dans les politiques publiques et les décisions privées. L'EFESE a notamment publié un rapport récent sur les écosystèmes rocheux et de haute-montagne (CGDD, 2018), décrivant les écosystèmes montagnards et les services écosystémiques qu'ils fournissent et résumant les principaux instruments de gouvernance pertinents pour éclairer les décideurs dans le but d'assurer leur maintien. D'après ce rapport, l'acquisition et la mise à disposition de cartographie des distributions d'espèces et des milieux (principalement de la végétation) est une priorité pour améliorer les analyses et les évaluations des services écosystémiques en montagne. En effet, les métriques paysagères représentent des outils puissants pour identifier les liens entre changements paysagers et bouquets de services écosystémiques (Vannier et al., 2019), et les cartes favorisent la

transmission des connaissances des scientifiques vers les décisionnaires et acteurs de locaux (Pătru-Stupariu et al., 2020).

L'approche BACKLAND est donc particulièrement adaptée pour répondre aux besoins des scientifiques et gestionnaires en termes de services écosystémiques. Des travaux de recherches ont déjà été entamés dans la perspective de modéliser les dynamiques du bouquet de service écosystémique de Bassiès en mobilisant l'atlas des mosaïques d'occupation du sol produit dans cette thèse par l'application de BACKLAND sur les XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, grâce à une collaboration avec C. Sirami (UMR DYNAFOR) et plusieurs stagiaires au sein du projet PASTSERV. Ces recherches ont par exemple pour objectif d'étudier les interactions, synergies et antagonismes les services écosystémiques fournis par le paysage de Bassiès au cours du temps, de questionner la façon dont les dynamiques spatiotemporelles des communautés et des fonctions écologiques sur le long-terme peuvent contribuer à la gestion des territoires. Il a par exemple été montré que la diversité des services écosystémiques fournis n'a pas changé significativement au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, mais il a été estimé un basculement : la diminution de nombreux services de régulation, de valeur pastorale et patrimoniale avec la disparition des pelouses, et une augmentation du potentiel de pollinisation, des services de cueillette et de valeur esthétique avec le développement des landes, en particulier des landes à rhododendron (Annexe 8).

VIII. Conclusion générale

Ce travail de thèse a permis de développer une approche de reconstruction rétrospective des mosaïques d'occupation du sol sur le long-terme, baptisée BACKLAND (BACKward LAND-cover reconstruction, Plancher et al., in press), mise en place, testée et appliquée sur le paysage pyrénéen de Bassiès (Haut-Videssos, Ariège) pour produire un atlas de sa mosaïque paysagère aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles. Il s'agit de la première approche qui propose de combiner la résolution spatiale et la nomenclature fines des cartes d'occupation du sol issues de télédétection avec la portée temporelle étendue des données polliniques fossiles modélisées par LOVE (LOcal Vegetation Estimates, Sugita, 2007b), la deuxième étape de l'Algorithme de Reconstruction des Paysages (LRA, Sugita, 2007a, 2007b).

Les estimations LOVE quantifient la composition de la végétation locale autour des sites sédimentaires au sein de leurs zones sources du pollen (Relevant Source Area of Pollen, RSAP, Sugita, 2007b), en corrigeant les données polliniques des biais inter-taxonomiques de production, dispersion et déposition différentielles par des modèles (Prentice, 1985, 1988; Sugita, 1993, 1994). Représentant le fait que la végétation proche du site sédimentaire est davantage représentée au sein des assemblages polliniques que la végétation éloignée, les estimations LOVE s'expriment en abondance de plantes pondérées par la distance séparant la végétation émettrice du site sédimentaire (Distance-Weighted Plant Abundance, DWPAs, Sugita, 2007b).

La mise en place de BACKLAND sur un paysage nécessite :

- Des estimations LOVE de données polliniques provenant d'un ensemble de petits sites sédimentaires (<100ha, Sugita, 2007b) suffisamment proches pour que leurs zones sources du pollen se chevauchent, leur ensemble délimitant ainsi la zone de reconstruction de la mosaïque paysagère ciblée par BACKLAND.
- Deux cartes d'occupation du sol récentes basées sur la même nomenclature des types d'occupation du sol. Dans le cadre de cette thèse, ces cartes sont issues de télédétection et représentent la mosaïque d'occupation du sol de Bassiès en 1993 (Houet, Ribière, et al., 2012) et 2008 (Vacquié et al., 2016) en distinguant 8 types d'occupation du sol.
- Des données floristiques caractérisant la composition des types d'occupation du sol présents sur les cartes. Dans le cadre de cette thèse, nous disposons de données d'inventaires de terrain réalisés entre 2015 et 2020 (Mazier et al., 2022).
- Un modèle numérique de terrain

Une des originalités de l'approche est d'utiliser le chevauchement des zones sources du pollen et la redondance d'informations sur la végétation émettrice qu'il implique comme moyen de spatialiser les

estimations LOVE au sein de la zone d'étude. Pour cela, des fonctions de densité de probabilité (Probability Density Functions, PDFs, Kühl et al., 2002) gaussiennes, cohérentes avec les hypothèses du LRA et avec l'aspect « distance-weighted » des estimations LOVE, sont utilisées pour distribuer la probabilité de présence des taxons autour des sites sédimentaires, et sont combinées avec les estimations LOVE de chaque site sédimentaire pour produire des cartes de distribution des taxons continues sur la zone d'étude.

La première étape de cette thèse a donc été d'appliquer le LRA aux données polliniques des sites sédimentaires de Bassiès, afin d'en reconstruire l'historique de la composition de sa végétation au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, période de bouleversements socio-économiques marquée par l'abandon des pratiques pastorales traditionnelles (Métailié et al., 2021), sur des fenêtres temporelles de 10-20 ans (Plancher et al., 2022. *Quaternary Science Review*). Précédemment testé par les travaux de Marquer et al. (2020a), cette application du LRA est la première à être effectuée sur le long-terme en contexte montagnard, où les conditions environnementales entraînent plusieurs écarts aux hypothèses de travail du LRA (Fall, 1992; Markgraf, 1980; Ortu et al., 2006; Randall, 1990; Zhang et al., 2017). Les résultats mettent en évidence l'intérêt d'appliquer le LRA malgré ce contexte défavorable, car les estimations LOVE obtenues sont plus proches de la composition de la végétation estimée à partir d'une série de cartes d'occupation du sol historique que les données polliniques brutes, et les dynamiques de la composition de la végétation locale qu'elles retracent révèlent davantage de variabilité temporelle et spatiale (entre les sites sédimentaires). Parce qu'elles ont révélé une forte variabilité entre les sites sédimentaires malgré leur proximité et le chevauchement de leurs zones sources du pollen de 1km de rayon chacune, les estimations LOVE ont un potentiel intéressant pour retracer les changements spatiotemporels de la végétation. Les trajectoires d'occupation du sol proposées montrent un processus d'enfrichement variable entre les sites.

Les estimations LOVE des sites sédimentaires de Bassiès disponibles suite à ce premier travail, il a été ensuite possible de mettre en place l'approche BACKLAND en se basant sur des jeux de données récentes (Plancher et al., in press). La première étape consiste à produire des cartes de distribution des taxons basées sur les estimations LOVE. L'estimation des PDFs autour des sites sédimentaires, combinées aux estimations LOVE, a permis de produire des cartes de distribution des taxons représentant des gradients d'abondance au sein de la zone d'étude. Une idée originale de l'approche a été d'intégrer rétroactivement l'autocorrélation spatiotemporelle dans la distribution des taxons, dans l'objectif de produire des cartes de distribution cohérentes d'une période à l'autre (Caseldine et al., 2008) et pour donner davantage d'hétérogénéité spatiale aux cartes de distribution des taxons. Pour ce faire, les distributions des taxons issues des PDFs et des estimations LOVE de la fenêtre temporelle ciblée par la reconstruction sont combinées à leurs distributions estimées à partir d'une

carte d'occupation du sol plus récente associée à des données botaniques de terrain (Mazier et al., 2022). Lors de la mise en place de l'approche BACKLAND sur les estimations LOVE de Bassiès, la fenêtre temporelle ciblée par la reconstruction était 1990-2000 (TW1995), et la carte d'occupation du sol récente datait de 2008 (Vacquié et al., 2016). Cette intégration astucieuse de l'autocorrélation spatiotemporelle dans la distribution des taxons a permis de produire des cartes de distribution sensibles aux variations spatiotemporelle de la composition de la végétation estimées par LOVE tout en garantissant la plausibilité des changements estimés d'une date à l'autre. Ensuite, l'apprentissage de modèles linéaires multiples en validation croisée (Guisan & Zimmermann, 2000; Hastie et al., 2009) a permis d'établir des liens statistiques entre les distributions des 8 types d'occupation du sol présents sur la carte d'occupation du sol de 1993 et les distributions des taxons estimées sur la fenêtre temporelle TW1995. La comparaison entre la carte d'occupation du sol estimée par BACKLAND et la carte d'occupation du sol de 1993 a indiqué une forte adéquation et témoigne du potentiel de l'approche pour la reconstruction rétrospective des mosaïques paysagères. Ces premières étapes du travail de thèse, de l'application du LRA à la mise en place et l'évaluation de BACKLAND, répondent à l'objectif méthodologique fixé par cette thèse et offre ainsi à plusieurs communautés scientifiques (JA. Dearing et al., 2015; D. Foster et al., 2003; Herrault et al., 2015; Seddon et al., 2014) une possibilité unique d'étudier les mosaïques paysagères passées sur le long-terme, de façon spatialement explicite, avec une résolution spatiale et une nomenclature de types d'occupation du sol fines.

Suite à ce développement méthodologique, le deuxième objectif de cette thèse était d'apporter des éléments de compréhension de l'influence des activités humaines sur les paysages montagnards, transformés par les bouleversements socio-économiques des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles et en particulier par l'abandon des pratiques pastorales traditionnelles (MacDonald et al., 2000; Métailié et al., 2021), associé à un enrichissement des pelouses par les ligneux dont les conséquences environnementales restent débattues (Bricca et al., 2022; Campagnaro et al., 2017; Errea et al., 2023; Fernández-García & Calvo, 2023; Gartzia et al., 2014; MacDonald et al., 2000; Palombo et al., 2013). Pour répondre à cet objectif, BACKLAND a été appliqué aux estimations LOVE des sites sédimentaires de Bassiès sur les 12 fenêtres temporelles passées de 20-10ans couvrant les XIX^{ème} et XX^{ème} siècles. Un jeu de données pastorales disponible sur le XX^{ème} siècle a été mobilisé pour une analyse corrélative entre dynamique paysagère estimée et pratique pastorale des secteurs d'estive de Bassiès sur cette période. Dans la perspective d'une approche holistique du paysage et de ses changements historiques (B.-L. Li, 2000; Naveh, 2000), une approche multiéchelle a été utilisée pour étudier les changements de composition et de configuration de la dynamique paysagère reconstruite grâce aux outils MHM (Multiscale Heterogeneity Map, Gaucherel, 2007) et CMP (Comparison Map Profile, Gaucherel et al., 2008). L'atlas produit par BACKLAND a permis de mettre en évidence le processus d'enrichissement des estives par les

landes (particulièrement par les landes à rhododendron et les landes mixtes) et la colonisation par les peuplements de pins à crochet, en accord avec la littérature scientifique (Améztegui et al., 2010; Galop et al., 2011; Vacquié et al., 2016). Ce processus d'enfrichement et son impact sur la configuration spatiale du paysage de Bassiès semble néanmoins variable au sein de la zone d'étude, certaines zones étant associées à une homogénéisation et d'autres à un gain d'hétérogénéité multiéchelle moyenne. Cette variabilité du processus d'homogénéisation semble indiquer une forte influence de la complexité environnementale de Bassiès sur la colonisation des estives par les ligneux (Bricca et al., 2022), entraînant des réponses plus ou moins rapides de la végétation face à l'abandon pastoral (Errea et al., 2023). Le gain d'hétérogénéité estimé par endroits peut également révéler une fragmentation des éléments paysagers précédant une homogénéisation à venir (Errea et al., 2023) en l'absence de reprise du pâturage extensif. La diminution de la pression pastorale des secteurs d'estive de Bassiès au XX^{ème} siècle est corrélée à la diminution des surfaces de pelouses dans la plupart des secteurs d'estive. Il semblerait que la complexité de la gestion pastorale de Bassiès et la fluctuation de l'occupation de l'espace par les troupeaux au cours d'une période d'abandon, mais également l'intervention humaine pour limiter la croissance des ligneux sur les estives en contexte d'abandon (écobuages), puissent expliquer certaines anti-corrélations estimées. Compte-tenu du manque de données quantitatives et spatialisées sur les dynamiques paysagères passées, particulièrement en contexte montagnard, de tels résultats témoignent de l'importance d'accéder à des reconstructions paysagères sur le long-terme en préservant une résolution spatiale et une nomenclature des types d'occupation du sol fines pour améliorer la compréhension des impacts environnementaux des activités humaine (Bürgi et al., 2007, 2017; Garbarino et al., 2020; Gillet et al., 2016; Houet, Loveland, et al., 2010; Le Provost et al., 2020; Neumann et al., 2017; Pakeman et al., 2019; Pärtel et al., 2007; Tappeiner et al., 2020)

Le développement de l'approche BACKLAND, au-delà de répondre aux enjeux méthodologiques et d'amélioration de la compréhension des dynamiques paysagères montagnardes fixés par ce travail de thèse, offre de nombreuses pistes de recherches pour étudier les dynamiques des paysages, de la biodiversité et des écosystèmes sur le long terme. De part la diversité des questions scientifiques pouvant être abordées par l'analyse des cartes d'occupation du sol, BACKLAND favorise l'interdisciplinarité, la connexion entre paléoécologie et écologie, l'accès à une compréhension holistique des paysages et donc, espérons-le, à la mise en place de mesures de gestion éclairées.

Bibliographie

- Abraham, V., Man, M., Theuerkauf, M., Pokorný, P., Bobek, P., & Novák, J. (2023). Spatially explicit, quantitative reconstruction of past vegetation based on pollen or charcoal data as a tool for autecology of trees. *Landscape Ecology*, 1–17. <https://doi.org/10.1007/s10980-023-01652-8>
- Abraham, V., Novák, J., Houfková, P., Petr, L., & Dudová, L. (2017). A Landscape Reconstruction Algorithm and pedoanthracological data reveal Late Holocene woodland history in the lowlands of the NE Czech Republic. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 244, 54–64. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2017.04.009>
- Aerts, R., Berendse, F., de Caluwe, H., & Schmitz, M. (1990). Competition in Heathland along an Experimental Gradient of Nutrient Availability. *Oikos*, 57(3), 310–318. <https://doi.org/10.2307/3565959>
- Allen, D., Simonneau, A., Le Roux, G., Mazier, F., Marquer, L., Galop, D., & Binet, S. (2020). Considering lacustrine erosion records and the De Ploey erosion model in an examination of mountain catchment erosion susceptibility and precipitation reconstruction. *Catena*, 187(September 2018), 104278. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104278>
- Alonso, I., & Hartley, S. E. (1998). Effects of nutrient supply, light availability and herbivory on the growth of heather and three competing grass species. *Plant Ecology*, 137(2), 203–212. <https://doi.org/10.1023/A:1009770313618>
- Améztegui, A., Brotons, L., & Coll, L. (2010). Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5), 632–641. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00550.x>
- Andersen, S. T., & Berglund, B. E. (1994). Maps of terrestrial non-tree pollen (NAP) percentages in north and central Europe 1800 and 1450 B.P. In Frenzel (Ed.), *Evaluation of Land Surfaces Cleared from Forest in the Roman Iron Age and the Time of Migrating Germanic Tribes Based on Regional Pollen Diagrams—Paleoclimate Research*, vol. 12 (pp. 119–134).
- Anderson, D. M., & Kothmann, M. M. (1980). Relationship of Distance Traveled with Diet and Weather for Hereford Heifers. *Journal of Range Management*, 33(3), 217–220.
- Antrop, M. (2000). Geography and landscape science. *Belgeo. Revue Belge de Géographie, Special issue: 29th International Geographical Congress*(1-2-3-4), 9–36. <https://doi.org/10.4000/belgeo.13975>
- Antrop, M. (2005). Why landscapes of the past are important for the future. *Landscape and Urban Planning*, 70(1–2), 21–34. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2003.10.002>
- Antrop, M., & Van Eetvelde, V. (2017). The History of Landscape Research. In M. Antrop & V. Van Eetvelde, *Landscape Perspectives* (Vol. 23, pp. 11–33). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-024-1183-6_2
- Anzini, M., Maiorano, L., Dubuis, A., Pottier, J., Vittoz, P., & Guisan, A. (2013). *Spatial predictions of land-use transitions and associated threats to biodiversity: The case of forest regrowth in mountain grasslands*. 16, 227–236. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2012.01215.x>
- Appleby, P. G. (2001). Chronostratigraphic techniques in recent sediments. In W. M. Last & J. P. Smol (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 1: Basin Analysis, Coring, and Chronological Techniques* (Vol. 1, pp. 171–172). Kluwer Academic Publishers.
- Ariza, C., Maselli, D., & Kohler, T. (2013). *Mountains: Our life, our future. Progress and perspectives on sustainable mountain development. From Rio 1992 to Rio 2012 and beyond*. Centre for Development and Environment.
- Badora, K., & Wróbel, R. (2020). Changes in the Spatial Structure of the Landscape of Isolated Forest Complexes in the 19th and 20th Centuries and Their Potential Effects on Supporting Ecosystem Services Related to the Protection of Biodiversity Using the Example of the Niemodlin Forests (SW Poland). *Sustainability*, 12(10), Article 10. <https://doi.org/10.3390/su12104237>
- Baker, A. (2012). Does heavily-grazed vegetation show up in the pollen record? *Quaternary International*, 279–280, 34–35. <https://doi.org/10.1016/J.QUAINT.2012.07.149>
- Bal, M.-C., Rendu, C., Ruas, M.-P., & Campmajo, P. (2010). Paleosol charcoal: Reconstructing vegetation history in relation to agro-pastoral activities since the Neolithic. A case study in the Eastern French Pyrenees. *Journal of Archaeological Science*, 37(8), 1785–1797. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2010.01.035>
- Batlłori, E., & Gutiérrez, E. (2008). Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology*, 96(6), 1275–1288. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01429.x>

- Beck, N., & Jackman, S. (1998). Beyond Linearity by Default: Generalized Additive Models. *American Journal of Political Science*, 42(2), 596–627. <https://doi.org/10.2307/2991772>
- Bennett, E. M., Peterson, G. D., & Gordon, L. J. (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters*, 12(12), 1394–1404. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01387.x>
- Bennett, N. D., Croke, B. F. W., Guariso, G., Guillaume, J. H. A., Hamilton, S. H., Jakeman, A. J., Marsili-Libelli, S., Newham, L. T. H., Norton, J. P., Perrin, C., Pierce, S. A., Robson, B., Seppelt, R., Voinov, A. A., Fath, B. D., & Andreassian, V. (2013). Characterising performance of environmental models. *Environmental Modelling & Software*, 40, 1–20. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2012.09.011>
- Bertrand, G. (1978). Le paysage entre la Nature et la Société. *Revue Géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, 49(2), 239. <https://doi.org/10.3406/rgpso.1978.3552>
- Biau, G., & Scornet, E. (2016). A random forest guided tour. *TEST*, 25(2), 197–227. <https://doi.org/10.1007/s11749-016-0481-7>
- Birks, H. J. B. (2019). Contributions of quaternary botany to modern ecology and biogeography. *Plant Ecology and Diversity*, 12(3–4), 189–385. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1646831>
- Blaauw, M. (2010). Methods and code for ‘classical’ age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology*, 5(5), 512–518. <https://doi.org/10.1016/J.QUAGEO.2010.01.002>
- Blaschke, T., & Hay, G. J. (2001). Object-oriented image analysis and scale-space: Theory and methods for modelling and evaluating multiscale landscape structure. *International Archives of Photogrammetry and Remote Sensing*, 34.
- Bonanomi, G., Zotti, M., Mogavero, V., Cesarano, G., Saulino, L., Rita, A., Tesei, G., Allegranza, M., Saracino, A., & Allevato, E. (2020). Climatic and anthropogenic factors explain the variability of *Fagus sylvatica* treeline elevation in fifteen mountain groups across the Apennines. *Forest Ecosystems*, 7(5), 1:13. <https://doi.org/10.1186/s40663-020-0217-8>
- Bracchetti, L., Carotenuto, L., & Catorci, A. (2012). Land-cover changes in a remote area of central Apennines (Italy) and management directions. *Landscape and Urban Planning*, 104(2), 157–170. <https://doi.org/10.1016/J.LANDURBPLAN.2011.09.005>
- Brandt, J., Primdahl, J., & Reenberg, A. (1999). Rural land-use and landscape dynamics—Analysis of ‘driving forces’ in space and time. In *Land-use changes and their environmental impact in rural areas in Europe* (pp. 81–102).
- Breiman, L. (2001). Random Forests. *Machine Learning*, 45(1), 5–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Bricca, A., Tardella, F. M., Ferrara, A., Xinfang, X., Tolu, F., & Catorci, A. (2022). *Environmental heterogeneity compensates the potential homogenising effect of abandonment of grazing in a sub-Mediterranean mountain landscape*. <https://doi.org/10.1080/17550874.2022.2039314>
- Brook, B., Sodhi, N., & Bradshaw, C. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(8), 453–460. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.011>
- Broström, A. (2002). *Estimating source area of pollen and pollen productivity in the cultural landscapes of southern Sweden -developing a palynological tool for quantifying past plant cover: Vol. No. 46*. Lund University.
- Broström, A., Nielsen, A. B., Gaillard, M.-J., Hjelle, K., Mazier, F., Binney, H., Bunting, M. J., Fyfe, R., Meltsov, V., Poska, A., Räsänen, S., Soepboer, W., von Stedingk, H., Suutari, H., & Sugita, S. (2008). Pollen productivity estimates of key European plant taxa for quantitative reconstruction of past vegetation: A review. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 461–478. <https://doi.org/10.1007/s00334-008-0148-8>
- Broström, A., Sugita, S., & Gaillard, M. J. (2004). Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation cover in the cultural landscape of southern Sweden. *Holocene*, 14(3), 368–381. <https://doi.org/10.1191/0959683604hl713rp>
- Broström, A., Sugita, S., Gaillard, M.-J. J., & Pilesjö, P. (2005). Estimating the spatial scale of pollen dispersal in the cultural landscape of southern Sweden. *The Holocene*, 15(2), 252–262. <https://doi.org/10.1191/0959683605hl790rp>
- Brudvig, L. A., Grman, E., Habeck, C. W., Orrock, J. L., & Ledvina, J. A. (2013). Strong legacy of agricultural land use on soils and understory plant communities in longleaf pine woodlands. *Forest Ecology and Management*, 310, 944–955. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.053>
- Bruley, E., Locatelli, B., Vendel, F., Bergeret, A., Elleaume, N., Grosinger, J., & Lavorel, S. (2021). Historical reconfigurations of a social-ecological system adapting to economic, policy and climate changes in the French Alps. *Regional Environmental Change*, 21:34. <https://doi.org/10.1007/s10113-021-01760-8>/Published
- Bunting, M. J., Farrell, M., Bayliss, A., Marshall, P., & Whittle, A. (2018). Maps From Mud—Using the Multiple Scenario Approach to Reconstruct Land Cover Dynamics From Pollen Records: A Case Study of Two

