

ecologia mediterranea

Vol. 37 (2) – 2011

Revue internationale d'écologie méditerranéenne
International Journal of Mediterranean Ecology



Actes de la 7^e Conférence
européenne SER
en écologie de la restauration
23-27 août 2010
Avignon, France
Écologie de la restauration
et développement durable :
dépasser les frontières



*Proceedings of the 7th SER
European Conference
on Ecological Restoration
23-27 August 2010
Avignon, France
Ecological Restoration
and Sustainable Development:
Establishing Links Across Frontiers*

Editor-in-Chief: Pr Thierry Dutoit

Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP)
Mediterranean Institute of Ecology and Palaeoecology

Naturalia Publications

ecologia mediterranea

Éditeur en chef : P^r Thierry Dutoit

UMR CNRS IRD IMEP
Université d'Avignon, IUT
Site Agroparc, BP 1207
84911 Avignon cedex 09
France

Comité éditorial

D^r Audrey Marco, École nationale supérieure du paysage, Marseille, France.

D^r James Aronson, CNRS, Montpellier, France.

D^r Alex Baumel, Université Paul-Cézanne, Marseille, France.

D^r Élise Buisson, Université Avignon, France.

D^r Marc Cheylan, EPHE, Montpellier, France.

D^r Cécile Claret, Université Paul-Cézanne, Marseille, France.

D^r Bruno Fady, INRA, Avignon, France.

P^r Thierry Gauquelin, Université de Provence, Marseille, France.

D^r Raphaël Gros, Université Paul-Cézanne, Marseille, France.

D^r Frédéric Guiter, Université Paul-Cézanne, Marseille, France.

D^r Sandrine Jauffret, Narges, Marseille, France.

P^r Serge Kreiter, Université Montpellier, France.

P^r N.S. Margaritis, Université Mytilène, Grèce.

P^r Frédéric Médail, Université Paul-Cézanne, Marseille, France.

P^r François Mesléard, Université Avignon – Tour du Valat, France.

D^r Jérôme Orgeas, Université Paul-Cézanne, Marseille, France.

D^r Philippe Ponel, CNRS, Marseille, France.

D^r Roger Prodon, EPHE, Montpellier, France.

D^r Isabelle Laffont-Schwob, Université de Provence, Marseille, France.

D^r Brigitte Talon, Université Paul-Cézanne, Marseille, France.

D^r Éric Vidal, Université Paul-Cézanne, Marseille, France.

D^r I.N. Vogiatzakis, Open University of Cyprus, Nicosia, Chypre.

ISSN 0153-8756

<http://ecologia-mediterranea.univ-avignon.fr>

Instructions aux auteurs

ecologia mediterranea publie des travaux de recherche originaux et des mises au point sur des sujets se rapportant à l'écologie fondamentale ou appliquée des régions méditerranéennes, à l'exception des milieux marins. La revue exclut les articles purement descriptifs ou de systématique. *ecologia mediterranea* privilégie les domaines scientifiques suivants : bioclimatologie, biogéographie, écologie des communautés, biologie de la conservation, écologie de la restauration, biologie des populations, écologie génétique, écologie du paysage, écologie microbienne, écologie végétale et animale, éco-physiologie, paléoclimatologie, paléoécologie. La revue accepte également la publication d'actes de colloques, d'articles de synthèse, de notes méthodologiques, de comptes rendus d'ouvrages, des résumés de thèses, ainsi que des commentaires sur les articles récemment parus dans *ecologia mediterranea*.

Les manuscrits sont soumis à des lecteurs spécialistes du sujet ou aux éditeurs. La décision finale d'accepter ou de refuser un article relève des éditeurs. L'article proposé doit être envoyé en version électronique à thierry.dutoit@univ-avignon.fr (version doc ou rtf). Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur texte corrigé sous un mois toujours sous format électronique (doc ou rtf). Passé ce délai, la seconde version sera considérée comme une nouvelle proposition. Les illustrations originales seront jointes à l'envoi. Les épreuves corrigées doivent être retournées au secrétariat de la revue sans délai. Les livres et monographies devant être analysés seront envoyés à l'éditeur en chef.

TEXTE

Les articles (dactylographiés en double interligne, en format A4) doivent être rédigés de préférence en français ou en anglais. Si l'article soumis n'est pas rédigé en anglais, il est demandé (en plus des résumés) une version anglaise abrégée ainsi qu'une traduction en anglais des titres des figures et tableaux. L'article doit être complet : titres français et anglais, auteur(s) et adresse(s), résumés en français et anglais (au minimum), version anglaise abrégée (si le texte n'est pas en anglais), mots clés, texte, puis remerciements, bibliographie, figures et tableaux. Le texte des articles originaux de recherche devrait normalement comporter quatre parties : introduction, méthodes, résultats, discussion. En ce qui concerne la saisie du texte, il est simplement demandé aux auteurs de distinguer clairement les titres des différents paragraphes. Les titres ne seront pas numérotés. Pour numéroté les sous-titres, éviter les lettres. Attention, l'emploi de mots soulignés est à proscrire. Les noms d'auteurs cités figureront en minuscules dans le texte comme dans la bibliographie. En français, n'utilisez les majuscules que pour les noms propres, sauf exception justifiée. Les ponctuations doubles (: ; ? !) sont précédées d'un espace, contrairement aux ponctuations simples (, .). En revanche, toutes les ponctuations sont suivies d'un espace. La mise en forme définitive du texte sera assurée par la revue.

AUTEURS

L'adresse de chaque auteur sera indiquée avec l'adresse courriel de l'auteur pour la correspondance. Dans le cas où la publication est le fait de plusieurs auteurs, il doit être précisé lors du premier envoi la personne à qui doit être retourné l'article après lecture.

RÉSUMÉS, MOTS CLÉS ET VERSION ABRÉGÉE

Les résumés doivent comporter 300 mots au maximum et la version anglaise abrégée 1 000 mots (environ une page). Le nombre de mots clés est limité à six, dans la langue des résumés ; ils ne doivent généralement pas figurer dans le titre.

BIBLIOGRAPHIE

La bibliographie regroupera toutes les références citées et elles seules. Les références seront rangées dans l'ordre alphabétique des auteurs et de façon chronologique. Les abréviations internationales des titres des revues doivent être utilisées (sauf en cas de doute). Vérifier attentivement le manuscrit pour s'assurer que toutes les références citées dans le texte apparaissent bien en bibliographie et inversement.

Article

Andow D.A., Karieva P., Levin S.A. & Okubo A., 1990. Spread of invading organisms. *J. Ecol.* 4: 177-188.

Ouvrage

Harper J.L., 1977. *Population biology of plants*. London, Academic Press, 300 p.

Chapitre d'ouvrage

May R.M., 1989. Levels of organisation in ecology. In: Cherret J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Oxford, Blackwell Scientific Public: 339-363.

Actes de conférence

Grootaert P., 1984. Biodiversity in insects, speciation and behaviour in Diptera. In: Hoffmann M. & Van der Veken P. (eds), *Proceedings of the symposium on "Biodiversity: study, exploration, conservation"*. Ghent, 18 November 1992: 121-141.

CITATIONS ET RENVOIS APPELÉS DANS LE TEXTE

Les mots « figures » et « tableaux » annoncés dans le texte sont écrits en toutes lettres et en minuscules. Indiquer le nom d'auteur et l'année de publication (mais indiquer tous les auteurs dans la bibliographie). Exemples : « Since Dupont (1962) has shown that... », or « This is in agreement with previous results (Durand *et al.* 1990 ; Dupond & Dupont 1997)... ». Le numéro de page de la citation n'est mentionné que dans le cas où elle est entre guillemets. Si la publication est écrite par plus de deux auteurs, le nom du premier doit être suivi par *et al.*

ABRÉVIATIONS, NOMENCLATURE ET MOTS LATINS

L'usage d'une abréviation technique doit être précédée de sa signification lors de sa première apparition. Les codes de nomenclature doivent être respectés selon les conventions internationales. Les mots latins doivent être mis en italiques (*et al.*, *a priori*, etc.), et en particulier les noms de plantes ou d'animaux. Lors de la première apparition du nom d'une espèce, il est demandé d'y faire figurer le nom d'auteur (exemple : *Olea europaea* L.).

FIGURES ET TABLEAUX

Les figures et tableaux (précédés des légendes correspondantes sur une feuille séparée) doivent être remis séparément du texte, prêts à l'impression, sans nécessiter de réduction (donc au maximum : format 16 × 22 cm ou 8 × 22 cm). Tous les documents devant être insérés dans le texte doivent être annoncés, numérotés dans l'ordre croissant et légendés. Les tableaux informatisés ne doivent pas comporter de signes (: ou |) pour marquer les colonnes.

FICHIER ÉLECTRONIQUE

Les auteurs reçoivent gracieusement un fascicule de la revue où leur article est paru ainsi qu'une version électronique de leur article pour diffusion.

ABONNEMENT

(contact : ecologia@naturalia-publications.com)

1 an = 2 numéros

	Abonnement	Frais de port	Total
France	40 €	6 €	46 €
Europe	40 €	12 €	52 €
Monde	40 €	16 €	56 €

Abonnement à adresser à :

SARL Transfaire
Immeuble Wanad
F-04250 TURRIERS

Code banque	Code guichet	numéro de compte	clé RIB
19106	00839	13995626000	62
Domiciliation : CA SISTERON			
IBAN : FR76 1910 6008 3913 9956 2600 062			
BIC : AGRIFRPP891			

ecologia mediterranea

Revue internationale d'écologie méditerranéenne
International Journal of Mediterranean Ecology

Vol. 37 (2) – 2011

Sommaire/Contents

**Numéro spécial, 7^e conférence européenne SER
en écologie de la restauration, 23-27 août 2010, Avignon, France**

***Special issue, 7th SER European Conference
on Ecological Restoration, 23-27 August 2010, Avignon, France***

Éditorial – *Editorial*

Restauration écologique des écosystèmes méditerranéens :
spécificités, espoirs et limites

*Ecological restoration of Mediterranean ecosystems:
specificities, hopes and limits*

T. DUTOIT (ÉDITEUR EN CHEF, EDITOR-IN-CHIEF) 3

Articles originaux – *Original articles*

Bilan des opérations de conservation *in situ* réalisées
entre 1987 et 2004 en Corse : quelles leçons pour demain ?

*In situ conservation operations in Corsica, 1987-2004:
Assessing the balance and drawing*

C. PIAZZA, L. HUGOT, F. RICHARD, B. SCHATZ 7

La surveillance à long terme des écosystèmes arides méditerranéens :
quels enseignements pour la restauration ?

Cas d'une steppe d'Alfa (*Stipa tenacissima* L.) en Algérie

*The long term monitoring of arid Mediterranean ecosystems:
what lessons for restoration?*

Case study of an Alfa grass steppe in Algeria.

A. AIDOU, H. SLIMANI, F. ROZÉ 17

Variations de la diversité floristique en fonction du mode de gestion
des parcours arides de la Tunisie méridionale

*Floristic diversity variations according to management types
in dry rangelands of Southern Tunisia*

M. GAMOUN, A. O. BELGACEM, B. HANCHI, M. NEFFATI 33

Les bryophytes et les bryocénoses du site d'Entraygues (Var, France)
comme outil d'évaluation d'un projet de renaturation hydrologique

*Bryophytes and bryocoenosis of Entraygues site (Var, France)
as a tool for evaluating a hydrologic renaturation project*

V. HUGONNOT 45

<i>Insights on metal-tolerance and symbionts of the rare species Astragalus tragacantha aiming at phytostabilization of polluted soils and plant conservation</i>	
Aperçu de la tolérance aux métaux et des symbiontes de l'espèce rare <i>Astragalus tragacantha</i> dans un objectif de phytostabilisation de sols pollués et de conservation des plantes	
I. LAFFONT-SCHWOB, P. J. DUMAS, A. PRICOP, J. RABIER, L. MICHÉ, L. AFFRE, V. MASOTTI, P. PRUDENT, T. TATONI	57
<i>Specific edge effects in highly endangered Swartland Shale Renosterveld in the Cape Region</i>	
Effets de lisières spécifiques dans les Swartland Shale Renosterveld, formation arbustive en voie de disparition de la région du Cap en Afrique du Sud	
A. HORN, C. B. KRUG, I. P. NEWTON, K. J. ESLER	63
<i>Hedgerow effects on the distribution of beneficial arthropods in a pear orchard in Southern France</i>	
Effet des haies sur la distribution des arthropodes auxiliaires en verger de poiriers dans le sud de la France	
J. F. DEBRAS, R. SENOUSI, T. DUTOIT	75

Pour citation :

Dutoit T. (coord.), 2011. Restauration écologique des écosystèmes méditerranéens : spécificités, espoirs et limites. Actes de la 7^e conférence européenne SER en écologie de la restauration, 23-27 août 2010, Avignon, France. *ecologia mediterranea*, numéro spécial, 37(2) : 84 p.

For citation:

Dutoit T. (Coord.), 2011. *Ecological restoration of Mediterranean ecosystems: specificities, hopes and limits. Proceedings of the 7th SER European conference on ecological restoration, 23-27 August 2010, Avignon, France. ecologia mediterranea, special issue, 37(2): 84 p.*

Revue indexée dans Pascal-CNRS et Biosis.

Journal indexed in PASCAL-CBRS and Biosis

<http://ecologia-mediterranea.univ-avignon.fr/>

Remerciements – Acknowledgments

Le comité éditorial de la revue remercie les collègues qui ont participé à ce numéro pour leurs conseils, corrections et avis.

The editorial committee thanks the colleagues who have participated in this volume for their advices, corrections and opinions.

D^r Angélique QUILICHINI, Université Paul Sabatier, Toulouse, France

D^r Edouard LE FLOCH, CNRS – CEFE, Montpellier, France

D^r Françoise BUREL, CNRS, Université de Rennes, France

D^r Hélène FREROT, Université de Lille 1, France

D^r Jean-Louis HEBARD, CNRS – IMEP, Université Paul Cézanne, Marseille, France

D^r Benoît OFFERHAUS, Office national des forêts, Nice, France

D^r Myriam VIREVAIRE, Conservatoire botanique national méditerranéen, Porquerolles, France

D^r Martin ZOBEL, University of Tartu, Estonia

Éditorial – *Editorial*

P^r Thierry DUTOIT

Éditeur en chef
Editor-in-Chief

Restauration écologique des écosystèmes méditerranéens : spécificités, espoirs et limites

**Numéro spécial, actes de la 7^e conférence
européenne SER en écologie de la restauration,
23-27 août 2010, Avignon, France**

En 2010, près des deux tiers des écosystèmes de la planète étaient considérés comme dégradés en raison d'une mauvaise gestion et de l'absence d'investissements ou de réinvestissements dans leur productivité et leur durabilité. La restauration des écosystèmes, c'est-à-dire le processus consistant à gérer activement la réparation d'un écosystème dégradé, endommagé ou détruit, est donc devenue incontournable en ce début de XXI^e siècle. Son but est de restaurer des écosystèmes pour qu'ils deviennent résilients et autonomes quant à leur structure (composition spécifique, physiognomie), à leurs propriétés fonctionnelles (productivité, flux d'énergie, etc.) et pour qu'ils s'intègrent dans des paysages terrestres tout en fournissant des ressources pour un développement durable des populations humaines. De nombreux écosystèmes sont cependant le produit d'efforts humains déployés sur de très longues périodes de temps notamment en régions méditerranéennes ; c'est pourquoi, leur restauration exige en général la participation de communautés tributaires des ressources produites par ces écosystèmes. À cet égard, la restauration des écosystèmes soutient donc bien les efforts de conservation et de développement durable.

Récemment, une analyse mondiale de 89 grands projets de restauration d'écosystèmes a conclu que la restauration écologique faisait progresser respectivement de 44 % et 25 % la diversité biologique et les services écosystémiques¹. Dans cette méta-analyse, les auteurs ont conclu

1. Benayas J.M.R. *et al.* (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325: 121-124.

Ecological restoration of Mediterranean ecosystems: specificities, hopes and limits

**Special issue, 7th SER European Conference
on Ecological Restoration,
23-27 August 2010, Avignon, France**

In 2010, nearly two-thirds of the globe's ecosystems were considered as degraded as a result of failure to invest and reinvest in their productivity, health and sustainability. Ecosystem restoration, the process of actively managing the recovery of an ecosystem that has been degraded, damaged or destroyed, is today of primary importance and urgency at the outset of the 21st century. Its aim is to restore ecosystems to enable them to become resilient and self-sustaining with respect to their structure (species

composition, physiognomy) and functional properties (productivity, energy flow, material cycling) as well as being integrated into the matrix of terrestrial landscapes and supporting sustainable livelihoods. Many healthy ecosystems are the product of human endeavour over very long time periods and therefore restoration commonly requires the participation of resource dependent communities. In this respect, ecosystem restoration supports conservation and sustainable development efforts worldwide.

Recently, an analysis of 89 major ecosystem restoration projects worldwide concluded that ecological restoration increased the provision of biodiversity and ecosystem services by 44 and 25%, respectively. In this meta-analysis, the authors concluded that at national, regional, and local scales, ecological restoration is likely to lead to substantial

1. Benayas J.M.R. *et al.* (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325: 121-124.

que, à l'échelle nationale, régionale et locale, il est probable que la restauration écologique conduira au final à des augmentations significatives de la diversité biologique et des services écosystémiques, offrant des solutions qui permettent de combiner la conservation de la diversité biologique avec les objectifs du développement socio-économique. À ce jour, le résultat le plus important de la restauration s'est notamment manifesté pour les écosystèmes terrestres tropicaux, montrant à l'évidence que ces interventions relatives à la gestion pourraient favoriser les moyens de subsistance dans ces régions.

Les écosystèmes méditerranéens offrent quant à eux une situation plus contrastée car les impacts des changements globaux, notamment dans leur composante liée aux changements d'usage, sont particulièrement ressentis depuis le début du xx^e siècle par des écosystèmes fragilisés suite à de longs siècles de surexploitation, notamment dans le Bassin méditerranéen qui constitue cependant encore un des trente-quatre points chauds de biodiversité sur la planète. De plus, les quelque deux millénaires d'interactions entre l'homme et la nature méditerranéenne ont également abouti à la création et au maintien d'écosystèmes et de paysages très originaux, riches en biodiversité et fonctionnalité à l'image des paysages de terrasses, de parcours méditerranéens, etc.

Il en résulte qu'il existe bien une écologie de la restauration spécifique aux écosystèmes méditerranéens notamment suite à leur forte composante culturelle en lien avec des siècles d'exploitation traditionnelle. Les forçages climatiques, et bien souvent édaphiques, à l'origine de leur lente formation sont également responsables, dans la majorité des cas, d'une très faible résilience de ces écosystèmes face aux perturbations majeures liées aux phases d'exploitations agricoles ou industrielles. Le « laissez faire la nature », après l'arrêt des dégradations, se heurte également à des dysfonctionnements macro-écologiques notamment *via* des changements dans les régimes d'incendies, dans les cycles hydriques et biogéochimiques mais aussi dans les migrations d'espèces entraînant des invasions biologiques, phénomènes qui pourraient être exacerbés dans le futur suite aux changements climatiques annoncés.

La restauration écologique des écosystèmes méditerranéens passe donc par des phases actives après identification de trajectoires compatibles avec le fonctionnement des paysages actuels. Elle ne peut s'envisager sans la participation des populations locales qui vivent encore, dans une grande majorité, des ressources des écosystèmes à restaurer. Enfin, elle ne peut s'envisager sur le court terme au regard de la lenteur des processus de régénération des communautés végétales soumises à des stress hydriques et/ou édaphiques particulièrement marqués en régions méditerranéennes. Ainsi, si des projets significatifs de restauration commencent à y voir le jour, un travail considérable reste cependant encore à faire pour intégrer plus étroitement dans ces projets la vie des populations locales et rendre durable écologiquement et économiquement ces projets.

increases in biodiversity and provision of ecosystem services, offering potential win-win solutions combining biodiversity conservation with socio-economic development objectives. The greatest impact of restoration was shown in tropical terrestrial ecosystems, supporting the view that such management interventions could benefit human livelihoods in tropical regions.

Mediterranean ecosystems offer a more contrasted situation because the impact of global changes, in particular changes in land-use, is particularly felt by ecosystems weakened by long centuries of overexploitation, especially in the Mediterranean Basin. Nevertheless, this area still constitutes one of 34 hot spots of biodiversity in the world. Moreover, two millennia of interactions between Man and Mediterranean nature have also resulted in the creation and conservation of very original ecosystems and landscapes, rich in biodiversity and functions, such as the landscapes of terraces, Mediterranean rangelands, etc.

As a result, a specific ecological approach to restoration is a reality for Mediterranean ecosystems linked with strong cultural values resulting from centuries of traditional exploitation. The impact of the Mediterranean climate and sometimes the soil characteristics are also among the causes of their slow formation and their very low resilience in the face of major disturbances linked to agricultural or industrial exploitation phases. "Let Nature do its work" after abandonment of the destructive practices, also face with macro-ecological dysfunctions, in particular those resulting from changes in fire regimes, in water and biogeochemical cycles and in patterns of migration of species entailing biological invasions, phenomena which could worsen in the future with the forecast climate changes.

The ecological restoration of Mediterranean ecosystems thus involves active phases after identification of trajectories compatible with the functioning of the current landscapes. It cannot be envisaged without the participation of local populations which still live, for the most part, on the resources of the ecosystems to be restored. Finally, it cannot be envisaged either in the short term, given the slowness of plant community regeneration processes subjected to water stress and/or soil stress, that are particularly marked in Mediterranean regions. Major restoration projects are under way. Nevertheless, a considerable amount of work is still needed to integrate them into the life of the local communities and to make them sustainable, ecologically and economically.

This special issue of ecologia mediterranea is part of the proceedings of the 7th SER European conference on ecological restoration which was held for the first time in France in the prestigious premises of the Palais des Papes International Conference Center in Avignon from 23 to 27 August

Ce numéro spécial de la revue *ecologia mediterranea* constitue une partie des actes du 7^e Congrès européen en écologie de la restauration, section Europe de la Société internationale d'écologie de la restauration, qui s'est déroulé pour la première fois en France dans le cadre prestigieux du Centre des congrès du Palais des papes en Avignon du 23 au 27 août 2010. La thématique choisie pour ce colloque « Écologie de la restauration et développement durable : dépasser les frontières » est au cœur des préoccupations environnementales en Europe. Pour cela, plus de deux cents communications orales ont été présentées dans soixante-quatre sessions dont huit spéciales et quatre ateliers. Cent deux posters ont également été affichés. Huit conférenciers pléniers sont enfin venus nous faire bénéficier de leur expérience et neuf sorties ont été réalisées sur le terrain à mi-parcours du congrès pour une meilleure approche d'exemples concrets de restauration ou de projets de restauration écologique dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur.

Les sept articles présentés dans ce numéro spécial sont issus de communications orales ou de posters présentés lors de ce congrès. D'autres articles portant sur la restauration écologique des écosystèmes méditerranéens sont également venus renforcer ces actes qui seront complétés au niveau européen par la publication de numéros spéciaux dans les revues *Applied Vegetation Science* et *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* en 2012.