- Neolithic Landscapes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6(April), 1–20. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00036>
- Bunting, M. J., Gaillard, M.-J., Sugita, S., Middleton, R., & Broström, A. (2004). Vegetation structure and pollen source area. *The Holocene*, 14(5), 651–660. <https://doi.org/10.1191/0959683604hl744rp>
- Bunting, M. J., Grant, M. J., & Waller, M. (2016). Approaches to quantitative reconstruction of woody vegetation in managed woodlands from pollen records. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 225, 53–66. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.10.012>
- Bunting, M. J., & Middleton, D. (2005). Modelling pollen dispersal and deposition using HUMPOL software, including simulating windroses and irregular lakes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 134(3–4), 185–196. <https://doi.org/10.1016/J.REVPALBO.2004.12.009>
- Bunting, M. J., & Middleton, R. (2009). Equifinality and uncertainty in the interpretation of pollen data: The multiple scenario approach to reconstruction of past vegetation mosaics. *Holocene*, 19(5), 799–803. <https://doi.org/10.1177/0959683609105304>
- Bunting, M. J., Schofield, J. E., & Edwards, K. J. (2013). Estimates of relative pollen productivity (RPP) for selected taxa from southern Greenland: A pragmatic solution. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 190, 66–74. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.11.003>
- Burel, F. (1989). Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in western France. *Landscape Ecology*, 2(4), 215–226. <https://doi.org/10.1007/BF00125092>
- Bürgi, M., Hersperger, A. M., Hall, M., Southgate, E. W. B. (Russell), & Schneeberger, N. (2007). Using the Past to Understand the Present Land Use and Land Cover. In F. Kienast, O. Wildi, & S. Ghosh (Eds.), *A Changing World: Challenges for Landscape Research* (pp. 133–144). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4436-6_9
- Bürgi, M., Hersperger, A. M., & Schneeberger, N. (2004). Driving forces of landscape change—Current and new directions. *Landscape Ecology*, 19(8), 857–868. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-0245-3>
- Bürgi, M., Östlund, L., & Mladenoff, D. J. (2017). Legacy Effects of Human Land Use: Ecosystems as Time-Lagged Systems. *Ecosystems*, 20(1), 94–103. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0051-6>
- Bürgi, M., Silbernagel, J., Wu, J., & Kienast, F. (2015). Linking ecosystem services with landscape history. *Landscape Ecology*, 30(1), 11–20. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0102-3>
- Burkhard, B., Kroll, F., Müller, F., & Windhorst, W. (2009). Landscapes' capacities to provide ecosystem services—A concept for land-cover based assessments. *Landscape Online*, 15–15. <https://doi.org/10.3097/LO.200915>
- Calcote, R. (1995). Pollen source area and pollen productivity: Evidence from forest hollows. *Journal of Ecology*, 83(4), 591–602.
- Camarero, J., Gutiérrez, E., Fortin, M. J., & Ribbens, E. (2005). Spatial patterns of tree recruitment in a relict population of *Pinus uncinata*: Forest expansion through stratified diffusion. *Journal of Biogeography*, 32(11), 1979–1992. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01333.x>
- Campagnaro, T., Frate, L., Carranza, M. L., & Sitzia, T. (2017). Multi-scale analysis of alpine landscapes with different intensities of abandonment reveals similar spatial pattern changes: Implications for habitat conservation. *Ecological Indicators*, 74, 147–159. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.11.017>
- Campbell, I. D. (1999). Quaternary pollen taphonomy: Examples of differential redeposition and differential preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149(1), 245–256. [https://doi.org/10.1016/S0167-0613\(99\)00011-1](https://doi.org/10.1016/S0167-0613(99)00011-1)
- 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. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Carmel, Y., & Kadmon, R. (1999). Effects of grazing and topography on long-term vegetation changes in a Mediterranean ecosystem in Israel. *Plant Ecology*, 145(2), 243–254. <https://doi.org/10.1023/A:1009872306093>
- Carré, J. (2010). *Le temps des paysages, évolutions paysagères et gestion durable des territoires en montagne pyrénéenne*, Thèse de doctorat, Université Toulouse II Le Mirail, 2010. (Hautes vallées du gave de Pau et du Vicdessos) [Toulouse II Le Mirail]. <https://hal.inria.fr/tel-02501327/>
- Caseldine, C., Fyfe, R., & Hjelle, K. (2008). Pollen modelling, palaeoecology and archaeology: Virtualisation and/or visualisation of the past? *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 543–549. <https://doi.org/10.1007/s00334-007-0093-y>
- Cevasco, R., & Moreno, D. (2013). Rural landscape: The historical roots of biodiversity. In *Italian historical rural landscapes* (pp. 141–152). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5354-9_4
- CGDD. (2018). *EFES: Les écosystèmes rocheux et de haute-montagne*. https://www.ecologie.gouv.fr/sites/default/files/efese_ecosystemes_rocheux_et_haute-montagne.pdf

- Chauchard, S., Carcaillet, C., & Guibal, F. (2007). Patterns of land-use abandonment control tree-recruitment and forest dynamics in mediterranean mountains. *Ecosystems*, 10(6), 936–948. <https://doi.org/10.1007/S10021-007-9065-4/FIGURES/8>
- Chen, W., Zeng, J., Chu, Y., & Liang, J. (2021). Impacts of Landscape Patterns on Ecosystem Services Value: A Multiscale Buffer Gradient Analysis Approach. *Remote Sensing*, 13(13), Article 13. <https://doi.org/10.3390/rs13132551>
- Chen, X., Li, B., & Collins, S. L. (2005). Multiscale monitoring of a multispecies case study: Two grass species at Seville. *Plant Ecology*, 179(2), 149–154. <https://doi.org/10.1007/s11258-004-6802-z>
- Cherkashin, A. K., & Bibaeva, A. Yu. (2020). Field and Remote Studies and Mathematical Modeling of Mountain-Steppe Ecosystems on a Landscape Basis. *Arid Ecosystems*, 10(4), 351–357. <https://doi.org/10.1134/S207909612004006X>
- Chevalier, M. (1954). La vie humaine dans les Pyrénées ariégeoises. In *L'information géographique* (Vol. 18).
- Cislaghi, A., Giupponi, L., Tamburini, A., Giorgi, A., & Bischetti, G. B. (2019). The effects of mountain grazing abandonment on plant community, forage value and soil properties: Observations and field measurements in an alpine area. *CATENA*, 181, 104086. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104086>
- Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, XX(1), 37–46.
- Cornelissen, P., & Vulink, J. T. (2015). Density-dependent diet selection and body condition of cattle and horses in heterogeneous landscapes. *Applied Animal Behaviour Science*, 163, 28–38. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2014.12.008>
- Corona Lozada, M. C. (2018). *Télédétection appliquée à l'étude de l'effet de la variabilité climatique et de la gestion pastorale sur la productivité et la phénologie végétale des prairies supra-forestières* [Université Grenoble Alpes]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02065391>
- Cosme, M., Bernardoff, O., Hély, C., Tiberi, C., Parat, F., Gautier, S., Treydte, A., Colombo, G., Ceppi, S., Pommereau, F., & Gaucherel, C. (2023). Risk assessment and recovery trajectories of a social-ecological system with a discrete-event model after a volcanic eruption. *International Journal of Disaster Risk Reduction*, 92, 103741. <https://doi.org/10.1016/j.ijdrr.2023.103741>
- Cosme, M., Hély, C., Pommereau, F., Pasquariello, P., Tiberi, C., Treydte, A., & Gaucherel, C. (2022). Qualitative Modeling for Bridging Expert-Knowledge and Social-Ecological Dynamics of an East African Savanna. *Land*, 11(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/land11010042>
- Cots-Folch, R., Aitkenhead, M., & Martínez-Casasnovas, J. (2007). Mapping land cover from detailed aerial photography data using textural and neural network analysis. *International Journal of Remote Sensing*, 28(7), 1625–1642. <https://doi.org/10.1080/01431160600887722>
- Coughlan, M. R. (2012). *Dendrochronological Investigation of Agro-Pastoral Fire in the French Pyrenees* (p. 5). University of Georgia.
- Coughlan, M. R. (2014). Farmers, flames, and forests: Historical ecology of pastoral fire use and landscape change in the French Western Pyrenees, 1830-2011. *Forest Ecology and Management*, 312, 55–66. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.021>
- Cousins, S. A. O., & Aggemyr, E. (2008). The influence of field shape, area and surrounding landscape on plant species richness in grazed ex-fields. *Biological Conservation*, 141(1), 126–135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.004>
- Cousins, S. A. O., Auffret, A. G., Lindgren, J., & Tränk, L. (2015). Regional-scale land-cover change during the 20th century and its consequences for biodiversity. *Ambio*. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0585-9>
- Cousins, S. A. O., & Eriksson, O. (2008). Plant species occurrences in a rural hemiboreal landscape: Effects of remnant habitats, site history, topography and soil. *Ecography*, 24(4), 461–469. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00481.x>
- Cousins, S. A. O., Ohlson, H., & Eriksson, O. (2007). Effects of historical and present fragmentation on plant species diversity in semi-natural grasslands in Swedish rural landscapes. *Landscape Ecology*, 22(5), 723–730. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9067-1>
- Cruse, B., Liedloff, A. C., & Wintle, B. A. (2012). A new method for dealing with residual spatial autocorrelation in species distribution models. *Ecography*, 35(10), 879–888. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07138.x>
- Crooks, K. R., & Sanjayan, M. (2006). *Connectivity Conservation*. Cambridge University Press.
- Cudlín, P., Klopčič, M., Tognetti, R., Máliš, F., Alados, C. L., Bebi, P., Grunewald, K., Zhiyanski, M., Andonowski, V., Porta, N. L., Bratanova-Doncheva, S., Kachaunova, E., Edwards-Jonášová, M., Ninot, J. M., Rigling, A., Hofgaard, A., Hlásny, T., Skalák, P., & Wielgolaski, F. E. (2017). Drivers of treeline shift in different European mountains. *Climate Research*, 73(1–2), 135–150. <https://doi.org/10.3354/cr01465>

- Cugny, C., Mazier, F., & Galop, D. (2010). Modern and fossil non-pollen palynomorphs from the Basque mountains (western Pyrenees, France): The use of coprophilous fungi to reconstruct pastoral activity. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(5), 391–408. <https://doi.org/10.1007/s00334-010-0242-6>
- Cui, Q. (2013). *Fire history in the hemiboreal and southern boreal zones of southern Sweden during 11000 years* (Issue 155). Linnaeus University Press.
- Cui, Q. Y., Gaillard, M. J., Lemdahl, G., Stenberg, L., Sugita, S., & Zernova, G. (2014). Historical land-use and landscape change in southern Sweden and implications for present and future biodiversity. *Ecology and Evolution*, 4(18), 3555–3570. <https://doi.org/10.1002/ece3.1198>
- Cui, Q. Y., Gaillard, M. J., Lemdahl, G., Sugita, S., Greisman, A., Jacobson, G. L., & Olsson, F. (2013). The role of tree composition in Holocene fire history of the hemiboreal and southern boreal zones of southern Sweden, as revealed by the application of the Landscape Reconstruction Algorithm: Implications for biodiversity and climate-change issues. *Holocene*, 23(12), 1747–1763. <https://doi.org/10.1177/0959683613505339>
- Dahlström, A. (2008). Grazing dynamics at different spatial and temporal scales: Examples from the Swedish historical record A.D. 1620–1850. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 563–572. <https://doi.org/10.1007/s00334-006-0087-1>
- Dahlström, A., & Eriksson, O. (2003). The History (1620 – 2003) of Land Use , People and Livestock , and the Relationship to Present Plant Species Diversity in a Rural Landscape in Sweden. *Environment And History*, 12(2006), 191–212.
- Davasce, B. (2000). *Forêts charbonnières et paysans dans les Pyrénées de l'est du Moyen Âge à nos jours: Une approche géographique de l'histoire de l'environnement*. GEODE.
- Davasce, B., & Galop, D. (1990). Le paysage forestier du haut Vicdessos (Ariège): L'évolution d'un milieu anthropisé. *Revue Géographique Des Pyrénées et Du Sud-Ouest*, 4(61), 433–457.
- Davasce, B., & Galop, D. (1994). Impact des activités pastorales et métallurgiques sur les forêts d'altitude dans les Pyrénées ariégeoises (France). *Rev. Valdôtaine Hist. Nat.*, 48(Supp.), 151–160.
- Davies, A. L., & Bunting, M. J. (2010). Applications of Palaeoecology in Conservation. *The Open Ecology Journal*, 3, 54–67.
- Davies, A. L., & Tipping, R. (2004). Sensing small-scale human activity in the palaeoecological record: Fine spatial resolution pollen analyses from Glen Affric, norther Scotland. In *The Holocene* (Vol. 14, pp. 233–245).
- Davis, M. B. (1968). Pollen grains in lake sediments: Redeposition caused by seasonal water circulation. *Science*, 162(3855), 796–799.
- Davis, M. B. (1973). Redeposition of pollen grains in lake sediment. *Limnology and Oceanography*, 18(1), 44–52.
- Davis, M. B., & Brubaker, L. B. (1973). Differential sedimentation of pollen grains in lakes. *Limnology and Oceanography*, 18(4), 635–646. <https://doi.org/10.4319/lo.1973.18.4.0635>
- Davis, M., & Faegri, K. (1967). Forest tree pollen in south Swedish peat bog deposits (translation version of the 1916 presentation by L. von Post). *Pollen et Spores*, 9, 375–401.
- Dearing, J. A. (2013). Why Future Earth needs lake sediment studies. *Journal of Paleolimnology*, 49(3), 537–545. <https://doi.org/10.1007/s10933-013-9690-1>
- Dearing, JA., Acma, B., Bub, S., Chambers, FM., Chen, X., Cooper, J., Crook, D., Dong, XH., Dotterweich, M., Edwards, ME., Foster, TH., Gaillard, M.-J., Galop, D., Gell, P., Gil, A., Jeffers, E., Jones, RT., Anupama, K., Langdon, PG., ... Zhang, K. (2015). Social-ecological systems in the Anthropocene: The need for integrating social and biophysical records at regional scales. *Anthropocene Review*, 2(3), 220–246. <https://doi.org/10.1177/2053019615579128>
- Deleglise, C. (2011). *Hétérogénéité spatiale des composantes spécifiques et fonctionnelles des communautés prairiales subalpines dans un contexte de déprise pastorale*. Université de Grenoble.
- Ding, L., Liao, Y., Zhu, C., Zheng, Q., & Wang, K. (2023). Multiscale Analysis of the Effects of Landscape Pattern on the Trade-Offs and Synergies of Ecosystem Services in Southern Zhejiang Province, China. *Land*, 12(5), Article 5. <https://doi.org/10.3390/land12050949>
- Dirnböck, T., Dullinger, S., Gottfried, M., Ginzler, C., & Grabherr, G. (2003). Mapping alpine vegetation based on image analysis, topographic variables and anonical Correspondence Analysis. *Applied Vegetation Science*, 6(1), 85. [https://doi.org/10.1658/1402-2001\(2003\)006\[0085:mavboi\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1658/1402-2001(2003)006[0085:mavboi]2.0.co;2)
- Dobremez, L., & Borg, D. (2015). *L'agriculture en montagne: Évolutions 1988-2010 d'après les recensements agricoles. Synthèse*. 24. <https://hal.inrae.fr/hal-02602257>
- Dobrowski, S. Z., Safford, H. D., Cheng, Y. B., & Ustin, S. L. (2008). Mapping mountain vegetation using species distribution modeling, image-based texture analysis, and object-based classification. *Applied Vegetation Science*, 11(4), 499–508. <https://doi.org/10.3170/2008-7-18560>

- Doche, B. (1990). Plant successions which depend on *Calluna vulgaris* heathlands in the Massif Central, France. Comparison with other ericaceous heathlands. *Bulletin d'Écologie*, 21(1), 43–50. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19900738888>
- Dorée, A., Bornard, A., & Brunet, C. B. (2001). *Evolution, en vingt ans, des pelouses et des landes à myrtilles, avec ou sans pâturage par des animaux domestiques (bovin et ovin)*. 50. <https://hal.inrae.fr/hal-02579732>
- Dray, S., Pélissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P. R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F. G., De Cáceres, M., Dufour, A.-B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J., & Wagner, H. H. (2012). Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, 82(3), 257–275. <https://doi.org/10.1890/11-1183.1>
- du Toit, M. J., Kotze, D. J., & Cilliers, S. S. (2016). Landscape history, time lags and drivers of change: Urban natural grassland remnants in Potchefstroom, South Africa. *Landscape Ecology*, 31(9), 2133–2150. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0386-6>
- Duarte, G. T., Santos, P. M., Cornelissen, T. G., Ribeiro, M. C., & Paglia, A. P. (2018). The effects of landscape patterns on ecosystem services: Meta-analyses of landscape services. *Landscape Ecology*, 33(8), 1247–1257. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0673-5>
- Duelli, P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 62(2), 81–91. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(96\)01143-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(96)01143-7)
- Duffin, K. I., & Bunting, M. J. (2008). Relative pollen productivity and fall speed estimates for southern African savanna taxa. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 507–525. <https://doi.org/10.1007/s00334-007-0101-2>
- Dullinger, S., Dirnböck, T., & Grabherr, G. (2004). Modelling climate change-driven treeline shifts: Relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of Ecology*, 92(2), 241–252. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00872.x>
- Dullinger, S., Gattlinger, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N. E., Guisan, A., Willner, W., Plutzer, C., Leitner, M., Mang, T., Caccianiga, M., Dirnböck, T., Ertl, S., Fischer, A., Lenoir, J., Svenning, J., Psomas, A., & Schmatz, D. R. (2012). Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Climate Change*, 2(8), 619–622. <https://doi.org/10.1038/nclimate1514>
- Dupouey, J. L., Dambrine, E., Laffite, J. D., & Moares, C. (2002). Irreversible impact of past land-use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83(11), 2978–2984. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2978:IIOPLU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2978:IIOPLU]2.0.CO;2)
- Efron, B., & Tibshirani, R. J. (1998). An introduction to the Bootstrap. In *Chapman & Hall/CRC*. Boca Raton.
- Egan, P., & Price, M. F. (2017). *Mountain Ecosystem Services and Climate Change. A global overview of potential threats and strategies for adaptation* (P. A. Egan & M. F. Price, Eds.). UNESCO.
- Egarter, L., Uta, V., Erich, S., & Tappeiner, T. U. (2016). Linking long-term landscape dynamics to the multiple interactions among ecosystem services in the European Alps. *Landscape Ecology*, 31, 1903–1918. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0389-3>
- Egarter Vigl, L., Tasser, E., Schirpke, U., & Tappeiner, U. (2017). Using land use/land cover trajectories to uncover ecosystem service patterns across the Alps. *Regional Environmental Change*, 17(8), 2237–2250. <https://doi.org/10.1007/s10113-017-1132-6>
- Eldridge, D. J., Bowker, M. A., Maestre, F. T., Roger, E., Reynolds, J. F., & Whitford, W. G. (2011). Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: Towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 14(7), 709–722. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2011.01630.X>
- Elsen, P. R., & Tingley, M. W. (2015). *Global mountain topography and the fate of montane species under climate change*. May, 1–6. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE2656>
- Engler, R., Randin, C. F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Araújo, M. B., Pearman, P. B., Le Lay, G., Piedallu, C., Albert, C. H., Choler, P., Coldea, G., De Lamo, X., Dirnböck, T., Gégout, J. C., Gómez-García, D., Grytnes, J. A., Heegaard, E., Høistad, F., ... Guisan, A. (2011). 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, 17(7), 2330–2341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02393.x>
- Errea, M. P., Cortijos-López, M., Llena, M., Nadal-Romero, E., Zabalza-Martínez, J., & Lasanta, T. (2023). From the local landscape organization to land abandonment: An analysis of landscape changes (1956–2017) in the Aísa Valley (Spanish Pyrenees). *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s10980-023-01675-1>
- Evans, J. S., Murphy, M. A., Holden, Z. A., & Cushman, S. A. (2011). Modeling Species Distribution and Change Using Random Forest. In C. A. Drew, Y. F. Wiersma, & F. Huettmann (Eds.), *Predictive Species and Habitat Modeling in Landscape Ecology* (pp. 139–159). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7390-0_8

- Ewers, R. M., Didham, R. K., Pearse, W. D., Lefebvre, V., Rosa, I. M. D. D., Carreiras, J. M. B. B., Lucas, R. M., & Reuman, D. C. (2013). Using landscape history to predict biodiversity patterns in fragmented landscapes. *Ecology Letters*, 16(10), 1221–1233. <https://doi.org/10.1111/ele.12160>
- Exavier, R., & Zeilhofer, P. (2021). OpenLand: Software for Quantitative Analysis and Visualization of Land Use and Cover Change. *R Journal*, 12(2), 359–371. <https://doi.org/10.32614/rj-2021-021>
- Eychenne, C. (2018). Le pastoralisme entre mythes et réalités: Une nécessaire objectivation—L' exemple des Pyrénées. *Géocarrefour*, 92(3), 1–17. <https://doi.org/10.4000/geocarrefour.10987>
- Fagúndez, J. (2013). Heathlands confronting global change: Drivers of biodiversity loss from past to future scenarios. *Annals of Botany*, 111(2), 151–172. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs257>
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/132419>
- Fahrig, L. (2018). *Effect of Habitat Fragmentation on the Extinction Threshold: A Synthesis* Author (s): Lenore Fahrig Published by: Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable URL : <https://www.jstor.org/stable/3060946> REFERENCES Linked references are av. 12(2), 346–353.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M., & Martin, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), 101–112. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2010.01559.X>
- Fall, P. L. (1992). Spatial patterns of atmospheric pollen dispersal in the Colorado Rocky Mountains, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 74, 293–313.
- Farina, A. (1997). Landscape structure and breeding bird distribution in a sub-Mediterranean agro-ecosystem. *Landscape Ecology*, 12(6), 365–378. <https://doi.org/10.1023/A:1007934518160>
- Fenderson, L. E., Kovach, A. I., & Llamas, B. (2020). Spatiotemporal landscape genetics: Investigating ecology and evolution through space and time. *Molecular Ecology*, 29(2), 218–246. <https://doi.org/10.1111/mec.15315>
- Fernández-García, V., & Calvo, L. (2023). Landscape Implications of Contemporary Abandonment of Extensive Sheep Grazing in a Globally Important Agricultural Heritage System. *Land*, 12(4), Article 4. <https://doi.org/10.3390/land12040780>
- Ferrara, A., Biró, M., Malatesta, L., Molnár, Z., Mugnoz, S., Maria Tardella, F., & Catorci, A. (2021). Land-use modifications and ecological implications over the past 160 years in the central Apennine mountains. *Landscape Research*, 46(7), 932–944. <https://doi.org/10.1080/01426397.2021.1922997>
- Fischer, J., Hanspach, J., & Hartel, T. (2011). Continental-scale ecology versus landscape-scale case studies. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(8), 430–430. <https://doi.org/10.1890/11.WB.021>
- Forman, R. T. T. (1995). *Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge University Press.
- Foster, D. R., Motzkin, G., & Slater, B. (1998). Land-Use History as Long-Term Broad-Scale Disturbance: Regional Forest Dynamics in Central New England. *Ecosystems*, 1(1), 96–119. <https://doi.org/10.1007/s100219900008>
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., & Knapp, A. (2003). The Importance of Land-Use Legacies to Ecology and Conservation. *BioScience*, 53(1), 77–88. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0077:TIOULU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0077:TIOULU]2.0.CO;2)
- Fouédjeu, L., Burri, S., Saulnier, M., Larrieu, L., Paradis-Grenouillet, S., & Py-Saragaglia, V. (2022). Did the charcoal-based iron industry really drive the forest cover decline in the Northern Pyrenees? *Anthropocene*, 38, 100333. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2022.100333>
- Francon, L., Roussel, E., Lopez-Saez, J., Saulnier, M., Stoffel, M., & Corona, C. (2023). Alpine shrubs have benefited more than trees from 20th century warming at a treeline ecotone site in the French Pyrenees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 329, 109284. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.109284>
- Fredh, E. D., Lagerås, P., Mazier, F., Björkman, L., Lindbladh, M., & Broström, A. (2019). Farm establishment, abandonment and agricultural practices during the last 1,300 years: A case study from southern Sweden based on pollen records and the LOVE model. *Vegetation History and Archaeobotany* 2019 28:5, 28(5), 529–544. <https://doi.org/10.1007/S00334-019-00712-X>
- Freléchoux, F., Meisser, M., & Gillet, F. (2007). Succession secondaire et perte de diversité végétale après réduction du broutage dans un pâturage boisé des Alpes centrales suisses. *Botanica Helvetica*, 117, 37–56. <https://doi.org/10.1007/s00035-007-0791-1>
- Froyd, C. A., & Willis, K. J. (2008). Emerging issues in biodiversity & conservation management: The need for a palaeoecological perspective. *Quaternary Science Reviews*, 27(17–18), 1723–1732. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.06.006>
- Fu, B., Liang, D., & Lu, N. (2011). Landscape ecology: Coupling of pattern, process, and scale. *Chinese Geographical Science*, 21(4), 385–391. <https://doi.org/10.1007/s11769-011-0480-2>

- Fyfe, R. M. (2012). Bronze Age landscape dynamics: Spatially detailed pollen analysis from a ceremonial complex. *Journal of Archaeological Science*, 39(8), 2764–2773. <https://doi.org/10.1016/J.JAS.2012.04.015>
- Fyfe, R. M., Ombashi, H., Davies, H. J., & Head, K. (2018). Quantified moorland vegetation and assessment of the role of burning over the past five millennia. *Journal of Vegetation Science*, 29(3), 393–403. <https://doi.org/10.1111/jvs.12594>
- Fyfe, R. M., Twiddle, C., Sugita, S., Gaillard, M. J., Barratt, P., Caseldine, C. J., Dodson, J., Edwards, K. J., Farrell, M., Froyd, C., Grant, M. J., Huckerby, E., Innes, J. B., Shaw, H., & Waller, M. (2013). The Holocene vegetation cover of Britain and Ireland: Overcoming problems of scale and discerning patterns of openness. *Quaternary Science Reviews*, 73, 132–148. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.05.014>
- Fyfe, R. M., & Woodbridge, J. (2012). Differences in time and space in vegetation patterning: Analysis of pollen data from Dartmoor, UK. *Landscape Ecology*, 27(5), 745–760. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9726-3>
- Fyfe, R. M., Woodbridge, J., & Roberts, N. (2015). From forest to farmland: Pollen-inferred land cover change across Europe using the pseudobiomization approach. *Global Change Biology*, 21(3), 1197–1212. <https://doi.org/10.1111/gcb.12776>
- Fyfe, R., Roberts, N., & Woodbridge, J. (2010). A pollen-based pseudobiomisation approach to anthropogenic land-cover change. *Holocene*, 20(7), 1165–1171. <https://doi.org/10.1177/0959683610369509>
- Gabriel, E., Opitz, T., & Bonneu, F. (2017). Detecting and modeling multi-scale space-time structures: The case of wildfire occurrences. *Journal de la société française de statistique*, 158(3), 86–105. http://www.numdam.org/item/JSFS_2017__158_3_86_0/
- Gaillard, M. J., Sugita, S., Bunting, M. J., Dearing, J., & Bittmann, F. (2008). Human impact on terrestrial ecosystems, pollen calibration and quantitative reconstruction of past land-cover. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 415–418. <https://doi.org/10.1007/s00334-008-0170-x>
- Gaillard, M.-J., Githumbi, E., Achoundong, G., Lézine, A.-M., Hély, C., Lebamba, J., Marquer, L., Mazier, F., Li, F., & Sugita, S. (2021). The challenge of pollen-based quantitative reconstruction of Holocene plant cover in tropical regions: A pilot study in Cameroon. *Quaternary Vegetation Dynamics – The African Pollen Database*, 183–206. <https://doi.org/10.1201/9781003162766-12>
- Gaillard, M.-J. J., Sugita, S., Bunting, M. J., Middleton, R., Broström, A., Caseldine, C., Giesecke, T., Hellman, S. E. V., Hicks, S., Hjelle, K., Langdon, C., Nielsen, A.-B., Poska, A., von Stedingk, H., Veski, S., & Members, P. (2008). The use of modelling and simulation approach in reconstructing past landscapes from fossil pollen data: A review and results from the POLLANDCAL network. *Veget Hist Archaeobot*, 17(5), 419–443. <https://doi.org/10.1007/s00334-008-0169-3>
- Gaillard, M.-J., Sugita, S., Mazier, F., Trondman, A.-K., Brostrom, A., Hickler, T., Kaplan, J. O., Kjellström, E., Kokfelt, U., Kunes, P., Lemmen, C., Miller, P., Olofsson, J., Poska, A., Rundgren, M., Smith, B., Strandberg, G., Fyfe, R., Nielsen, A. B. B., ... Seppä, H. (2010). Holocene land-cover reconstructions for studies on land cover-climate feedbacks. *Climate of the Past*, 6(4), 483–499. <https://doi.org/10.5194/cp-6-483-2010>
- Galop, D. (1998). *La forêt, l'homme et le troupeau dans les Pyrénées. 6000 ans d'histoire de l'environnement entre Garonne et Méditerranée* [Geode-Université de Toulouse Le Mirail]. <https://hal.science/hal-03296210>
- Galop, D. (2005). La conquête de la montagne pyrénéenne au Néolithique. Chronologie, rythmes et transformations des paysages à partir des données polliniques. In *Populations néolithiques et environnement* (pp. 277–295).
- Galop, D., Carozza, L., Marembert, F., & Bal, M. C. (2007). Activités agropastorales et climat durant l'Âge du Bronze dans les Pyrénées: L'état de la question à la lumière des données environnementales et archéologiques. *Environnements et Cultures à l'Age Du Bronze En Europe Occidentale*, 107–119.
- Galop, D., Houet, T., Mazier, F., Leroux, G., & Rius, D. (2011). Grazing activities and biodiversity history in the Pyrénées—New insights on high altitude ecosystems in the framework of a Human-Environment Observatory. *PAGES News*, 19(2), 53–55. <https://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-00750965/document>
- Galop, D., & Jalut, G. (1994). Differential human impact and vegetation history in two adjacent Pyrenean valleys in the Ariège basin, southern France, from 3000 B.P. to the present. In *Vegetation History and Archaeobotany* (Vol. 3, pp. 225–244). Springer. <https://doi.org/10.2307/23416035>
- Galop, D., Rius, D., Cugny, C., & Mazier, F. (2013). A history of long-term human-environment interactions in the French Pyrenees inferred from the pollen data. In L. R. Lozny (Ed.), *Continuity and change in cultural adaptation to mountain environments* (pp. 19–30). Springer Science+Business Media. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-5702-2_3

- Garbarino, M., Morresi, D., Urbinati, C., Malandra, F., Motta, R., Sibona, E. M., Vitali, A., & Weisberg, P. J. (2020). Contrasting land use legacy effects on forest landscape dynamics in the Italian Alps and the Apennines. *Landscape Ecology*, 35, 2679–2694. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01013-9>
- García-Ruiz, J. M., Lasanta, T., Ruiz-Flano, P., Ortigosa, L., White, S., González, C., & Martí, C. (1996). Land-use changes and sustainable development in mountain areas: A case study in the Spanish Pyrenees. *Landscape Ecology*, 11(5), 267–277. <https://doi.org/10.1007/BF02059854>
- Gardner, R. H., & Engelhardt, K. A. M. (2008). Spatial processes that maintain biodiversity in plant communities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(3–4), 211–228. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.08.003>
- Gartzia, M., Alados, C. L., & Pérez-Cabello, F. (2014). Assessment of the effects of biophysical and anthropogenic factors on woody plant encroachment in dense and sparse mountain grasslands based on remote sensing data: [Http://Dx.Doi.Org/10.1177/0309133314524429](http://Dx.Doi.Org/10.1177/0309133314524429), 38(2), 201–217. <https://doi.org/10.1177/0309133314524429>
- Gartzia, M., Pérez-Cabello, F., Bueno, C. G., & Alados, C. L. (2016). Physiognomic and physiologic changes in mountain grasslands in response to environmental and anthropogenic factors. *Applied Geography*, 66, 1–11. <https://doi.org/10.1016/J.APGEOG.2015.11.007>
- Gaucherel, C. (2007). Multiscale heterogeneity map and associated scaling profile for landscape analysis. *Landscape and Urban Planning*, 82(3), 95–102. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.01.022>
- Gaucherel, C., Alleaume, S., & Hély, C. (2008). *The Comparison Map Profile Method: A Strategy for Multiscale Comparison of Quantitative and Qualitative Images*. 46(9), 2708–2719. <https://doi.org/10.1109/TGRS.2008.919379>
- Gaucherel, C., Burel, F., & Baudry, J. (2007). Multiscale and surface pattern analysis of the effect of landscape pattern on carabid beetles distribution. *Ecological Indicators*, 7(3), 598–609. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2006.07.002>
- Gaucherel, C., Neha, P., Roshan, P., Uttam, S., & Rajendra, G. (2016). Assessing and managing the rising rhino population in Kaziranga (India). *Ecological Indicators*, 66, 55–64. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.01.023>
- Gaucherel, C., & Pommereau, F. (2019). Using discrete systems to exhaustively characterize the dynamics of an integrated ecosystem. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(9), 1615–1627. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13242>
- Gaucherel, C., Pommereau, F., & Hély, C. (2020). Understanding Ecosystem Complexity via Application of a Process-Based State Space rather than a Potential Surface. *Complexity*, 2020, 1–14. <https://doi.org/10.1155/2020/7163920>
- Gaucherel, C., Tramier, C., Devictor, V., Svenning, J. C., & Hély, C. (2018). Where and at which scales does the latitudinal diversity gradient fail? *Journal of Biogeography*, 45(8), 1905–1916. <https://doi.org/10.1111/jbi.13355>
- Gaucherel, C., Vezy, R., Gontrand, F., Bouchet, D., & Ramesh, B. R. (2016). Spatial analysis of endemism to redefine conservation areas in Western Ghats (India). *Journal for Nature Conservation*, 34(1), 33–41. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2016.09.002>
- Geography, E. (2018). *A Computer Movie Simulating Urban Growth in the Detroit Region* Author (s): W. R. Tobler Source: *Economic Geography* , Vol. 46 , Supplement: *Proceedings. International Geographical Union. Commission on Quantitative Methods (Jun ., 1970)* , pp. 234. 46(May), 234–240. <https://doi.org/10.2307/143141>
- Giesecke, T., Brewer, S., Finsinger, W., Leydet, M., & Bradshaw, R. H. W. (2017). Patterns and dynamics of European vegetation change over the last 15,000 years. *Journal of Biogeography*, 44(7), 1441–1456. <https://doi.org/10.1111/JBI.12974>
- Giesecke, T., & Fontana, S. L. (2008). Revisiting pollen accumulation rates from Swedish lake sediments. *Holocene*, 18(2), 293–305. <https://doi.org/10.1177/0959683607086767>
- Gillet, F., Mauchamp, L., Badot, P. M., & Mouly, A. (2016). Recent changes in mountain grasslands: A vegetation resampling study. *Ecology and Evolution*, 6(8), 2333–2345. <https://doi.org/10.1002/ece3.1987>
- Giraudoux, P. (2022). *Socioecosystems: Indiscipline as a Requirement of the Field*. John Wiley & Sons.
- Githumbi, E., Fyfe, R., Gaillard, M.-J., Trondman, A.-K., Mazier, F., Nielsen, A.-B., Poska, A., Sugita, S., Woodbridge, J., Azuara, J., Feurdean, A., Grindean, R., Lebreton, V., Marquer, L., Nebout-Combouret, N., Stančkaitė, M., Tanțău, I., Tonkov, S., Shumilovskikh, L., & LandClimII Data contributors. (2022). European pollen-based REVEALS land-cover reconstructions for the Holocene: Methodology, mapping and potentials. *Earth Syst. Sci. Data*, 14, 1581–1619. <https://doi.org/10.5194/essd-14-1581-2022>

- Gleeson, E. H., Dach, S. W. V., Flint, C. G., Greenwood, G. B., Price, M. F., Balsiger, J., Nolin, A., & Vanacker, V. (2016). Mountains of our future earth: Defining priorities for mountain research. A synthesis from the 2015 Perth III Conference. *Mountain Research and Development*, 36(4), 537–548.
- Goring, S., Lacourse, T., Pellatt, M. G., & Mathewes, R. W. (2013). Pollen assemblage richness does not reflect regional plant species richness: A cautionary tale. *Journal of Ecology*, 101(5), 1137–1145. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12135>
- Goudie, A. S. (2018). *Human Impact on the Natural Environment*. John Wiley & Sons.
- Grace, J., Berninger, F., & Nagy, L. (2002). Impacts of Climate Change on the Tree Line. *Annals of Botany*, 90(4), 537–544. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf222>
- Gragson, T. L., Leigh, D. S., & Coughlan, M. R. (2015). Basque Cultural Landscapes of the Western French Pyrenees. *Capitale Culturelle-Studies on the Value of Cultural Heritage*, 2362(12), 565–596.
- Grêt-Regamey, A., Brunner, S. H., & Kienast, F. (2012). Mountain Ecosystem Services: Who Cares ? *Mountain Research and Development*, 32(S1).
- Grêt-Regamey, A., & Weibel, B. (2020). Global assessment of mountain ecosystem services using earth observation data. *Ecosystem Services*, 46, 101213. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101213>
- Griffith, D. A. (2010). Modeling spatio-temporal relationships: Retrospect and prospect. *Journal of Geographical Systems*, 12(2), 111–123. <https://doi.org/10.1007/s10109-010-0120-x>
- Gritti, E. S., Gaucherel, C., Crespo-Perez, M.-V., & Chuine, I. (2013). How can model comparison help improving species distribution models? *PLoS ONE*, 8(7), 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068823>
- Guisan, A., Weiss, S. B., & Weiss, A. D. (1999). GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology*, 143, 107–122.
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2–3), 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Lurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hansson, L., & Angelstam, P. (1991). Landscape ecology as a theoretical basis for nature conservation. *Landscape Ecology*, 5(4), 191–201. <https://doi.org/10.1007/BF00141434>
- Harlio, A., Kuussaari, M., Heikkinen, R. K., & Arponen, A. (2019). Incorporating landscape heterogeneity into multi-objective spatial planning improves biodiversity conservation of semi-natural grasslands. *Journal for Nature Conservation*, 49(January), 37–44. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2019.01.003>
- Hastie, T., & Tibshirani, R. (1987). Generalized Additive Models: Some Applications. *Journal of the American Statistical Association*, 82(398), 371–386. <https://doi.org/10.1080/01621459.1987.10478440>
- Hastie, T., Tibshirani, R., & Friedman, J. (2009). Cross-Validation. In *The Elements of Statistical Learning. Data Mining, Inference, and Prediction* (pp. 241–259). Springer Science & Business Media.
- Haunold, S. (2015). *Confirmation et précision de cartographie d'occupation des sols autour du refuge de Bassiès (Ariège)*.
- Hellman, S., Bunting, M. J., & Gaillard, M. J. (2009). Relevant Source Area of Pollen in patchy cultural landscapes and signals of anthropogenic landscape disturbance in the pollen record: A simulation approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153(3–4), 245–258. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.08.006>
- Hellman, S. E. V., Gaillard, M. J., Broström, A., & Sugita, S. (2008). Effects of the sampling design and selection of parameter values on pollen-based quantitative reconstructions of regional vegetation: A case study in southern Sweden using the REVEALS model. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 445–459. <https://doi.org/10.1007/s00334-008-0149-7>
- Hellman, S., Gaillard, M.-J., Broström, A., & Sugita, S. (2008). The REVEALS model, a new tool to estimate past regional plant abundance from pollen data in large lakes: Validation in southern Sweden. *Journal of Quaternary Science*, 23(1), 21–42. <https://doi.org/10.1002/jqs.1126>
- Hély, C., & Lézine, A. M. (2014). Holocene changes in African vegetation: Tradeoff between climate and water availability. *Climate of the Past*, 10, 681–686. <https://doi.org/10.5194/cp-10-681-2014>
- Herrault, P.-A., Larrieu, L., Cordier, S., Gimmi, U., Lachat, T., Ouin, A., Sarthou, J.-P., & Sheeren, D. (2015). Combined effects of area, connectivity, history and structural heterogeneity of woodlands on the species richness of hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Landscape Ecology*, 31(4), 877–893.
- Hicks, S., Heather, T., Huusko, A., Jensen, C., Hättestrand, M., Gerasimides, A., & Kvavadze, E. (2001). Some comments on spatial variation in arboreal pollen deposition: First records from the Pollen Monitoring Programme (PMP). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 117, 183–194. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(01\)00086-0](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00086-0)

- Hjelle, K. L., Mehl, I. K., Sugita, S., & Andersen, G. L. (2015). From pollen percentage to vegetation cover: Evaluation of the Landscape Reconstruction Algorithm in western Norway. *Journal of Quaternary Science*, 30(4), 312–324. <https://doi.org/10.1002/jqs.2769>
- Hjelle, K. L., & Sugita, S. (2012). Estimating pollen productivity and relevant source area of pollen using lake sediments in Norway: How does lake size variation affect the estimates? *Holocene*, 22(3), 313–324. <https://doi.org/10.1177/0959683611423690>
- Holmes, K. W., Kyriakidis, P. C., Chadwick, O. A., Soares, J. V., & Roberts, D. A. (2005). Multi-scale variability in tropical soil nutrients following land-cover change. *Biogeochemistry*, 74(2), 173–203. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-3544-x>
- 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(7401), Article 7401. <https://doi.org/10.1038/nature11118>
- Houet, T., Galop, D., Mazier, F., Sheeren, D., & Dejoux, J. F. (2012). Modelling past and future land cover changes. A multi-scale approach applied in the Pyrenees. *AGILE*, 1.
- Houet, T., Loveland, T. R., Hubert-Moy, L., Gaucherel, C., Napton, D., Barnes, C. A., & Sayler, K. (2010). Exploring subtle land use and land cover changes: A framework for future landscape studies. *Landscape Ecology*, 25(2), 249–266. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9362-8>
- Houet, T., Ribière, O., Vacquie, L. A., Vidal, F., & Galop, D. (2012). Caractérisation de la fermeture des paysages dans les Pyrénées depuis les années 1940. Application sur le Haut-Videssos. *Sud-Ouest Européen*, 33, 41–56. <https://doi.org/10.4000/soe.210>
- Houet, T., Verburg, P. H., & Loveland, T. R. (2010). Monitoring and modelling landscape dynamics. *Landscape Ecology*, 163–167. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9417-x>
- Howe, C., Suich, H., Vira, B., & Mace, G. M. (2014). Creating win-wins from trade-offs? Ecosystem services for human well-being: A meta-analysis of ecosystem service trade-offs and synergies in the real world. *Global Environmental Change*, 28, 263–275. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.07.005>
- Hultberg, T., Gaillard, M.-J., Grundmann, B., & Lindbladh, M. (2014). Reconstruction of past landscape openness using the Landscape Reconstruction Algorithm (LRA) applied on three local pollen sites in a southern Swedish biodiversity hotspot. *Vegetation History and Archaeobotany* 24:2, 24(2), 253–266. <https://doi.org/10.1007/S00334-014-0469-8>
- IPCC. (2023). *SYNTHESIS REPORT OF THE IPCC SIXTH ASSESSMENT REPORT (AR6)*. Intergovernmental Panel on Climate Change. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/>
- Jackson, S. T. (1990). Pollen source area and representation in small lakes of the northeastern United States. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 63(1–2), 53–76. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90006-5](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90006-5)
- Jackson, S. T., & Williams, J. W. (2004). Modern analogs in quaternary paleoecology: Here Today, Gone Yesterday, Gone Tomorrow? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 32(1), 495–537. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.32.101802.120435>
- Jacobson, G. L., & Bradshaw, R. H. W. (1981). The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research*, 16(1), 80–96.
- James Omaiye, O. (2023). Numerical Analysis of Ordinary Differential Equations of Ecological Competing Species Across Diverse Environments. *African Journal of Mathematics and Statistics Studies*, 6(1), 88–102. https://doi.org/10.52589/AJMSS_EVSSXTR7
- Janssen, C. R. (1981). On the reconstruction of past vegetation by pollen analysis: A review. *IV Int. Palynol. Conf. (1976-1977)*, 3, 163–172.
- Jeffers, E. S., Bonsall, M. B., Brooks, S. J., & Willis, K. J. (2011). Abrupt environmental changes drive shifts in tree-grass interaction outcomes. *Journal of Ecology*, 99(4), 1063–1070. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01816.x>
- Jeffers, E. S., Nogué, S., & Willis, K. J. (2015). The role of palaeoecological records in assessing ecosystem services. *Quaternary Science Reviews*, 112. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.12.018>
- Joannin, S., Brugiapaglia, E., De Beaulieu, J. L., Bernardo, L., Magny, M., Peyron, O., Goring, S., & Vannière, B. (2012). Pollen-based reconstruction of Holocene vegetation and climate in southern Italy: The case of Lago Trifoglietti. *Climate of the Past*, 8(6), 1973–1996. <https://doi.org/10.5194/cp-8-1973-2012>
- Jolly, D., Prentice, I. C., Bonnefille, R., Ballouche, A., Bengo, M., Brenac, P., Buchet, G., Burney, D., Cazet, J. P., Cheddadi, R., Edorh, T., Elenga, H., Elmoutaki, S., Guiot, J., Laarif, F., Lamb, H., Lezine, A. M., Maley, J., Mbenza, M., ... Waller, M. (1998). Biome reconstruction from pollen and plant macrofossil data for Africa and the Arabian peninsula at 0 and 6000 years. *Journal of Biogeography*, 25(6), 1007–1027. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.00238.x>

- Kampmann, D., Herzog, F., Jeanneret, P., Konold, W., Peter, M., Walter, T., Wildi, O., & Lüscher, A. (2008). Mountain grassland biodiversity: Impact of site conditions versus management type. *Journal for Nature Conservation*, 16(1), 12–25. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2007.04.002>
- Kienast, F., Wildi, O., & Ghosh, S. (Eds.). (2007). *A changing world: Challenges for landscape research* (Springer Science&Business Media). Springer.
- Kierepka, E. M., Anderson, S. J., Swihart, R. K., & Rhodes, O. E. (2020). Differing, multiscale landscape effects on genetic diversity and differentiation in eastern chipmunks. *Heredity*, 124(3), 457–468. <https://doi.org/10.1038/s41437-020-0293-0>
- Koch, B., Edwards, P. J., Blanckenhorn, W. U., Walter, T., & Hofer, G. (2015). Shrub Encroachment Affects the Diversity of Plants, Butterflies, and Grasshoppers on Two Swiss Subalpine Pastures. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 47(2), 345–357. <https://doi.org/10.1657/AAAR0013-093>
- Kohler, F. (2004). Influence of grazing, dunging and trampling on short-term dynamics of grasslands in mountain wooded pastures. In *Université de Neuchâtel—Faculté des Sciences*. <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:INFLUENCE+OF+GRAZING+,+DUNGING+AND+TRAMPLING+ON+SHORT-TERM+DYNAMICS+OF+GRASSLANDS+IN+MOUNTAIN+WOODED+PASTURES+par#0>
- Komac, B., Domènech, M., & Fanlo, R. (2014). Effects of grazing on plant species diversity and pasture quality in subalpine grasslands in the eastern Pyrenees (Andorra): Implications for conservation. *Journal for Nature Conservation*, 22(3), 247–255. <https://doi.org/10.1016/J.JNC.2014.01.005>
- Körner, C. (2019). Mountain biodiversity, its causes and function: An overview. *Mountain Biodiversity*, 3–20.
- Körner, C., & Spehn, E. M. (2002). *Mountain biodiversity: A global assesment* (C. Körner & E. M. Spehn, Eds.). Routledge.
- Kuemmerle, T., Levers, C., Erb, K., Estel, S., Jepsen, M. R., Müller, D., Plutzer, C., Stürk, J., Verkerk, P. J., Verburg, P. H., & Reenberg, A. (2016). Hotspots of land use change in Europe. *Environmental Research Letters*, 11(064020), 1–18.
- Kühl, N., Gebhardt, C., Litt, T., & Hense, A. (2002). Probability Density Functions as Botanical-Climatological Transfer Functions for Climate Reconstruction. *Quaternary Research*, 58(03), 381–392. <https://doi.org/10.1006/qres.2002.2380>
- Kuparinen, A., Markkanen, T., Riikonen, H., & Vesala, T. (2007). Modeling air-mediated dispersal of spores, pollen and seeds in forested areas. *Ecological Modelling*, 208, 188.
- Lafond, V., Cordonnier, T., Mao, Z., & Courbaud, B. (2017). Trade-offs and synergies between ecosystem services in uneven-aged mountain forests: Evidences using Pareto fronts. *European Journal of Forest Research*, 136(5), 997–1012. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-1022-3>
- Landis, J. R., & Koch, G. G. (1977). The Measurement of Observer Agreement for Categorical Data. *Biometrics*, 33(1), 159. <https://doi.org/10.2307/2529310>
- Lauro, G. (2013). *Simulation Models and GIS Technology in Environmental Planning and Landscape Management*. 2013. <https://doi.org/10.4236/jgis.2013.53028>
- Lavorel, S., Grigulis, K., Leitinger, G., Kohler, M., Schirpke, U., & Tappeiner, U. (2017). Historical trajectories in land use pattern and grassland ecosystem services in two European alpine landscapes. *Regional Environmental Change*, 17(8), 2251–2264. <https://doi.org/10.1007/s10113-017-1207-4>
- Le Provost, G., Badenhauer, I., Le Bagousse-Pinguet, Y., Clough, Y., Henckel, L., Violle, C., Bretagnolle, V., Roncoroni, M., Manning, P., & Gross, N. (2020). Land-use history impacts functional diversity across multiple trophic groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(3), 1573–1579. <https://doi.org/10.1073/pnas.1910023117>
- Ledru, M., Montade, V., Blanchard, M., & Hély, C. (2016). Long-term Spatial Changes in the Distribution of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 48(2), 159–169. <https://doi.org/10.1111/btp.12266>
- Legendre, P. (1993). Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? *Ecology*, 74(6), 1659–1673. <https://doi.org/10.2307/1939924>
- Legendre, P., & Fortin, M. J. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, 107–138. <https://doi.org/10.1007/BF00048036>
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601–613. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2004.00608.X>
- Leite, M. D. S., Tambosi, L. R., Romitelli, I., & Metzger, J. P. (2013). Landscape Ecology Perspective in Restoration Projects for Biodiversity Conservation: A Review. *Natureza & Conservação*, 11(2), 108–118. <https://doi.org/10.4322/natcon.2013.019>