À la lecture de ces sept articles, le temps apparaît bien comme une variable à intégrer tant au niveau du diagnostic portant sur le fonctionnement des écosystèmes à restaurer que dans l'évaluation du succès de restauration. C'est notamment ce que montre l'article de Piazza *et al.* à partir de l'établissement d'un bilan d'opérations de conservation *in situ* réalisées en Corse pour l'aspect évaluation ; mais également, dans les articles d'Aïdoud *et al.* & Gamoun *et al.*, qui pointent aussi tous deux l'importance de suivis à long terme pour bien mesurer les impacts du pâturage ovin pour la bonne gestion ou la restauration de parcours méditerranéens. Pour un tout autre écosystème, Hugonnot pointe, quant à lui, les aspects de qualité du substrat, bien qu'il s'agisse ici de rétablir des eaux oligotrophes pour restaurer des communautés de bryophytes. C'est, cependant, une problématique qui est bien connue dans le cadre de la restauration de communautés végétales pionnières ou d'anciennes pelouses sur des sols pauvres. Laffont-Schwob *et al.* mettent en évidence l'importance de la conservation de la biodiversité à des fins de restauration de sols pollués. Les objectifs ne sont pas alors de restaurer la biodiversité *in fine* mais d'utiliser des services écosystémiques offerts par certaines espèces. Les deux derniers articles vont dans le même sens mais au niveau d'organisation des écosystèmes. La conservation de morceaux de l'écosystème de référence peut ainsi accroître les potentialités de restauration au voisinage en fonction des potentialités de dissémination des espèces (Horn *et al.*). Ces propriétés peuvent être utilisées tant pour la flore que pour la faune notamment dans le cadre de la conservation d'infrastructures écologiques comme les réseaux de haies qui servent alors

2010. The theme chosen "Ecological Restoration and Sustainable Development: Establishing Links Across Frontiers" is at the core of environmental concerns in Europe. More than 200 oral presentations were delivered in 64 sessions, including 8 special sessions and 4 workshops. 102 posters were also on display. 8 plenary speakers gave us the benefit of their experience and 9 mid-field trips were organised to enable participants to see specific examples of restoration or ecological restoration projects in the Provence-Alpes-Côte-d'Azur Region.

The seven papers presented in this special issue are derived from oral communications or from posters presented during this congress. Other papers focused on the ecological restoration of Mediterranean ecosystems have been added to these proceedings, which will be completed at European level by the publication in 2012 of special issues of international scientific journals (*Applied Vegetation Science* and *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*).

In these seven papers, time seems to be a variable that must be integrated in the diagnosis of ecosystem functions that are in need of restoration as well as in the evaluation of restoration success. This is particularly apparent in the paper by Piazza *et al.* from their assessment of a survey of *in situ* conservation operations in Corsica, and in the papers by Aïdoud *et al.* and Gamoun *et al.*, who also both highlight the importance of long-term investigations to measure the impact of sheep grazing with a view to improving conservation management or ecological restoration of Mediterranean rangelands. For a quite different ecosystem, Hugonnot focuses on the quality aspects of the substratum, although it is a question here of restoring poor mineral waters in order to restore communities of bryophytes. This is however a well known problem for the restoration of plant communities of pioneer species on Mediterranean poor soils or old grasslands. Laffont-Schwob *et al.* highlight the importance of biodiversity conservation for the restoration of polluted soils. The aim here is not to restore the biodiversity *in fine* but to use ecosystem services offered by some species. The last two papers have a similar focus but at the ecosystem organization level. The conservation of reference ecosystem patches can also increase restoration potential in the neighborhood according to species dispersal traits (Horn *et al.*). These properties can be used for both flora and fauna, in particular in the case of conservation of ecological infrastructure such as hedgerows which then can serve as biological control agent sources against agricultural pests (Debras *et al.*).

The 7th SER European conference on ecological restoration could not have been held without the support of the Mediterranean Institute of Ecology and Palaeoecology and the University of Avignon, co-organizers of this

de sources d'auxiliaires pour réguler les attaques de parasites dans les champs ou vergers (Debras *et al.*)

Le 7^e Congrès européen en écologie de la restauration n'aurait pu voir le jour sans le soutien de l'Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (UMR CNRS-IRD IMEP) ainsi que l'université d'Avignon, coorganisateur de cette manifestation. De nombreux partenaires ont également permis sa réalisation tant au niveau des instituts de recherches et d'enseignements français (CNRS INEE, IRD, IUT d'Avignon, université Paul-Cézanne, université de Provence), des administrations (région PACA, Conseil général 84, DREAL PACA, PRIDES ICP), des fondations privées (MAVA, Tour du Valat), des ONG (WWF) que des professionnels (GRT GAZ, Gagneraud Constructions, EcoMed, Naturalia Environnement). Au-delà des institutions, ce sont également les femmes et les hommes qui individuellement, par leur motivation et leur implication, ont surtout permis de mener à bien ce projet. Que soient donc ici vivement remerciés les membres du comité d'organisation et du comité scientifique, les organisateurs de sortie, les étudiants bénévoles, l'équipe du Centre des congrès du Palais des papes et de l'université d'Avignon pour leur disponibilité et leur enthousiasme. Je n'oublierai pas de remercier également tous les contributeurs à ce colloque ainsi que les participants qui, par leur présence, en ont fait un succès.

conference. Numerous partners contributed to making it possible : research institutes (CNRS – INEE - National Center for Scientific Research –, IRD – Research Institute for Development, IUT– University Institute of Technology of Avignon, Paul Cézanne University, Provence University), local authorities (Region of Provence-Alpes-Côte d'Azur, General Council of Vaucluse, DREAL – PACA - Regional Department for the Environment Provence-Alpes-Côte d'Azur), private foundations (MAVA, Tour du Valat), NGO (WWF, and private companies (GRT Gaz, CDC-Biodiversité, Gagneraud Constructions, EcoMed, Naturalia Environnement). In addition to institutional support, a large number of people acting in an individual capacity devoted a good deal of time and energy to making a success of the conference. We are deeply grateful to the members of the organizing committee and of the scientific committee, the organizers of field trips, the student volunteers, the managers of the Palais des Papes International Conference Center and the University of Avignon for their support and enthusiasm. I Finally, my heartfelt thanks to all the contributors to this conference and to all the participants who by their presence made it such a success.



Les participants au 7^e colloque européen SER d'écologie de la restauration, 23-27 août 2010, Avignon, France
The delegates to the 7th SER European conference on ecological restoration, 23-27 August 2010, Avignon, France

Bilan des opérations de conservation *in situ* réalisées entre 1987 et 2004 en Corse : quelles leçons pour demain ?

In situ conservation operations in Corsica, 1987-2004 : Assessing the balance and drawing

Carole PIAZZA¹, Laetitia HUGOT¹,
Franck RICHARD² et Bertrand SCHATZ²

1. Conservatoire botanique national de Corse,
avenue Jean-Nicoli, 20250 Corte (piazza@oec.fr et hugot@oec.fr)

2. Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE), UMR 5175 CNRS,
1919, route de Mende, 34293 Montpellier, France
(franck.richard@cefe.cnrs.fr et bertrand.schatz@cefe.cnrs.fr)

Correspondance : piazza@oec.fr

Résumé

Le Bassin méditerranéen est à la fois identifié comme l'un des 34 points chauds mondiaux de diversité en espèces animales et végétales, mais aussi comme l'une des régions les plus menacées par les changements environnementaux. La Corse est au centre de ces enjeux de conservation du fait de sa grande diversité floristique, d'un fort endémisme et de la rareté d'un grand nombre de ses taxons. Dans ce contexte, les retours d'expérience sur les opérations de conservation réalisées *in situ* sont particulièrement précieux. C'est pour bénéficier de tels acquis que nous présentons ici le bilan d'un ensemble hétérogène d'opérations de conservation d'espèces végétales réalisées en Corse sur seize années (1987-2004). Ces opérations ont en commun d'avoir intégré le déplacement d'individus végétaux, soit à des fins de restauration d'habitat naturel, soit dans le but de transférer pour leur sauvegarde des populations de taxons rares menacés par des aménagements. Ce bilan résume 40 opérations dont il présente le détail des issues, soit 20 introductions, 18 renforcements de population et 2 opérations de transfert de population. Elles se sont soldées par 21 succès et 16 échecs, pour 3 opérations non évaluées. Les acquis méthodologiques (modalités d'intervention dans un cadre réglementaire, synergies entre partenaires) et biologiques (connaissance des modèles biologiques) générés par ces programmes sont présentés. Enfin, les limites en termes de jeux de données dispo-

nibles et les perspectives d'amélioration de l'opérationnalité (synergie et réactivité des acteurs) sont exposées pour optimiser la mise en œuvre de futurs programmes de restauration d'habitats ou de suivi de taxons rares.

Abstract

The Mediterranean basin is one of the 34 hotspots of terrestrial diversity and endemism. This region is facing an anthropogenic climate change, including a rise in mean temperature of between 2.2 and 5.1 °C, a decline of 4-27 % of annual rainfall during the XXIst century, with drastic changes in the pattern of rainfall distribution. According to this scenario, the region may be especially vulnerable, with probably more than 2,000 extinctions of plant species.

Located in the Western part of the Mediterranean basin, the mountainous island of Corsica harbors a particularly rich flora, made of 2858 taxa of vascular plants, including 11% of endemics and 6% of Corsica-restricted taxa. Upon the expected climatic shift, Corsica island is a central area in terms of conservation of terrestrial plant diversity. In this context, a satisfactory evaluation of all realized attempts of plant conservation is crucial.

This is the main goal of this first report presenting the assessment of sixteen years of *in situ* conservation operations that were carried out from 1984 to 2004 in Corsica. This paper gathers a set of 40 operations of plant population

Mots clés : Corse, flore méditerranéenne, écologie de la conservation, évaluation, multi-espèces, renforcement de population, introduction de population.

Keywords: Corsica, Mediterranean flora, conservation ecology, multispecies, evaluation, population reinforcement, population introduction.

transfers in contexts of either restoration of rare and threatened habitat or safeguarding of populations of endangered plant taxa.

All the transferred populations were protected (excepted Achillea maritima whose only picking in the intervention area is regulated) and part of the European Directive CE 92/43. All the operations except two came within the framework of the European Life program "Conservation des habitats naturels et des espèces végétales d'intérêt communautaire prioritaire de la Corse" managed by the "Office de l'environnement de la Corse". The two remaining operations, dealing respectively with Ophrys eleonora and Achillea maritima conservation, were independently carried out by the French Forest Service (Office national des forêts) and the Conservatoire du littoral in Corsica.

The data presented include 20 introductions, 18 population reinforcements and two in situ population transfers. Operations succeeded for 21 of them and failed for 16 of them. The three remaining operations could not be evaluated for various reasons. Among the 16 transferred taxa, four were phanerophytes (Juniperus oxycedrus subsp. macrocarpa, Genista aetnensis, Tamarix africana and Vitex agnus-castus), seven were hemicryptophytes (Anchusa crispata, Kostelezkyia pentacarpos, Lippia nodiflora, Naufraga balearica, Rouya polygama, Silene velutina and Woodwardia radicans) and three were chamephytes (Achillea maritima, Armeria pungens and Brassica insularis). The two remaining taxa were either geophyte (Ophrys eleonora) or therophyte (Linaria flava subsp. sardoa). Interventions were carried out into coastal sandy (eight sites), riparian (three sites), flooded (two sites) and rocky (three sites) habitats.

These operations provide new insights from methodological perspectives (intervention process, partner interactions, intervention modalities...) as well as enhance our knowledge of the biological models associated with moved populations (ecology and biology of rare Mediterranean species). The limits of these programs in terms of modalities of monitoring and data availability, as well as the way to improve the timing and the ability of partners to be involved in the process are exposed in order to optimize the success of future operations of habitat restoration.

Introduction

Le Bassin méditerranéen constitue l'un des plus importants points chauds (*hotspots*) de biodiversité planétaire, par la richesse des communautés végétales terrestres et par son niveau élevé d'endémisme (Médail & Quezel 1999 ; Myers *et al.* 2000 ; Médail & Myers 2004). L'originalité des peuplements méditerranéens s'explique notamment par la pré-

sence de plusieurs zones refuges, mises en place lors des épisodes glaciaires du Pléistocène (Thompson 2005 ; Médail & Diadema 2009 ; Blondel *et al.* 2010). En concentrant près de 10 % des espèces végétales sur 1,6 % de la surface terrestre, la région méditerranéenne figure au centre des enjeux de conservation de la biodiversité (Thompson 2005), mais aussi parmi les régions du globe les plus concernées par les impacts des changements globaux à venir (Sala *et al.* 2000 ; Hoekstra *et al.* 2005 ; IPCC 2007), qui devraient s'accompagner d'une multiplication des taux d'extinction naturels par un facteur 100, voire 1 000 localement (Ricketts *et al.* 2005). La forte présence humaine actuelle et passée dans cette région explique que la région méditerranéenne française ait concentré au cours des dernières décennies un nombre élevé d'expérimentations de conservation *in situ*. Ces travaux menés par plusieurs structures gestionnaires des espaces naturels et laboratoires de recherche ont visé la restauration de milieux dégradés, mais aussi la sauvegarde de taxons rares (Thompson 2005 ; Blondel *et al.* 2010).

Le retour spontané des espèces végétales dans des habitats dégradés est conditionné par de nombreux facteurs, dont la disponibilité en propagules, sachant que la plupart d'entre elles ont une dispersion contrainte (Lavergne *et al.* 2004 ; Clark *et al.* 2007) et une longévité limitée (Thompson *et al.* 1997). Dans ce contexte, la réintroduction d'espèces végétales en sites naturels apparaît comme une mesure adaptée aux enjeux de conservation de la diversité végétale (Akeroyd & Wyse Jackson 1995 ; Godefroid *et al.* 2010). L'importance de l'introduction de nouvelles populations (par création ou transfert) dans des sites adaptés et du renforcement de populations existantes (Akeroyd & Wyse Jackson 1995) est une stratégie importante dans la gestion des populations (Pavlick 1996 ; Rout *et al.* 2009 ; Godefroid *et al.* 2010) qui est reconnue dans l'objectif 8 de la stratégie mondiale pour la conservation des plantes. Après une phase où beaucoup d'expériences de réintroduction ont été menées en Europe, notamment grâce aux outils européens (programmes Life), le temps de l'évaluation est arrivé ; force est de constater que peu de programmes ont fait l'objet de publications scientifiques présentant les résultats, voir les acquis méthodologiques issus d'expériences réalisées *in situ* (Bottin *et al.* 2007), excepté la récente méta-analyse de Godefroid *et al.* (2010).

Parmi les raisons sous-jacentes à ce déficit de synthèse, figure un état embryonnaire des connaissances acquises dans le Bassin méditerranéen en termes de restauration écologique (Hufford & Mazer 2003 ; Edmands 2007). De plus, il existe un biais de surestimation en faveur des réussites, souvent considérées comme plus aptes à être publiées que les échecs (Deredec & Courchamp 2007 ; Menges 2008). Par ailleurs, il apparaît que l'issue de ces expériences de réintroduction est contexte-dépendante, du fait de la réponse des taxons aux particularités écologiques locales (Allen 1994 ; Parsons & Zelder 1997 ; Krauss *et al.* 2002 ; Blondel *et al.* 2010).

Ce contexte nous a conduit à proposer un premier bilan des expériences de réintroduction menées en Corse, une île méditerranéenne caractérisée par une richesse spécifique et un endémisme végétal élevés, avec 2 858 taxons, dont 11 % d'endémiques parmi lesquels plus de 6 % d'endémiques strictes (Jeanmonod & Gamisans 2007). De plus, la réalisation d'un tel bilan a été rendue possible par la création en 2008 du Conservatoire botanique national de Corse (CBNC). Cette structure s'est interrogée sur la hiérarchisation des enjeux en matière de conservation et l'investissement à consacrer à de telles opérations effectuées dans un cadre réglementaire, notamment lors de la restauration d'habitats naturels dégradés par divers aménagements. Au-delà de ce bilan, l'objectif est ici d'identifier certains des facteurs de réussite ou d'échec de réintroduction, et de porter à connaissance les éléments de protocoles, dont les aspects collaboratifs, moteurs de l'opérationnalité de tels programmes.

Matériels et méthodes

C'est sous l'impulsion d'une méta-analyse initiée par le Jardin botanique national de Belgique que le CBNC a réalisé un récapitulatif des opérations de conservation des végétaux entre 1987 et 2004 en Corse. Ce bilan constitue un document de travail pour le CBNC, et les résultats analysés ici sont une partie de la méta-analyse publiée par Godefroid *et al.* (2010). Ces opérations ont été réalisées dans le cadre du programme Life « Conservation des habitats naturels et des espèces végétales d'intérêt communautaire prioritaire de la Corse » (Office de l'environnement de la Corse 1998), à l'exception des opérations concernant l'ophrys d'Éléonore (*Ophrys eleo-*

norae) et l'achillée maritime (*Achillea maritima*), dont les maîtrises d'œuvre ont été respectivement assurées par l'Office national des forêts de la région Corse en 2000, et par la délégation régionale Corse du Conservatoire du littoral en 2003.

Ce cadre institutionnel explique d'une part que la majorité des opérations (n = 31) ait été réalisée entre 1992 et 1997, et d'autre part que toutes les espèces manipulées sont considérées comme remarquables. Au-delà de cet aspect, le statut réglementaire de ces espèces est assez homogène. Elles sont majoritairement inscrites en annexes de la directive CE 92/43 et sont toutes dotées du statut d'espèce protégée à l'exception d'une seule, l'achillée maritime (*Achillea maritima*) (figure 1), qui fait l'objet en Corse d'une réglementation préfectorale de cueillette. Aussi toutes les opérations entreprises ont-elles été effectuées dans un cadre réglementaire conformément à la législation en vigueur.

Les organismes gestionnaires d'espaces naturels, ainsi que la communauté scientifique, ont été associés aux programmes sur leurs territoires/domaines d'intervention respectifs : parc naturel régional de la Corse (PNRC) pour les pozzines, Conservatoire du littoral (CDL) et Agence pour la gestion des espaces naturels de la Corse (AGENC) pour le littoral, Office national des forêts de Corse pour les forêts, Association des amis du PNRC, Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles (CBNMP) et université de Corse. L'AGENC s'est chargée de la maîtrise d'œuvre d'opérations du programme, et le CBNMP de la recherche et de la saisie des données stationnelles, de la conservation des semences, de la mise au point de techniques culturelles et de la production des plants. Pour le cas particulier de l'ophrys d'Éléonore, l'opération a été réalisée par l'Office national des forêts sur commande de la Collectivité territoriale de Corse, après que cette espèce a été découverte sur la zone d'emprise des travaux d'aménagement de la RN 200 (Richard *et al.*, en prép.)

Les analyses réalisées ici sont basées sur les informations disponibles pour chaque opération réalisée (tableau 1), incluant le mois et l'année de réalisation, la technique utilisée (introduction, réintroduction ou transfert de populations selon la typologie de Higgs 2005), le type d'opération et l'issue de l'opération. Pour ce dernier champ, une opération a été considérée comme un succès lorsque l'espèce implantée s'est maintenue sur le site

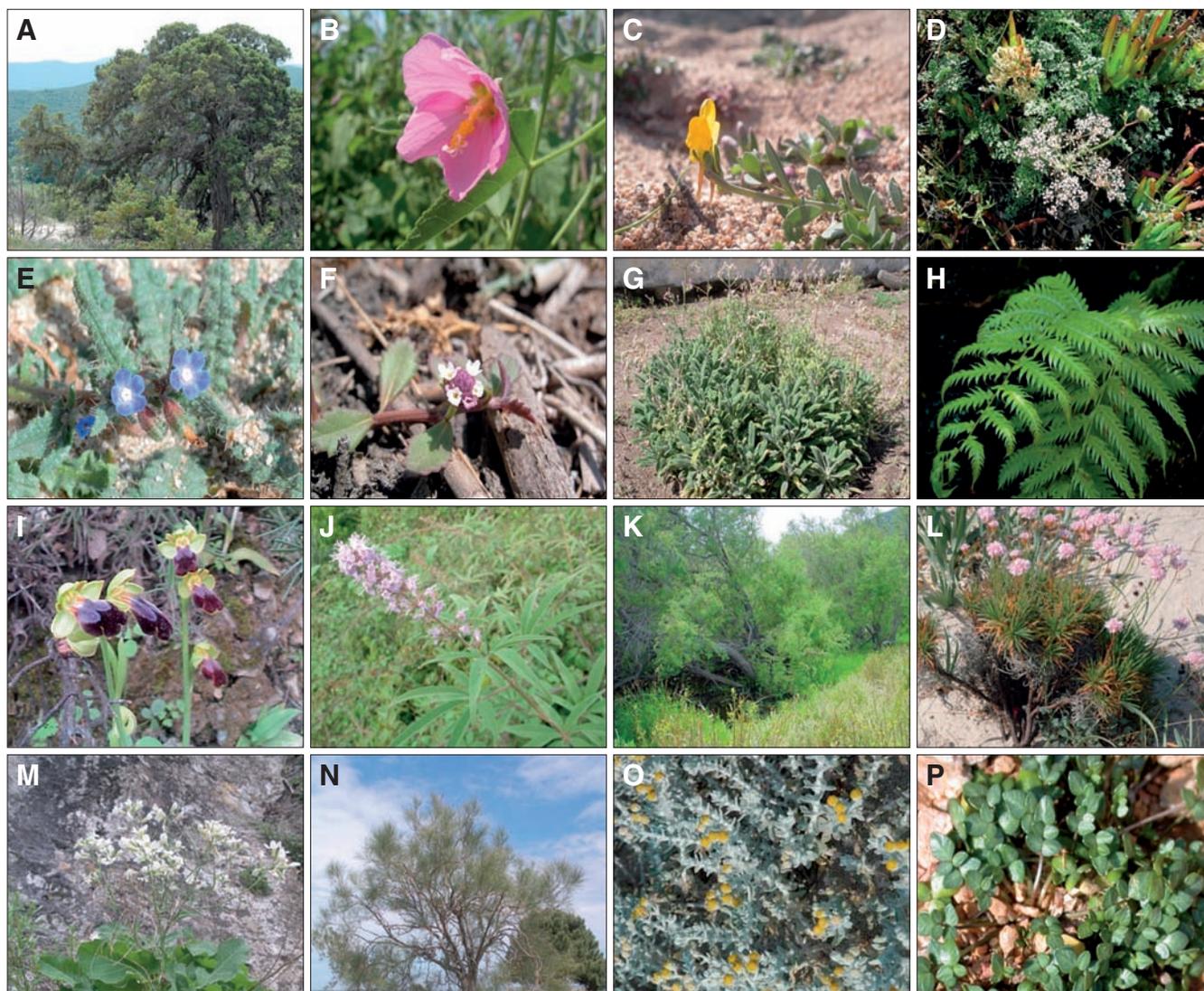


Figure 1 – Photos des 16 plantes ayant fait l'objet d'une opération de réintroduction en Corse entre 1997 et 2004.

A. *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa* B. *Kosteletzkya pentacarpos* C. *Linaria flava* D. *Rouya polygama*
 E. *Anchusa crisa* F. *Lippia nodiflora* G. *Silene velutina* H. *Woodwardia radicans* I. *Ophrys eleonorae* J. *Vitex agnus-castus*
 K. *Tamarix africana* L. *Armeria pungens* M. *Brassica insularis* N. *Genista aetnensis* O. *Achillea maritima*
 P. *Naufraga balearica*.