- Lemly, J. M., & Cooper, D. J. (2011). Multiscale factors control community and species distribution in mountain peatlands. *Botany*, 89(10), 689–713. <https://doi.org/10.1139/b11-040>
- Lerigoleur, E., Mazier, F., Jégou, L., Perret, M., & Galop, D. (2015). PALEOPYR : un système d'information pour les données paléoenvironnementales nord-pyrénéennes. *Ingénierie Des Systèmes d'information*, 20(3), 63–87. <https://doi.org/10.3166/isi.20.3.63-87>
- Leunda, M., González-Sampériz, P., Gil-Romera, G., Aranbarri, J., Moreno, A., Oliva-Urcia, B., Sevilla-Callejo, M., & Valero-Garcés, B. (2017). The Late-Glacial and Holocene Marboré Lake sequence (2612 m a.s.l., Central Pyrenees, Spain): Testing high altitude sites sensitivity to millennial scale vegetation and climate variability. *Global and Planetary Change*, 157, 214–231. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2017.08.008>
- Lézine, A. M., Hély, C., Grenier, C., Braconnot, P., & Krinner, G. (2011). Sahara and Sahel vulnerability to climate changes, lessons from Holocene hydrological data. *Quaternary Science Reviews*, 30(21–22), 3001–3012. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.07.006>
- Li, B.-L. (2000). Why is the holistic approach becoming so important in landscape ecology? *Landscape and Urban Planning*, 50(1), 27–41. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00078-5](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00078-5)
- Li, F., Gaillard, M. J., Sugita, S., Mazier, F., Xu, Q., Zhou, Z., Zhang, Y., Li, Y., & Laffly, D. (2017). Relative pollen productivity estimates for major plant taxa of cultural landscapes in central eastern China. *Vegetation History and Archaeobotany*, 26(6), 587–605. <https://doi.org/10.1007/s00334-017-0636-9>
- Li, F., Gaillard, M. J., Xu, Q., Bunting, M. J., Li, Y., Li, J., Mu, H., Lu, J., Zhang, P., Zhang, S., Cui, Q., Zhang, Y., & Shen, W. (2018). A review of relative pollen productivity estimates from temperate China for pollen-based quantitative reconstruction of past plant cover. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1214. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2018.01214/BIBTEX>
- Li, X., & Shao, G. (2014). Remote sensing Object-Based Land-Cover Mapping with High Resolution Aerial Photography at a County Scale in Midwestern USA. *Remote Sens*, 6, 11372–11390. <https://doi.org/10.3390/rs6111372>
- Lindbladh, M., Bradshaw, R., & Holmqvist, B. H. (2000). Pattern and process in south Swedish forests during the last 3000 years, sensed at stand and regional scales. *Journal of Ecology*, 88, 113–128. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00429.x>
- Lindborg, R., & Eriksson, O. (2004). Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, 85(7), 1840–1845. <https://doi.org/10.1890/04-0367>
- Locatelli, B., Lavorel, S., Sloan, S., Tappeiner, U., & Geneletti, D. (2017). Characteristic trajectories of ecosystem services in mountains. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(3), 150–159. <https://doi.org/10.1002/fee.1470>
- Loiseau, P., & de Montard, F.-X. (1998). L'aménagement durable des landes pastorales montagnardes: Mythe ou réalité? I. La lande de callune, *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *Annales de Zootechnie*, 47(5–6), 510–510. <https://doi.org/10.1051/animres:19980528>
- Loreau, A. M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D. A., Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., ... Wardle, D. A. (2001). *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges Published by: American Association for the Advancement of Science Linked references are available on JSTOR for this article: Biodiversity and Ecosystem Functioning: Curren.* 294(5543), 804–808.
- MacDonald, D., Crabtree, J. R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., Gutierrez Lazpita, J., Gibon, A., Lazpita, J. G., & Gibon, A. (2000). Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management*, 59(1), 47–69. <https://doi.org/10.1006/jema.1999.0335>
- Mao, Z., Centanni, J., Pommereau, F., Stokes, A., & Gaucherel, C. (2021). Maintaining biodiversity promotes the multifunctionality of social-ecological systems: Holistic modelling of a mountain system. *Ecosystem Services*, 47, 101220. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101220>
- Mariani, M., Connor, S. E., Fletcher, M. S., Theuerkauf, M., Kuneš, P., Jacobsen, G., Saunders, K. M., & Zawadzki, A. (2017). How old is the Tasmanian cultural landscape? A test of landscape openness using quantitative land-cover reconstructions. *Journal of Biogeography*, 44(10), 2410–2420. <https://doi.org/10.1111/jbi.13040>
- Markgraf, V. (1980). Pollen dispersal in a mountain area. *Grana*, 19(2), 127–146. <https://doi.org/10.1080/00173138009424995>
- Marquer, L., Gaillard, M. J., Sugita, S., Trondman, A. K., Mazier, F., Nielsen, A. B., Fyfe, R. M., Odgaard, B. V., Alenius, T., Birks, H. J. B., Bjune, A. E., Christiansen, J., Dodson, J., Edwards, K. J., Giesecke, T., Herzschuh, U.,

- Kangur, M., Lorenz, S., Poska, A., ... Seppä, H. (2014). Holocene changes in vegetation composition in northern Europe: Why quantitative pollen-based vegetation reconstructions matter. *Quaternary Science Reviews*, 90. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.02.013>
- Marquer, L., Gaillard, M.-J. J., Sugita, S., Poska, A., Trondman, A.-K. K., Mazier, F., Nielsen, A. B., Fyfe, R. M., Jönsson, A. M., Smith, B., Kaplan, J. O., Alenius, T., Birks, H. J. B., Bjune, A. E., Christiansen, J., Dodson, J., Edwards, K. J., Giesecke, T., Herzschuh, U., ... Seppä, H. (2017). Quantifying the effects of land use and climate on Holocene vegetation in Europe. *Quaternary Science Reviews*, 171, 20–37. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.07.001>
- Marquer, L., Mazier, F., Sugita, S., Galop, D., Houet, T., Faure, E., Gaillard, M. J., Haunold, S., de Munnik, N., Simonneau, A., De Vleeschouwer, F., & Le Roux, G. (2020b). Reply to Theuerkauf and Couwenberg (2020) comment on: “Pollen-based reconstruction of Holocene land-cover in mountain regions: Evaluation of the Landscape Reconstruction Algorithm in the Videssos valley, northern Pyrenees, France”. *Quaternary Science Reviews*, 244. <https://doi.org/10.1016/J.QUASCIREV.2020.106462>
- Marquer, L., Mazier, F., Sugita, S., Galop, D., Houet, T., Faure, E., Gaillard, M.-J., Haunold, S., Munnik, N. D., Simonneau, A., De Vleeschouwer, F., & Le Roux, G. (2020a). Pollen-based reconstruction of Holocene land-cover in mountain regions: Evaluation of the Landscape Reconstruction Algorithm in the Videssos valley, northern Pyrenees, France. *Quaternary Science Reviews*, 228(106049), 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106049>
- Matson, P. A., Parton, W. J., Power, A. G., & Swift, M. J. (1997). Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science*, 277(5325), 504–509. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.504>
- Matthias, I., Nielsen, A. B., & Giesecke, T. (2012). Evaluating the effect of flowering age and forest structure on pollen productivity estimates. *Vegetation History and Archaeobotany*, 21(6), 471–484. <https://doi.org/10.1007/s00334-012-0373-z>
- Mazier, F., Brostrom, A., Bragée, P., Fredh, D., Stenberg, L., Thiere, G., Sugita, S., & Hammarlund, D. (2015). Two hundred years of land-use change in the South Swedish Uplands: Comparison of historical map-based estimates with a pollen-based reconstruction using the landscape reconstruction algorithm. *Vegetation History and Archaeobotany*, 24(5), 555–570. <https://doi.org/10.1007/s00334-015-0516-0>
- Mazier, F., Broström, A., Gaillard, M. J., Sugita, S., Vittoz, P., & Buttler, A. (2008). Pollen productivity estimates and relevant source area of pollen for selected plant taxa in a pasture woodland landscape of the Jura Mountains (Switzerland). *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 479–495. <https://doi.org/10.1007/s00334-008-0143-0>
- Mazier, F., Gaillard, M. J., Kuneš, P., Sugita, S., Trondman, A. K., & Broström, A. (2012). Testing the effect of site selection and parameter setting on REVEALS-model estimates of plant abundance using the Czech Quaternary Palynological Database. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 187, 38–49. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.07.017>
- Mazier, F., Galop, D., Brun, C., & Buttler, A. (2006). Modern pollen assemblages from grazed vegetation in the western Pyrenees, France: A numerical tool for more precise reconstruction of past cultural landscapes. *Holocene*, 16(1), 91–103. <https://doi.org/10.1191/0959683606h1908rp>
- Mazier, F., Plancher, C., Haunold, S., Bonnet, C., Belly, H., & Houet, T. (2022). *Vegetation surveys in a mountainous area (Pyrenees, France)* [Sampling event dataset]. GBIF.Org. <https://doi.org/10.15468/4q47d3>
- McCullagh, P. (1984). Generalized linear models. *European Journal of Operational Research*, 16(3), 285–292. [https://doi.org/10.1016/0377-2217\(84\)90282-0](https://doi.org/10.1016/0377-2217(84)90282-0)
- McNeill, J. R., & Engelke, P. (2016). *The Great Acceleration: An Environmental History of the Anthropocene Since 1945*. Harvard University Press.
- Mehl, I. K., & Hjelle, K. L. (2016). From deciduous forest to open landscape: Application of new approaches to help understand cultural landscape development in western Norway. *Vegetation History and Archaeobotany*, 25(2), 153–176. <https://doi.org/10.1007/s00334-015-0539-6>
- Mehl, I. K., Overland, A., Berge, J., & Hjelle, K. L. (2015). Cultural landscape development on a west-east gradient in western Norway—Potential of the Landscape Reconstruction Algorithm (LRA). *Journal of Archaeological Science*, 61, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2015.04.015>
- Méjean, R., Chapuis, K., Saqalli, M., Paegelow, M., & Kaced, D. (2021). Landscape generation for a Land Use and Land Cover Change Agent-Based Model, with GAMA platform. *GAMA Days 2021*.
- Meltsov, V., Poska, A., Odgaard, B. V., Sammul, M., & Kull, T. (2011). Palynological richness and pollen sample evenness in relation to local floristic diversity in southern Estonia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 166(3–4), 344–351. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.06.008>

- Meltsov, V., Poska, A., Reitalu, T., Sammul, M., & Kull, T. (2013). The role of landscape structure in determining palynological and floristic richness. *Vegetation History and Archaeobotany*, 22(1), 39–49. <https://doi.org/10.1007/s00334-012-0358-y>
- Mengist, W., Soromessa, T., & Legese, G. (2020). Ecosystem services research in mountainous regions: A systematic literature review on current knowledge and research gaps. *Science of The Total Environment*, 702, 134581. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134581>
- Métailié, J.-P., Galop, D., & Rendu, C. (2021). Espaces pastoraux et forestiers, Sept mille ans d'histoire. In J. F. Soulet, *Pyrénées, Etat des lieux* (Cairn, p. 57:89).
- Métailié, J.-P., & Paegelow, M. (2004). Land abandonment and the spreading of the forest in the Eastern French Pyrenees in the nineteenth to twentieth centuries. In S. Mazzoleni, G. di Pasquale, M. Mulligan, P. di Martino, & F. Rego (Eds.), *Recent Dynamics of the Mediterranean Vegetation and Landscape* (pp. 219–236). <https://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-01061768>
- Middleton, R., & Bunting, M. J. (2004). Mosaic v1.1: Landscape scenario creation software for simulation of pollen dispersal and deposition. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 132(1–2), 61–66. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2004.04.004>
- Mimet, A., Pellissier, V., Houet, T., Julliard, R., & Simon, L. (2016). A holistic landscape description reveals that landscape configuration changes more over time than composition: Implications for landscape ecology studies. *PLoS ONE*, 11(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150111>
- Montané, F., Casals, P., Taull, M., Lambert, B., & Dale, M. R. T. (2010). Spatial patterns of shrub encroachment in neighbouring grassland communities in the Pyrenees: Floristic composition heterogeneity drives shrub proliferation rates. *Plant Ecology* 210:2, 211(2), 267–278. <https://doi.org/10.1007/S11258-010-9788-8>
- Moore, E. K., Britton, A. J., Iason, G., Pemberton, J., & Pakeman, R. J. (2015). Landscape-scale vegetation patterns influence small-scale grazing impacts. *Biological Conservation*, 192, 218–225. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.09.019>
- Mottet, A. (2005). *Transformations des systèmes d'élevage depuis 1950 et conséquences pour la dynamique des paysages dans les Pyrénées: Contribution à l'étude du phénomène d'abandon de terres agricoles en montagne à partir de l'exemple de quatre communes des Hautes-Pyrénées*. 1–274.
- Mottet, A., Ladet, S., Coqué, N., & Gibon, A. (2006). Agricultural land-use change and its drivers in mountain landscapes: A case study in the Pyrenees. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 114(2–4), 296–310. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.11.017>
- Muller, S. D. (2002). Influence de la végétation sur l'accumulation de la tourbe au Québec méridional. *Comptes Rendus Biologies*, 325(5), 629–640. [http://dx.doi.org/10.1016/S1631-0691\(02\)01463-4](http://dx.doi.org/10.1016/S1631-0691(02)01463-4)
- Müllerová, J. (2005). Use of digital aerial photography for sub-alpine vegetation mapping: A case study from the Krkonoše Mts., Czech Republic. *Plant Ecology*, 175(2), 259–272. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-0063-3>
- Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H., & Woodfin, R. M. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368, 734–737.
- Naveh, Z. (2000). What is holistic landscape ecology? A conceptual introduction. *Landscape and Urban Planning*, 50(1), 7–26. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00077-3](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00077-3)
- Nedd, R., Light, K., Owens, M., James, N., Johnson, E., & Anandhi, A. (2021). A Synthesis of Land Use/Land Cover Studies: Definitions, Classification Systems, Meta-Studies, Challenges and Knowledge Gaps on a Global Landscape. *Land*, 10(9), Article 9. <https://doi.org/10.3390/land10090994>
- Neumann, J. L., Holloway, G. J., Hoodless, A., & Griffiths, G. H. (2017). The legacy of 20th Century landscape change on today's woodland carabid communities. *Diversity and Distributions*, 23(12), 1447–1458. <https://doi.org/10.1111/ddi.12652>
- Nielsen, A. B. (2004). Modelling pollen sedimentation in Danish lakes at c. AD 1800: An attempt to validate the POLLSCAPE model. *Journal of Biogeography*, 31(10), 1693–1709. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01080.x>
- Nielsen, A. B., Giesecke, T., Theuerkauf, M., Feeser, I., Behre, K. E., Beug, H. J., Chen, S. H., Christiansen, J., Dörfler, W., Endtmann, E., Jahns, S., de Klerk, P., Köhl, N., Latałowa, M., Odgaard, B. V., Rasmussen, P., Stockholm, J. R., Voigt, R., Wiethold, J., & Wolters, S. (2012). Quantitative reconstructions of changes in regional openness in north-central Europe reveal new insights into old questions. *Quaternary Science Reviews*, 47, 131–149. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.05.011>
- Nielsen, A. B., & Odgaard, B. V. (2004). The use of historical analogues for interpreting fossil pollen records. *Vegetation History and Archaeobotany*, 13(1), 33–43. <https://doi.org/10.1007/s00334-003-0024-5>

- Nielsen, A. B., & Odgaard, B. V. (2010). Quantitative landscape dynamics in Denmark through the last three millennia based on the Landscape Reconstruction Algorithm approach. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(4), 375–387. <https://doi.org/10.1007/s00334-010-0249-z>
- Nielsen, A. B., & Sugita, S. (2005). Estimating relevant source area of pollen for small Danish lakes around AD 1800. *Holocene*, 15(7), 1006–1020. <https://doi.org/10.1191/0959683605hl874ra>
- Odgaard, B. V. (2013). Reconstructing Past Biodiversity Development. In S. A. Elias & C. J. Mock (Eds.), *Encyclopedia of Quaternary Science: Second Edition* (pp. 816–820). <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53643-3.00177-1>
- Odgaard, M. V., Dalgaard, T., Peder, J., Bøcher, K., Svenning, J. Jens-Christian, & Li, G. &. (2018). Site-specific modulators control how geophysical and socio-technical drivers shape land use and land cover. *Geo: Geography and Environment*, 5(2), 60. <https://doi.org/10.1002/geo2.60>
- O'Dwyer, R., Marquer, L., Trondman, A. K., & Jönsson, A. M. (2021). Spatially Continuous Land-Cover Reconstructions Through the Holocene in Southern Sweden. *Ecosystems*, 24(6), 1450–1467. <https://doi.org/10.1007/S10021-020-00594-5>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., & Wagner, H. (2013). Package 'vegan'. *Community Ecology Package, version 2.9*, 1:295.
- Olsson, E. G. A., Austrheim, G., & Grenne, S. N. (2000). Landscape change patterns in mountains, land use and environmental diversity, Mid-Norway 1960-1993. In *Landscape Ecology* (Vol. 15, pp. 155–170).
- Olsson, F., Gaillard, M. J., Lemdahl, G., Greisman, A., Lanos, P., Marguerie, D., Marcoux, N., Skoglund, P., & Wäglind, J. (2010). A continuous record of fire covering the last 10,500 calendar years from southern Sweden—The role of climate and human activities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 291(1–2), 128–141. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.07.013>
- Opdam, P., Nassauer, J. I., Wang, Z., Albert, C., Bentrup, G., Castella, J.-C., McAlpine, C., Liu, J., Sheppard, S., & Swaffield, S. (2013). Science for action at the local landscape scale. *Landscape Ecology*, 28(8), 1439–1445. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9925-6>
- Opitz, T., Bonneu, F., & Gabriel, E. (2020). Point-process based Bayesian modeling of space–time structures of forest fire occurrences in Mediterranean France. *Spatial Statistics*, 40, 100429. <https://doi.org/10.1016/j.spasta.2020.100429>
- Ortu, E., Brewer, S., & Peyron, O. (2006). Pollen-inferred palaeoclimate reconstructions in mountain areas: Problems and perspectives. *Journal of Quaternary Science*, 21(6), 615–627. <https://doi.org/10.1002/jqs.998>
- Otero, I., Marull, J., Tello, E., Diana, G. L., Pons, M., Coll, F., & Boada, M. (2015). Land abandonment, landscape, and biodiversity: Questioning the restorative character of the forest transition in the Mediterranean. *Ecology and Society*, 20(2). <https://www.jstor.org/stable/26270180>
- Overballe-Petersen, M. V., Nielsen, A. B., & Bradshaw, R. H. W. (2013). Quantitative vegetation reconstruction from pollen analysis and historical inventory data around a Danish small forest hollow. *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/jvs.12007>
- Pakeman, R. J., Fielding, D. A., Everts, L., & Littlewood, N. A. (2019). Long-term impacts of changed grazing regimes on the vegetation of heterogeneous upland grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 56(7), 1794–1805. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13420>
- Palombo, C., Chirici, G., Marchetti, M., & Tognetti, R. (2013). Is land abandonment affecting forest dynamics at high elevation in Mediterranean mountains more than climate change? *Plant Biosystems*, 147(1), 1–11. <https://doi.org/10.1080/11263504.2013.772081>
- Pärtel, M., Helm, A., Reitalu, T., Liira, J., & Zobel, M. (2007). Grassland diversity related to the Late Iron Age human population density. *Journal of Ecology*, 95(3), 574–582. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01230.x>
- Pasche, F., Armand, M., Gouaux, P., Lamaze, T., & Pornon, A. (2004). Are meadows with high ecological and patrimonial value endangered by heathland invasion in the French central Pyrenees? *Biological Conservation*, 118(1), 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.07.012>
- Pătru-Stupariu, I., Hossu, C. A., Grădinaru, S. R., Nita, A., Stupariu, M.-S., Huzui-Stoiculescu, A., & Gavrilidis, A.-A. (2020). A Review of Changes in Mountain Land Use and Ecosystem Services: From Theory to Practice. *Land*, 9(9), Article 9. <https://doi.org/10.3390/land9090336>
- Pavageau, C., Gaucherel, C., Garcia, C., & Ghazoul, J. (2017). Nesting sites of giant honeybees modulated by landscape patterns. *Journal of Applied Ecology*, 55(3), 1230–1240. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13069>