Figure 1 – Photos of 16 plants which benefit from reintroduction operations in Corsica between 1997 and 2004.

A. *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa* B. *Kosteletzkya pentacarpos* C. *Linaria flava* D. *Rouya polygama*
 E. *Anchusa crisa* F. *Lippia nodiflora* G. *Silene velutina* H. *Woodwardia radicans* I. *Ophrys eleonorae* J. *Vitex agnus-castus*
 K. *Tamarix africana* L. *Armeria pungens* M. *Brassica insularis* N. *Genista aetnensis* O. *Achillea maritima*
 P. *Naufraga balearica*.

et qu'elle se régénère aujourd'hui encore spontanément, et comme un échec lorsque l'espèce a disparu d'un site sans qu'aucune régénération naturelle ne se soit maintenue. Les résultats ne sont pas disponibles pour la totalité des opérations, en raison du manque ou de l'arrêt du suivi pour certaines d'entre elles. Par ailleurs, concernant les programmes de restauration de milieux dunaires engagés par le Conservatoire du littoral, une seule des nombreuses opérations réalisées par espèce a été décrite.

Résultats

Description des opérations

Au total, 40 opérations de conservation ont été réalisées en Corse entre 1997 et 2004 (voir tableau 1). Elles ont concerné 16 taxons (figure 1), avec une seule opération pour neuf d'entre eux, et jusqu'à huit opérations pour *Anchusa crisa*. Restée inconnue pour huit études sur quarante, la période majoritairement choisie pour ces opérations a été le mois

Tableau 1 – Tableau récapitulatif des informations disponibles sur les opérations de conservation de populations végétales réalisées en Corse entre 1997 et 2004. Abréviations : Cons. littoral : Conservatoire du littoral ; ONF-C : Cellule naturaliste de l'Office national des forêts de Corse ; ND : donnée non disponible ou non évaluée. L'assignation des taxons aux familles a été réalisée selon Jeanmonod & Gamisans (2007).

Table 1 – Recapitulative table of available informations on conservation operations performed in Corsica between 1997 and 2004. Abbreviations : Cons. littoral : Conservatoire du littoral ; ONF-C : Cellule naturaliste de l'Office national des forêts de Corse ; ND : unavailable or non-evaluated data. We assigned taxa to family in accordance with Jeanmonod & Gamisans (2007).

Espèce	Famille	Mois	Année	Technique	Nature	Issue	Opérateur
<i>Achillea maritima</i>	Asteracée	ND	2003	renforcement	bouture	succès	Cons. littoral
<i>Anchusa crista</i>	Boraginacée	mars	1992	renforcement	plants	échec	Life 1992-97
-		nov.	1994	renforcement	plants	succès	Life 1992-97
-		nov.	1997	renforcement	plants/graines	échec	Life 1992-97
-		déc.	1995	introduction	plants/graines	échec	Life 1992-97
-		nov.	1996	introduction	plants	échec	Life 1992-97
-		oct.	1995	introduction	plants/graines	échec	Life 1992-97
-		fév.	1996	introduction	plants	échec	Life 1992-97
-		oct.	2002	introduction	graines	succès	Life 1992-97
<i>Armeria pungens</i>	Plombaginacée	mars	1992	renforcement	plants	succès	Life 1992-97
-		nov.	1996	introduction	plants	succès	Life 1992-97
-		nov.	1996	introduction	plants	succès	Life 1992-97
-		ND	2003	introduction	plants	succès	Life 1992-97
<i>Brassica insularis</i>	Brassicacée	nov.	1996	renforcement	bouture/graines	ND	Life 1992-97
<i>Genista aethnensis</i>	Brassicacée	nov.	1996	renforcement	plants	échec	Life 1992-97
-		nov.	1997	renforcement	plants	échec	Life 1992-97
-		nov.	1996	renforcement	plants	échec	Life 1992-97
-		nov.	1996	renforcement	plants	échec	Life 1992-97
<i>Kosteletzkya pentacarpos</i>	Malvacée	nov.	1996	renforcement	bouture	ND	Life 1992-97
<i>Juniperus oxycedrus</i>	Cupressacée	ND	1987	renforcement	plants	succès	Life 1992-97
-		ND	1990	renforcement	plants	succès	Life 1992-97
-		ND	1993	renforcement	plants	succès	Life 1992-97
-		ND	1994	renforcement	plants	succès	Life 1992-97
-		ND	1997	renforcement	plants	succès	Life 1992-97
<i>Linaria flava</i>	Scrophulariacée	mai	1998	introduction	graines	succès	Life 1992-97
<i>Lippia nodiflora</i>	Verbénacée	déc.	1995	introduction	marcottes	échec	Life 1992-97
<i>Naufraga balearica</i>	Apiacée	nov.	1996	introduction	plants	échec	Life 1992-97
-		nov.	1997	introduction	tubercules	échec	Life 1992-97
<i>Ophrys eleonora</i>	Orchidacée	janv.	2000	transfert	tubercules	échec	ONF-C
-		juillet	2000	transfert	plants	succès	ONF-C
<i>Rouya polygama</i>	Apiacée	nov.	1993	introduction	plants	succès	Life 1992-97
-		déc.	1995	introduction	graines	succès	Life 1992-97
-		nov.	1996	introduction	graines	succès	Life 1992-97
-		nov.	1997	introduction	graines	succès	Life 1992-97
-		nov.	1992	introduction	plants	succès	Life 1992-97
-		oct.	1993	introduction	plants	succès	Life 1992-97
<i>Silene velutina</i>	Caryophyllacée	nov.	1996	renforcement	plants	échec	Life 1992-97
<i>Tamarix africana</i>	Tamaricacée	ND	2004	renforcement	plants	succès	Life 1992-97
<i>Vitex agnus-castus</i>	Verbénacée	nov.	1997	renforcement	plants	échec	Life 1992-97
<i>Woodwardia radicans</i>	Blechnacée	nov.	1996	renforcement	plantule/prothalle	ND	Life 1992-97

de novembre (pour 20 cas), et plus largement celle du quatrième trimestre (26 cas). Seules quatre opérations ont été réalisées au premier trimestre, et une seule a été effectuée soit au deuxième, soit au troisième trimestre. Hormis les deux cas de transfert de populations d'ophrys d'Éléonore, le type d'opération

s'équilibre entre le renforcement de populations sur une station existante (20 cas) et l'introduction vers de nouvelles stations (18 cas). La technique utilisée a été très majoritairement celle de d'introduction de matériel issu de pépinière, à partir de graines (5 cas), de boutures (26 cas), ou encore de plants asso-

ciés aux graines (3 cas). Les autres techniques (transplantation de tubercules, marcottes...) sont moins fréquentes et en lien avec les traits d'histoire de vie des espèces manipulées. Le matériel végétal utilisé a été, pour chaque opération, prélevé au plus près du site de renforcement ou d'introduction, de manière à maintenir dans la mesure du possible le patrimoine génétique non loin des populations d'origine.

Parmi les 16 taxons manipulés, quatre sont des phanérophyles (*Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa*, *Genista aetnensis*, *Tamarix africana* et *Vitex agnus-castus*), sept sont des hémicryptophytes (*Anchusa crispa*, *Kosteletzkya pentacarpos*, *Lippia nodiflora*, *Naufraga balearica*, *Rouya polygama*, *Silene velutina*, *Woodwardia radicans*) et trois sont des chaméphytes (*Achillea maritima*, *Armeria pungens*, *Brassica insularis*). On trouve également une géophyte (*Ophrys eleonora*) et une thérophyte (*Linaria flava* subsp. *sardoa*). En termes d'habitats naturels, les taxons manipulés sont liés aux milieux littoraux sableux (8), aux zones humides (2), aux ripisylves (3), aux parois et dalles rocheuses (2), ou encore aux rochers humides (1).

Issue des opérations

En excluant les trois opérations où le bilan du déplacement est non disponible, l'issue de ces opérations apparaît déterminée dans une large mesure par l'identité des taxons manipulés, même s'il faut rester prudent quant à l'interprétation de ces résultats compte tenu du faible nombre de répétitions.

Pour les sept taxons ayant fait l'objet de plusieurs répétitions de réintroduction, l'issue apparaît systématiquement orientée : échec de toutes les opérations visant *Genista aetnensis* (quatre sur quatre) et *Naufraga balearica* (deux sur deux dont le statut natif en Corse est douteux) et réussite de toutes les opérations visant *Armeria pungens* (quatre sur quatre), *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa* (cinq sur cinq) et *Rouya polygama* (six sur six). Seuls *Ophrys eleonora* et *Anchusa crispa* ont produit des résultats nuancés selon les répétitions. Le faible nombre d'opérations réalisées, ainsi que le nombre élevé de facteurs de covariation accompagnant les différentes opérations ne permettant pas d'effectuer des tests de significativité d'éventuels effets de la phénologie (année et mois de réalisation), ou encore de la technique utilisée

(renforcement vs introduction et transfert), il a été réalisé une analyse au cas par cas des résultats obtenus.

Analyse au cas par cas

De bons résultats ont été obtenus à faible coût. C'est le cas du bouturage du diotis maritime (*Achillea maritima*) qui a été utilisé efficacement dans le cadre d'opérations de restauration de milieux dunaires sur des sites appartenant au Conservatoire du littoral. C'est le cas également des semis directs effectués pour *Linaria sardoa* (Paradis 2008), *Armeria pungens* et *Rouya polygama*. Il peut être ici noté que l'importante expansion par reproduction sexuée de *Silene velutina* sur le site de Tamaricciu depuis les années 1990 suggère que le semis direct pourrait être une technique à retenir dans certains contextes.

Pour un coût plus élevé, la plantation a permis d'obtenir de bons résultats notamment pour les espèces arbustives. Pour le tamaris (*Tamarix africana*), la plantation de boutures s'est soldée par des résultats globalement positifs quoique variables selon les populations renforcées. Par contre, sur le site de Pineto (commune de Borgo), le prélèvement de plants racinés en zone marécageuse (ce qui facilite le prélèvement sans dommage du système racinaire avec sa motte de sol) suivi d'une transplantation *in situ* a constitué une technique aisée à mettre en œuvre et a permis un taux de reprise de près de 100 % (une fois les transplants protégés de l'herbivorie).

Pour le genévrier à gros fruits (*Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa*), la maîtrise de sa culture (germination rapide après scarification des graines, plants élevés en pépinière) permet de bons résultats par plantation (70 % à 80 % de reprise), surtout si les jeunes plants sont protégés pendant quelques années des embruns salés à l'aide de dispositifs de type de protection par gainage plastique des plants (Norten® type Tubex), de section suffisamment large (L = 17 cm, H = 45 cm) (Conservatoire du littoral, com. pers.).

Les échecs sont souvent liés à la conjonction de plusieurs facteurs, qui semblent être, par ordre de fréquence (i) une méconnaissance de la biologie de l'espèce, (ii) un effectif utilisé particulièrement faible, (iii) un mauvais choix de l'habitat d'introduction et une variabilité stationnelle parfois difficile à évaluer *a priori*, (iv) un choix non optimal du type de matériel biologique manipulé (graine/bouture/plant),

(v) une mauvaise prise en compte de l'utilisation de l'espace tout au long de l'année par les différents acteurs, notamment sur le littoral. L'absence de marquage des populations ou d'individus concernés par l'opération apparaît également comme un frein à la mise en place d'un suivi satisfaisant lorsque les opérations sont effectuées au sein de populations « naturelles ». Les plantations réalisées de *Silene velutina* ont conduit à des cas de reprise nulle (Aboucaya *et al.* 1999) dans le cadre du déplacement d'un nombre faible ($n = 4$) d'individus âgés (8 mois). Pour *Naufraga balearica*, les échecs rencontrés lors des tentatives d'introduction par plantation sont également à mettre en relation avec la disparition du taxon de Corse dans les années 1980, deux ans après sa découverte (Fridlender 1995 ; Gamisans *et al.* 1996). Ce rapide déclin pose en effet la question du statut de ce taxon dans l'île (introduit ou naturel ?) dont le matériel manipulé pourrait être issu d'un clone baléarique non fertile (Fridlender & Boisselier-Dubayle 2000). Parmi les autres causes possibles d'échec, il est à noter que les conditions écologiques de la station où il a été découvert apparaissent sensiblement différentes de celles des stations d'origine (J. L. Gradaille, comm. pers., Fridlender 2001). De bons résultats étaient attendus après la plantation de *Vitex agnus-castus*, mais le faible nombre d'individus (une opération avec quelques individus) et la xéricité du milieu de réintroduction (arrière d'un cordon littoral sablo-graveleux) pourraient avoir conjointement contribué à l'échec de l'opération. L'échec de l'opération d'introduction tentée sur *Lippia nodiflora* pourrait avoir des causes similaires (la réintroduction de quelques individus dans un milieu nettement plus saumâtre que la population d'origine). Dans le cas de *Genista aetnensis*, la situation est plus complexe, car le taxon est écologiquement mal connu et taxonomiquement encore mal défini (De Castro *et al.* 2002) : les populations corsees sont littorales alors que les peuplements sardo-siciliens sont établis entre 500 et 800 m d'altitude. La structuration génétique de ces deux populations, en cours d'étude, permettra de mieux comprendre l'écologie de ce genêt. Par ailleurs, les populations corsees consistent en un ensemble hétérogène constitué par 120 individus sur le seul site de Palo (commune de Serra-di-Fiumorbo) et un individu isolé sur le site de Solaro. La mortalité élevée des adultes et leur faible taux de régénération suggèrent d'envisager ces résultats

avec la plus grande prudence vis-à-vis de toute opération de réintroduction dans l'attente d'une bonne compréhension des mécanismes à la base de la faible dynamique populationnelle constatée en Corse.

Deux espèces ont connu une issue plus contrastée dans les tentatives de réintroduction, les facteurs précédents d'échec se retrouvant partiellement. La réussite du transfert de populations d'ophrys d'Éléonore est ici directement liée à la période de l'opération (échec en janvier et succès en juillet ; Richard *et al.*, en prép.). Pour *Anchusa crispa*, seules deux opérations sur huit ont été une réussite. Les échecs sont associés à de mauvais choix en relation avec la biologie de l'espèce concernant d'une part les sites de réintroduction, et d'autre part la période de mise en œuvre de l'opération, sachant que les pluies printanières chroniquement insuffisantes et la sécheresse estivale augmentent fortement la mortalité des plants manipulés au printemps et en été. La mise en œuvre d'opérations de renforcement au sein de populations « naturelles », sur des zones non clôturées, n'a pas permis la réalisation de suivis sur le long terme, en raison de la disparition rapide du système de marquage mis en place, liée au piétinement du bétail. L'issue des opérations de restauration pour cette espèce apparaît multifactorielle, avec notamment l'implication d'un aspect génétique (Quilichini *et al.* 2001 ; Bachetta *et al.* 2008). Il faut noter qu'un plan national d'action pour *Anchusa crispa* sur la base des éléments jusqu'ici disponibles est en fin de rédaction et entrera en œuvre prochainement.

Discussion

Le résultat essentiel de cette étude est que l'issue des quarante opérations de réintroduction conduites en Corse apparaît principalement dépendante de l'identité des taxons manipulés et d'une prise en compte de leur écologie. Il semble cependant pertinent de rester prudent quant à la généralisation de ce résultat, notamment au regard du faible nombre de répétitions pour une majorité des taxons. À l'exception de quelques opérations comme celle visant l'ophrys d'Éléonore (Richard *et al.*, en prép.), les données liées aux individus réintroduits (âge, nombre, état sanitaire...) apparaissent fragmentaires malgré leur pertinence avérée (c'est par exemple le cas des effectifs des populations introduites et d'ori-

gine : Frankham *et al.* 2002 revu par Godefroid *et al.* 2010). Plus largement, les modèles biologiques (écologie et biologie des taxons manipulés) (Godefroid *et al.* 2010) ainsi que les modalités de manipulation (diagnostic stationnel, interactions biotiques) sont insuffisamment documentés pour permettre une mise en lien de l'issue des opérations et des conditions de réalisation dans le cadre de cette synthèse. Parmi les limites inhérentes au jeu de données analysé, l'absence de suivi systématique à long terme des individus manipulés (viabilité, floraison, fructification, etc.), notamment pour des considérations économiques évidentes (Menges 2008), constitue un frein à l'analyse critique *a posteriori* et représente un obstacle important à la généralisation des efforts de restauration. Constituant autant de pistes d'amélioration pour de futures opérations, ces défauts se retrouvent aussi pointés par Godefroid *et al.* (2010).

Les causes identifiées (lorsqu'elles le sont) d'échec des opérations corses sont dominées par une mauvaise prise en considération de la biologie de l'espèce, ou un effectif utilisé trop faible, ou encore un choix non pertinent de la station de réintroduction. Godefroid *et al.* (2010) ont également recensé ces causes d'échec sur un jeu de données recensées à l'échelle mondiale comptant 250 taxons de diverses zones géographiques, mais en reportant une importance plus grande au choix des stations ainsi qu'à la prédation directe des individus manipulés. Malgré ces limites, ces opérations se révèlent riches d'enseignements valorisables dans le cadre d'opérations futures de conservation.

L'engagement financier des différentes institutions impliquées (et notamment l'outil européen Life) apparaît central et moteur dans la réalisation de ces opérations qui sont aussi sources de collaborations entre chercheurs et gestionnaires d'espaces naturels et l'une des clés de réussite pour les futures expérimentations comme le soulignent plusieurs auteurs (Sarrazin & Barbault 1996 ; Bottin *et al.* 2007 ; Krauss *et al.* 2002 ; Hutchings 2010 ; Godefroid *et al.* 2010). Les limites actuelles des systèmes de suivis mis en œuvre ou non, sur le plus long terme, autour de chaque opération, sont à mettre en lien avec certaines questions qui leur sont fondamentalement associées : par exemple, quels indicateurs pertinents permettent d'attester de la réussite d'une opération ? Sur quel pas de temps, en termes de générations par exemple, mettre en

place de tels suivis ? Faut-il systématiquement se rapprocher des critères de l'IUCN préconisant, pour évaluer l'issue d'une opération, de considérer une tendance de trois générations ou dix années de suivis ? Comment mettre en œuvre de tels engagements sur la durée alors que les programmations financières au sein des organismes ne sont pas dimensionnées de manière adéquate ? La pérennité des suivis s'appuie essentiellement sur le statut des taxons, tels que définis par la directive 92/43 (*Anchusa crispera*, *Brassica insularis*, *Armeria pungens*, *Kosteletzkya pentacarpos*, *Linaria flava*, *Rouya polygama*, *Silene velutina* et *Woodwardia radicans*) et/ou sur les moyens alloués pour leur conservation par les programmes européens Life et Natura 2000 (*Anchusa crispera*, *Naufraga balearica*). Ces outils permettent notamment la mise en œuvre de programmes scientifiques adossés aux opérations de restauration. Il est intéressant de constater que les espèces non concernées ici, car sans statut européen, n'ont pas bénéficié de suivis de leur opération de restauration, sauf dans le cas de l'ophrys d'Éléonore pour lequel un suivi à cinq ans avait été intégré au programme de restauration.

Ce bilan a également permis de révéler que certaines techniques, comme le semis ou le bouturage directs, s'avèrent particulièrement efficaces à coûts modestes, dans le cas de plusieurs taxons. Ces techniques sont utilisées efficacement, sur les terrains du Conservatoire du littoral, dans le cadre d'opération de réhabilitation de milieux dunaires (*Armeria pungens*, *Achillea maritima*, *Tamarix africana*). Elles pourraient constituer une alternative permettant, si nécessaire, de renforcer des populations sources, et, en cas de dégradation de leur habitat naturel, de créer de nouvelles populations dans des sites voisins et protégés présentant des conditions écologiques comparables à celles des populations d'origine.

Indirectement, ces opérations de conservation ont également permis, pour quelques espèces, la mise au point de système de marquage adapté au milieu considéré ainsi que le suivi de taxons protégés ou d'intérêt patrimonial, et donc d'améliorer à terme la connaissance de l'écologie de ces taxons. Des informations utiles sur le coût de ces opérations et sur la définition des sites potentiels d'accueil ont également été acquises, et constituent des éléments importants dans la programmation des futures opérations et programmes de conservation (MacNab 1983 ; Kark *et al.* 2009).

L'expérience acquise au cours de ces programmes a également montré la nécessité d'intervenir, dans la mesure du possible, sur des terrains protégés et gérés (Conservatoire du littoral, Réserve naturelle des Bouches de Bonifacio, etc.). Ces sites sont généralement aménagés pour éviter une dégradation des milieux par une fréquentation anarchique et les opérations sont réalisées dans des secteurs la plupart du temps mis en défens. De plus, les agents présents régulièrement sur le terrain facilitent un suivi régulier des opérations et des taxons et permettent d'ajuster les méthodes et d'obtenir des informations sur leur écologie et leur biologie. Au contraire, les opérations effectuées sur des terrains non protégés et non gérés sont plus aléatoires et peuvent subir des dégradations importantes. Ce fut par exemple le cas, pour l'opération visant le déplacement de l'ophrys d'Éléonore, lorsqu'un engin de chantier déposa de la terre sur une partie de l'enclos dans lequel les plants d'*Ophrys* avaient été transférés, recouvrant le tiers de sa surface.

En conclusion, le bilan de ces opérations de conservation est globalement positif du fait des cas de réussite mais surtout de l'amélioration de la connaissance concernant ces opérations (suivis d'espèces protégées, élaboration de protocole, estimation des coûts associés ; Godefroid *et al.* 2010). Il ne faut pas oublier que ces opérations de réintroduction apparaissent coûteuses, risquées, et nécessitent d'être mises en œuvre en dernier ressort et non pas en option première (Maunder 1992 ; Gorbunov *et al.* 2008 ; Clewell & Aronson 2010 ; Godefroid *et al.* 2010). Ainsi parmi les leçons pour demain, la diffusion des connaissances associées à ces opérations de conservation (protocoles et facteurs de réussite) doit être intégrée à chaque opération de conservation (Godefroid *et al.* 2010). Cette incontournable diffusion des connaissances doit contribuer, d'une part, à capitaliser une expérience collective pour optimiser les futures opérations et, d'autre part, à favoriser la stratégie de conservation des espèces menacées par différentes méthodes adaptées aux espèces et aux situations écologiques considérées. De plus, la coopération transfrontalière s'impose entre les gestionnaires méditerranéens pour la confrontation d'expériences (Kark *et al.* 2009), ainsi que la coopération entre gestionnaires et scientifiques pour la réalisation de ces opérations et pour le transfert de connaissances.

Remerciements

Nous tenons à remercier le Conservatoire du littoral de Corse qui nous a ouvert ses archives et apporté de nombreuses informations sur les opérations de réintroduction conduites sur ses terrains, ainsi que Guilhan Paradis qui a bien voulu mettre à notre disposition le détail des opérations qu'il a été conduit à réaliser. Merci également aux relecteurs pour leurs commentaires constructifs. Nous remercions enfin le D^r Doyle Mc Key pour sa relecture de l'abstract du présent manuscrit.

Références

- Aboucaya A., Guyot I., Piazza C. & Virevaire M., 1999. Plans de gestion conservatoire mis en place en Corse pour cinq espèces végétales endémiques et prioritaires de la Directive Habitats. *Les Plantes menacées de France. Actes du Colloque de Brest 15-17 octobre 1997. Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, Numéro spécial*, 19 : 251-278.
- Akeroyd J. & Wyse Jackson P., 1995. *A handbook for botanic gardens on the reintroduction of plants to the wild*. Richmond, BGCI, 180 p.
- Allen W.H., 1994. Reintroduction of endangered plants. *BioScience* 44: 65-68.
- Bachetta G., Coppi A., Pontecorvo C. & Selvi F., 2008. Systematics, phylogenetic relationships and conservation of the taxa of *Anchusa* (Boraginaceae) endemic to Sardinia (Italy). *Systematics and Biodiversity* 6: 161-174.
- Blondel J., Aronson J., Bodiou J.Y. & Boeuf G., 2010. *The Mediterranean region: Biological diversity in space and time*. Oxford University Press, Oxford, 376 p.
- Bottin L., Le Cadre S., Quilichini A., Bardin P., Moret J. & Machon N., 2007. Re-establishment trials in endangered plants: a review and the example of *Arenaria grandiflora*, a species on the brink of extinction in the Parisian region (France). *Ecoscience* 14: 410-419.
- Clark C.J., Poulsen J.R., Levey D.J. & Osenberg C.W., 2007. Are plant populations seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments. *Am. Nat.* 170: 128-142.
- Clewell A.F. & Aronson J., 2010. *La Restauration écologique*. Actes Sud, Paris, 340 p.
- De Castro O., Cozzolino S., Jury S.L. & Caputo P., 2002. Molecular relationships in *Genista* L. Sect. *Spartocarpus* Spach (Fabaceae) 291: 91-108.
- Deredec A. & Courchamp F., 2007. Importance of the Allee effect for reintroductions. *Ecoscience* 14: 440-451.
- Edmunds S. 2007. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Mol. Ecol.* 16: 463-475.
- Frankham R., Ballou J.D. & Briscoe D.A., 2002. *Introductions to conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, 614 p.
- Fridlender A., 1995. *Étude de quelques espèces végétales corse menacées ou de la Directive Habitats*. Laboratoire de biologie végétale, Paris, MNHN.

- Fridlender A., 2001. *Naufraga balearica* Constance & Cannon (Apiaceae); description, écologie, répartition et projets de conservation en Corse. *J. Bot.* 13 : 7-24.
- Fridlender A. & Boisselier-Dubayle M.-C., 2000. Comparaison de la diversité génétique (RAPD) de collections *ex situ* de populations naturelles de *Naufraga balearica* Constance & Cannon. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie* 323 : 399-406.
- Gamisans J., Moret J., Fridlender A., Deschâtres R. & Dutartre G., 1996. Le *Naufraga balearica* est-il éteint en Corse ? Étude du site originel, recherche de stations comparables, possibilités de réintroduction. *Candollea* 51 : 552-557.
- Godefroid S., Piazza C., Rossi G., Buord S., Stevens A.-D., Aguraiuja R., Cowell C., Weekley C.W., Vogt G., Iriondo J., Johnson I., Dixon B., Gordon D., Magnanon S., Valentin B., Bjureke K., Koopman R., Vicens M., Virevaire M. & Vanderborcht T. 2010. How successful are plant species reintroductions? *Biol. Cons.* 144: 672-682.
- Gorbunov Y.N., Dzybov D.S., Kuzmin Z.E. & Smirnov I.A., 2008. *Methodological recommendations for botanic gardens on the reintroduction of rare and threatened plants*. Tula, Grif & Co.
- Higgs E., 2005. The two-culture problem: ecological restoration and the integration of knowledge. *Restor. Ecol.* 13: 159-164.
- Hoekstra J.M., Boucher T.M., Ricketts T.H. & Roberts C., 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecol. Lett.* 8: 23-29.
- Hufford K.M. & Mazer S.J., 2003. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 147-155.
- Hutchings M.J., 2010. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. III. Demography over three decades. *J. Ecol.* 98: 867-878.
- IPCC 2007. *Climate change 2007: the physical science basis. Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jeanmonod D. & Gamisans J., 2007. *Flora Corsica*. Édisud: 921 p.
- Kark S., Levin N., Grantham H.S. & Possingham H.P., 2009. Between-country collaboration and consideration of costs increase conservation planning efficiency in the Mediterranean Basin. *PNAS* 106: 15368-15373.
- Krauss S.L., Dixon B. & Dixon K.W., 2002. Rapid genetic decline in a translocated population of the endangered plant *Grevillea scapigera*. *Cons. Biol.* 16: 986-994.
- Lavergne S., Thompson J.D., Garnier E. & Debussche M., 2004. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107: 505-518.
- MacNab J., 1983. Wildlife management as scientific experimentation. *Wildlife Soc. Bull.* 11: 397-401.
- Mauder M., 1992. Plant reintroductions: an overview. *Biodiv. Cons.* 1: 51-61.
- Médail F. & Diadema K., 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *J. Biogeog.* 36: 1333-1345.
- Médail F. & Myers N. 2004. *Mediterranean Basin. Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions* (ed. by R.A. Mittermeier, P. Robles Gil, M. Hoffmann, J. Pilgrim, T. Brooks, C.G. Mittermeier, J. Lamoreaux and G.A.B. da Fonseca), p. 144-147. CEMEX, Monterrey, Conservation International, Washington and Agrupacio'n Sierra Madre, Mexico.
- Médail F. & Quézel P., 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: setting global conservation priorities. *Cons. Biol.* 13: 1510-1513.
- Menges E.S., 2008. Restoration demography and genetics of plants: when is a translocation successful? *Aust. J. Bot.* 56: 187-196.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. & Kent J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Office de l'environnement de la Corse, 1998. Life 1994-97 « Conservation des habitats naturels et des espèces végétales d'intérêt communautaire prioritaire de la Corse » : bilan et prospective. Corte, Office de l'environnement de la Corse/DIREN, 99 p.
- Paradis G., 2008. Résultat d'un essai de création de sous-population de *Linaria flava* subsp. *sardoa*, taxon prioritaire, endémique cyrno-sarde. *Bull. Soc. Bot. Centre-ouest, Nouvelle Série*, 39 : 169-174.
- Parsons L.S. & Zelder J.B., 1997. Factors affecting reestablishment of an endangered annual plant at a California salt marsh. *Ecol. Appl.* 7: 253-267.
- Pavlick B.M., 1996. Defining and measuring success. In: Falk D.A., Millar C.I. & Olwell M. (eds.), *Restoring Diversity: Strategies for the Reintroduction of Endangered Plants*. Island Press, Washington, DC: 127-155.
- Quilichini A., Debussche M. & Thompson J.D., 2001. Evidence for local outbreeding depression in the Mediterranean island endemic *Anchusa crispa* Viv. (Boraginaceae). *Heredity* 87: 190-197.
- Richard F., Kaczmar M., Hugot L. & Schatz B. *First report of successful population transfer of a rare plant: the case of Ophrys eleonorae*. in prep.
- Ricketts T.H., Dinerstein E., Boucher T., Brooks T.M., Butchart S.H.M., Hoffmann M., Lamoreux J.F., Morrison J., Parr M., Pilgrim J.D., Rodrigues A.S.L., Sechrest W., Wallace G.E., Berlin K., Bielby J., Burgess N.D., Church D.R., Cox N., Knox D., Loucks C., Luck G.W., Master L.L., Moore R., Naidoo R., Ridgely R., Schatz G.E., Shire G., Holly Strand H., Wettengel W. & Wikramanayake E., 2005. Pinpointing and preventing imminent extinctions. *PNAS* 102: 18497-18501.
- Rout T.M., Hauser C.E. & Possingham P., 2009. Optimal adaptive management for translocation of a threatened species. *Ecol. Appl.* 19: 515-526.
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Leroy Poff N., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M. & Wall D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Sarrazin F. & Barbault R., 1996. Reintroduction: challenges and lessons for basic ecology. *TREE* 11: 474-478.
- Thompson J.D., 2005. *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press, Oxford, 293 p.
- Thompson K., Bakker J. & Bekker R., 1997. *The Soil Seed Bank of North West Europe: Methodology, Density and Longevity*. Cambridge University Press, Cambridge, 288 p.

La surveillance à long terme des écosystèmes arides méditerranéens : quels enseignements pour la restauration ? Cas d'une steppe d'Alfa (*Stipa tenacissima* L.) en Algérie

*The long term monitoring of arid Mediterranean ecosystems:
what lessons for restoration?
Case study of an Alfa grass steppe in Algeria*

Ahmed AÏDOUD¹, Halima SLIMANI², Françoise ROZÉ¹

1. UMR 6553 Ecobio, Université de Rennes1,
Campus de Beaulieu, 35042 Rennes cedex

2. Laboratoire d'écologie, faculté science biologie,
université science technologie H. Boumediene, Alger.

Correspondance : aidoud@univ-rennes1.fr

Résumé

La désertification des parcours pastoraux steppeiques arides constitue une des problématiques fondamentales de développement dans le sud de la Méditerranée. Elle pose avec acuité les questions de restauration et de gestion de ces écosystèmes qui ont été, dans la plupart des cas, soumis au surpâturage depuis des décennies. Divers modèles ont été développés pour expliquer la dynamique des écosystèmes arides dont l'origine, les causes et les mécanismes des changements sont souvent peu ou pas connus. Le suivi à long terme et la connaissance de l'histoire d'un écosystème dégradé ont été souvent avancés comme le meilleur moyen de comprendre ces changements et surtout de définir les références pour le pilotage des actions de réhabilitation de cet écosystème. Dans le cas présent, le système préexistant est une steppe aride dans laquelle, l'Alfa (*Stipa tenacissima* L.) a été l'espèce dominante et dont a été montré le caractère « clef de voûte » vis-à-vis de la composition spécifique et des conditions édaphiques. Trente-cinq années de surveillance ont permis d'évaluer le fonctionnement de cet écosystème au niveau de la production primaire utilisable par les troupeaux et de faire ressortir l'importance des fluctuations dues au climat par

rapport aux changements de végétation et de sol, induits par le surpâturage ovin. Les résultats de ce travail permettent de discuter les modèles dynamiques existants et d'avancer des propositions quant aux opérations de réhabilitation et les nouveaux modes de gestion préconisés dans les parcours steppiques d'Algérie.

Abridged English version

In Algeria, as in other arid zones of the north of Africa, the steppic rangelands suffered rapid degradation during the last three decades. Because of high variability of climate and ecosystem functioning, assessment of such degradation, just as ecosystem management or restoration, is difficult as a result of difficulties to distinguish the long term trends from the reversible inter-annual fluctuations. *Stipa tenacissima* L. (Alfa in Arabic or esparto in Spanish), which has long been recognized as the typical dominant perennial plant in the Maghreb arid rangelands is currently going into extinction in the steppic High Plains of Algeria. Through synchronic vegetation studies in Maghreb, hypothesized its replacement by *Lygeum spartum* L.

Mots clés : désertification, surpâturage, succession, changements climatiques, restauration, réhabilitation.

(Sparte) as the main succession trajectory. In order to better understand the Alfa steppe dynamics, we compared functioning (*i.e.* fluctuations) of the two perennial grasses Alfa and Sparte.

The Alfa steppe monitored is located on the “Rogassa plateau” in western Algeria. The study site (33.93°N, 0.86°E) is located at 1100 m elevation on a gently sloped (< 2%) pediment with a shallow sandy-silt soil, limited by a calcareous crust at depths of 20–30 cm. The Sparte steppe site is located in nearly the same climatic and geomorphic conditions.

The long-term monitoring site was first established in 1975. Plant cover, biomass production were collected for a decade to assess the aerial net primary productivity and its interannual variation. Furthermore, long term changes in the Alfa steppe were assessed, using plant cover assessment, over a period of 35 years (1976–2010) along a transect including a 12 ha enclosure (fenced since 1975) to exclude sheep grazing and a 4300 m transect representing a grazing gradient from the enclosure and continuing onto the open rangeland.

At the initially dense Alfa stand (*S. tenacissima* represented 80% of the total plant cover), 35 years after, vegetation change showed the entire extinction of the original dominant species and its replacement by Sparte.

Plant production and rainfall were measured over ten consecutive years. Rainfall showed a high coefficient of variation (cv respectively 27% and 24%), but corresponding variation in total annual production was higher (respectively 43% and 76%). An indicator of this feature the entire above ground biomass of the Sparte grass disappeared when drought exceeded two years, while Alfa green parts persisted. Therefore, the main difference between Alfa and Sparte functioning is that the last one showed less perenniality than the former.

As a result of multi-annual droughts that seem to be more frequent during the study period, and change in land use, perennial vegetation was overgrazed and particularly Alfa while this plant was known to be barely palatable by sheep. At a landscape level, sand encroached on the study site including the enclosure. Vegetation and soil degradation created conditions that were no longer able to support the pre-existing Alfa-grass ecosystem.

Although the general trend 135-year-period showed non-significant change using the study period showed a higher number of multi-annual dry periods. We observed a decrease in perennial plant cover, from 50% in 1976 to 34% in 1987 ($p < 0.01$). A significant increase in the ephemeral plant cover was recorded in 1987 ($p < 0.01$) and 1993 ($p < 0.001$). Outside the enclosure, the decrease in perennial plant cover (from 50% in 1976 to 17% in 1987) was more significant ($p < 0.001$). It reached 21% in 1993. The ephemeral plant cover significantly became higher than the perennial one, changing from 5% in 1976 to 32% in 1987 and 23.6% in 1993. The taxonomic composition did not change significantly inside the enclosure while outside, in 1993, we recorded species never observed before. In the open rangeland, change particularly affected the perennial species; especially the *S. tenacissima* contribution to the total vegetation cover fell by 64%. In 2006, *S. tenacissima* and *L. spartum* virtually disappeared both inside and outside the ungrazed area. Both perennial and ephemeral plant covers were low throughout the site (less than 5%) with nearly no difference in general features between the protected area and the unprotected one. In 2010, following a relative rainy period, a vegetation recovery was observed with dominance of perennials inside the enclosure and of ephemerals outside. Only *L. spartum* regenerated with high density within the enclosure. A decline of 61% in soil organic matter was shown in the open Alfa rangeland.

From a restoration point of view the Sparte, while it was categorized than the Alfa grass within the same ecological and functional group, showed less efficiency in protecting vegetation and soil against degradation and erosion during the most critical periods. The passive restoration adopted in the steppic rangelands of Algeria, especially at the study site over larger enclosures did not restore the ecosystem composition but was seemingly beneficial for rangeland function rehabilitation. Such rehabilitation, with more vulnerability of the Sparte system, has to be reinforced by parsimonious management especially during multi annual dry periods. It needs to be scientifically supervised by maintaining the monitoring ecological changes using relevant scales in space and time, assessing societal response, testing rehabilitation techniques, and, as immediate management decision support tool, testing simple methods for forage assessment.

Introduction

L'Algérie, au même titre que les autres pays du nord de l'Afrique, doit faire face actuellement à la dégradation et à la désertification des écosystèmes les plus fragiles que sont les parcours pastoraux arides. L'évaluation de cette dégradation est d'autant plus difficile que le milieu est très fluctuant essentiellement en raison de la variabilité pluviométrique, principale source d'humidité et facteur prépondérant du fonctionnement de ces écosystèmes (Noy-Meir 1973 ; Rutherford 1980). L'aménagement ou la restauration des systèmes dégradés se heurte à cette même difficulté d'évaluation de leur dynamique. Une situation décrite à un instant donné est-elle représentative de l'état actuel de dégradation dont l'évaluation est recherchée ou simplement une réponse instantanée aux conditions climatiques du moment ? Dans les milieux très variables et imprédictibles, il est difficile de faire la part des fluctuations réversibles des changements à long terme. La surveillance (*monitoring*) est considérée comme l'approche la plus utile et la plus efficace pour répondre à cette problématique (Kraaij & Milton 2006). Elle consiste (Finlayson & Mitchell 1999) à procéder à des observations et des mesures systématiques en vue de vérifier la conformité de l'évolution de certains paramètres par rapport à des références ou standards. Peu de travaux se sont basés sur des résultats de surveillance à long terme en zone aride du nord de l'Afrique. Les évaluations, en l'absence de références historiques, ont été longtemps réalisées de façon synchronique, basées essentiellement sur les relations de contiguïté spatiale entre communautés végétales reliées à des typologies écologiques plus ou moins tranchées.

Une approche intermédiaire, dite diachronique, consiste à comparer pour un même système écologique l'état actuel à un état antérieur plus ou moins lointain. Une telle méthode relève souvent de l'inventaire ou de l'expertise exploratoire (Finlayson & Mitchell 1999) qui définit souvent les communautés végétales à partir de la physionomie. En effet, les steppes arides sont structurées et dénommées par des végétaux pérennes en touffes individualisées dans une matrice de sol nu ou occupé par des plantes à existence éphémère. Cette structure typique est une réponse à l'aridité (Montana 1992). Les deux principales poacées pérennes dominantes dans les steppes

arides d'Algérie, que nous avons considérées ici, sont l'Alfa (*S. tenacissima* L.) et le Sparte (*Lygeum spartum* L.). D'après les hypothèses dynamiques avancées par Le Houérou (1969) en Tunisie, par Celles (1975) et Djebaili (1978) en Algérie et plus particulièrement dans le Sud-Oranais (Aidoud-Lounis 1984 ; Aidoud & Aidoud-Lounis 1992), une steppe d'Alfa, par dégradation qui s'accompagne de dépôts de sable éoliens, s'oriente vers une steppe de Sparte.

La problématique de la restauration des parcours pastoraux en Algérie est que l'état de dégradation des Hautes Plaines est tel que des travaux de réhabilitation, faisant appel à une intervention humaine forte et coûteuse, seraient difficilement envisageables sur toute l'étendue de la steppe¹. L'une des possibilités offertes est la restauration passive (Lockwood & Samuels 2004). Cette technique consiste à éliminer le facteur qui empêche la régénération des ressources, ce qui peut permettre la restauration de la composition et/ou des fonctions du système (Hobbs & Norton 1996). Cette approche a été engagée dans le cadre d'un vaste programme du haut commissariat au développement de la steppe (HCDS²) portant sur près de 3 millions d'hectares.

Nous présentons dans cet article la dynamique d'une steppe d'Alfa pâturée dans laquelle une parcelle, retenue comme un témoin, a été mise en défens depuis plus de 35 ans. Au voisinage de cette parcelle le fonctionnement de l'écosystème a été suivi par des mesures régulières de la production primaire (Aidoud 1989, 1992), des changements de la composition floristique (Aidoud 1994 ; Slimani 1998), de la phytomasse (Aidoud & Touffet 1996) et des caractéristiques (taux de matière organique et granulométrie) du sol (Aidoud *et al.* 1999 ; Slimani & Aidoud 2004). Le suivi des changements a été réalisé le long d'un gradient de pression de pâturage partant d'une parcelle mise en défens en 1976. Slimani *et al.* (2010) ont montré qu'après 30 ans (1976-2006), des changements écologiques profonds ont affecté toute cette steppe, y compris la parcelle mise en défens, avec la disparition totale du système préexistant.

La plupart des travaux sur les effets des protections ou mises en défens sur le sol et la

1. Près de 10 millions d'hectares selon différentes estimations parmi les plus récentes.

2. Sous tutelle du ministère de l'Agriculture algérien.

végétation (*e.g.* Valone & Sauter 2005 ; Mekuria *et al.* 2006 ; Yayneshet *et al.* 2009) ont été effectués dans les pâturages se trouvant dans un état avancé de dégradation et très peu ont initialement disposé de témoins dans des conditions écologiques considérées comme optimales. Or, afin de prédire des options alternatives de gestion et d'aménagement, la connaissance du système préexistant est considérée comme indispensable (Halle & Fattorini 2004) pour de meilleures compréhension et évaluation des facteurs de changement. Dans les parcours steppiques arides, les interactions entre les usages et les changements climatiques constituent les deux principaux facteurs de désertification, ce qui est conforme à la définition de la convention des Nations unies sur la lutte contre la désertification (CCD). De grandes incertitudes persistent cependant, quant aux effets des changements climatiques sur les zones arides (Lioubimtseva & Henebry 2009). Dans de nombreuses régions d'Afrique, parallèlement à une diminution de la pluviosité, c'est surtout la tendance vers une augmentation de la fréquence et de l'intensité des périodes sèches qui risque d'être la manifestation la plus insidieuse des changements climatiques (Hillel & Rosenzweig 2002 ; IPCC 2007 ; Thomas 2008).

Afin de mieux comprendre les implications de ces changements dans la steppe d'Alfa étudiée, dans le présent travail, nous avons inclus les données de végétation enregistrées en 2010 (Slimani, non publiées) ainsi que les résultats de suivis fonctionnels d'une steppe de Sparte (Aidoud, non publiés). L'objectif de notre article est de réaliser une synthèse des résultats obtenus jusqu'à aujourd'hui en vue de répondre aux questions suivantes :

- à partir des résultats du suivi à long terme des steppes d'Alfa et de Sparte, quels éléments du fonctionnement peuvent aider à faire la part des fluctuations réversibles et des changements à long terme ?
- quelles causes sont à l'origine des changements ?
- quelle place la steppe de Sparte tient-elle dans la trajectoire dynamique observée et quelles sont les implications pour la restauration ?

Matériel et méthodes

Présentation et principales caractéristiques de la zone d'étude

La surveillance à long terme a porté sur la station de Rogassa (33° 93' N ; 0° 86' E ; altitude 1 100 m) faisant partie du « plateau de Rogassa » et située à une trentaine de kilomètres au nord-ouest de la ville d'El Bayadh (figure 1). Jusqu'au début des années 1980, la végétation, similaire aux descriptions faites dans ces contrées il y a plus d'un siècle (Mathieu 1887 ; Trabut 1889), était constituée par une nappe d'Alfa parmi les plus denses et les plus homogènes d'Algérie. La végétation englobait une centaine d'espèces mais dans laquelle *S. tenacissima* assurait 78 % du couvert végétal global qui était de 50 %. La communauté était représentative des groupements d'Alfa pur décrits dans le bassin du Chott Chergui du Sud-Oranais par Aidoud-Lounis (1997). La topographie est caractérisée par un glaciais d'érosion subhorizontal du quaternaire ancien (Pouget 1980). La croûte calcaire, située à une profondeur de 30 à 50 cm, est la principale caractéristique de ce type de glaciais (Ruellan 1971). À la surface du sol, dominent les éléments grossiers (graviers) et la pellicule de glaçage.

Un suivi sur onze années a été réalisé également dans une station de Sparte (33° 83' N ; 0° 24' W, altitude 1 040 m) dont seul le fonctionnement sera, à titre comparatif, résumé dans le présent article. La végétation, avec un couvert végétal de 37 %, était dominée par *L. spartum* (44 % du total). Il s'agit également d'un glaciais subhorizontal à croûte calcaire avec un sol sablo-limoneux.

Les caractéristiques édaphiques des steppes d'Alfa pures étaient indicatrices d'un état relativement bien conservé par rapport aux communautés à Sparte dominant, considérées comme issues de la dégradation de nappes alfatières de la région (Aidoud-Lounis 1984).

Les taux moyens de matière organique et de la fraction fine (argiles et limons fins) du sol ont été retenus pour leur efficacité en tant qu'indicateurs diagnostiques (*sensu* Niemi & McDonald 2004) dans l'évaluation de l'état de dégradation des écosystèmes. Ces deux variables étaient respectivement de 1,6 % et 28 % dans les steppes d'Alfa et de 0,8 % et 15 % dans celles de Sparte. Le sol montre un profil calcaire bien différencié.