- Payne, D., Spehn, E. M., Snethlage, M., & Fischer, M. (2017). Opportunities for research on mountain biodiversity under global change. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 29, 40–47. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2017.11.001>
- Peiry, J.-L. (2015). Zones humides et marais d'eau douce. In *L'eau à découvert* (pp. 108–109). <https://doi.org/10.1071/MF99098>
- Pereira, H. M., & Navarro, L. M. (2015). *Rewilding European Landscapes* (H. M. Pereira & L. M. Navarro, Eds.).
- Pirzamanbein, B., Lindström, J., Poska, A., Sugita, S., Trondman, A.-K., Fyfe, R., Mazier, F., Nielsen, A. B., Kaplan, J. O., Bjune, A. E., Birks, H. J. B., Giesecke, T., Kangur, M., Latałowa, M., Marquer, L., Smith, B., & Gaillard, M. J. (2014). Creating spatially continuous maps of past land cover from point estimates: A new statistical approach applied to pollen data. *Ecological Complexity*, 20, 127–141. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.09.005>
- Plancher, C., Galop, D., Houet, T., Lerigoleur, E., Marquer, L., Sugita, S., & Mazier, F. (2022). Spatial and temporal patterns of upland vegetation over the last 200 years in the northern pyrenees: Example from the Bassiès valley, Ariège, France. *Quaternary Science Reviews*, 294, 107753. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107753>
- Plancher, C., Mazier, F., Houet, T., & Gaucherel, C. (in press). BACKLAND: spatially explicit and high-resolution pollen-based BACKward LAND-cover reconstructions. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.06853>
- Plieninger, T., Kizos, T., Bieling, C., Le Dû-Blayo, L., Budniok, M.-A., Bürgi, M., Crumley, C. L., Girod, G., Howard, P., Kolen, J., Kuemmerle, T., Milcinski, G., Palang, H., Trommler, K., & Verburg, P. H. (2015). *Exploring ecosystem-change and society through a landscape lens: Recent progress in European landscape research*. 20(2). <https://doi.org/10.5751/ES-07443-200205>
- Pommereau, F., Thomas, C., & Gaucherel, C. (2022). *EDEN framework for interactive analysis of ecosystems models*. 71–90.
- Poska, A., Meltsov, V., Sugita, S., & Vassiljev, J. (2011). Relative pollen productivity estimates of major anemophilous taxa and relevant source area of pollen in a cultural landscape of the hemi-boreal forest zone (Estonia). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 167(1–2), 30–39. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.07.001>
- Poska, A., Saarse, L., Koppel, K., Nielsen, A. B., Avel, E., Vassiljev, J., & Väli, V. (2014). The Verijärv area, South Estonia over the last millennium: A high resolution quantitative land-cover reconstruction based on pollen and historical data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 207, 5–17. <https://doi.org/10.1016/J.REVPALBO.2014.04.001>
- Poska, A., Sepp, E., Veski, S., & Koppel, K. (2008). Using quantitative pollen-based land-cover estimations and a spatial CA_Markov model to reconstruct the development of cultural landscape at Rõuge, South Estonia. *Vegetation History and Archaeobotany*, 17(5), 527–541. <https://doi.org/10.1007/s00334-007-0124-8>
- Poska, A., Väli, V., Tomson, P., Vassiljev, J., Kihno, K., Alliksaar, T., Villoslada, M., Saarse, L., & Sepp, K. (2018). Reading past landscapes: Combining modern and historical records, maps, pollen-based vegetation reconstructions, and the socioeconomic background. *Landscape Ecology*, 33(4), 529–546. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0615-2>
- Prentice, I. C. (1985). Pollen representation, source area, and basin size: Toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research*, 23(1), 76–86. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(85\)90073-0](https://doi.org/10.1016/0033-5894(85)90073-0)
- Prentice, I. C. (1988). Records of vegetation in time and space: The principles of pollen analysis. In B. Huntley & T. Webb III (Eds.), *Vegetation history* (pp. 17–42).
- Prentice, I. C., Guiot, J., Huntley, B., Jolly, D., & Cheddadi, R. (1996). Reconstructing biomes from palaeoecological data: A general method and its application to European pollen data at 0 and 6 ka. *Climate Dynamics*, 12(3), 185–194. <https://doi.org/10.1007/BF00211617>
- Price, M. F., Gurgiser, W., Juen, I., Adler, C., Wymann von Dach, S., Kaser, G., Mayr, S., & And, contributing I. moderators. (2022). The International Mountain Conference, Innsbruck, Austria, September 2019 (IMC2019): A Synthesis with Recommendations for Research. *Mountain Research and Development*, 42(1), A1–A16. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-21-00027.1>
- Prøsch-Danielsen, L., Prescott, C., & Fredh, E. D. (2020). Land cover and exploitation of upland resources on the Høg-Jæren Plateau, southwestern Norway, over the last 6500 years. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 32, 102443. <https://doi.org/10.1016/J.JASREP.2020.102443>
- Quintana-Seguí, P., Le Moigne, P., Durand, Y., Martin, E., Habets, F., Baillon, M., Canellas, C., Franchisteguy, L., & Morel, S. (2008). Analysis of near-surface atmospheric variables: Validation of the SAFRAN analysis over France. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 47(1), 92–107. <https://doi.org/10.1175/2007JAMC1636.1>

- R Core Team. (2021). *R: A Language and environment for statistical computing* [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Randall, P. M. (1990). A study of modern pollen deposition, Southern Alps, South Island, New Zealand. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 64(1), 263–272. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90141-5](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90141-5)
- Rendu, C., Calastrenc, C., Couédic, M. L., & Berdoy, A. (2016). *Estives d'Ossau, 7000 ans de pastoralisme dans les Pyrénées* (p. 279 p.). Le Pas d'Oiseau. <https://shs.hal.science/halshs-01432768>
- Reynolds, K. M., & Madden, L. V. (1988). Analysis of epidemics using spatio-temporal autocorrelation. *Phytopathology*, 78(2), 240–246.
- Rhemtulla, J. M., & Mladenoff, D. J. (2007). Why history matters in landscape ecology. *Landscape Ecology*, 22(1), 1–3. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9163-x>
- Rhemtulla, J. M., Mladenoff, D. J., & Clayton, M. K. (2009). Legacies of historical land use on regional forest composition and structure in Wisconsin, USA (mid-1800s–1930s–2000s). *Ecological Applications*, 19(4), 1061–1078. <https://doi.org/10.1890/08-1453.1>
- Rice, R. W., MacNeil, M. D., Jenkins, T. G., & Koong, L. J. (1983). Simulation of the Herbage/Animal Interface of Grazing Lands. *Developments in Environmental Modelling*, 5(C), 475–488. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-42179-1.50057-2>
- Ricklefs, R. E. (1987). Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235(4785), 167–171. <https://doi.org/10.1126/science.235.4785.167>
- Riitters, K. H., O'Neill, R. V., & Wickham, J. D. (1996). A note on contagion indices for landscape analysis. *Landscape Ecology*, 11(4), 197–202. <https://doi.org/10.1007/BF02071810>
- Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., Hornik, K., Gebhardt, A., Firth, D., & Ripley, M. B. (2013). Package ‘mass’. *Cran r*, 538, 113–120.
- Rodríguez, J. P., Beard, T. D., Bennett, E. M., Cumming, G. S., Cork, S. J., Agard, J., Dobson, A. P., & Peterson, G. D. (2006). Trade-offs across Space, Time, and Ecosystem Services. *Ecology and Society*, 11(1). <https://www.jstor.org/stable/26267786>
- Romero-Díaz, A., Ruiz-Sinoga, J. D., Robledano-Aymerich, F., Brevik, E. C., & Cerdà, A. (2017). Ecosystem responses to land abandonment in Western Mediterranean Mountains. *CATENA*, 149, 824–835. <https://doi.org/10.1016/J.CATENA.2016.08.013>
- Rook, A. J., Dumont, B., Isselstein, J., Osoro, K., WallisDeVries, M. F., Parente, G., & Mills, J. (2004). Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures – a review. *Biological Conservation*, 119(2), 137–150. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2003.11.010>
- Rook, A. J., Harvey, A., Parsons, A. J., Orr, R. J., & Rutter, S. M. (2004). Bite dimensions and grazing movements by sheep and cattle grazing homogeneous perennial ryegrass swards. *Applied Animal Behaviour Science*, 88(3–4), 227–242. <https://doi.org/10.1016/J.APPLANIM.2004.03.006>
- Rosa García, R., Fraser, M. D., Celaya, R., Ferreira, L. M. M., García, U., & Osoro, K. (2013). Grazing land management and biodiversity in the Atlantic European heathlands: A review. *Agroforestry Systems*, 87(1), 19–43. <https://doi.org/10.1007/s10457-012-9519-3>
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623387>
- Rossi, J.-P., & Van Halder, I. (2010). Towards indicators of butterfly biodiversity based on a multiscale landscape description. *Ecological Indicators*, 10(2), 452–458. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.07.016>
- Roura-Pascual, N., Pons, P., Etienne, M., & Lambert, B. (2005). Transformation of a Rural Landscape in the Eastern Pyrenees Between 1953 and 2000. *Mountain Research and Development*, 25(3), 252–261. [https://doi.org/10.1659/0276-4741\(2005\)025\[0252:TOARLI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1659/0276-4741(2005)025[0252:TOARLI]2.0.CO;2)
- Rudel, T. K., Coomes, O. T., Moran, E., Achard, F., Angelsen, A., Xu, J., & Lambin, E. (2005). Forest transitions: Towards a global understanding of land use change. *Global Environmental Change*, 15(1), 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2004.11.001>
- Rull, V. (2014). Time continuum and true long-term ecology: From theory to practice. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2(November), 1–7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00075>
- Rull, V. V. (2010). Ecology and Palaeoecology: Two Approaches , One Objective. *The Open Ecology Journal*, 3(2008), 1–5. <https://doi.org/10.2174/1874213001003020001>
- Sanjuán, Y., Arnáez, J., Beguería, S., Lana-Renault, N., Lasanta, T., Gómez-Villar, A., Álvarez-Martínez, J., Cobo-Pérez, P., & García-Ruiz, J. M. (2018). Woody plant encroachment following grazing abandonment in the subalpine belt: A case study in northern Spain. *Regional Environmental Change*, 18(4), 1103–1115. <https://doi.org/10.1007/S10113-017-1245-Y/FIGURES/6>
- Saule, M. (2018). *Nouvelle flore illustrée des Pyrénées*.

- Sebastià, M. T., De Bello, F., Puig, L., & Taull, M. (2008). Grazing as a factor structuring grasslands in the Pyrenees. *Applied Vegetation Science*, 11(2), 215–222. <https://doi.org/10.3170/2008-7-18358>
- Seddon, A. W. R., Mackay, A. W., Baker, A. G., Birks, H. J. B., Breman, E., Buck, C. E., Ellis, E. C., Froyd, C. A., Gill, J. L., Gillson, L., Johnson, E. A., Jones, V. J., Juggins, S., Macias-Fauria, M., Mills, K., Morris, J. L., Nogués-Bravo, D., Punyasena, S. W., Roland, T. P., ... Witkowski, A. (2014). Looking forward through the past: Identification of 50 priority research questions in palaeoecology. *Journal of Ecology*, 102(1). <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12195>
- Sharma, R., Rimal, B., Baral, H., Nehren, U., Paudyal, K., Sharma, S., Rijal, S., Ranpal, S., Acharya, R. P., Alenazy, A. A., & Kandel, P. (2019). Impact of Land Cover Change on Ecosystem Services in a Tropical Forested Landscape. *Resources*, 8(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/resources8010018>
- Shcherbakov, M. V., Brebels, A., Shcherbakova, N. L., Tyukov, A. P., Janovsky, T. A., & Kamaev, V. A. (2013). A Survey of Forecast Error Measures. *World Applied Sciences Journal*, 24(24), 171–176. <https://doi.org/10.5829/idosi.wasj.2013.24.itmies.80032>
- Sheeren, D., Ladet, S., Ribiere, O., Raynaud, B., Paegelow, M., & Houet, T. (2012). Assessing land cover changes in the French Pyrenees since the 1940s: A semi—Automatic GEOBIA approach using aerial photographs. *Proceedings of the AGILE 2012 International Conference on Geographic Information Science*, 1940–1942.
- Sherren, K., Fischer, J., Clayton, H., Schirmer, J., & Dovers, S. (2010). Integration by case, place and process: Transdisciplinary research for sustainable grazing in the Lachlan River catchment, Australia. *Landscape Ecology*, 25(8), 1219–1230. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9494-x>
- Shugart, H. H., Foster, A., Wang, B., Druckenbrod, D., Ma, J., Lerda, M., Saatchi, S., Yang, X., & Yan, X. (2020). Gap models across micro- to mega-scales of time and space: Examples of Tansley’s ecosystem concept. *Forest Ecosystems*, 7(1), 14. <https://doi.org/10.1186/s40663-020-00225-4>
- Simonneau, A., Chapron, E., Courp, T., Tachikawa, K., Le Roux, G., Baron, S., Galop, D., Garcia, M., Di Giovanni, C., Motellica-Heino, M., Mazier, F., Foucher, A., Houet, T., Desmet, M., & Bard, E. (2013). Recent climatic and anthropogenic imprints on lacustrine systems in the Pyrenean Mountains inferred from minerogenic and organic clastic supply (Vicdessos valley, Pyrenees, France). *The Holocene*, 23(12), 1764–1777. <https://doi.org/10.1177/0959683613505340>
- Sirami, C., Gross, N., Baillod, A. B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguet, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batáry, P., Clough, Y., Violle, C., Giral, D., Bota, G., Badenhauer, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., ... Fahrig, L. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(33), 16442–16447. <https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116>
- Sirami, C., Nespoulous, A., Cheylan, J.-P., Marty, P., Hvenegaard, G. T., Geniez, P., Schatz, B., & Martin, J.-L. (2010). Long-term anthropogenic and ecological dynamics of a Mediterranean landscape: Impacts on multiple taxa. *Landscape and Urban Planning*, 96(4), 214–223. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.03.007>
- Sjogren, P., Van Leeuwen, J. F. N., Van Der Knaapland, W. O., & Van Der Borg, K. (2006). The effect of climate variability on pollen productivity, AD 1975–2000, recorded in a Sphagnum peat hummock. *The Holocene*, 16(2), 277–286.
- Skånes, H. M. (1997). Towards an integrated ecological–geographical landscape perspective. A review of principal concepts and methods. *Norsk Geografisk Tidsskrift - Norwegian Journal of Geography*, 51(3), 145–171. <https://doi.org/10.1080/00291959708545892>
- Stuart, A., Arnold, S., Ord, J. K., O’Hagan, A., & Forster, J. (1994). *Kendall’s advanced theory of statistics*. Wiley.
- Sugita, S. (1993). A model of pollen source area for an entire basin. *Quaternary Research*, 39, 239–244. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(94\)90034-5](https://doi.org/10.1016/0034-6667(94)90034-5)
- Sugita, S. (1994). Pollen representation of vegetation in quaternary sediments: Theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology*, 82(4), 881–897. <https://doi.org/10.2307/2261452>
- Sugita, S. (2007a). Theory of quantitative reconstruction of vegetation I: pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. *The Holocene*, 17(2), 229–241. <https://doi.org/10.1177/0959683607075838>
- Sugita, S. (2007b). Theory of quantitative reconstruction of vegetation II: all you need is LOVE. *The Holocene*, 17(2), 243–257. <https://doi.org/10.1177/0959683607075838>
- Sugita, S., Gaillard, M. J., & Broström, A. (1999). Landscape openness and pollen records: A simulation approach. *Holocene*, 9(4), 409–421. <https://doi.org/10.1191/095968399666429937>
- Sugita, S., Hicks, S., & Sormunen, H. (2010). Absolute pollen productivity and pollen-vegetation relationships in northern Finland. *Journal of Quaternary Science*, 25(5), 724–736. <https://doi.org/10.1002/jqs.1349>

- Sugita, S., Parshall, T., Calcote, R., & Walker, K. (2010). Testing the Landscape Reconstruction Algorithm for spatially explicit reconstruction of vegetation in northern Michigan and Wisconsin. *Quaternary Research*, 74(2), 289–300. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2010.07.008>
- Szczypta, C., Gascoin, S., Houet, T., & Fanise, P. (2013). Impact of Climate Versus Land-Use Changes on Snow Cover in Bassiès, Pyrenees. *International Snow Science Workshop Grenoble – Chamonix Mont-Blanc - October 07-11, 2013*, 1278–1281. <http://arc.lib.montana.edu/snow-science/item.php?id=1801>
- Szczypta, C., Gascoin, S., Houet, T., Hagolle, O., Dejoux, J. F., Vigneau, C., & Fanise, P. (2015). Impact of climate and land cover changes on snow cover in a small Pyrenean catchment. *Journal of Hydrology*, 521, 84–99. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.11.060>
- Taberlet, P., Coissac, E., Hajibabaei, M., & Rieseberg, L. H. (2012). Environmental DNA. *Molecular Ecology*, 21(8), 1789–1793. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05542.x>
- Taillefer, F. (1939). Le Vicdessos. Étude géographique. *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest. Sud-Ouest Européen*, 10(3), 161–268. <https://doi.org/10.3406/rgpso.1939.1132>
- Tappeiner, U., Leitinger, G., Zariņa, A., & Bürgi, M. (2020). How to consider history in landscape ecology: Patterns, processes, and pathways. *Landscape Ecology*, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01163-w>
- Tarasov, P. E., Bezrukova, E., Karabanov, E., Nakagawa, T., Wagner, M., Kulagina, N., Letunova, P., Abzaeva, A., Granoszewski, W., & Riedel, F. (2007). Vegetation and climate dynamics during the Holocene and Eemian interglacials derived from Lake Baikal pollen records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(3–4), 440–457. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.05.002>
- Tarasov, P. E., Bezrukova, E. V., & Krivonogov, S. K. (2009). Late Glacial and Holocene changes in vegetation cover and climate in southern Siberia derived from a 15 kyr long pollen record from Lake Kotokel. *Climate of the Past Discussions*, 5, 127–151. <https://doi.org/10.5194/cpd-5-127-2009>
- Tasser, E., Walde, J., Tappeiner, U., Teutsch, A., & Nogler, W. (2007). Land-use changes and natural reforestation in the Eastern Central Alps. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1–4), 115–129. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2006.05.004>
- Tauber, H. (1965). Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. *Danmarks Geologiske Undersøgelse*, II(89), 69.
- Tauber, H. (1967). Investigations of the mode of pollen transfer in forested areas. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 3(1–4), 277–286.
- Ter Braak, C. J. F., & Prentice, I. C. (1988). A Theory of Gradient Analysis. *Advances in Ecological Research*, 18(C), 271–317. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60183-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60183-X)
- Theuerkauf, M., Couwenberg, J., Kuparinen, A., & Liebscher, V. (2016). A matter of dispersal: REVEALSinR introduces state-of-the-art dispersal models to quantitative vegetation reconstruction. *Vegetation History and Archaeobotany*, 25(6). <https://doi.org/10.1007/s00334-016-0572-0>
- Theuerkauf, M., Kuparinen, A., & Joosten, H. (2013). Pollen productivity estimates strongly depend on assumed pollen dispersal. *Holocene*, 23(1), 14–24. <https://doi.org/10.1177/0959683612450194>
- Tóth, E., Deák, B., Valkó, O., Kelemen, A., Miglécz, T., Tóthmérész, B., & Török, P. (2018). Livestock Type is More Crucial Than Grazing Intensity: Traditional Cattle and Sheep Grazing in Short-Grass Steppes. *Land Degradation & Development*, 29(2), 231–239. <https://doi.org/10.1002/ldr.2514>
- Trondman, A.-K., Gaillard, M.-J., Sugita, S., Björkman, L., Greisman, A., Hultberg, T., Lagerås, P., Lindbladh, M., & Mazier, F. (2016). Are pollen records from small sites appropriate for REVEALS model-based quantitative reconstructions of past regional vegetation? An empirical test in southern Sweden. *Vegetation History and Archaeobotany*, 25(2), 131–151. <https://doi.org/10.1007/s00334-015-0536-9>
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T. O., Dormann, C. F., Ewers, R. M., Fr, J., Holt, R. D., Klein, A. M., Kleijn, D., Kremen, C., Doug, A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., ... Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—Eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87, 661–685. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x>
- Turner, B. L., Lambin, E. F., & Reenberg, A. (2007). The emergence of land change science for global environmental change and sustainability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20666–20671. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704119104>
- Turner II, B. L. (1994). Local faces, global flows: The role of land use and land cover in global environmental change. *Land Degradation & Development*, 5(2), 71–78. <https://doi.org/10.1002/ldr.3400050204>
- Turner II, B. L., Kasperson, R. E., Meyer, W. B., Dow, K. M., Golding, D., Kasperson, J. X., Mitchell, R. C., & Ratick, S. J. (1990). Two types of global environmental change: Definitional and spatial-scale issues in their human dimensions. *Global Environmental Change*, 1(1), 14–22. [https://doi.org/10.1016/0959-3780\(90\)90004-S](https://doi.org/10.1016/0959-3780(90)90004-S)

- Turner, M. G. (1989). Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), 171–197. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001131>
- Turner, M. G., Gardner, R. H., & O'Neill, R. V. (2001). *Landscape ecology in theory and practice: Pattern and process*. Springer.
- Vacquié, L. A., Houet, T., Sheeren, D., de Munnik, N., Roussel, V., & Waddle, J. (2016). Adapting grazing practices to limit the reforestation of mountainous summer pastures: A process-based approach. *Environmental Modelling and Software*, 84, 395–411. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2016.05.006>
- van der Knaap, W. O., van Leeuwen, J. F. N., Svitavská-Svobodová, H., Pidek, I. A., Kvavadze, E., Chichinadze, M., Giesecke, T., Kaszewski, B. M., Oberli, F., Kalniņa, L., Pardoe, H. S., Tinner, W., & Ammann, B. (2010). Annual pollen traps reveal the complexity of climatic control on pollen productivity in Europe and the Caucasus. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(4), 285–307. <http://link.springer.com/10.1007/s00334-010-0250-6>
- Vannier, C., Lasseur, R., Crouzat, E., Byczek, C., Lafond, V., Cordonnier, T., Longaretti, P.-Y., & Lavorel, S. (2019). Mapping ecosystem services bundles in a heterogeneous mountain region. *Ecosystems and People*, 15(1), 74–88. <https://doi.org/10.1080/26395916.2019.1570971>
- Varga, D., Vila Subirós, J., Barriocanal, C., & Pujantell, J. (2018). Landscape Transformation under Global Environmental Change in Mediterranean Mountains: Agrarian Lands as a Guarantee for Maintaining Their Multifunctionality. *Forests*, 9(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/f9010027>
- Vera, F. W. M. (2000). *Grazing ecology and forest history*.
- Vicente-Serrano, S. M., Lasanta, T., & Cuadrat, J. M. (2000). Transformaciones en el paisaje del Pirineo como consecuencia del abandono de las actividades económicas tradicionales. *Pirineos*, 155, 111–133. <https://doi.org/10.3989/pirineos.2000.v155.91>
- Viciani, D., Dell'olmo, L., Gabellini, A., Gigante, D., & Lastrucci, L. (2017). Landscape dynamics of Mediterranean montane grasslands over 60 years and implications for habitats conservation. A case study in the northern Apennines (Italy). *Landscape Research*, 43(7), 952–964. <https://doi.org/10.1080/01426397.2017.1400526>
- Viers, J. H., Fremier, A. K., Hutchinson, R. A., Quinn, J. F., Thorne, J. H., & Vaghti, M. G. (2012). Multiscale Patterns of Riparian Plant Diversity and Implications for Restoration. *Restoration Ecology*, 20(2), 160–169. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00787.x>
- Vitali, A., Camarero, J. J., Garbarino, M., Piermattei, A., & Urbinati, C. (2017). Deconstructing human-shaped treelines: Microsite topography and distance to seed source control Pinus nigra colonization of treeless areas in the Italian Apennines. *Forest Ecology and Management*, 406, 37–45. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.10.004>
- Viviroli, D., & Weingartner, R. (2004). The hydrological significance of mountains: From regional to global scale. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 8(6), 1017–1030. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00304978/>
- Waller, M., Grant, M. J., & Bunting, M. J. (2012). Modern pollen studies from coppiced woodlands and their implications for the detection of woodland management in Holocene pollen records. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 187, 11–28. <https://doi.org/10.1016/J.REVPALBO.2012.08.008>
- Wang, W., Guo, H., Chuai, X., Dai, C., Lai, L., & Zhang, M. (2014). The impact of land use change on the temporospatial variations of ecosystems services value in China and an optimized land use solution. *Environmental Science & Policy*, 44, 62–72. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2014.07.004>
- Wang, Y., & Dai, E. (2020). Spatial-temporal changes in ecosystem services and the trade-off relationship in mountain regions: A case study of Hengduan Mountain region in Southwest China. *Journal of Cleaner Production*, 264, 121573. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2020.121573>
- Webb III, T., Laseski, R. A., & Bernabo, J. C. (1978). Sensing vegetational patterns with pollen data: Choosing the data. *Ecology*, 59(6), 1151–1163.
- Wehn, S., Pedersen, B., & Hanssen, S. K. (2011). A comparison of influences of cattle, goat, sheep and reindeer on vegetation changes in mountain cultural landscapes in Norway. *Landscape and Urban Planning*, 102(3), 177–187. <https://doi.org/10.1016/J.LANDURBPLAN.2011.04.003>
- Wessman, C. A. (1992). Spatial Scales and Global Change: Bridging the Gap from Plots to GCM Grid Cells. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23(1), 175–200. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.001135>
- White, E. P., Ernest, M. S. K., Adler, P. B., Hurlbert, A. H., & Lyons, S. K. (2010). Integrating spatial and temporal approaches to understanding species richness. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3633–3643. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0280>
- Whittaker, R. H. (1977). Evolution of species diversity in land communities. *Evolutionary Biology*, 10, 1–67.

- Wieczorek, M., & Herzschuh, U. (2020). Compilation of relative pollen productivity (RPP) estimates and taxonomically harmonised RPP datasets for single continents and Northern Hemisphere extratropics. *Earth System Science Data*, 12(4), 3515–3528. <https://doi.org/10.5194/essd-12-3515-2020>
- Wiens, J. A. (2009). Landscape ecology as a foundation for sustainable conservation. *Landscape Ecology*, 24(8), 1053–1065. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9284-x>
- Willis, K. J., & Bhagwat, S. A. (2010). Questions of importance to the conservation of biological diversity: Answers from the past. *Climate of the Past*, 6(6), 759–769. <https://doi.org/10.5194/cp-6-759-2010>
- Willis, K. J., & Birks, H. J. B. (2006). What Is Natural? The Need for a Long-Term Perspective in Biodiversity Conservation. *Science*, 314(5803), 1261–1265. <https://doi.org/10.1126/science.1122667>
- Willis, K. J., Gillson, L., & Knapp, S. (2007). Biodiversity hotspots through time: An introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478), 169–174. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1976>
- Wood, S. N., Goude, Y., & Shaw, S. (2015). Generalized Additive Models for Large Data Sets. *Journal of the Royal Statistical Society Series C: Applied Statistics*, 64(1), 139–155. <https://doi.org/10.1111/rssc.12068>
- Woodbridge, J., Fyfe, R. M., Roberts, C. N., Trondman, A. K., Mazier, F., & Davis, B. (2018). *European forest cover since the start of Neolithic agriculture: A critical comparison of pollen-based reconstructions*. 26(1), 2017–2018.
- Woodbridge, J., Fyfe, R., Smith, D., Pelling, R., Vareilles, A., Batchelor, R., Bevan, A., & Davies, A. L. (2020). What drives biodiversity patterns? Using long-term multidisciplinary data to discern centennial-scale change. *Journal of Ecology*, 1365–2745.13565. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13565>
- Wu, J. (2013). Key concepts and research topics in landscape ecology revisited: 30 years after the Allerton Park workshop. *Landscape Ecology*, 28(1), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9836-y>
- Wu, J., Jelinski, D. E., Luck, M., & Tueller, P. T. (2000). Multiscale Analysis of Landscape Heterogeneity: Scale Variance and Pattern Metrics. *Geographic Information Sciences*, 6(1), 6–19. <https://doi.org/10.1080/10824000009480529>
- Xiaodong, Y., & Shugart, H. H. (2005). FAREAST: a forest gap model to simulate dynamics and patterns of eastern Eurasian forests. *Journal of Biogeography*, 32(9), 1641–1658. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2699.2005.01293.x?casa_token=4Zrr-ygmBroAAAAA:Mq-3ppaMM-RL21U9xp2xgk2oeuY3FG--jRdPYShiAG2E94VrtMGUbKZ-naplq01eU1qLPYn4pQoYlemv
- Zamberletti, P., Papaix, J., Gabriel, E., & Opitz, T. (2021). *Spatio-temporal point processes as meta-models for population dynamics in heterogeneous landscapes* (p. 2021.06.04.447081). bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2021.06.04.447081>
- Zanon, M., Davis, B. A. S., Marquer, L., Brewer, S., & Kaplan, J. O. (2018). European Forest Cover During the Past 12,000 Years: A Palynological Reconstruction Based on Modern Analogs and Remote Sensing. *Frontiers in Plant Science*, 9(253), 1:25. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00253>
- Zhang Id, J., Yao, Y., & Suo, N. (2020). *Automatic classification of fine-scale mountain vegetation based on mountain altitudinal belt*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0238165>
- Zhang, Y., Kong, Z., Yang, Z., Wang, L., & Duan, X. (2017). Surface Pollen Distribution from Alpine Vegetation in Eastern Tibet, China. *Scientific Reports*, 7(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00625-7>
- Zimmermann, N. E., Washington-Allen, R. A., Ramsey, R. D., Schaepman, M. E., Mathys, L., Kötz, B., Kneubühler, M., & Edwards, T. C. (2007). Modern Remote Sensing for Environmental Monitoring of Landscape States and Trajectories. In F. Kienast, O. Wildi, & S. Ghosh (Eds.), *A Changing World, Challenges for Landscape Research* (Springer Science&Business Media, Vol. 8, pp. 65–91). https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-4436-6_6
- 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. *Ecosystems and Environment*, 139, 13–22. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.06.010>
- Zindros, A., Radoglou, K., Milios, E., & Kitikidou, K. (2020). Tree Line Shift in the Olympus Mountain (Greece) and Climate Change. *Forests*, 11(9), Article 9. <https://doi.org/10.3390/f11090985>
- Ziter, C., & Turner, M. G. (2018). Current and historical land use influence soil-based ecosystem services in an urban landscape. *Ecological Applications*, 28(3), 643–654. <https://doi.org/10.1002/eap.1689>

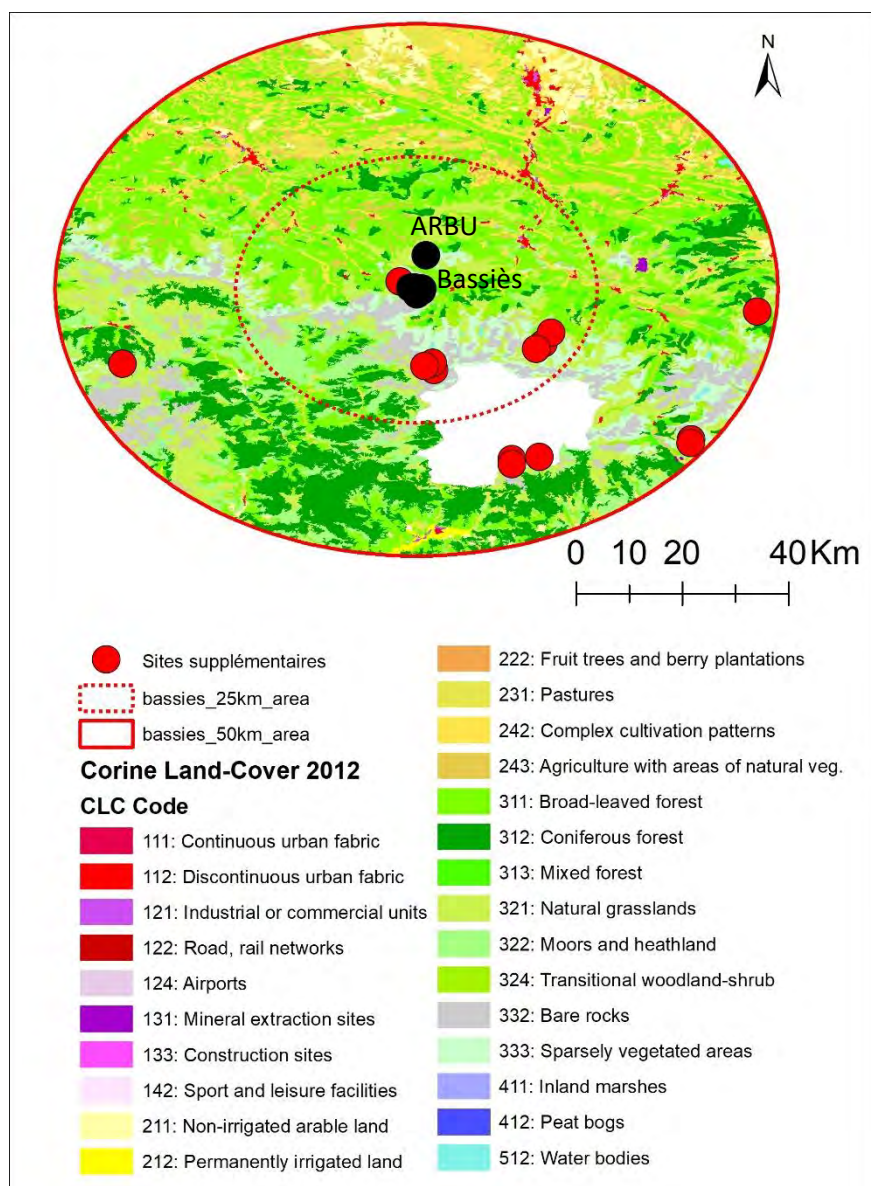
Annexes

Annexe 1 : Test de l'effet de l'intégration de données polliniques de sites sédimentaires hors Vicdessos pour l'application de REVEALS et des estimations de la productivité pollinique de Githumbi et al. (2022) sur la composition de la végétation estimée par LOVE.

A) Sites sédimentaires renseignés par des données polliniques provenant de la base de données European Pollen Database, des projets LANDCLIM et PALEOPYR, ou de publications antérieures. Leurs données polliniques ont été intégrées lors de l'application du LRA dans la perspective d'améliorer les estimations de la végétation régionale avec REVEALS et donc les estimations LOVE des sites de Bassiès.

Points noirs : Sites sédimentaires finalement utilisés pour l'application du LRA (Plancher et al., 2022).

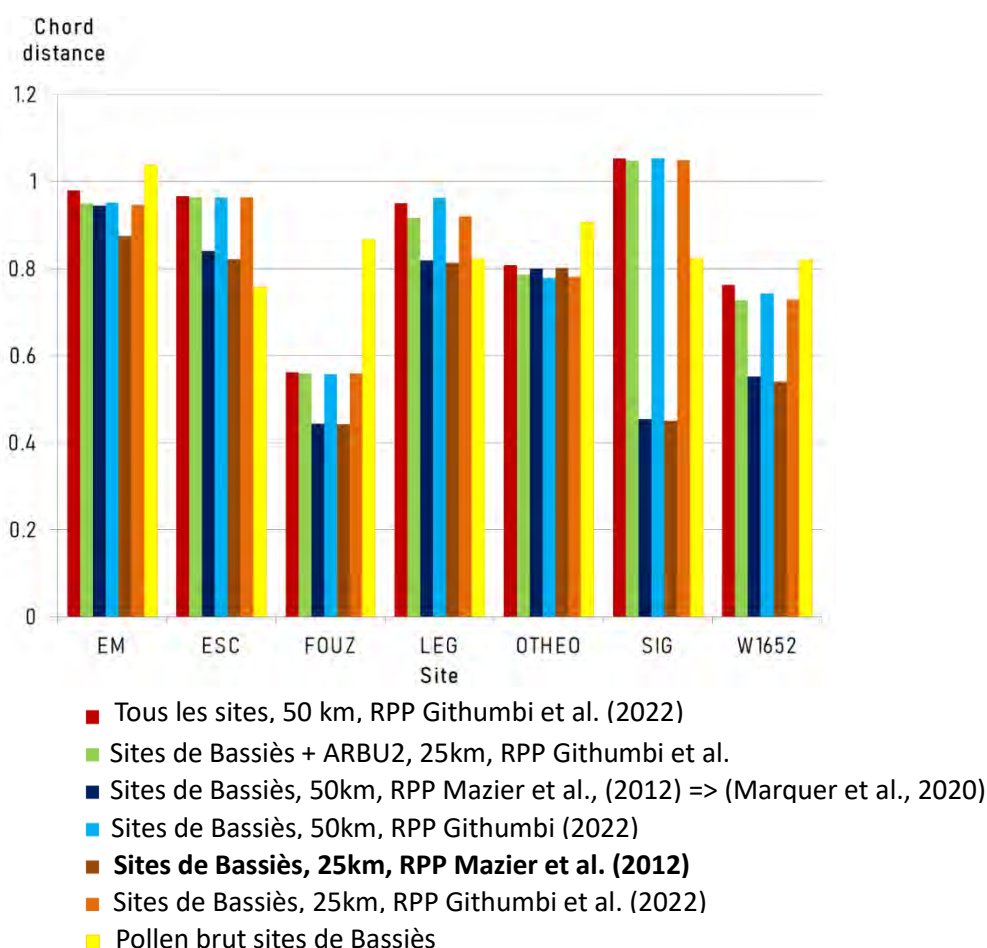
Zone blanche : territoire d'Andorre non renseigné par Corine Land-Cover.



B) Tests d'intégration des sites sédimentaires supplémentaires pour l'application de REVEALS (Annexe 1A), et des estimations de la productivité pollinique des taxons d'après Githumbi et al. (2022).

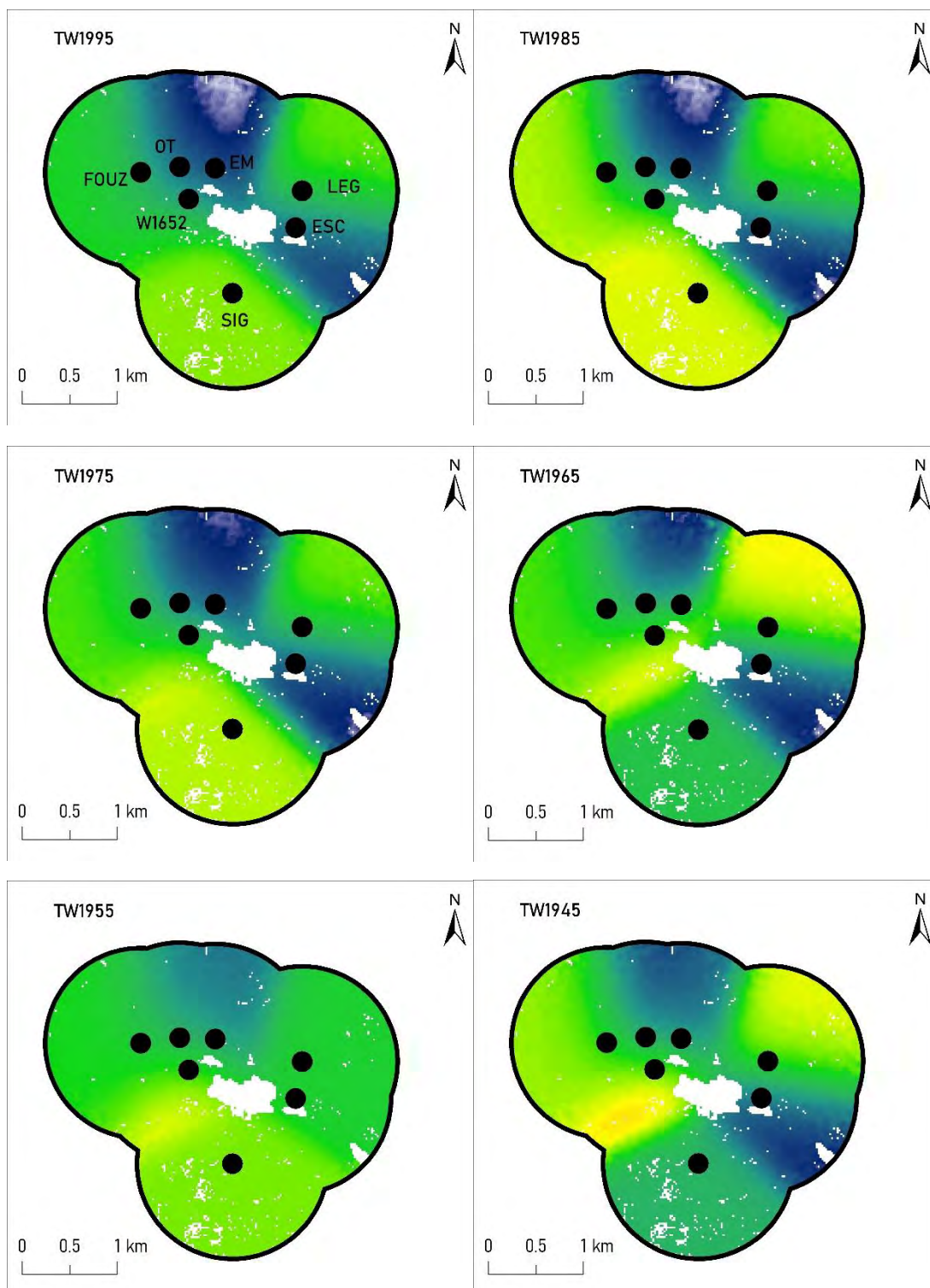
L'évaluation a été réalisée en comparant (Distance de Chord) les estimations LOVE de la fenêtre temporelle 2000-2013 obtenues selon les différentes données polliniques intégrées avec la composition de la végétation estimée (Distance-Weighted Plant Abundance) à partir de la carte d'occupation du sol de 2008 (Vacquié et al., 2016).

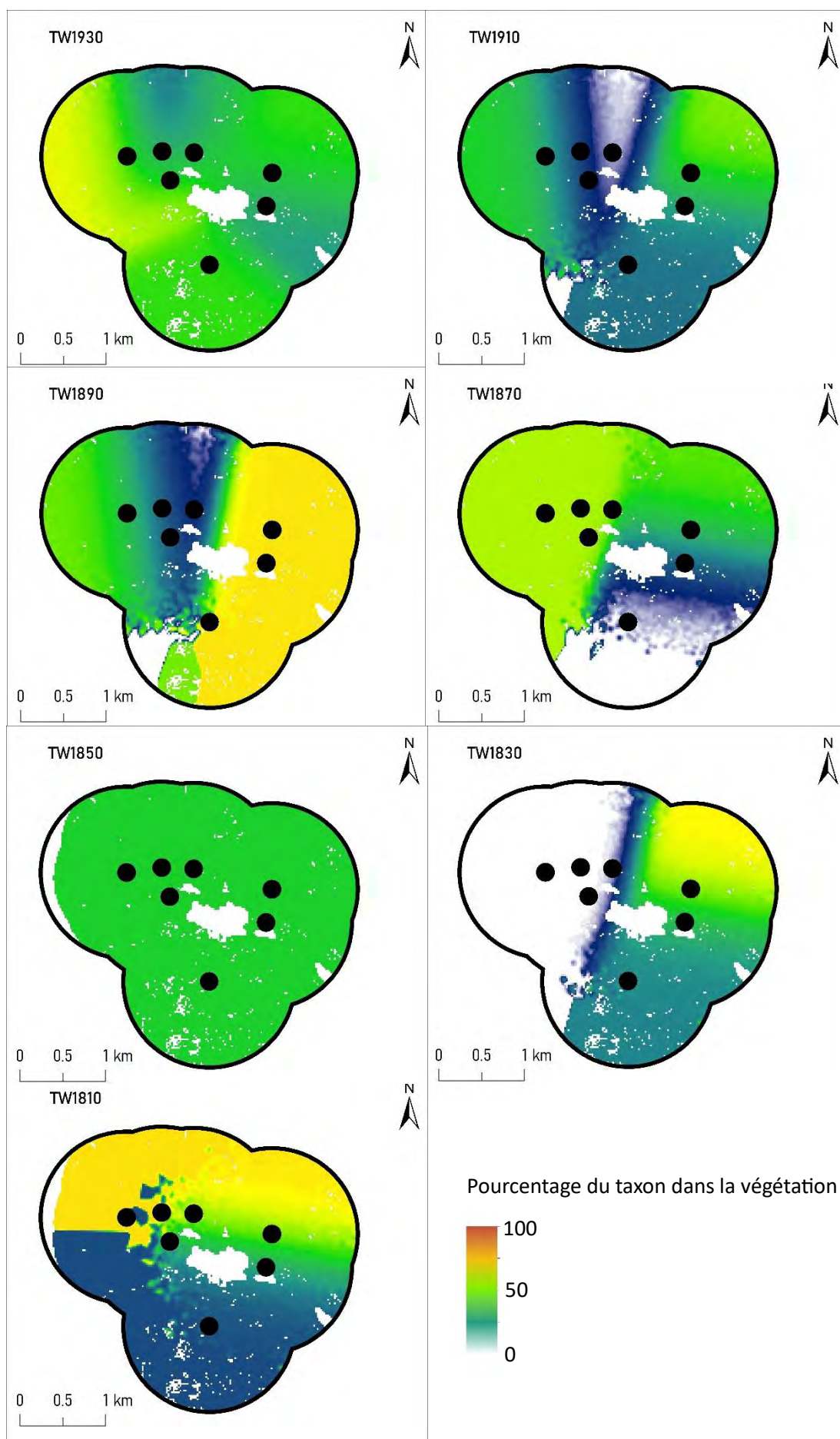
Note : ARBU2 correspond à une deuxième séquence sédimentaire du lac ARBU, dans un bassin versant à proximité de Bassiès, dont une séquence est déjà utilisée par Marquer et al. (2020), et également dans ce travail de thèse (Plancher et al., 2022), voir Annexe 1A.



Les distances de Chord ne sont pas améliorées par l'intégration de nouvelles séquences sédimentaires ni avec l'utilisation des productivités polliniques estimées par Githumbi et al. (2022). Elles le sont en revanche en réduisant le rayon de reconstruction de la végétation régionale à 25km pour l'application de REVEALS. Suite à ces évaluations nous avons décidé d'utiliser les données polliniques des sites sédimentaires de Bassiès et ARBU, calibré l'extension de la végétation régionale à 25km, et utilisé les estimations de productivité polliniques de Mazier et al. (2012).

Annexe 2 : Exemple des cartes de distribution des Ericaceae basées sur les estimations LOVE (LOVE-inferred Distributions, LIDs, section IV.2.3.1.2.) des fenêtres de temps utilisées pour la reconstruction rétrospective des mosaïques paysagères de Bassiès (TW1810-TW1985) :





Annexe 3 : Analyses multiéchelles des cartes d'occupation du sol estimées par BACKLAND

A) Changements temporels des indices multiéchelles moyens

Haut : Variation temporelle de l'hétérogénéité multiéchelle moyenne estimée par Multiscale Heterogeneity Map (MHM, Gaucherel et al. 2007) et sa normalisation.

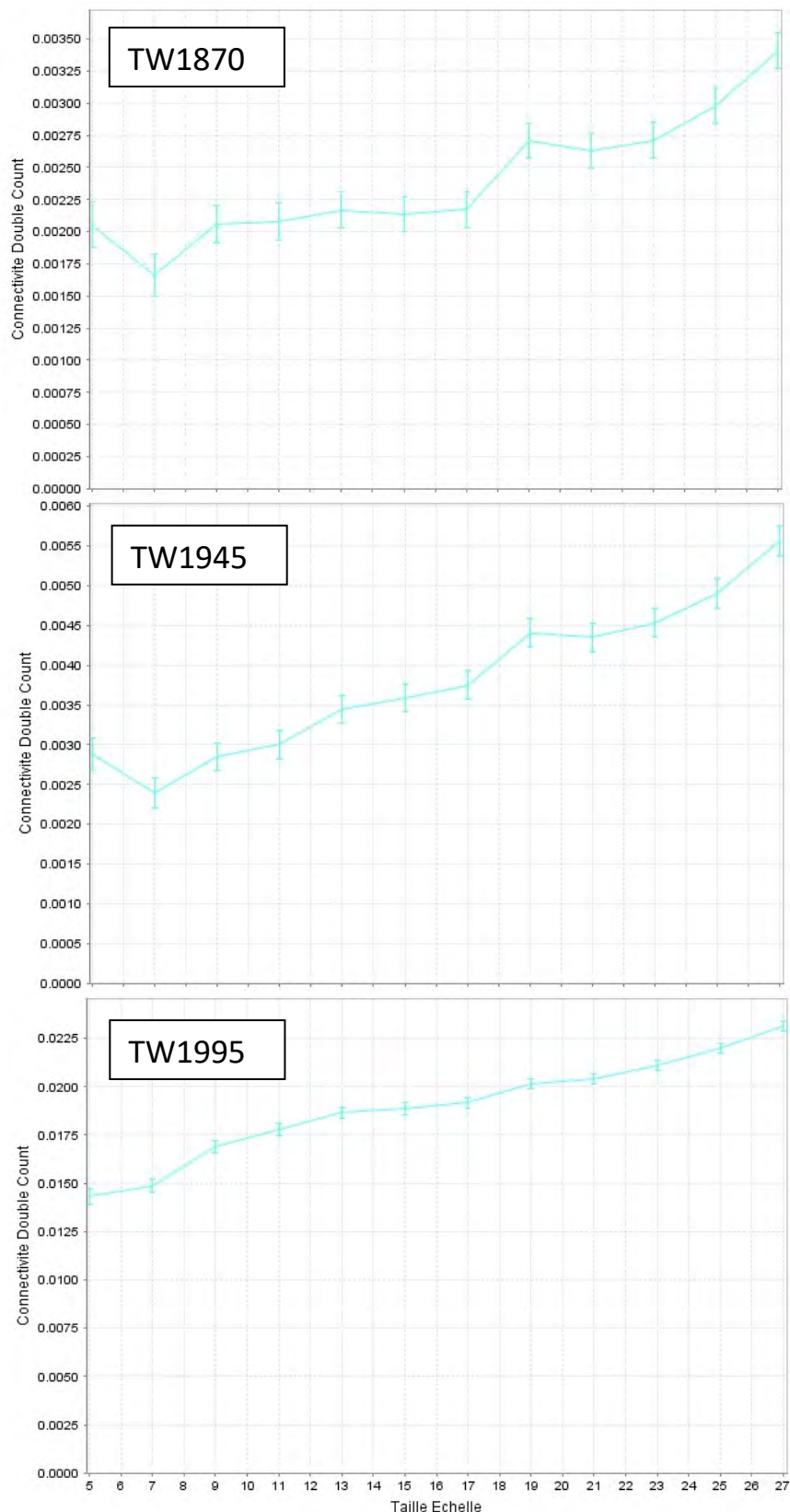
Bas : Variation temporelle de la distance multiéchelle moyenne évaluant les changements d'hétérogénéité entre deux fenêtre temporelles successives (calculée à partir des hétérogénéités multiéchelles normalisées), et de l'indice de Kappa multiéchelle moyen comparant les cartes d'occupation du sol successives, estimés par Comparison Map Profile (CMP, Gaucherel et al., 2007).