Les deux sites d'Alfa et de Sparte, avec une pluviométrie annuelle respectivement de 250

et 210 mm.an⁻¹ appartiennent à l'étage méditerranéen aride au sens d'Emberger.

Exploitée en pâturage collectif et libre, la majeure partie des steppes étudiées a vu la charge animale potentielle, estimée pour une « année moyenne », passer d'une unité ovine³ (uo) pour 4 à 5 ha à 1 uo pour 6 à 8 ha alors que parallèlement la charge réelle aurait augmenté de près de 6 fois en 30 ans, d'après l'office des statistiques algérien.

Les paramètres, objet du suivi écologique

Composition floristique, couvert végétal et production primaire nette aérienne (PPNA)

Les méthodes utilisées dans le suivi ont été de deux types :

- l'échantillonnage de la composition et de la PPNA a été réalisé dans une parcelle clôturée durant l'année de mesure et divisée en placettes élémentaires⁴ de 16 m². Dix à douze mesures ont été réalisées dans l'année. Au cours de chaque mesure, 10 placettes ont été relevées selon un mode aléatoire. Un tri séparant les espèces a été réalisé sur le terrain. Les poacées pérennes (Alfa ou Sparte) faisaient l'objet d'une pesée sur le terrain et en laboratoire, du tri d'un échantillon pour séparer les organes verts des organes secs (nécromasse). Le poids est exprimé en matière sèche obtenue par séchage à 65 °C. La PPNA est évaluée à partir du suivi de la phytomasse le long de l'année, intégrant le cycle phénologique des différentes espèces et groupes d'espèces ;
- les changements (station d'alfa) ont été évalués le long d'un transect de 4 300 m partant d'une parcelle mise en défens contre le pâturage ovine (300 m du transect) et se continuant dans un terrain librement pâturé. Un suivi des fréquences spécifiques a été réalisé grâce à la méthode d'analyse linéaire

3. L'unité ovine ou unité zootechnique ovine, dont les besoins sont évalués à 400 UF.an⁻¹, correspond, dans les conditions steppiques selon Ionesco (1972), à environ 1 brebis + 1 agneau + fraction équivalente non productive du troupeau (i.e. 0,2 antenais + 0,05 bélier). L'UF ou unité fourragère correspond globalement à l'énergie utile de 1 kg d'orge.

4. Après avoir testé une surface élémentaire de 32 m², celle de 16 m² s'est avérée suffisante pour les espèces pérennes. Les éphémères ont été échantillonnées dans une surface de 8 m² au sein de chaque placette élémentaire.

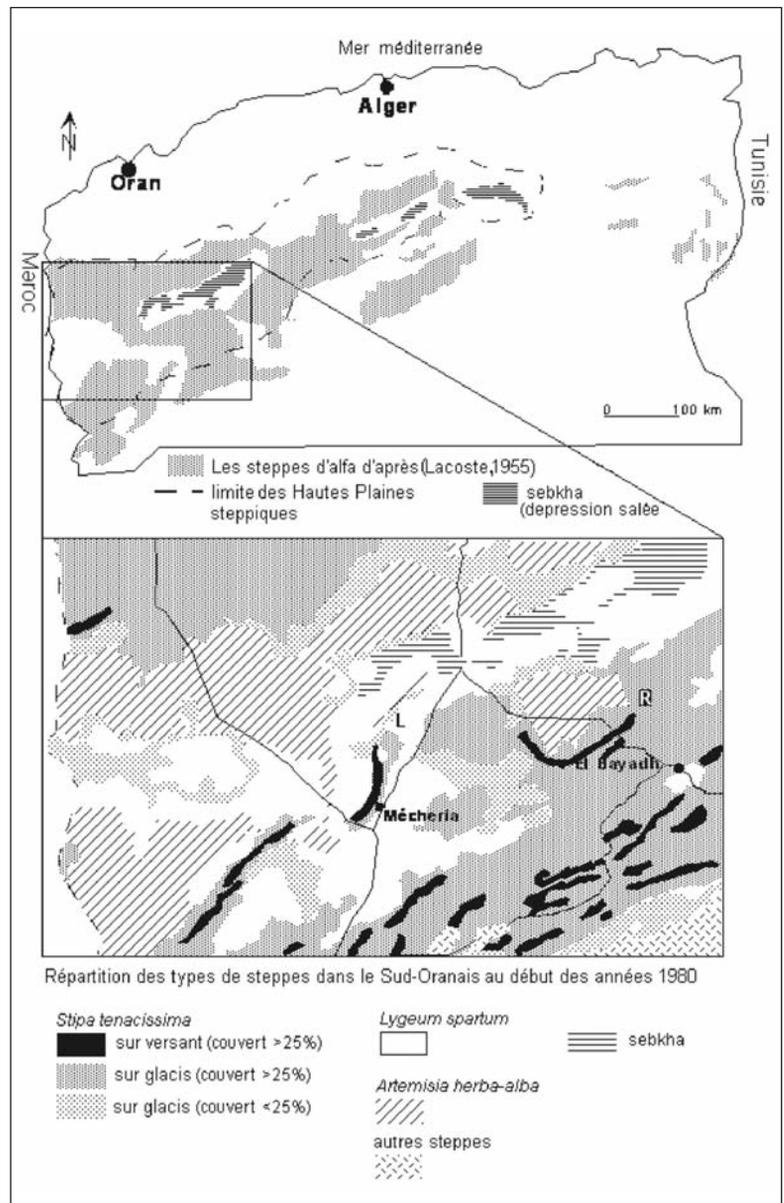


Figure 1 – Répartition des steppes d'Alfa en Algérie (années 1950) et dans le Sud-Oranais (années 1970). Les deux sites d'observations sont indiqués par « R » pour la steppe d'Alfa et par « L » pour la steppe de Sparte.

Figure 1 – Alfa grass steppe distribution in Algeria: after Lacoste (1955) and in the south oranian region (1970s).
Two sites: "R" for the alfa steppe site and "L" for the sparte one.

dite de « points quadras » (Daget & Poissonet 1971). La fréquence d'une espèce *i* correspond au rapport du nombre de points auxquels cette espèce a été relevée au nombre total de points (200 avec un point de lecture tous les 10 cm) sur une ligne de 20 m. Ces fréquences ont été assimilées à des recouvrements. Cette même technique a servi à relever les éléments de la surface du sol autres que végétaux. Elle a été également utilisée pour évaluer les variations de fréquence dans les parcelles de suivi de la phytomasse.

La pluie, principal déterminant du fonctionnement, est l'unique descripteur du climat qui a été retenu. Seul le cumul pluviométrique annuel est utilisé, bien que la répartition saisonnière soit importante dans la définition de la qualité climatique annuelle. La station météorologique de référence est celle d'El Bayadh à une trentaine de kilomètres de la station de Rogassa disposant de données de pluie depuis 1875. Une corrélation significative ($p = 0,0296$) a été trouvée entre les deux stations entre 1975 et 1986.

Traitements statistiques appliqués aux données pluviométriques et de végétation

Pour l'analyse statistique, nous avons utilisé les calculs de corrélation et de régression pour les relations entre la pluviométrie et la production primaire, l'analyse des variances pour les changements à long terme. En revanche pour les données de pluviométrie à long terme, la régression classique ne suffit plus tant les erreurs standard des paramètres estimés sont larges et ne permettent pas de tirer des conclusions significatives. Pour tester la tendance sur la pluviométrie d'El Bayadh à long terme, outre le test de Mann-Kendall classique, nous avons utilisé la régression quantile. Cette dernière, très utile en écologie notamment (Cade & Noon 2003), est réalisée non plus en fonction de la moyenne mais en fonction des quantiles (centiles, déciles, quartiles...). Elle permet ainsi de tester la relation à travers toute l'étendue des données. Nous avons utilisé « quantreg⁵ », le module développé pour le logiciel R par Roger Koenker, initiateur de la méthode.

Résultats

Fluctuations réversibles

Variation interannuelle de la pluviométrie

Les données de la station météorologique d'El Bayadh montrent une pluviométrie légèrement plus élevée (29 mm.an⁻¹ en moyenne) que celle de Rogassa en raison de sa position plus élevée en altitude. Durant la période 1975 à 2006, la pluviométrie annuelle a montré d'importantes variations (figure 2), dans

lesquelles nous pouvons reconnaître trois périodes sèches : 1978-1979, 1983-1985 et 1998-2003. Entre 1975 et 2009, la moyenne annuelle a été de 254 mm.an⁻¹. Comparée aux enregistrements à long-terme (figure 2), elle est de 14 % plus faible ($p = 0,016$) que celle (297 ± 16 mm.an⁻¹) mesurée depuis 1875 avec une valeur modale de 240 mm.an⁻¹ qui serait donc la valeur la plus probable. Une telle valeur, inférieure à la moyenne, est une caractéristique du climat aride (Hillel & Rosenzweig 2002). La tendance générale montre une baisse de la pluviométrie durant plus de 130 ans. Cependant, ni le test de tendance de Mann-Kendall, ni les régressions quantiles n'ont montré une aridification significative. Nous pouvons cependant avancer une augmentation sensible de la fréquence des sécheresses multi-annuelles.

Variation interannuelle de la production primaire nette aérienne (PPNA)

Selon leur fonctionnement et leur phénologie par rapport aux périodes sèches (mois, saisons ou années), les plantes angiospermes des Hautes Plaines steppiques arides peuvent être divisées en deux grands groupes fonctionnels qui, selon la définition de Lavorel *et al.* (1997), constituent des groupes de réponse réagissant de manière similaire à un facteur de l'environnement, la sécheresse en l'occurrence, et partageant des traits biologiques communs. Ce sont les pérennes ou arido-actives et les éphémères ou arido-passives⁶ (Evenari 1985).

La production (PPNA) est étroitement corrélée à la quantité de pluie annuelle (figure 3). Sa variabilité élevée peut être exprimée par les coefficients de variation (CV) qui, calculés pour la production totale, sont de 43 % et 76 % respectivement pour la steppe d'Alfa et celle de Sparte. Notons que les CV de la pluviométrie sont respectivement de 27 % et 24 %. La variabilité est plus importante dans la station de Sparte surtout en raison des éphémères. Alors qu'elle peut atteindre

5. <http://www.econ.uiuc.edu/%7Eroger/research/rq/vig.pdf>

6. Nous utilisons ici « éphémères » pour désigner les plantes arido-passives qui ne maintiennent pas de photosynthèse en période sèche. Ce sont les thérophytes (ou « annuelles » qui ne présentent pas en fait de cycle annuel régulier sous climat aride) mais également de nombreuses vivaces : certaines géophytes et hémicryptophytes, voire certaines chaméphytes dont les organes aériens cessent leur fonctionnement en période sèche. Les éphémérophytes sont des thérophytes à cycle très court (quelques semaines voire quelques jours). Le terme « pérennes » désigne les arido-actives qui montrent une activité photosynthétique y compris durant les périodes sèches.

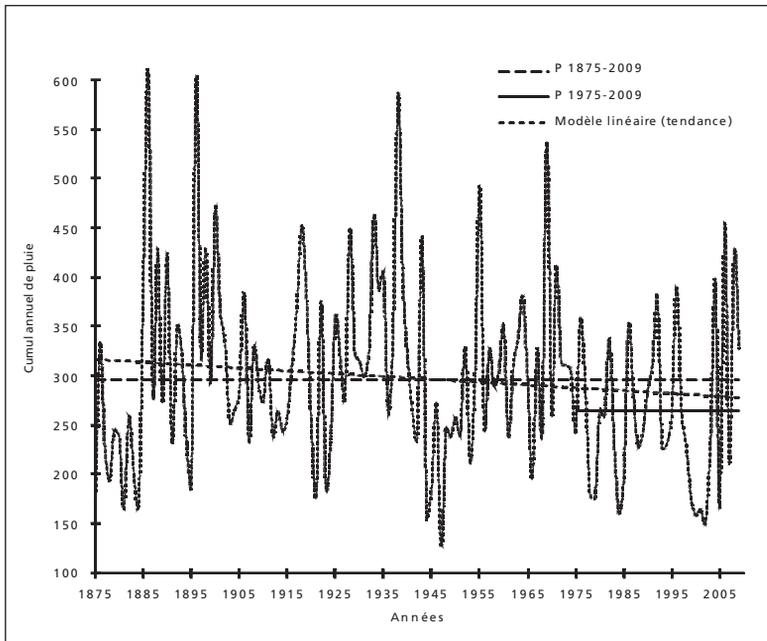


Figure 2 – Pluviométrie annuelle (septembre-août) du poste d'El Bayadh (Algérie). La courbe pointillée représente les données observées montrant une variabilité élevée (coef. var. de 32 %). La moyenne P annuelle de la période d'étude (35 ans) est inférieure de 32 mm à celle relevée sur toute la période 1875-2009.

Figure 2 – Annual rainfall (Sept.-Aug.) at El Bayadh. The observed values (dotted line) are highly variable (coefficient of variation of 32%). The mean annual rainfall (P) of the study period is 32 mm lower than the general period 1875-2009.

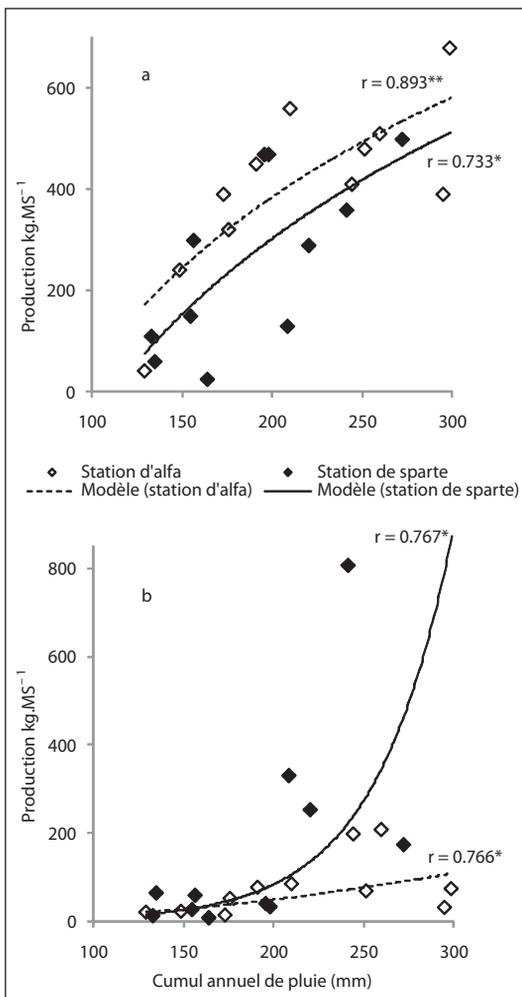


Figure 3 – Relation entre la pluviosité et la production primaire annuelle aérienne (a : espèces dominantes, b : éphémères).

Figure 3 – Rainfall and primary production (ANPP) relationship for a: dominant perennial species and b: for ephemerals.

800 kg.MS, la production des éphémères est quasi nulle pour les faibles pluviométries.

Exprimée par rapport à la biomasse, la proportion des thérophytes au sein des éphémères, calculée dans les deux systèmes sur 90 dates auxquelles des éphémères étaient présentes (*i.e.* hors périodes sèches), était de $34 \pm 5\%$ ($p = 0,05$) dans la steppe d'Alfa et de $84 \pm 8\%$ dans la steppe de Sparte.

La PPNA moyenne exprime la productivité annuelle qui serait de 406 ± 119 kg.MS.an⁻¹ pour *S. tenacissima* et pour *L. spartum* de 260 ± 123 kg.MS.an⁻¹. L'efficacité biotique est calculée (Barbour cité par Floret et Pontanier 1982) comme le rapport de la productivité annuelle à la phytomasse totale maximale. Cette efficacité serait respectivement pour l'Alfa et le Sparte de 40 % et 84 % en considérant la biomasse verte et de 5 % et 18 % en incluant la nécromasse sur pied. Cela montre que le Sparte serait plus efficace par rapport à l'Alfa mais signifierait surtout que ce dernier maintient plus de phytomasse sur pied, autrement dit fait montre d'une pérennité plus grande. La pérennité d'une espèce s'exprime en effet par sa capacité de persistance durant les périodes physiologiquement critiques. Elle peut se mesurer également par le minimum de biomasse aérienne que l'espèce maintient sur pied durant les périodes sèches. Dans les deux stations, ce minimum a été durant la période d'étude du fonctionnement de 180 ± 30 à 1050 ± 160 kg.MS.an⁻¹ pour *S. tenacissima* et de 1 à 240 ± 50 kg.MS.an⁻¹ pour *L. spartum*. Les valeurs les plus faibles ont été rele-

vées durant les périodes sèches pluriannuelles. *L. spartum* a disparu pratiquement dès lors que la période sèche a excédé deux années. La production la plus faible du Sparte ne correspond pas à l'année la plus sèche mais à celle qui la suit, la régénération se faisant après un certain temps de latence.

Changements à long terme

Changements du couvert végétal des pérennes vs éphémères

Dans la steppe d'Alfa, à l'origine, *S. tenacissima* représentait (figure 4) plus de 80 % et les éphémères moins de 10 % du couvert total (55 %). Dans la parcelle mise en défens, le couvert des pérennes a baissé de 50 % à 34 %

($p = 0,0093$) en 1987 avec une légère reprise, cependant non significative, en 1993.

À l'extérieur, la baisse des pérennes a été plus nette : de 50 % à 17 % ($p < 0,001$) en 1987 puis 21 % en 1993. Le couvert des éphémères a augmenté de 5 % en 1976 à 24 % en 1993 après avoir atteint 32 % en 1987. Le couvert des éphémères est devenu ainsi plus important que celui des pérennes.

Entre 2000 et 2006, pérennes et éphémères ont vu leur couvert baisser de façon sévère sans dominance notable entre les deux catégories ou dans les deux conditions. En 2010, une reprise importante du couvert est enregistrée avec une dominance des pérennes dans la mise en défens et des éphémères à l'extérieur avec des niveaux comparables à ceux enregistrés durant les décennies 1980 et 1990.

Changements du couvert végétal des principales espèces pérennes

Simplement présent au départ, *L. spartum* apparaît pour la première fois avec un couvert significatif en 1993 (figure 5). En 2000, alors que l'Alfa voit son couvert chuter de près de 90 % dans la mise en défens, le Sparte se maintient et apparaît *Salsola vermiculata* qui n'avait jamais été recensée durant les dix premières années de suivi. L'Alfa a pratiquement disparu à l'extérieur. Le retour des pluies, à la fin des années 2000, a favorisé l'expansion de *L. spartum* qui couvre alors 25 % du sol dans la steppe protégée mais seulement 7 % dans la steppe pâturée.

Discussion

Le présent travail se proposait de dresser une synthèse sur le suivi à long terme d'une steppe aride d'Algérie et d'en tirer les principales leçons pour la restauration de ces milieux. Afin de mieux comprendre certains mécanismes, il était nécessaire de séparer les fluctuations réversibles des changements à long terme. Afin d'en déduire les causes, ces derniers ont été mis en relation avec le climat et le surpâturage, les deux facteurs prépondérants dans la zone d'étude. La comparaison au plan fonctionnel *in situ* des deux systèmes, l'un correspondant à la steppe d'Alfa d'origine, l'autre à celle de Sparte actuelle dans la zone d'étude, a permis de déceler les différences fonctionnelles principales ainsi que les liens dynamiques entre ces deux systèmes.

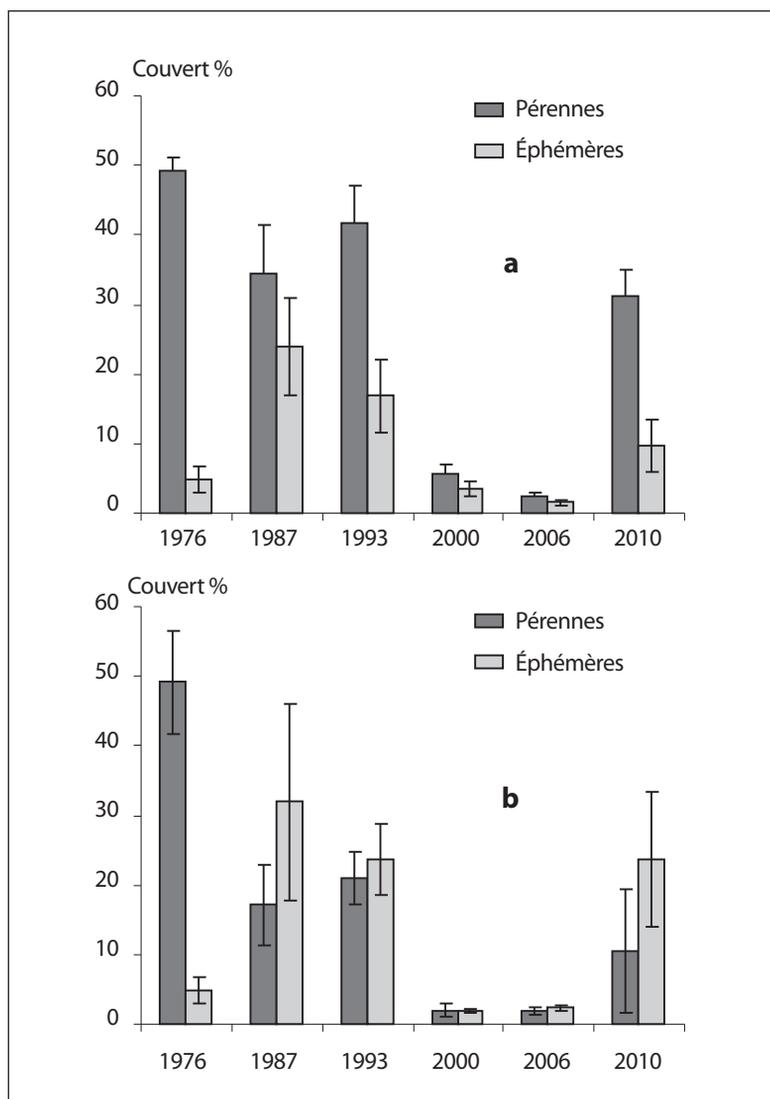


Figure 4 – Changement du couvert végétal des pérennes et des éphémères dans la steppe d'Alfa. a : parcelle mise en défens ; b : terrain pâturé.

Figure 4 – Perennial and ephemeral plant cover change in the Alfa site. a: enclosure; b: outside the enclosure.

Différences entre les systèmes Alfa et Sparte

S. tenacissima et *L. spartum* sont les deux poacées pérennes les plus communes dans les paysages steppiques arides du Maghreb et du sud-est de la péninsule Ibérique. Le Sparte tire son nom de « sparterie », usage de la plante qui était très répandu. Mais l'Alfa subit également ce même usage. En arabe, le terme générique pour désigner la matière servant à la sparterie se dit *halfa* et, en Espagne, c'est *S. tenacissima* qui est dénommée *Esparto*. Pour le profane, un examen attentif est nécessaire au premier abord pour les distinguer au plan botanique. Les deux plantes peuvent être confondues y compris au plan écologique (García-Fuentes *et al.* 2001).

Le remplacement de l'Alfa par le Sparte en tant qu'espèce dominante est un des résultats fondamentaux de ce travail. En 2010, c'est *L. spartum* qui est la principale dominante du site. Sans atteindre le niveau de recouvrement initial de l'Alfa, le Sparte contribuait à 62 % du couvert végétal qui était de 41 % dans la mise en défens mais à seulement 21 % à l'extérieur où les éphémères étaient plus abondantes.

Les résultats de la surveillance à long terme nous permettent de faire ressortir les différences fondamentales entre les deux espèces. Dans des conditions normales de pluviosité (Aidoud 1989), les limbes verts du Sparte peuvent persister 1 à 2 ans et ceux de l'Alfa 2 à 3 ans. Le Sparte a montré une résistance moindre vis-à-vis des sécheresses pluriannuelles. Les organes aériens du Sparte disparaissent entièrement après deux années sèches. Dès lors, une dormance physiologique est imposée à l'espèce. Après le retour des pluies, la régénération du Sparte est spectaculaire mais n'est pas immédiate et se fait par repousse à partir des rhizomes mais également par germination. En revanche, aucune germination d'Alfa n'a été relevée durant toute la période d'étude alors que la floraison a eu lieu pratiquement tous les ans. Durant les sécheresses des années 1980, la disparition du Sparte a été plus remarquée et déplorée que celle de l'Alfa qui avait alors persisté dans de nombreux endroits. Ce sont donc deux espèces considérées comme appartenant au même groupe fonctionnel mais dont le fonctionnement diffère fondamentalement durant les longues sécheresses, périodes critiques et déterminantes vis-à-vis des successions écologiques. De tels phénomènes appellent à plus

de prudence en matière d'évaluation instantanée ou de comparaisons diachroniques de la végétation dans ces milieux (Aidoud *et al.* 2008).

Les causes des changements

Le changement le plus marquant dans le site d'étude a été l'extinction de *S. tenacissima* qui représentait 80 % du couvert végétal du système préexistant. Dans les formations steppiques, les espèces dominantes jouent souvent le rôle de « clef de voûte » au sein de l'écosystème (Aronson *et al.* 1993). Les touffes, séparées par du sol plus ou moins nu selon la saison, représentent autant d'îlots de fertilité sous lesquels se concentrent des nutriments

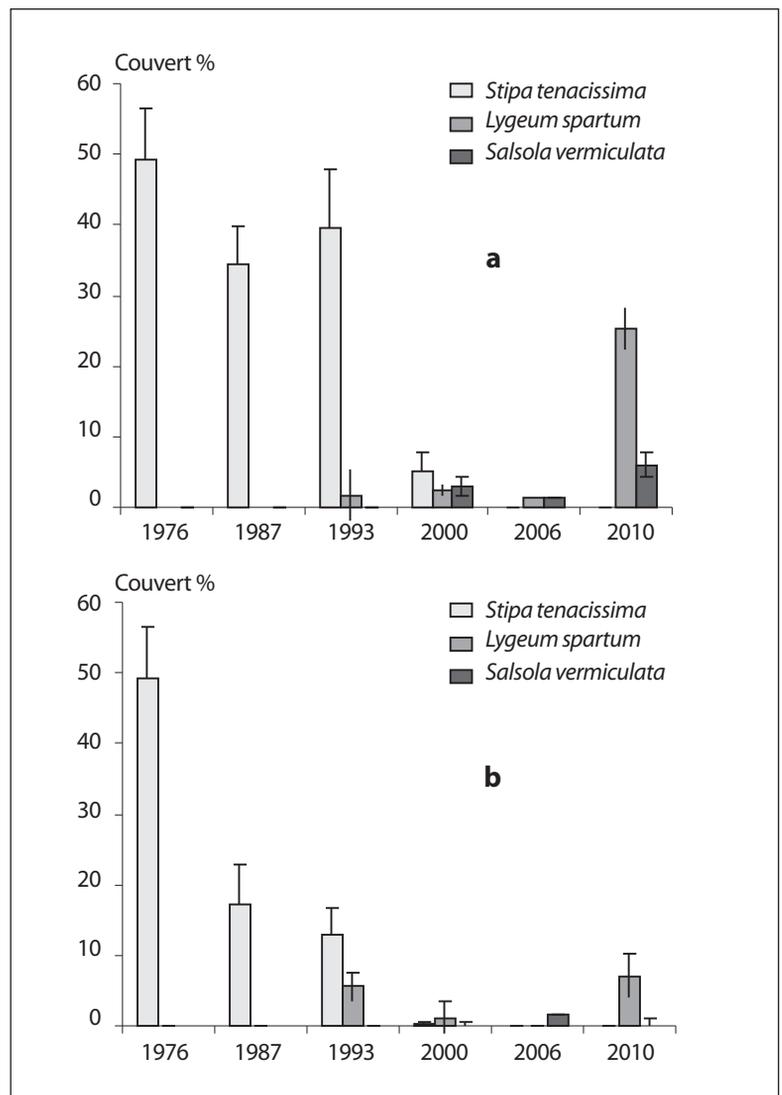


Figure 5 – Changement du couvert végétal des principales espèces pérennes dans la steppe d'Alfa. a : parcelle mise en défens ; b : terrain pâturé.

Figure 5 – Main perennial plant cover change in the Alfa site. a : enclosure; b : outside the enclosure.

(Schlesinger *et al.* 1996). La touffe d'Alfa forme une butte avec des propriétés du sol améliorées : taux de matière organique et d'éléments fins du sol plus élevés (Aidoud *et al.* 1999) ; meilleure interception et stockage de l'eau (Cerdeña 1997), protection contre l'érosion (Puigdefabregas & Sanchez 1996 ; Cerdeña 1997) et de nombreuses espèces trouvent refuge et nutriments dans la touffe d'Alfa ou dans son voisinage (Aidoud 1989). Outre ces caractéristiques, les travaux d'écophysiologie ont montré d'importantes capacités adaptatives aux conditions d'aridité et de sécheresse (Nedjraoui 1990 ; Pugnaire & Haase 1996). La structure spatiale de la steppe d'Alfa plus hétérogène (patches), en îlots de fertilité séparés par du sol nu, permet une diversité plus grande (Pickett & White 1985) et une résistance à l'érosion éolienne. La dégradation de l'Alfa s'est accompagnée d'un appauvrissement et d'une homogénéisation du sol qui ont contribué à la banalisation du cortège floristique.

Le couvert important des thérophytes est connu comme une caractéristique de l'aridité (Daget 1980). Cette catégorie était dominante dans celle des éphémères dont l'augmentation constante serait favorisée par l'ensablement. Ce phénomène qualifié de thérophytie (Daget 1980) ou de thérophytisation (Quezel 2000) est un indicateur de dégradation avancée des écosystèmes arides.

La dégradation de l'Alfa s'est accompagnée d'une détérioration des propriétés édaphiques (Aidoud *et al.* 1999 ; Slimani *et al.* 2010). Ces derniers auteurs ont montré dans le site d'étude, pour la période 1976-2006, une baisse du taux de matière organique de 61 % et du taux d'argiles de 57 % dans la steppe pâturée alors que la baisse était non significative dans la mise en défens pour les deux variables. Ces auteurs ont enregistré également une augmentation de l'ensablement de surface passant de 0 % initialement à 76 % en 2006 dans la steppe pâturée et à 78 % dans la mise en défens. Dans cette dernière, l'ensablement ne semblant pas s'être accompagné d'érosion, il s'explique par le piégeage des particules sableuses exercé par la végétation qui y est plus dense.

Ces résultats signifieraient que l'éradication de l'Alfa n'est pas due aux changements édaphiques. En effet, comme cela a été observé dans notre cas (Aidoud et Touffet 1996) au cours d'une dégradation, il est admis que le plus souvent les changements biotiques pré-

cedent les modifications abiotiques (Milton *et al.* 1994 ; Hobbs & Norton 2004).

Les causes pouvant être avancées sont :

- le pâturage, en tant que cause, paraît paradoxal car l'Alfa est connu pour ses faibles appétibilité et valeur fourragère et seules les jeunes pousses et les inflorescences sont traditionnellement consommées par les ovins. Les feuilles plus âgées n'étaient utilisées, sur pieds ou récoltées, qu'en complément d'aliments concentrés (orge ou maïs) en périodes de disette ou d'agnelage. L'explication de l'accentuation du phénomène est fournie par les changements d'usage (*cf. infra*). Le gradient de pâturage qui a été établi et analysé a montré l'importance du pâturage par les seuls ovins (Aidoud & Touffet 1996 ; Aidoud *et al.* 1999 ; Slimani 1998). Nous n'avons pas de données précises sur le prélèvement dû à d'autres herbivores tels que les rongeurs relativement abondants dans ce type de steppes (Fichet-Calvet *et al.* 2000) et dont les effets peuvent être significatifs (Weltzin *et al.* 1998 ; Roth *et al.* 2009). Le surpâturage a été ainsi la première cause de dégradation de l'Alfa ;
- les sécheresses récurrentes constituent l'expression de la variabilité interannuelle, caractéristique normale du climat aride. Cependant, la variabilité interannuelle de la production primaire est plus de deux fois plus importante que celle de la pluviométrie indiquant l'extrême vulnérabilité du système durant les périodes sèches. La sécheresse sévère de 1982 à 1985, malgré la tendance non significative à long terme dans la région, a néanmoins généré des changements écologiques significatifs et durables en raison des facteurs synergiques qui l'ont accompagné tels que les changements d'usage (*cf. infra*) ;
- l'ensablement, conséquence de l'érosion du sol, est dû dans notre cas au sable provenant des steppes voisines en voie de désertification (Slimani *et al.* 2010). À un niveau élevé, cet ensablement peut créer, par « contamination » y compris dans l'espace protégé, des conditions défavorables à la survie de l'Alfa se trouvant confrontée à d'autres espèces psammophiles plus compétitives, telles que le Sparte. Ainsi, la poacée *Stipagrostis pungens*, psammophyte la plus caractéristique des steppes arides du Maghreb, a été relevée pour la première fois, dans la partie pâturée, en 1993 (Slimani 1997) ;

– les changements d'usage dont trois caractéristiques (années 1970 et 1980) ont changé fondamentalement l'impact du pâturage sur l'Alfa : (1) l'apport massif d'aliment du bétail subventionné par l'État afin de lutter contre les disettes mais dont l'usage s'est généralisé progressivement (Aidoud & Touffet 1996) ; (2) les services forestiers ont vu le retrait du secteur alfatier de leur contrôle qui assurait une relative protection des nappes alfatières de plaine ; (3) alors que le prix de la plupart des produits alimentaires était subventionné et contrôlé par l'État, celui des viandes rouges était resté libre, favorisant ainsi la spéculation. L'aliment du bétail étant subventionné, l'élevage est devenu plus attractif et une part importante de la céréaliculture a été détournée vers l'élevage ovin (Boutonnet 1992 ; Frahi 1995). Dans ces conditions de forte contribution des céréales à l'alimentation des ovins, l'Alfa, à cause de sa pérennité, a servi d'aliment de lest (Aidoud & Nedjraoui 1992).

Il est ainsi difficile d'incriminer une cause unique dans la dégradation de la steppe d'Alfa. Le pâturage extensif a été une pratique millénaire et une partie intégrante du système. L'ensablement est une conséquence de la dégradation mais peut en devenir une cause secondaire. La steppe d'Alfa a certainement connu d'autres sécheresses probablement plus intenses. Celles-ci décimaient les troupeaux et la végétation avait la possibilité de se régénérer dans un système fonctionnant en non-équilibre (*cf. infra*). Avec la dégradation et la baisse des ressources fourragères naturelles et en raison du surpâturage, la sécheresse est devenue plus remarquable et souvent confondue avec la désertification. Les sécheresses, comme les changements d'usage, ont des effets indirects mais constituent le plus souvent les facteurs déclencheurs ou aggravants de la dégradation.

Quelles implications vis-à-vis de la restauration ?

Très tôt (Sampson 1917), dans différents parcours du monde, la pratique du pastoralisme a nécessité l'évaluation des parcours et la connaissance de la dynamique végétale en a été la pierre angulaire (Briske *et al.* 2005). Des prescriptions de modes de gestion pastorale ont été développées à partir de divers patrons dynamiques. Dans ce cadre, c'est le

modèle classique de dynamique déterministe à trajectoire unique (Dyksterhuis 1949) qui a longtemps prévalu. Des modèles alternatifs ont été récemment développés partant du concept d'états stables multiples (Holling 1973) et de celui de non-équilibre (Wiens 1984). L'écologie pastorale a vu ainsi émerger le modèle d'« état et de transition » (ST) et du concept de « seuil » qui a pris une importance fondamentale plus particulièrement en écologie pastorale (Walker 1993). Le concept de seuil peut être utilisé dans un sens large pour comprendre la réorganisation soit rapide, soit progressive des états d'un écosystème, en réaction à des perturbations soit discrètes, soit graduelles du milieu (Bestelmeyer 2006). Les modèles des stades et transitions (ST) introduits par Westoby *et al.* (1989) permettent de décrire les états alternatifs stables et les transitions entre ces derniers. Dans la succession de la steppe d'Alfa vers celle de Sparte, il s'agit de déterminer si ce dernier état est un état alternatif stable ou une simple transition.

Dans des conditions de pâturage continu, le système « Sparte », avec des phases durables de dénudation du sol, ne serait plus capable de se maintenir durablement et serait une transition vers un système qu'il convient de reconnaître : installation, par exemple, de systèmes de dunes mobiles observables d'ores et déjà dans ces systèmes ou dominance de chamaéphytes ligneux tels que *Salsola vermiculata* ou autres.

Dans le cas de changements climatiques allant vers une confirmation de la récurrence de plus en plus fréquente des sécheresses pluriannuelles, l'accentuation des alternances érosion-ensablement (Aidoud *et al.* 1999) donnerait lieu à la disparition de l'ensemble du système écologique préexistant. Avec l'ensablement, un nouveau type de sol s'est installé (Floret et Pontanier 1982 ; Aidoud *et al.* 1999) conduisant à l'extinction de toute une liste d'espèces associées à l'Alfa et qui étaient indicatrices des meilleures conditions phytoclimatiques steppiques. Autrement dit, la succession prendrait un caractère primaire.

La succession menant vers l'installation de la steppe de Sparte est en accord avec l'une des hypothèses phares de la dynamique de dégradation dans le Sud-Oranais en particulier (Aidoud-Lounis 1997). Les steppes d'Alfa seraient elles-mêmes issues de matorrals voire de forêts (*e.g.* Le Houérou 1981 en Afrique du Nord). La restauration d'une forêt de pin

d'Alep, sous forme de « barrage vert » dressé devant un désert qui « avance », était issue de cette hypothèse. D'après Behnke & Kerven (1994), l'échec de la plupart des plans d'aménagement pastoraux dans la région s'expliquerait par l'application d'un tel modèle dynamique qualifié de « botano-centriste ». En effet, la restauration de la steppe d'Alfa ne serait plus possible. Les tentatives utilisant par exemple le paillage (Djellali et Rozé 1990) ont échoué. La remobilisation de la matière organique du sol ne bénéficie plus à l'Alfa (Bessah *et al.* 1999). L'impossibilité d'un « réassemblage » de la communauté préexistante avec Alfa dominant semble donc définitivement établie. Les conditions écologiques actuelles steppiques ne correspondent plus à celles ayant présidé à l'installation de l'Alfa. Manjauze, dès 1947, considérait que l'espèce figurait « comme un témoin ou un vivant fossile, maintenu hors de son aire actuelle de dispersion active par sa remarquable résistance végétative ». Le sol sous-jacent à la touffe d'Alfa serait lui-même un sol fossile (Bottner 1982), témoin d'une pédogénèse du quaternaire ancien. Le suivi à long terme a montré que ce sol est moins une construction de l'Alfa qu'un vestige d'un système ancien que la conjonction de plusieurs facteurs, longtemps improbable, a rapidement détruit.

La parcelle mise en défens, de surface relativement réduite, n'a pas joué son rôle de témoin quant à la composition du système préexistant. L'ensablement qui y a été observé n'est pas dû à une dégradation interne à la parcelle mais provient des steppes voisines en voie de dégradation depuis plus longtemps comme indiqué par l'évaluation de 1976-1977 (Aidoud *et al.* 1981). La surveillance doit ainsi intégrer la dimension paysagère qui, seule, permet d'établir les liens dynamiques entre des systèmes se trouvant à des stades dynamiques différents. Malgré les changements importants dans la parcelle, les conditions édaphiques restent moins importantes en profondeur qu'en surface, traduisant ainsi une certaine inertie du système. Les attributs édaphiques, dans le pire des cas, n'ont pas atteint les niveaux observés dans un désert et une réhabilitation demeure donc possible. Celle-ci reste cependant tributaire de l'efficacité et de la rapidité des mesures de gestion durables.

Bien que l'Alfa et le Sparte soient généralement placés dans le même groupe fonctionnel, le Sparte ne peut remplacer valablement l'Alfa en raison de ses performances nette-

ment plus faibles. Un objectif serait une réhabilitation qui, faute de restaurer la structure (composition) d'origine, permettrait de restaurer les fonctions. En effet, les transitions sous climat aride ne sont pas toujours réversibles et se traduisent non seulement par la disparition d'espèces, mais également par des changements édaphiques (Milton *et al.* 1994). En fait, ce ne serait ni une restauration passive car la composition n'est pas retrouvée, ni une réhabilitation. Ce serait une réhabilitation « passive » car le système protégé contre le pâturage s'oriente de lui-même vers un état plus ou moins stable à Sparte mais qui pourrait être maintenu durablement par des mesures de gestion adéquates.

C'est la surveillance continue à long terme qui a pu faire ressortir les capacités spécifiques réelles qu'il s'agit d'intégrer dans la gestion du parcours. La première mesure est que durant les sécheresses de longue durée, en raison de la vulnérabilité du sol, le pâturage voire le passage des troupeaux doit être banni dans ce nouveau type de steppe.

La restauration passive, seule possibilité pour les grandes étendues steppiques en voie de désertification, semble avoir été retenue par les décideurs en Algérie, confiant la gestion d'une grande partie des parcours steppiques au HCDS. Ce dernier a, depuis quelques années, opté pour la mise en défens pour une restauration passive prenant souvent la forme d'une réhabilitation et pour la mise au repos temporaire pour la gestion. Notre site d'étude semble avoir été intégré dans un de ces espaces et répond correctement aux objectifs de réhabilitation. Des unités de plusieurs milliers d'hectares chacune ont été placées sous le contrôle du HCDS et des parcelles sont mises en location pour le pâturage durant une durée déterminée selon l'état de la végétation. Au plan sociétal, les agro-pasteurs semblent avoir accepté ce nouveau mode de gestion collective des parcours, ce qui n'était pas pensable il y a seulement quelques années.

Ces mesures semblent appropriées mais le manque de connaissance sur la dynamique, les règles d'assemblage des communautés végétales et les incertitudes qui demeurent impliquent l'instauration d'une recherche scientifique active en étroite liaison avec ces mesures pour :

- la surveillance à long terme des changements par des techniques et des dispositifs appropriés à l'échelle locale mais également au niveau du paysage ;

- l'évaluation des réactions et des impacts sociétaux ;
- le test de techniques de restauration et de réhabilitation en développant l'ingénierie écologique ;
- le développement des méthodes simples et rapides d'évaluation des états écologiques et des ressources fourragères comme outils d'aide à la gestion.

Cet encadrement, tenté par l'Observatoire du Sahara et du Sahel, demeure encore difficile (Aidoud *et al.* 2008) car la surveillance à long terme n'est pas toujours acceptée par la recherche en raison de son caractère « routinier » apparent. Par ailleurs, d'après Kraaij et Milton (2006), les institutions chargées de la conservation dans les pays en développement ont des difficultés à maintenir des programmes de surveillance écologique à long terme avec des moyens financiers et humains limités. Cette surveillance est en continuelle recherche d'un compromis avec la gestion des ressources biologiques qui soit profitable à l'homme. Les dépenses pour la surveillance ne peuvent être justifiées que si les résultats donnent les outils concrets pour une meilleure gestion et de meilleures prises de décision. L'efficacité de la surveillance à long terme peut être améliorée par l'attention que l'on apporte au dispositif et à la mise en œuvre des protocoles.

Les mises en défens ont montré leur intérêt en tant qu'outil pour la compréhension et la distinction des déterminants des changements écologiques. Mais la mise en défens, à titre expérimental, n'a pas répondu aux questions de conservation et de protection et donc des précautions sont à prendre car la restauration et la gestion des parcours sont une question qui reste à poser dans sa globalité, dans le temps et dans l'espace.

Conclusion

Le suivi écologique sur une durée de 35 ans a permis de mettre en évidence, dans deux principaux écosystèmes steppiques, les caractéristiques dynamiques : (1) fonctionnelles dans une steppe d'alfa (*S. tenacissima*) et dans une steppe de Sparte (*L. spartum*) ; (2) directionnelles dans la steppe d'Alfa dans laquelle cette espèce a disparu et a été remplacée par le Sparte. Quelques conclusions peuvent être tirées de ce travail :

- l'intérêt et l'efficacité de la surveillance à long terme ne sont plus à démontrer surtout dans une perspective d'accentuation des effets conjugués des actions anthropiques et des changements climatiques ;
- dans ces deux systèmes, deux différences fonctionnelles fondamentales ressortent : une plus grande variabilité de la steppe de Sparte liée d'une part à la phénologie plus fluctuante du Sparte lui-même par rapport à l'Alfa et une contribution plus grande de la composante éphémère (petites vivaces et thérophytes) dont le fonctionnement est le plus corrélé à la pluviométrie. Dans le système à Alfa, la production primaire présente une variabilité 1,6 fois plus grande que celle de la pluviométrie annuelle alors que ce rapport est de 3,2 fois dans le système à Sparte ;
- la disparition de l'Alfa, en tant qu'espèce « clé de voûte » du système préexistant, est liée à la co-occurrence, depuis les années 1970, de différentes conditions physiques, biologiques et socio-économiques dont l'action synergique a rendu possible un tel changement rapide et de nature catastrophique. L'accroissement de la variabilité et de la précarité du milieu ayant accompagné ce changement rend la gestion de tels systèmes encore plus difficile ;
- la lutte contre la désertification prônée par la CCD suppose la restauration de vastes étendues de steppes dégradées. La restauration passive serait seule envisageable et le programme engagé en Algérie semble s'orienter dans cette voie. Compte tenu des connaissances encore insuffisantes et des incertitudes, ce programme devrait être accompagné par des projets ciblés de recherche en écologie de la restauration et en ingénierie écologique devant renforcer la surveillance à long terme des écosystèmes qui devrait être maintenue et développée.

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un programme initié en 1975 par le Centre de recherche sur les ressources biologiques terrestres d'Alger, associant, tout au long de son déroulement, différents projets et conventions de coopération entre institutions de recherche et universités (notamment l'USTHB d'Alger et l'université de Rennes 1). Nous tenons à exprimer notre gratitude et nos remerciements à toutes les personnes ayant, de près ou de loin, contribué à ce travail. Pour cet article, une note particulière est adressée à la personne chargée de sa relecture, dont les remarques et les recommandations nous ont été d'une grande utilité.