B) Effet de l'échelle d'observation sur le calcul de l'hétérogénéité paysagère

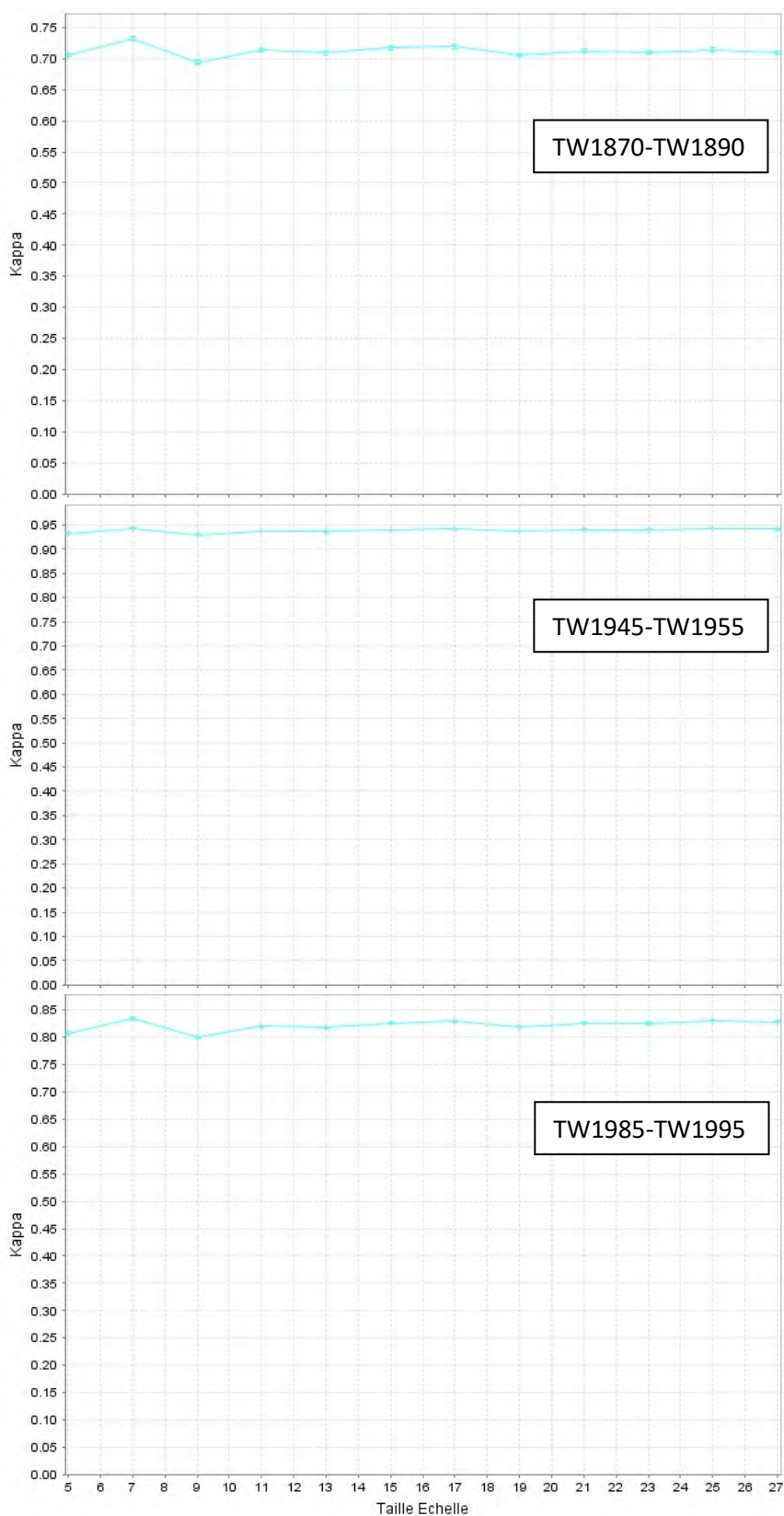
Profil MHM de l'indice de contagion, proxy de l'hétérogénéité spatiale du paysage. Etant donné la forte similarité des tendances estimées d'une date à l'autre, seuls 3 exemples sont présentés.

5 pixels = fenêtres de 50m de rayon ; 27 pixel = fenêtres de 270m de rayon



C) Effet des échelles d'observation sur les estimations de changements de composition

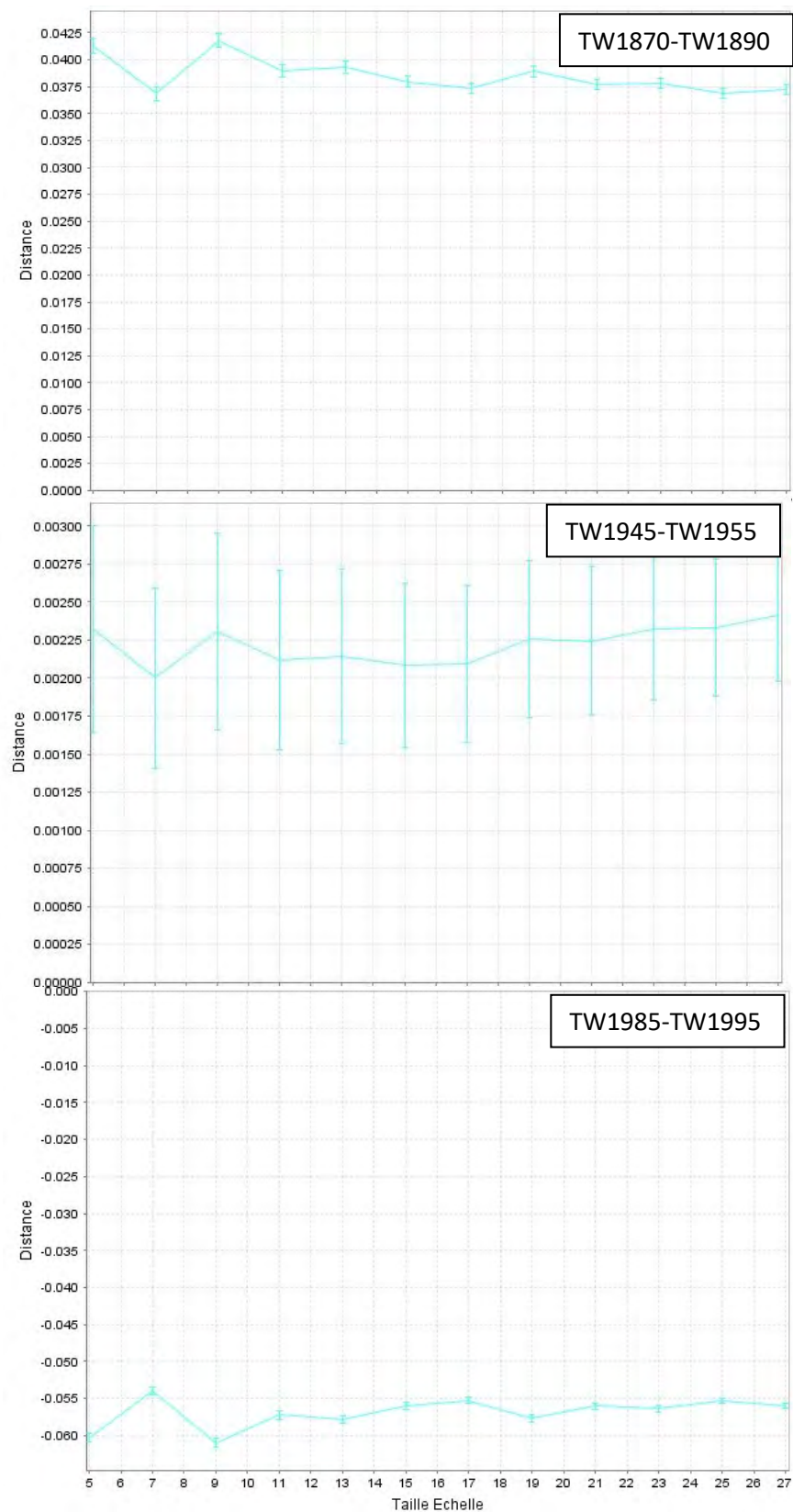
Profils CMP de l'indice de Kappa moyen calculé entre deux cartes d'occupation du sol BACKLAND successives en fonction de l'échelle d'observation. Etant donné la forte similarité des tendances estimées, seuls 3 exemples sont présentés.



D) Effet des échelles d'observation sur les estimations de changements de configuration

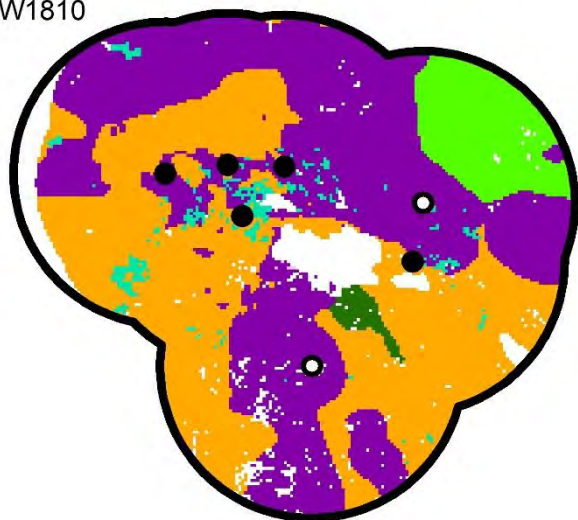
Profils CMP de la distance multiéchelle moyenne calculée entre deux cartes d'hétérogénéité multiéchelles (MHM) successives en fonction de l'échelle d'observation.

Etant donné la forte similarité des tendances estimées, seuls 3 exemples sont présentés.

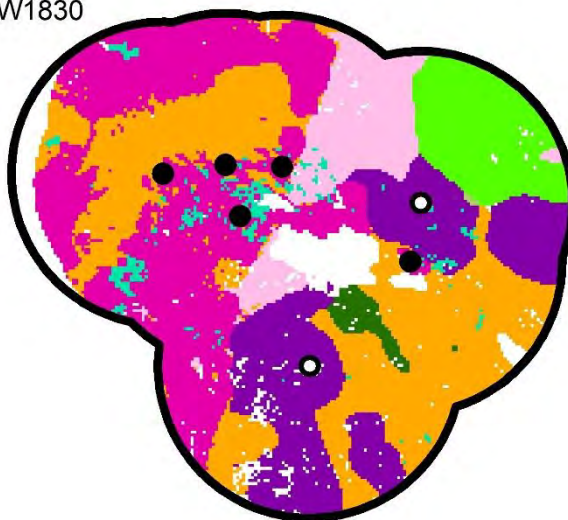


Annexe 4 : Cartes d'occupation du sol estimées lors de l'application de BACKLAND sur les 12 fenêtres temporelles couvrant les XIX^{ème} et XX^{ème} siècles (section V), et celle produite lors de la mise en place de l'approche sur la fenêtre temporelle TW1995 (section IV.2., Plancher et al., in press)

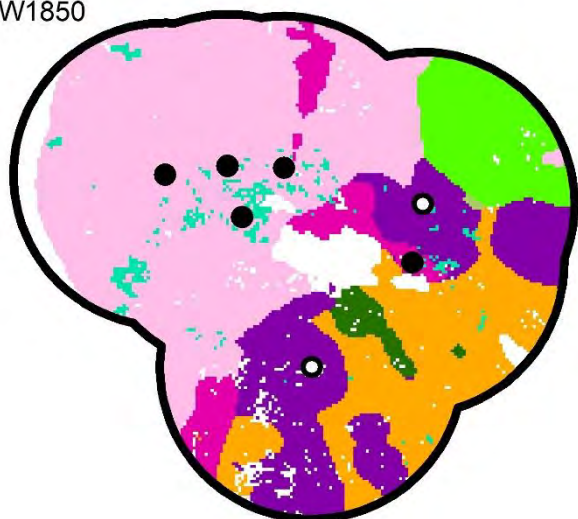
TW1810



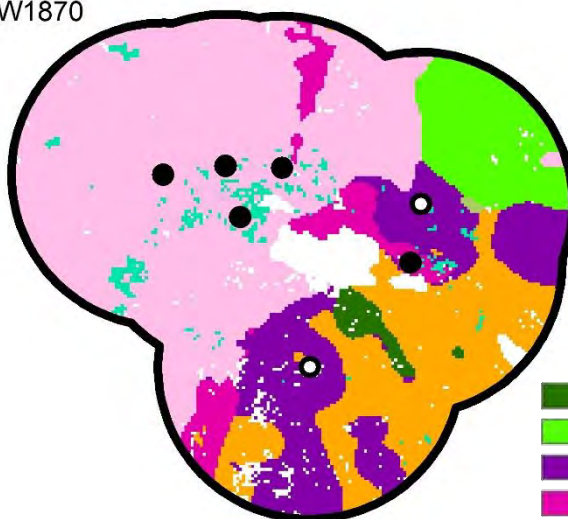
TW1830



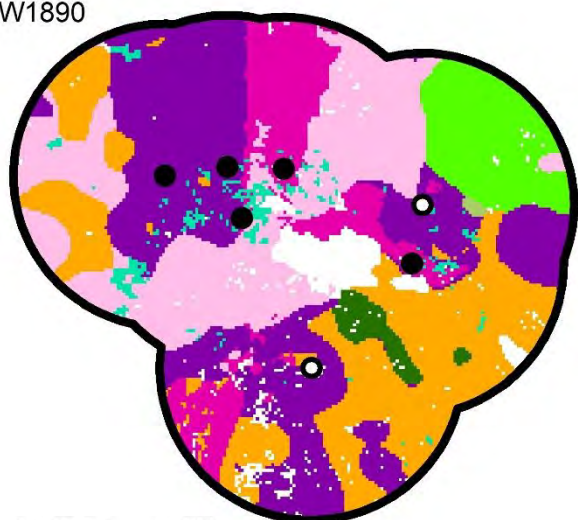
TW1850



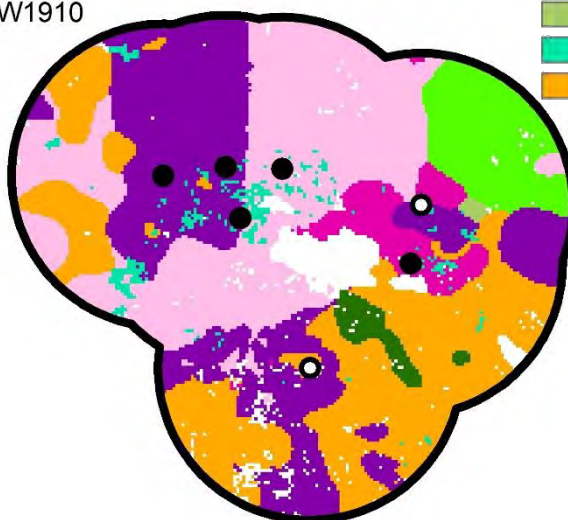
TW1870



TW1890



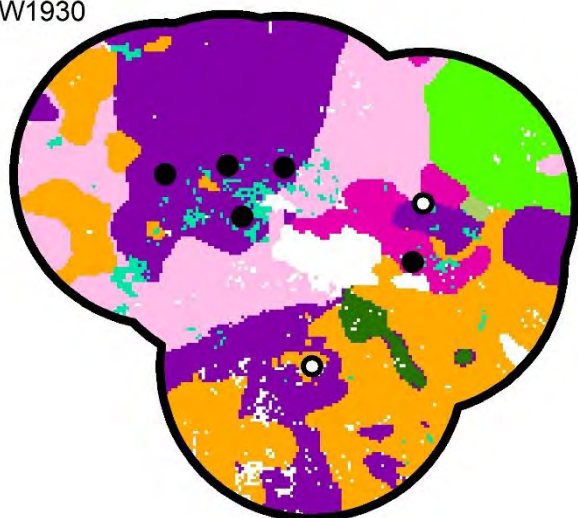
TW1910



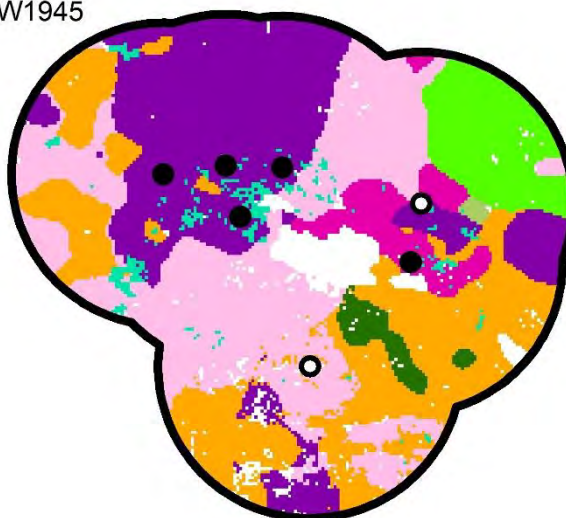
- Forêt de pins
- Forêt feuillue
- Lande à callune
- Lande mixte
- Lande à rhododendron
- Forêt mixte
- Tourbière
- Pelouses

0 0.25 0.5 1 KM

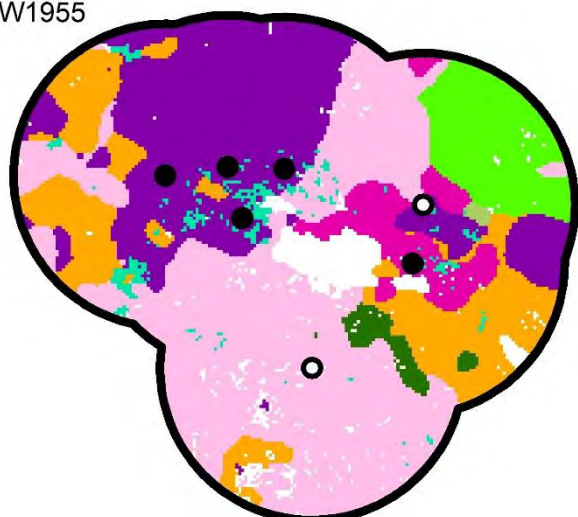
TW1930



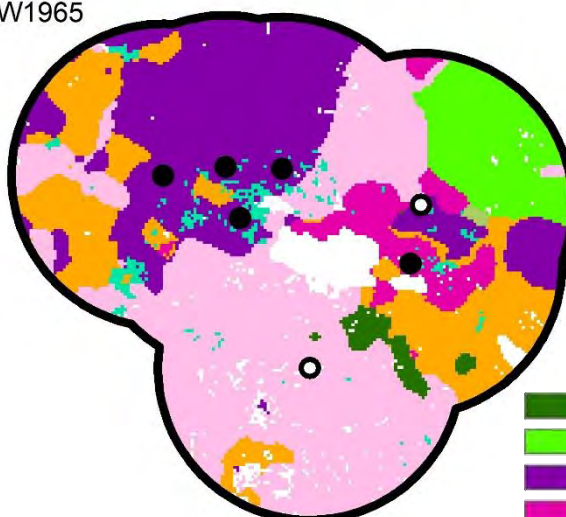
TW1945



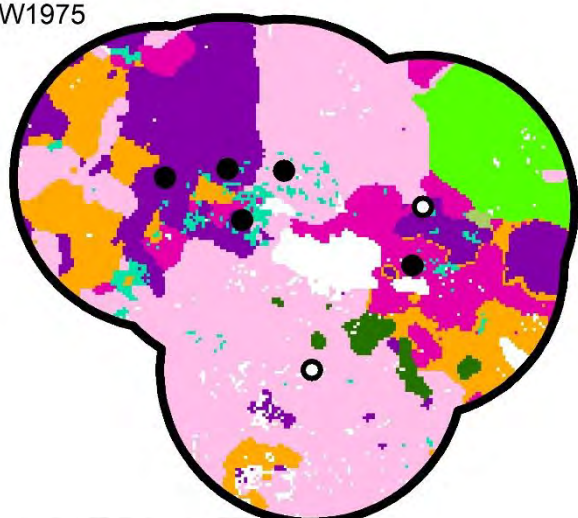
TW1955



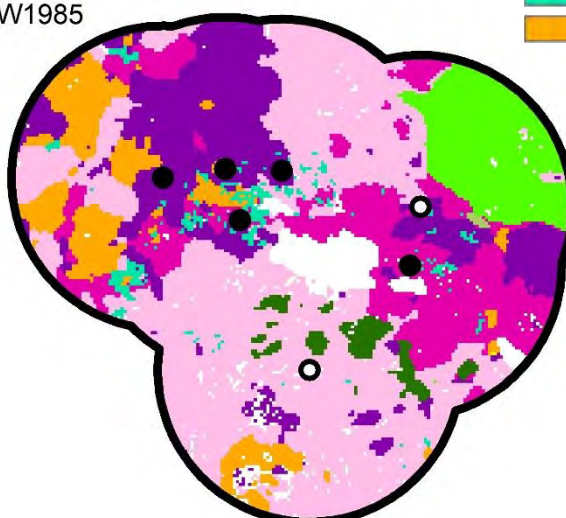
TW1965



TW1975



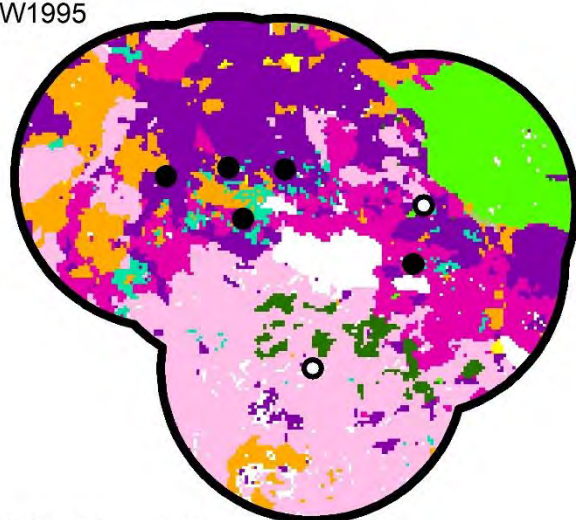
TW1985



- Forêt de pins
- Forêt feuillue
- Lande à callune
- Lande mixte
- Lande à rhododendron
- Forêt mixte
- Tourbière
- Pelouses

0 0.250.5 1 KM

TW1995

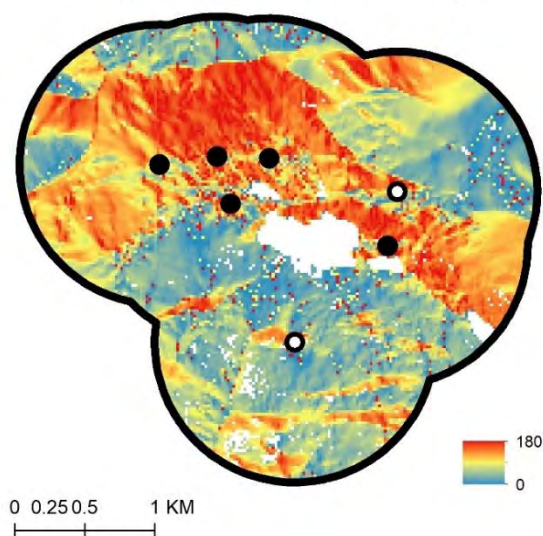


0 0.25 0.5 1 KM

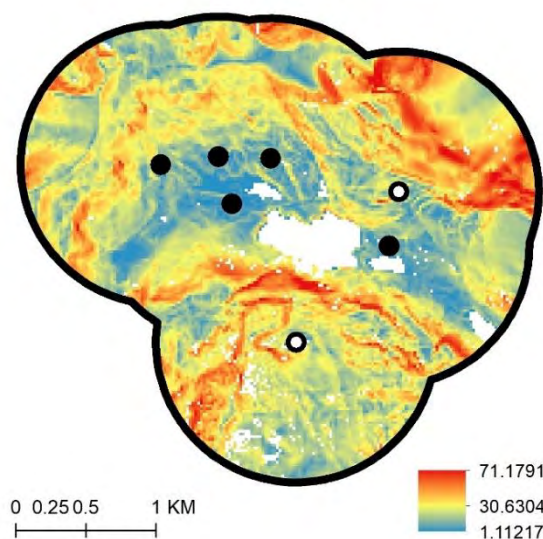
- Forêt de pins
- Forêt feuillue
- Lande à callune
- Lande mixte
- Lande à rhododendron
- Forêt mixte
- Tourbière
- Pelouses
- Pelouses autres

Annexe 5 : Variables environnementales intégrées dans l'approche BACKLAND (section IV.2.3.2.2.).