Références

- Aidoud A., 1989. *Contribution à l'étude des écosystèmes steppiques pâturés. Hautes Plaines algéro-oranaises (Algérie)*. Thèse Doct., Univ. Sci. Tech. H. Boumediene, Alger, 240 p. + ann.
- Aidoud A., 1992. Les parcours à alfa (*Stipa tenacissima* L.) des Hautes Plaines algériennes : variations inter-annuelles et productivité. In : Gaston A., Kernick M. & Le Houérou H.N. (éd.), *Actes du 4^e Congrès international des terres de parcours*. CIRAD, Montpellier, 22-26 avril 1991, 198-199.
- Aidoud A., 1994. Pâturage et désertification des steppes arides en Algérie. Cas de la steppe d'alfa (*Stipa tenacissima* L.). *Paralelo* 37^o 16 : 33-42.
- Aidoud A. & Aidoud-Lounis F., 1992. Les ressources végétales steppiques des Hautes Plaines algériennes : évaluation et régression. In : Gaston A., Kernick M., & Le Houérou H.N. (éd.), *Actes du 4^e Congrès international des terres de parcours*. CIRAD, Montpellier, 22-26 avril 1991, 307-309.
- Aidoud A., Aidoud F., Bouzenoune A., 1981. Carte de l'occupation des terres de l'Algérie au 1/200 000, feuille d'El Kreider, Alger, Centre Ress. Biol.Terr.
- Aidoud A. & Nedjraoui D., 1992. The steppes of Alfa (*Stipa tenacissima* L.) and their utilisation by sheep. In: Thanos C.A. (ed.), *Plant-Animal interactions in Mediterranean type ecosystems* (ed.), *MEDECOS VI*: 62-67.
- Aidoud A., Slimani H., Aidoud-Lounis F. & Touffet J., 1999. Changements édaphiques le long d'un gradient d'intensité de pâturage dans une steppe d'Algérie. *Ecologia Mediterranea* 25 : 163-171.
- Aidoud A., Sokona Y. & Jauffret S., 2008. *La surveillance à long terme en réseau circum-saharien : l'expérience ROSELT*. Collection Synthèse (Observatoire du Sahara et du Sahel), 3 : 1-100.
- Aidoud A., Touffet J., 1996. La régression de l'alfa (*Stipa tenacissima* L.), graminée pérenne, un indicateur de désertification des steppes algériennes. *Sécheresse* 3 : 187-193.
- Aidoud-Lounis F., 1984. *Contribution à la connaissance des groupements à sparte (Lygeum spartum L.) des Hauts Plateaux sud-oranais ; étude phytoécologique et syntaxonomique*. Thèse 3^e cycle, Univ. Sci. Technol., H. Boumediene, Alger, 253 p. + ann.
- Aronson J., Floret C., Le Floc'h E., Ovale C. & Pontanier R., 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the south. *Restoration Ecology* 1: 8-17.
- Behnke R. & Kerven C., 1994. Redesigning for risk: tracking and buffering environmental variability in Africa's rangelands. *Natural Resource Perspectives* 1: 1-8.
- Bessah R., Rozé F. & Nedjraoui, 1999. Activité cellulosique *in vitro* de sols de deux steppes à alfa (*Stipa tenacissima* L.) d'Algérie. *Ecologia Mediterranea* 25 : 185-192.
- Bestelmeyer B. T., 2006. Threshold concepts and their use in rangeland management and restoration: The good, the bad, and the insidious. *Restoration Ecology* 14: 325-329.
- Bottner P., 1982. Évolutions des sols et conditions bioclimatiques méditerranéennes. *Ecologia Mediterranea*, 8 : 115-134.
- Boutonnet J.-P., 1992. Production de viande ovine en Algérie. Est-elle encore issue des parcours ? In : Gaston A., Kernick M. & Le Houérou H.N. (éd.), *Actes du 4^e Congrès international des terres de parcours*. CIRAD, Montpellier, 22-26 avril 1991, 906-908.
- Briske D.D., Fuhlendorf S.D. & Smeins F.E., 2005. State-and-Transition Models, Thresholds, and Rangeland Health: A Synthesis of Ecological Concepts and Perspectives. *Rangeland Ecol Manage* 58:1-1.
- Cade B. & Noon B., 2003. A Gentle Introduction to Quantile Regression for Ecologists. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 412-420.
- Celles J.C., 1975. *Contribution à l'étude de la végétation des confins saharo-constantinois (Algérie)*. Thèse Doct., Univ. Nice, 364 p.
- Cerdà A., 1997. The effect of patchy distribution of *Stipa tenacissima* L. on runoff and erosion. *J. Arid Environ.* 36: 37-51.
- Daget P. & Poissonet J., 1971. Une méthode d'analyse phytologique des prairies. Critères d'application. *Annales d'agronomie* 22 : 5-41.
- Djebaili S., 1978. *Recherches phytosociologiques et écologiques sur la végétation des Hautes Plaines steppiques et de l'Atlas saharien algérien*. Thèse Doct., Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 229 p.
- Djellali N. & Rozé F., 1990. La matière organique d'un sol de steppe à Alfa (Algérie) après paillage. Caractérisation des fractions granulométriques. *Bull. Ecol.* 21 : 83-90.
- Dyksterhuis E.J., 1949. Condition and management of range land based on quantitative ecology. *Journal of range management* 2: 104-115.
- Evenari M., 1985. The desert environment. In: M. Evenari, Noy-Meir I. & Goodall D.W. (eds.). *Ecosystems of the world 12A: Hot deserts and arid shrublands*. Elsevier, Amsterdam: 1-22.
- Fichet-Calvet E., Jomaa I., Zaafouri W., Ashford R.W., Ben Ismail R., Delattre P., 2000. Spatio-temporal distribution of a rodent reservoir of *Cutaneous leishmaniasis*. *Journal of Applied Ecology* 37: 603-615.
- Finlayson C.M. & Mitchell D.S., 1999. Australian wetlands: the monitoring challenge. *Wetlands Ecology and Management* 7: 105-112.

- Floret C. & Pontanier R., 1982. L'aridité en Tunisie pré-saharienne. Climat, sol, végétation et aménagement. *Trav. Doc. Orstom* 510 : 1-540.
- Frahi S., 1995. *Politique céréalière et gestion de marché interne : le cas de l'Algérie*. Thèse Doct., Univ. Toulouse.
- García-Fuentes A., Salazar C., Torres J. A., Cano E. & Valle F., 2001. Review of communities of *Lygeum spartum* L. in the south-eastern Iberian Peninsula (western Mediterranean). *J. Arid Environ.* 48: 323-339
- Groffman P. M., Baron J. S., Blett T., Gold A. J., Goodman I., Gunderson L. H. *et al.*, 2006. Ecological thresholds: the key to successful environmental management or an important concept with no practical application? *Ecosystems* 9: 1-13.
- Halle S. & Fattorini M., 2004. Advances in restoration ecology: insights from aquatic and terrestrial ecosystems. In: Temperton V.M., Hobbs R.J., Nuttle T. & Halle S. (eds), *Assembly rules and restoration ecology; bridging the gap between theory and practice* Island Press. Washington: 10-33.
- Hillel D., Rosenzweig C., 2002. Desertification in relation to climate variability and change. In: Sparks D.I. (ed.), *Advances in Agronomy* 77: 1-38.
- Hobbs R.J. & Norton D.A., 1996. Towards a conceptual conceptual framework for restoration ecology. *Restoration ecology* 4: 93-110.
- Hobbs R.J. & Norton D.A., 2004. Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem restoration. In: Temperton V.M., Hobbs R.J., Nuttle T. & Halle S. (eds), *Assembly rules and restoration ecology; bridging the gap between theory and practice* Island Press. Washington: 72-95.
- Holling C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1-23.
- Ionesco T., 1972. *Améliorations pastorales. Démonstration d'aménagement de pâturages dans la région de Sbeitla*. Proj. FAO/Tun/71-525. Tunisie, 35 p. + ann.
- IPCC, 2007. *Climate Change 2007: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kraaij T., Milton S.J., 2006. Vegetation changes (1995-2004) in semi-arid Karoo shrubland, South Africa: Effects of rainfall, wild herbivores and change in land use. *J. Arid Environ.* 64(1): 174-192.
- Lacoste L., 1955. Répartition et conditions climatiques des nappes alfatières. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 90 : 362-368.
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. & Forbes T.D.A., 1997. Plant functional classification: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12: 474-478.
- Le Houérou H.N., 1969. La végétation de la Tunisie steppique. *Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. Tunis.*, 42 (5) : 624 p.
- Le Houérou H.N., 1981. Long-term dynamics in arid-land vegetation and ecosystems of North Africa. In: Goodall D.W. & Perry R.A. (eds). *Arid-land ecosystems*, vol. 2. Cambridge, Cambridge University Press: 357-384.
- Lioubimtseva E., Henebry G.M., 2009. Climate and environmental change in arid Central Asia: impacts, vulnerability, and adaptations. *J. Arid Environ.* 73: 963-977.
- Lockwood J.L. & Samuels C.L., 2004. Assembly models and the practice of restoration. In: Temperton V.M., Hobbs R.J., Nuttle T. & Halle S. (eds), *Assembly rules and restoration ecology; bridging the gap between theory and practice*. Island Press, Washington: 55-70.
- Manjauze A., 1947. *La touffe d'alfa*. Archives du gouvernement général de l'Algérie, Alger, 29 p.
- Mathieu M., 1887. *L'alfa dans le département d'Oran*. Fontana et C^{ie}, Alger, 31 p.
- Mekuria W., Veldkamp E., Haile M., Nyssen J., Muys B. & Gebrehiwot K., 2006. Effectiveness of exclosures to restore degraded soils as a result of overgrazing in Tigray, Ethiopia. *J. Arid Environ.* 69: 270-284.
- Milton S.J., Dean W.R.J., Plessis M.A. & Siegfried W.R., 1994. A conceptual model of arid rangeland degradation. The escalating cost of declining productivity. *Bioscience* 4 (1): 70-76.
- Montana C., 1992. The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. *J. Ecol.* 80: 315-327.
- Nedjraoui D., 1990. *Adaptation de l'alfa (Stipa tenacissima L.) aux conditions stationnelles. Contribution à l'étude de fonctionnement de l'écosystème steppique*. Thèse Doct., Univ. Sci. Tech. H. Boumediene, Alger, 256 p.
- Niemi G.J. & McDonald M.E., 2004. Application of ecological indicators. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 89-111.
- Noy Meir I., 1973. Desert ecosystems: Environment and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 195-214.
- Pickett S.T.A. & White P. S. (eds), 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, 472 p.
- Pouget M., 1980. *Les relations sols-végétation dans les steppes sud-algéroises*. Trav. Doc. ORSTOM, Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille, 555 p.
- Pugnaire F.I., Haase P., 1996. Comparative physiology and growth of two perennial tussock grass species in a semi-arid environment. *Ann. Bot.* 77: 81-86.
- Puigdefabregas J. & Sanchez G., 1996. Geomorphological implications of vegetation patchiness on semi-arid slopes. In: M.G. Anderson & S.M. Books (eds), *Advances in Hillslope processes* (vol. 2): 1028-1060.
- Quezel P., 2000. *Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb méditerranéen*. Ibis Press, Paris, 117 p.
- Roth G.A., Whitford W.G. & Steinberger Y., 2009. Small mammal herbivory: Feedbacks that help maintain desertified ecosystems. *J. Arid Environ.* 73: 62-65.
- Ruellan A., 1971. *Contribution à la connaissance des sols des régions méditerranéennes. Les sols à profil calcaire différencié des plaines de la basse Moulouya (Maroc oriental)*. ORSTOM, Paris, 302 p.
- Rutherford M.C., 1980. Annual plant production-precipitation relations in arid and semi-arid regions. *South-Afric. J. Sci.* 76: 53-56.
- Sampson A.W., 1917. Succession as a factor in range management. *Journal of Forestry* 15: 593-596.
- Schlesinger W.H., Raikes J.A., Hartley A.E. & Cross A.F., 1996. On the Spatial Pattern of Soil Nutrients in Desert Ecosystems. *Ecology* 77: 364-374.
- Slimani H., 1998. *Étude des mécanismes de désertification. Cas de la steppe à alfa (Stipa tenacissima L.) de Rogassa des Hautes Plaines occidentales*

- algériennes*. Thèse de magister, Univ. Sci. Technol. Houari Boumediene, Alger, 123 p.
- Slimani H., Aïdoud A., 2004. Desertification in the Maghreb: a case study of an Algerian high-plain steppe. In: Marquina A. (ed.), *Environmental Challenges in the Mediterranean 2000-2050*. Kluwer Academic Publishers : 93-108.
- Slimani H., Aïdoud A., Roze F., 2010. 30 Years of protection and monitoring of a steppic rangeland undergoing desertification. *J. Arid Environ.* 74 (2010): 685-691.
- Thomas R.J., 2008. Opportunities to reduce the vulnerability of dryland farmers in Central and West Asia and North Africa to climate change. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 126: 36-45.
- Trabut L., 1889. *Étude sur l'Halfa*. Jourdan, Alger, 90 p.
- Valone T.J. & Sauter P., 2005. Effects of long-term cattle enclosure on vegetation and rodents at a desertified arid grassland site. *J. Arid Environ.* 61: 161-170.
- Walker B. H., 1993. Rangeland ecology: understanding and managing change. *Ambio* 22: 80-87.
- Weltzin J.F., Archer S.R. & Heitschmidt R.K., 1998. Defoliation and woody plant (*Prosopis glandulosa*) seedling regeneration: potential vs realized herbivory tolerance. *Plant Ecology* 138: 127-135.
- Westoby M., Walker B. & Noy-Meir I., 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42(4): 266-274.
- Wiens J.A., 1984. On understanding a nonequilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence* (eds D.R. Strong, D. Simberloff, L. Abele & A.B. Thistle). Princeton University Press, NJ.: 439-458.
- Yayneshet T., Eik L.O. & Moe S.R., 2009. The effects of exclosures in restoring degraded semi-arid vegetation in communal grazing lands in northern Ethiopia. *J. Arid Environ.* 73: 542-549.

Variations de la diversité floristique en fonction du mode de gestion des parcours arides de la Tunisie méridionale

Floristic diversity variations according to management types in dry rangelands of Southern Tunisia

Mouldi GAMOUN^{1*}, Azaiez Ouled BELGACEM¹,
Belgacem HANCHI², Mohamed NEFFATI¹

1. Institut des régions arides (IRA), Laboratoire d'écologie pastorale,
4119 Médenine, Tunisie

2. Campus universitaire, Faculté des Sciences,
2092 Tunis, Tunisie

* Auteur correspondant : Mouldi Gamoun
Institut des régions arides, Laboratoire d'écologie pastorale,
4119 Médenine, Tunisie

E-mail : gamoun.mouldi@yahoo.fr

Résumé

La variation de la diversité spécifique en fonction de trois niveaux de pression pastorale (nulle, modérée, forte) a été étudiée sur des parcours collectifs des Dhahars de la région au sud-est de Tataouine. L'étude a été conduite sur des parcours des zones sahariennes à *Gymnocarpus decander*, *Hammada schmittiana*, *Stipagrostis pungens* et *Anthyllis sericea*.

Sous une pression pastorale modérée, la diversité spécifique n'est que très légèrement affectée. Ces résultats suggèrent que le pâturage modéré est un moyen efficace de maintenir la diversité des parcours sahariens puisque le sur-pâturage a entraîné une détérioration de cette ressource vitale, qui régresse de plus de trois quarts.

Abstract

The evolution of plant diversity according to three levels of pastoral pressure (null, moderate and strong) was studied in the collective rangelands of Dhahars in the south-eastern region of Tataouine (Tunisia). The study was carried out in the saharian zones in rangelands of *Gymnocarpus decander*, *Hammada schmittiana*, *Stipagrostis pungens*, and *Anthyllis sericea*. Under moderate grazing species diversity is only slightly affected. The study suggested that mod-

erate grazing might be an effective means to maintain the diversity of the Saharan rangelands because overgrazing resulted in deterioration of this vital resource, which dropped more than 3/4.

Introduction

Les parcours arides se transforment sous l'effet de deux processus majeurs, l'un correspond à une évolution naturelle liée à la sécheresse et la nature du substrat édaphique et l'autre lié aux facteurs anthropiques (Gamoun *et al.* 2010). L'étude des impacts induits par le pâturage sur les ressources pastorales a été, jusqu'à présent, conduite avec comme objectif essentiel la recherche de leur utilisation durable (Perevolotsky & Etienne 1999). La gestion des parcours contribue à modifier l'équilibre et la compétition entre les espèces végétales (Le Houérou 2005). Certains types de steppes maintiennent un niveau de résilience suffisant pour permettre leur restauration par la simple gestion raisonnée (Aidoud *et al.* 2006).

Mots clés : biodiversité, végétation, gestion, pâturage, Tunisie saharienne.

Keywords: diversity, vegetation, management, grazing, Saharan Tunisia.

Les systèmes écologiques méditerranéens, et en particulier ceux de l'étage aride, sont remarquables par leur niveau de variabilité (Went 1949 ; Noy-Meir 1985 ; Bowers 1987 ; Le Houérou 1992), par exemple de la diversité spécifique (Pitt and Heady, 1978 ; Aronson & Schmida 1992 ; Tilman & El Haddi 1992 ; Naveh 1998) ou encore de la production primaire (Aidoud 1992 ; Le Houérou 1992, 1996).

La relation entre biodiversité spécifique et niveaux des perturbations a fait l'objet de nombreuses études théoriques (Currie 1991 ; Savage *et al.* 2000 ; Abrams 2001 ; Kondoh 2001 ; Liddel 2001 ; Gamarra & Solé 2002 ; Ohsawa *et al.* 2002). De plus, la biodiversité spécifique des écosystèmes terrestres exploités est généralement considérée comme étant un indicateur de leur niveau de résilience (Naeem & Li 1997).

En Tunisie, comme dans de nombreux pays, la surexploitation des ressources naturelles tend à se généraliser rapidement et ce plus particulièrement dans les zones arides. Ce phénomène semble être lié à la réduction de l'étendue des parcours naturels, consécutivement aux mises en culture. Les paysages, les physionomies et les fonctionnements des écosystèmes steppiques sont modifiés de manière accélérée.

L'hypothèse qui préside à la réalisation de ce travail consiste à penser que, pour une même formation végétale, la diversité végétale varie avec le niveau de pression pastorale : plus la pression est forte, plus la diversité est faible. Il en résulterait que la diversité végétale, considérée même au niveau spécifique, reflèterait l'état de santé des écosystèmes.

Toutefois, l'action anthropique et, en particulier, du pâturage sur la diversité végétale est assez discutée (Achard *et al.* 2001, Daget *et al.* 1997, Hiernaux 1998 ; Nosberger 1998). Elle est tantôt considérée comme un facteur favorable à l'augmentation de la biodiversité, tantôt comme un facteur d'uniformisation et de banalisation de la flore et des paysages (Le Floch 2001).

L'objectif de ce travail a donc été de caractériser, d'analyser et d'interpréter les variations de la diversité spécifique, de formations steppiques pastorales, au moyen des indices les plus couramment utilisés en écologie végétale (Frontier 1983 ; Barbault 1992).

Site d'étude et méthodes

Le Sud tunisien, et ses diverses régions naturelles (Djérid, Jeffara, Ouara, et Dhahars), présente différentes formations végétales, siège d'activités pastorales plus ou moins permanentes et régulières selon l'importance des ressources et les conditions climatiques saisonnières.

La végétation steppique est physionomiquement caractérisée par une végétation basse, plus ou moins couvrante, dominée par des plantes considérées comme résistantes à l'aridité (xérophytes). En fonction du végétal dominant il est possible de distinguer (Floret & Pontanier 1982 ; Le Houérou 1969, 1995) différents types de steppes qui peuvent exister en formations pures ou en mélange. Dans la zone saharienne qui nous concerne ici, il s'agit :

- de steppes graminéennes dominées surtout par des *Poaceae* pérennes : *Stipa tenacissima* (alfa), *Lygeum spartum* (sparte), *Stipagrostis pungens* (drinn) ;
- de steppes ligneuses basses dominées par des sous-arbrisseaux : *Haloxylon schmittianum* (syn. *Hammada schmittiana*), *Gymnocarpos decander*, *Anthyllis henoniana* (syn. *Anthyllis sericea*), *Gymnocarpos decander* ou encore *Haloxylon scoparium* (syn. *Hammada scoparia*).

L'étude a été menée dans une zone présentant un gradient de pression pastorale. Il s'agit d'un parcours collectif, du plateau de Dhahar (figure 1), à l'ouest de Tataouine (10° 32', 280 E et 32° 8', 760 N). Cette zone des Dahars, sous bioclimat de l'étage méditerranéen saharien supérieur et recevant en moyenne moins de 100 mm d'eau par an (Le Houérou 1959) (tableau 1), est constituée d'un ensemble de glacis, plaines, plateaux, de bas fond. La végétation pastorale y est soumise à une pression de pâturage qui s'est accentuée au cours des vingt dernières années, suite à l'accroissement démographique. La végétation actuelle de notre site d'étude est physionomiquement dominée par *Gymnocarpos decander*, *Anthyllis sericea*, *Stipagrostis pungens*, *Hammada schmittiana* et *Helianthemum kahiricum*. Dans l'ensemble du territoire considéré, les sols sont de type calcaire, sableux et limoneux.

Cette unité de parcours, étudiée ici, s'étend sur une superficie de 2 000 ha. Cette unité a été mise en repos depuis trois années (2004/2005, 2005/2006 et 2006/2007), puis

elle a été exploitée en 2007 pendant deux mois (juillet et août) par une charge animale de l'ordre 1 700 têtes ovines, avant d'être protégée de nouveau (tableau 2). Le parcours avoisinant est semblable du point de vue des conditions édaphiques et climatiques à celui qui est protégé (même végétation et même type du sol), mais il est réservé à l'élevage durant toute l'année avec une charte animale de 1 à 4 têtes/ha/an, valeur correspondant à une surcharge de 25 % (Le Houérou 1969). L'effectif pâturant dans le Dhahar est estimé à 813 000 têtes dont 460 000 ovins et 371 000 caprins. Cet effectif montre l'intensité du pâturage sur les parcours du Dhahar, susceptible d'expliquer la disparition des espèces pastorales (Elloumi *et al.* 2001).

Des relevés floristiques au niveau des formations végétales protégées (2004/2005, 2005/2006 et 2006/2007) ont été réalisés durant mars 2007, afin de déterminer l'impact de la mise en défens temporaire sur la diversité du couvert végétal. Après l'exploitation de cette végétation par l'élevage, la deuxième mesure a été réalisée en mars 2008, après la fin de la période de pâturage, et au cours du cycle de développement de la végétation. Les parcours surpâturés ont été étudiés pendant le printemps 2008.