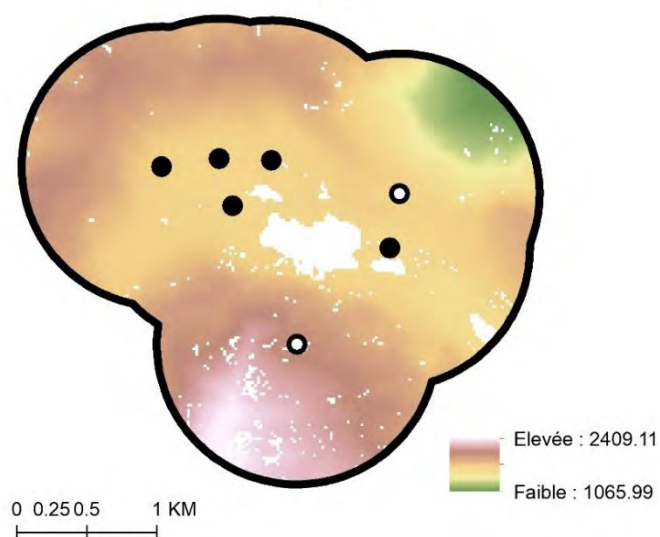
Exposition Nord-Sud (0-180°)



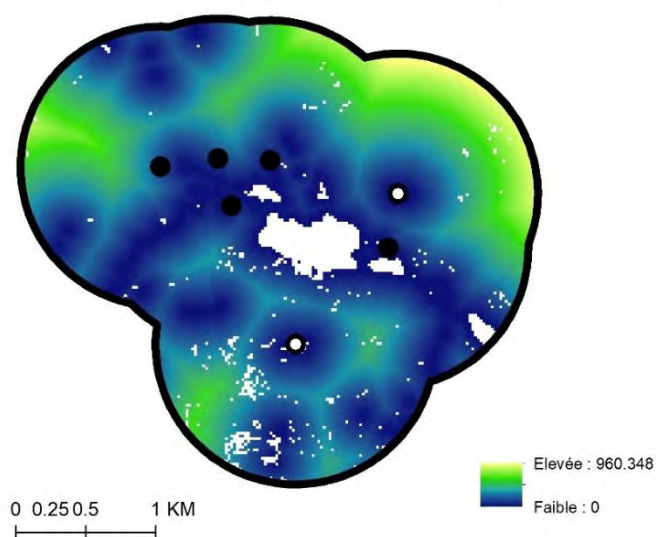
Pente (%)



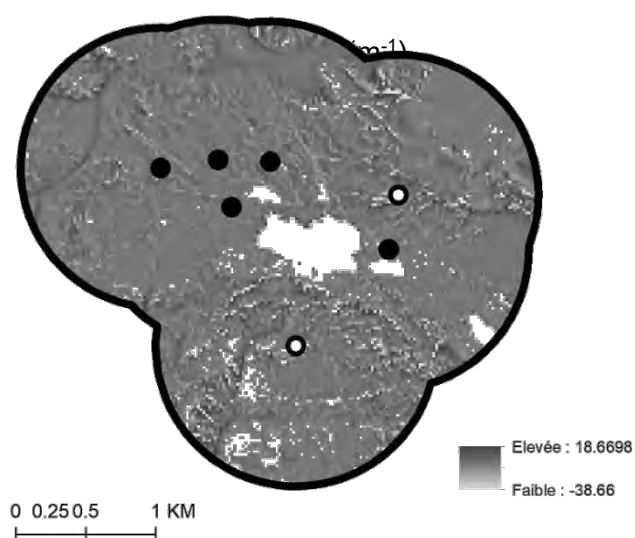
Altitude (m)



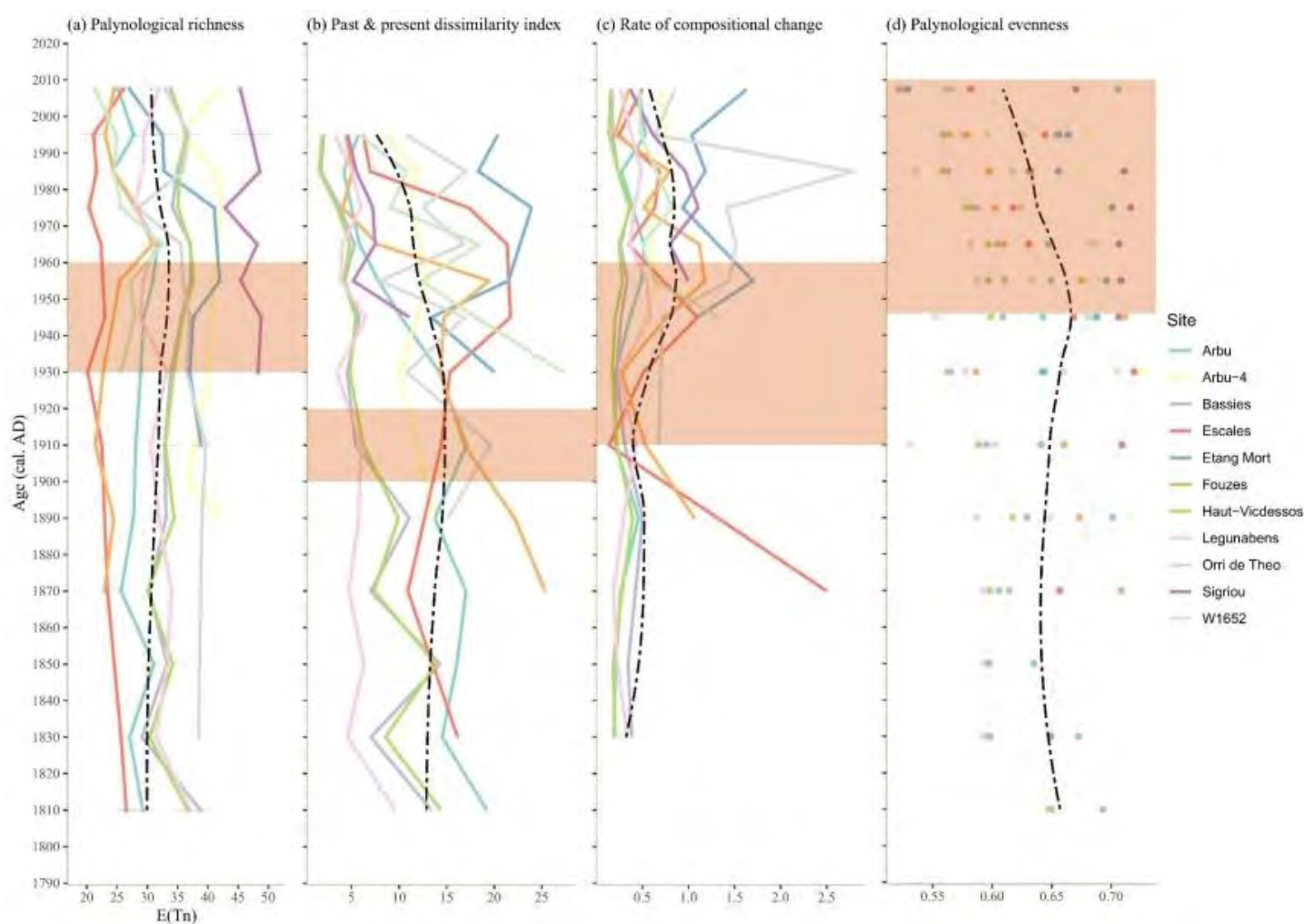
Distance au plus proche point d'eau (m)



Courbure



Annexe 6 : Analyse comparative des trajectoires de la diversité végétale enregistrée par les séquences polliniques du secteur de Bassiès sur les 200 dernières années – Figure extraite du stage de Colline Bonnet.

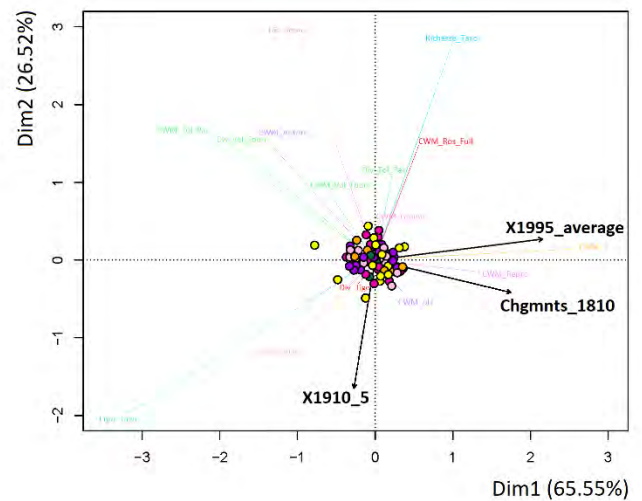
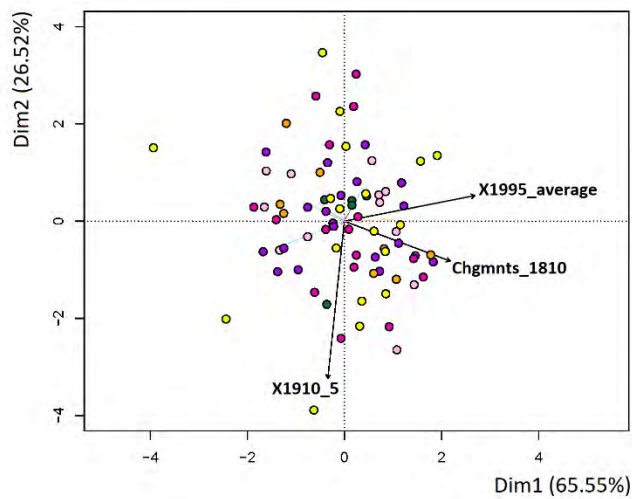
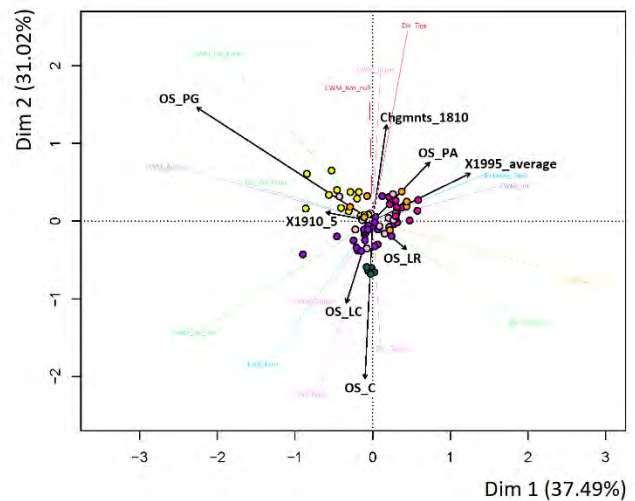
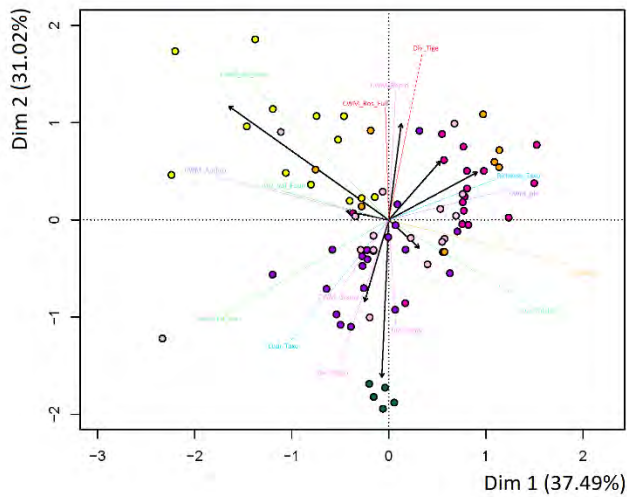


(a) Richesse pollinique : nombre de taxons estimés par la raréfaction (Expected number of taxa $E(T_n)$; somme pollinique minimale employée $n = 392$) pour chaque site (diversité α) et pour les secteurs Bassiès et Haut-Vicdessos (diversité γ). Les erreurs standards sont représentées par des barres dont la couleur correspond à celle du site. (b) Indice de dissimilarité passé et présent (Past & present dissimilarity index) : distance de chord au carré (SCD) entre la fenêtre temporelle la plus récente et chacune des autres fenêtres. (c) Taux de changement compositionnel (Rate of compositional change) : distance de chord au carré (SCD) divisée par l'intervalle de temps entre les deux fenêtres temporelles adjacentes. (d) Equitabilité (Evenness) : équitabilité de Shannon (comprise entre 0 et 1). En pointillés noirs, régression locale (LOESS - LOcally weighted Scatterplot Smoother) indiquant la tendance générale de l'ensemble des sites (secteurs de Bassiès et du Haut-Vicdessos exclus) pour chaque indice calculé. Les bandes rouge clair correspondent aux zones de transition majeures identifiées.

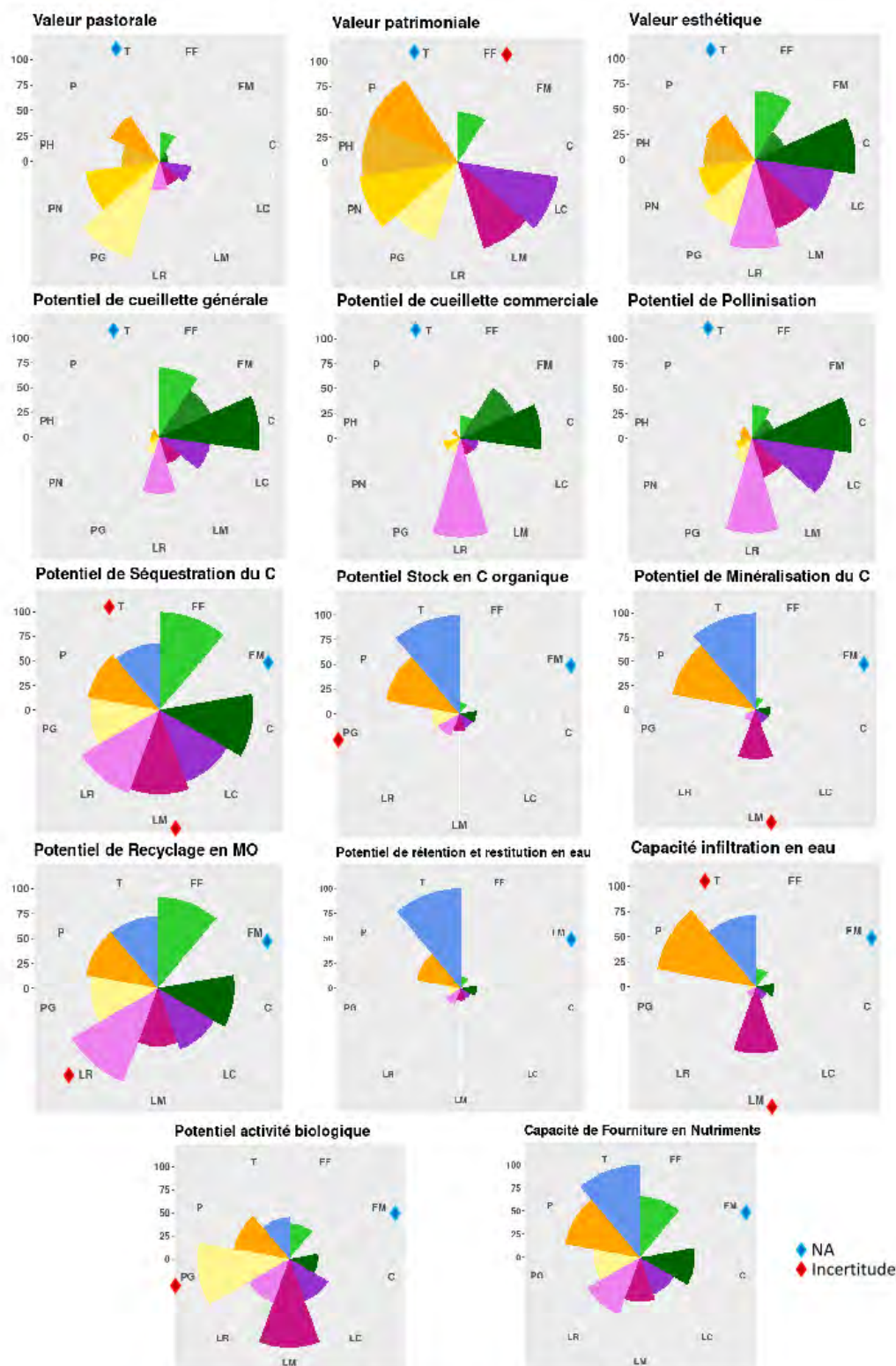
A) Historique des types d'occupation du sol sur l'ensemble des 82 placettes floristiques (lignes : identifiant de l'inventaire ; colonnes : fenêtre temporelle).



B) Analyse de redondance (haut : focalisation sur les variables explicatives ; bas : focalisation sur les variables réponses). Les variables 'OS_x' correspondent aux types d'occupation du sol actuels. 'Chgmnts_1810' nombre de changements d'occupation du sol depuis le pas-de-temps 1800 – 1820. → 'X1910_5' hétérogénéité sur une courte distance (5 x 5 pixels) depuis le pas-de-temps 1900 – 1920. → 'X1995_average' hétérogénéité multi-échelles depuis le pas-de-temps 1990 - 2000.



Annexe 8 : Caractérisation des services écosystémiques rendus par chaque type d'occupation du sol et leurs évolutions temporelles – Figures extraites du rapport de stage de Yaël Schwartz



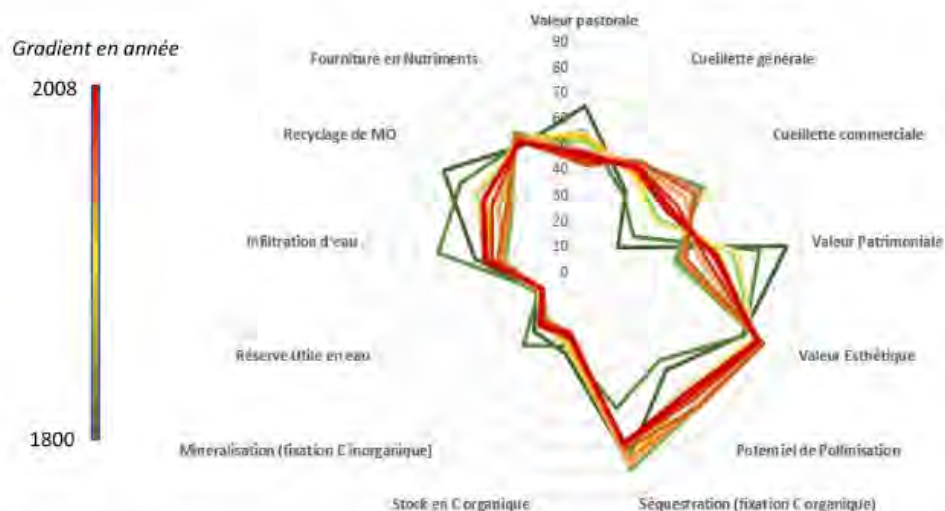
Niveaux standardisé sur 100 des SEs sur les données édaphiques de chaque OS

Résultats des régressions des trajectoires des différents services écosystémiques (SEs) par rapport à la variable temporelle (p-value significative <0.05)

SEs	% de changement entre 1800-2010	Coefficient de régression (r)	P-value
Valeur pastorale	-20%	-0,068	0,002
Valeur patrimoniale	-30%	-0,096	0,076
Valeur esthétique	+8%	0,027	0,018
Cueillette générale	+10%	0,046	0,007
Cueillette commerciale	+25%	0,088	0,076
Potentiel de pollinisation	+15%	0,066	0,022
Stock de C organique	-5%	-0,028	< 0,001
Séquestration de C	-5%	0,004	0,877
Minéralisation de C	-5%	-0,028	0,062
Réserve Utile en eau	= (< 5%)	-0,047	0,112
Infiltration d'eau	-5%	-0,011	< 0,001
Recyclage de MO	-20%	-0,066	0,093
Fourniture en Nutriments	= (< 5%)	< 0,001	0,921
Activité biologique	-15%	-0,044	0,042

Légende :

- : Diminution + : Augmentation = : Constant (changement inférieur à 5%)



Variation des niveaux de services écosystémiques produits en % au cours du temps

Liste des figures

Figure 1: Location of the study area and sedimentary sites.	34
Figure 2: Land-cover maps used for comparison with pollen-based estimates (Pollen percentage or LOVE estimates) of vegetation composition from TW1945 to TW2005.....	38
Figure 3: Evaluation of pollen-based estimates.	42
Figure 4: Comparison of estimated vegetation composition changes	43
Figure 5: Land-cover trajectories around Bassiès sedimentary sites.	45
Figure 6: Site land-cover trajectories over time (TW midpoints) resulting from the PCA analysis of the LOVE-based land-cover composition.....	46
Figure 7: Auzat pastoral load (Galop et al., 2011) and LOVE estimates of grassland proportion	55
Figure 8: Location of the study zone (black line) and the targeted sedimentary sites with available TW1995 LOVE estimates of vegetation composition within 1 km Relevant Source Area of Pollen (Plancher et al., 2022).	62
Figure 9: Land-cover maps used for backward spatiotemporal autocorrelation of taxa distributions (2008) and for models learning (1993).....	65
Figure 10: Backward land-cover reconstruction (BACKLAND), a three-stage approach.	67
Figure 11: Taxon distribution maps	73
Figure 12: Estimation of model fit by K-fold cross-validation.....	75
Figure 13: Observed 1993 and BACKLAND-estimated TW1995 land-cover maps and their corresponding multiscale comparison map.	77
Figure 14: Correlation between the 1993 teledetected land-cover average densities and their BACKLAND-estimated distribution accuracy.	77
Figure 15: Zone d'étude, sites sédimentaires et délimitation des parcours pastoraux.	89
Figure 16: Application de l'approche BACKLAND à des fenêtres temporelles passées (Time Window, TW)	96
Figure 17: Taux de changement d'occupation du sol entre les fenêtres temporelles.	100
Figure 18: Atlas de la mosaïque paysagère de Bassiès depuis 1800 et changements de composition de l'occupation du sol associés.	101
Figure 19: Variations brute et nette de composition de la mosaïque paysagère au XIX ^{ème} et XX ^{ème} siècles (km ²).	103
Figure 20: Analyses multiéchelles de l'atlas de la mosaïque d'occupation du sol estimé par BACKLAND.	105

Figure 21 : Corrélations entre activité pastorale et changements paysagers à Bassiès au XX^{ème} siècle.	106
---	-----

Liste des tables

Table 1: Sites characteristics and age/depth models references.	35
Table 2: LRA parameters for targeted taxa (from Mazier et al., 2012).....	36
Table 3: Harmonisation of land-cover types into land-cover categories used for LRA-based reconstruction and their associated 18 taxa-based composition.	40
Table 4: Abbreviations frequently used in the paper	62
Table 5: Sites' characteristics and LOVE estimates of local 18 taxa-based vegetation composition (from Plancher et al., 2022).....	64
Table 6: Land-cover type botanical composition based on the 18 LOVE taxa (from botanical surveys, Mazier et al., 2022).....	66
Table 7: Multiple linear predictor composition.....	74
Table 8: Coefficients de corrélation de Spearman entre la pression pastorale (PP), l'hétérogénéité spatiale (He) et la surface de pelouse (Gr) de chaque secteur.....	107