Les observations ont été effectuées par une méthode adaptée de la méthode des points-quadrats sur des lignes décrite par Daget et Poissonet (1971). Huit relevés phytoécologiques sont réalisés selon la procédure préconisée par la méthode des points-quadrats, quatre dans les parcours protégés puis exploités (relevés de 2007 et de 2008) et quatre dans les parcours à pâturage continu (relevés en 2008). Chaque relevé est composé de trois transects (trois lignes) de 20 m de long chacun, soit au total 24 transects. Pratiquement, un double décamètre à ruban est tendu entre

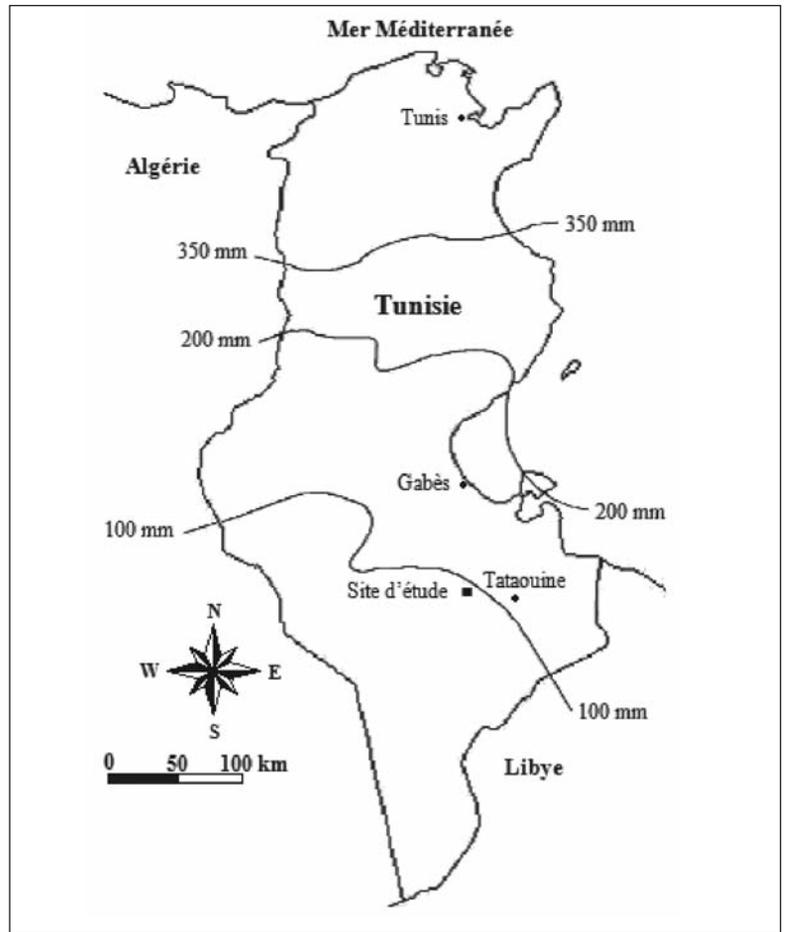


Figure 1 – Localisation des parcours étudiés vis-à-vis des isohyètes annuelles (1901-1950) (Le Houérou, 1959) Méditerranée.

deux piquets matérialisant les différents transects, une aiguille métallique est descendue verticalement dans la végétation tous les 20 cm le long du ruban, ce qui permet d'obtenir 100 points de lecture au niveau de chaque transect. À chaque point de lecture, on note le nom de l'espèce présente et les données de chaque ligne sont relevées sur un bordereau d'enregistrement. La méthode d'échantillonnage par points étant peu efficace pour la détermination de la richesse taxo-

Tableau 1 – Évolution de la pluviométrie annuelle à Tataouine pendant les neuf dernières années.

Année	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
> P (mm)	75,92	37,31	125,2	79,27	47,51	48	59	65,27	76,34

Tableau 2 – Description des traitements étudiés.

Traitement	Description	Date de mesure
Pâturage nul	2004/2005, 2005/2006 et 2006/2007	mars 2007
Pâturage modéré	juillet et août 2007	mars 2008
Pâturage fort	continu	mars 2008

nomique (nombre d'espèces, de genres et de familles), les relevés ont été complétés par un inventaire des espèces végétales sur l'ensemble de chaque relevé. Les données obtenues renseignent sur la composition floristique de la végétation, puis les résultats rassemblés peuvent être comparés et interprétés.

Les valeurs de trois indices, classiques en écologie, sont calculées :

- la richesse spécifique S correspond au simple comptage du nombre d'espèces présentes dans chaque relevé ;
- l'indice de diversité de Shannon H' (Shannon 1948) est utilisé en écologie comme mesure de la diversité spécifique (Margalef 1958 in Frontier 1983). La formule

$$H' = - \sum ((ni / N) * \log_2 (ni / N))$$

s'applique avec : ni l'effectif de l'espèce i dans l'échantillon et N l'effectif total. H' varie entre 0, dans le cas où le peuplement n'est constitué que d'une seule espèce et $\log_2 S$ dans le cas où toutes les espèces présentes le sont avec une abondance équivalente. Dans la suite, le terme de « diversité » est employé en référence à l'indice de Shannon ;

- l'indice d'équitabilité E (Pielou 1966) permet de mesurer l'équitabilité (terme que certains écologues réfutent, lui préférant celui de régularité) ou encore l'équirépartition des espèces du peuplement par rapport à une répartition théorique égale pour l'ensemble des espèces (Barbault 1992). La formule $E = (H' / H'_{max})$ s'applique avec : $H'_{max} = \log_2 S$, S étant le nombre total d'espèces présentes. La valeur de E varie entre 0 (une seule espèce domine) et 1 (toutes les espèces ont la même abondance). L'équitabilité prend en compte la diversité potentielle maximale du système (H'_{max}), c'est-à-dire la capacité du système à accepter S espèces en proportions équivalentes. E constitue donc une sorte de synthèse des deux autres indices.

Souvent utilisés pour des études de variation écologique, les modèles linéaires d'analyse de variance (LM : *Linear Model*) ont ici vocation à mettre en évidence la distribution des indicateurs écologiques et leur évolution en fonction du mode de gestion. Par une analyse de variance à un facteur, on recherche ainsi une répartition spatiale et une variabilité distinguant les différents modes de gestion des parcours. L'analyse de cet effet est particulièrement intéressante car elle permet notamment de décrire l'évolution d'un ensemble de

variables par le niveau de pression pastorale. Toutes ces analyses sont faites à l'aide du logiciel SPSS 11.5.

Résultats

Diversité spécifique

En toute rigueur, les tests statistiques de l'analyse de variance sont valides et les estimations statistiques optimales sous hypothèse de normalité des résidus. L'analyse de variance montre des différences globalement significatives ($P < 0,05$) pour les indices de diversité H' et S entre les trois niveaux de pression pastorale. Ces indicateurs ne sont pas non plus soumis à l'influence de mode de gestion à pression pastorale modérée. Cette constatation, outre l'information intrinsèque qu'elle apporte, permet par la suite de comparer des résultats issus de mode de gestion nulle ou très forte sans distinction. Les résultats des tests de comparaison multiple de Tukey (HSD post-hoc test) montrent que les différences sont toujours significatives entre le niveau de pression nul et le niveau le plus fort mais il est non significatif entre le niveau de pression nul et le niveau de pression modéré. L'effet de ce facteur sur l'équitabilité est plus souvent non significatif ($P > 0,05$).

Il résulte de l'analyse du niveau de pression pastorale deux types de trajectoires (figure 2). La diversité spécifique (H') et la richesse (S) présentent des valeurs absolues qui diffèrent selon le mode de gestion, mais qui suivent des évolutions parallèles. Globalement, l'évolution des valeurs de ces indicateurs est marquée par une légère décroissance tendancielle, puis on met en évidence un signal fort (une chute brusque) sous l'effet de l'exploitation forte des parcours. Les valeurs de début et de fin de H' et S gardent cependant des niveaux très différents. L'équitabilité affiche une tendance à l'augmentation sous l'effet de la gestion modérée, ensuite il s'affiche une tendance plus nette à la baisse sous l'effet de la gestion très forte.

Le nombre total d'espèces recensées est comparable dans les situations de la mise en défens temporaire et d'application d'une faible pression pastorale (respectivement 69 et 67 espèces). Par contre, le nombre d'espèces recensées a nettement diminué – 16 espèces – sous l'effet de la forte pression pastorale (figure 2). La décroissance est statisti-

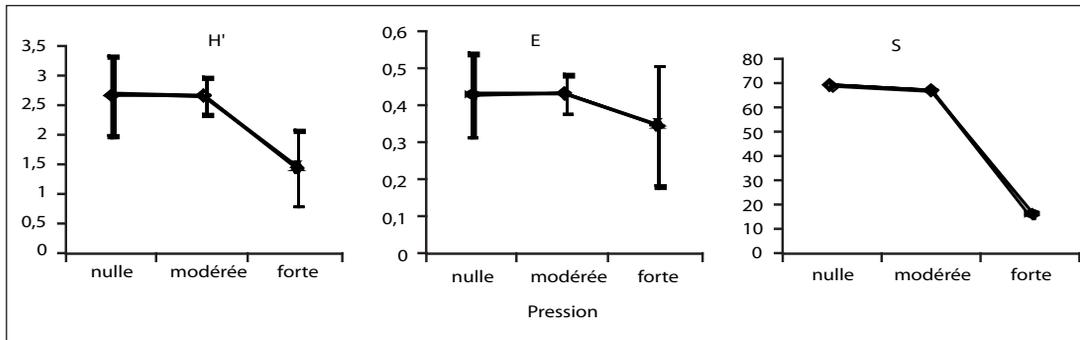


Figure 2 - Variations des indices de biodiversité en fonction du mode de gestion : variation de la diversité de Shannon (H'), de l'équitabilité (E) et de la richesse spécifique (S).

quement significative lorsque l'on s'intéresse au nombre d'espèces appréciées en fonction du mode de gestion.

On peut en effet ajuster une droite de régression de pente négative. Le coefficient d'ajustement R^2 vaut 0,75 et il est significatif à 95 % de certitude. La pente est significativement différente de 0 ($P < 0,05$).

Composition par familles botaniques

À travers les différents relevés floristiques effectués, nous avons recensé 69 espèces appartenant à 20 familles botaniques. Les espèces pérennes sont au nombre de 36 et nous avons donc dénombré 33 espèces annuelles, à cycle parfois très bref (éphémérophytes ou *acheb*), telles que *Savignya parviflora*, *Cutandia dichotoma* et *Schismus barbatus* qui peuvent éventuellement germer et fleurir jusqu'à trois fois durant la même année (Aidoué 1989). Pour d'autres espèces telles que *Medicago minima*, leur développement s'accélère lorsque la température de l'air augmente et la disponibilité en eau du sol diminue (Fedorenko *et al.* 1996). Cela pourrait être une stratégie importante de cette espèce qui lui permet de persister sous forme de graines, et de produire une nouvelle génération dans des conditions favorables du milieu.

Il faut noter que sur les 20 familles recensées, 7 ne sont représentées que par une seule espèce. Cependant, 5 familles, respectivement les Asteraceae (ex. Composées), les Poaceae (ex. Graminées), les Brassicaceae (ex. Crucifères), les Fabaceae (ex. Légumineuses *p.p.*) et les Chenopodiaceae, représentent plus des 2/3 des espèces inventoriées, avec des taux respectifs de 22 %, 13 %, 10,14 %, 11,59 % et 7,24 % de la totalité des espèces recensées sous pression pastorale nulle.

Le cortège floristique est très varié dans sa composition en fonction du niveau de pression pastorale, il est représenté en 20 familles sous régime de mise en défens temporaire, 19 en pâturage de pression modérée, et 10 en face de l'exploitation intensive (tableau 3). En tenant compte de la composition par familles botaniques, on note un écart entre les deux premières situations d'une part et la troisième d'autre part. Dans ce dernier cas, on note la prédominance des espèces spécialement adaptées, et notamment des représentants des familles des Asteraceae, des Chenopodiaceae, des Fabaceae et des Poaceae.

Tableau 3 – Répartition (en %) des taxons selon les familles botaniques en fonction du niveau de pression pastorale.

Famille	Pression		
	nulle	modérée	forte
Apiaceae	2,899	2,985	0
Asteraceae	21,739	22,388	6,25
Boraginaceae	2,899	2,985	0
Brassicaceae	10,144	8,461	12,5
Capparaceae	1,449	1,493	0
Caryophyllaceae	5,797	5,970	12,5
Chenopodiaceae	7,246	7,463	12,5
Cistaceae	2,899	2,985	6,25
Fabaceae	11,594	12,432	18,75
Geraniaceae	2,899	2,985	6,25
Liliaceae	2,899	2,985	6,25
Plantaginaceae	2,899	2,985	12,5
Plumbaginaceae	1,449	1,493	0
Poaceae	13,043	13,433	6,25
Polygonaceae	2,899	2,985	0
Resedaceae	1,449	0	0
Rhamnaceae	1,449	1,493	0
Solanaceae	1,449	1,493	0
Tamaricaceae	1,449	1,493	0
Zygophyllaceae	1,449	1,493	0

Tableau 4 – Distribution des espèces végétales en fonction du niveau de pression pastorale.

Espèces pérennes	Pression		
	nulle	modérée	forte
<i>Allium roseum</i>	+	+	-
<i>Anabasis oropedium</i>	+	+	-
<i>Ononis natrix ssp. filifolia</i>	+	+	-
<i>Anthyllis sericea</i>	+	+	+
<i>Argyrobium uniflorum</i>	+	+	+
<i>Aristida ciliata</i>	+	+	-
<i>Artemisia campestris</i>	+	+	-
<i>Atractylis flava</i>	+	+	-
<i>Atractylis serratuloides</i>	+	+	-
<i>Calligonum comosum</i>	+	+	-
<i>Cleome arabica</i>	+	+	-
<i>Echiochilon fruticosum</i>	+	+	-
<i>Erodium glaucophyllum</i>	+	+	-
<i>Farsetia aegyptiaca</i>	+	+	-
<i>Gymnocarpus decander</i>	+	+	+
<i>Hammada schmittiana</i>	+	+	+
<i>Hammada scoparia</i>	+	+	+
<i>Helianthemum kahiricum</i>	+	+	-
<i>Helianthemum sessiliflorum</i>	+	+	+
<i>Hernaria fontanesii</i>	+	+	+
<i>Limonium pruinosum</i>	+	+	-
<i>Lycium arabicum</i>	+	+	-
<i>Lygeum spartum</i>	+	+	-
<i>Nolletia chrysocomoides</i>	+	+	-
<i>Pennisetum dichotomum</i>	+	+	-
<i>Pteranthus dichotomus</i>	+	+	-
<i>Plantago albicans</i>	+	+	+
<i>Polygonum equisetiforme</i>	+	+	-
<i>Reaumuria vermiculata</i>	+	+	-
<i>Retama raetam</i>	+	+	+
<i>Rhanterium suaveolens</i>	+	+	-
<i>Salsola vermiculata</i>	+	+	-
<i>Scorzonera undulata</i>	+	+	-
<i>Stipa tenacissima</i>	+	+	-
<i>Stipagrostis pungens</i>	+	+	+
<i>Ziziphus lotus</i>	+	+	-
Annuelles			
<i>Anacyclus cyrtolpidioides</i>	+	+	-
<i>Enarthrocarpus clavatus</i>	+	+	-
<i>Asphodelus tenuifolius</i>	+	+	+
<i>Astragalus corrugatus</i>	+	+	-
<i>Bassia muricata</i>	+	+	-
<i>Bromus rubens</i>	+	+	-
<i>Centaurea furfuracea</i>	+	+	-
<i>Cutandia dichotoma</i>	+	+	-
<i>Daucus carota ssp. sativus</i>	+	+	-
<i>Didesmus bipinnatus</i>	+	+	-
<i>Diploaxis harra</i>	+	+	-
<i>Echium humile</i>	+	+	-
<i>Erodium triangulare</i>	+	+	+
<i>Fagonia glutinosa</i>	+	+	-
<i>Filago germanica</i>	+	+	-
<i>Hyppocrepis bicontorta</i>	+	+	-
<i>Ilfoga spicata</i>	+	+	-
<i>Koeleria pubescens</i>	+	+	-
<i>Koelpinea linearis</i>	+	+	-
<i>Launaea angustifolia</i>	+	+	-
<i>Launaea resedifolia</i>	+	+	-
<i>Lobularia libyca</i>	+	+	-
<i>Lotus pusillus</i>	+	+	+
<i>Matthiola longipetala</i>	+	+	+
<i>Medicago minima</i>	+	+	-
<i>Medicago truncatula</i>	+	+	-
<i>Paronychia arabica</i>	+	+	-
<i>Plantago ovata</i>	+	+	+
<i>Reseda alba</i>	+	-	-
<i>Savignya parviflora</i>	+	+	+
<i>Schismus barbatus</i>	+	+	-
<i>Silene arenarioides</i>	+	+	-
<i>Thesium humile</i>	+	-	-

C'est sous régime de pression pastorale nulle ou modérée que les Asteraceae sont les plus abondantes (taux le plus élevé avec 22 %), par contre c'est sous forte pression pastorale que les Fabaceae dominent (18 % de la flore) alors que les Asteraceae régressent. Plusieurs autres familles sont aussi présentes mais à des taux demeurant faibles. En définitive, du fait de leur faible palatabilité et de leur résistance aux perturbations du milieu, seules subsistent 16 espèces, regroupées en 10 familles végétales. Il s'agit par exemple de : *Plantago ovata*, *Anthyllis sericea*, *Stipagrostis pungens*, *Asphodelus tenuifolius*, *Hammada schmittiana* et *Argyrobium uniflorum*. Cette dernière espèce, si elle est broutée, se comporte en pérenne, alors que mise en défens, elle se raréfie et devient bisannuelle (Chaieb 1989). Une pression pastorale très forte entrave, éventuellement, même en année de pluviosité moyenne, le déroulement des phases menant à la production de graines chez *Echiochilon fruticosum*, *Plantago albicans*, et même *Gymnocarpus decander*. Par contre, ces mêmes espèces parviennent à accomplir la totalité de leur cycle biologique (jusqu'à la dispersion des graines), même en année sèche, si la pression pastorale reste faible (Le Floc'h 2000).

Le spectre biologique

La richesse en thérophytes est paradoxalement élevée par rapport à ce qu'on peut atteindre pour les autres types biologiques (tableau 4). La surreprésentation des thérophytes s'expliquerait en particulier par la forte représentativité des micro-habitats, propices au développement de plantes annuelles à germination et croissance rapides. Dans le système le plus influencé par le pâturage, les thérophytes prennent plus d'importance (Flore & Pontanier 1982). Cette importance est essentiellement favorisée par la pluviométrie de l'année 2008 qui est plus élevée que les trois années précédentes.

L'abondance des chaméphytes est due à leurs traits adaptatifs aux situations d'aridité du site (Flore *et al.* 1990 ; Danin *et al.* 1990 ; Jaufret & Visser 2003). Les nanophanéphytes les plus abondants sur le site sont *Calligonum comosum* et *Retama raetam* et secondairement *Lycium arabicum* et *Ziziphus lotus*.

Tableau 5 – Variation de spectre biologique en fonction du niveau de pression pastorale.

Type biologique	Pression		
	nulle	modérée	forte
Chaméphyte	24,64	25,37	31,25
Géophyte	2,89	2,98	0
Hémicryptophyte	23,19	23,89	18,75
Nanophanéophyte	5,80	5,97	6,25
Thérophyte	43,48	41,79	43,75

Discussion

Avant de discuter des propriétés de stabilité du système (ici, en regard de sa biodiversité), il est nécessaire de caractériser la situation écologique. Le niveau de description de cette étude est celui du parcours. Au niveau évolutif, cela se traduit par la prise en compte des variations de la diversité concernant l'ensemble des parcours étudiés. À cette échelle et compte tenu du développement extrêmement rapide de l'exploitation des ressources en zones arides, il paraît pertinent de situer l'état de référence au niveau le plus faible possible d'exploitation des parcours.

Sous une gestion écologique et une participation locale de la communauté bien impliquée, le parcours étudié a le potentiel de s'améliorer. Notre système écologique apparaît plus diversifié sous la mise en défens temporaire et sous le pâturage modéré que sous un pâturage continu.

Indices de diversité H' et d'équitabilité

Nous avons montré que le pâturage a un impact négatif sur la diversité floristique des parcours. La diversité de Shannon & Weaver (H') varie significativement entre la pression pastorale modérée et la forte pression ($P < 0,05$). À l'inverse, l'effet de ce facteur sur l'équitabilité est plus souvent non significatif ($P > 0,05$). Cet impact négatif résulte de la faible hétérogénéité du milieu saharien. Dans un même parcours soumis à la technique de mise en défens temporaire, après un pâturage contrôlé (charge animale et durée de pâturage bien déterminées) suivi par une courte période de protection, la diversité n'est que très légèrement affectée (effet non significatif, $P > 0,05$). Ces résultats suggèrent que

le pâturage modéré est un moyen efficace de maintenir la diversité de parcours, et que le surpâturage a entraîné une détérioration de cette ressource vitale. Ces résultats appuient ceux de Floret (1981) qui montre que des courtes périodes de pâturage alternées avec des périodes de repos végétatif sont généralement plus favorables que la protection stricte pour permettre l'installation de jeunes plantes pérennes et favoriser la germination des espèces annuelles.

Richesse floristique

Il est important de souligner la richesse floristique observée dans ce site, qui compte au moins 69 taxons. Cette richesse est assez élevée, comparée à celles relevées dans les parcours de la Tunisie présaharienne qui comptent une moyenne de 100 espèces (Ferchichi 2000). D'autre part, certains taxons : *Echiochilon fruticosum*, *Stipagrostis ciliata*, *Stipa tenacissima* et *Stipa lagascae*, ont une importance toute particulière, car ils sont considérés comme rares ou vulnérables (Ferchichi 2000), ce qui renforce la valeur de ce site en termes de biodiversité.

L'accroissement de la pression pastorale est surtout imputable à la réduction des superficies pastorales ainsi qu'à l'accroissement du cheptel. Ceci engendre une baisse assez nette de la richesse spécifique. Plusieurs espèces disparaissent, ce sont essentiellement des espèces de bonne qualité pastorale (ex. *Anabasis oropediorum*, *Echiochilon fruticosum* et *Aristida ciliata*).

La richesse floristique diffère significativement entre la pression pastorale modérée et la pression forte ($P < 0,05$). Dans le même parcours, après une exploitation contrôlée suivie par une courte période de repos, la flore n'est que très légèrement affectée ($P > 0,05$). Les animaux réutilisent préférentiellement les zones qu'ils ont préalablement défoliées, leurs choix ne sont pas dictés par une hiérarchie absolue de valeurs nutritionnelles, allant, comme on pouvait le croire (Lardon *et al.* 2001), de la meilleure à la plus mauvaise plante. Lorsqu'il exploite des surfaces hétérogènes, l'animal retrouve une plus grande liberté de choix par rapport à des systèmes où il est conduit sur un couvert d'herbe plus uniforme (Dumont *et al.* 2001), ce qui stabilise l'hétérogénéité structurale des couverts et, à terme, stabilise leur diversité végétale. L'impact du pâturage est donc largement ressenti

par l'ensemble du peuplement, cette pression et une certaine non-sélectivité des pratiques de pâturage peuvent, en effet, retarder la phénologie des plantes, conduire à une nouvelle mosaïque des parcours et induire de profonds changements dans les communautés et leurs structures.

Composition taxonomique et spectre biologique

La différence remarquable observée entre le nombre d'espèces inventoriées dans le parcours protégé et celui dans le parcours surexploité montre l'effet bénéfique de la mise en repos sur la richesse floristique. Les espèces qui se développent dans le premier parcours protégé suivi par une exploitation modérée sont constituées en majorité par des Asterales qui régressent fortement suite à une pression animale élevée mais sont peu affectées par une pression modérée et discontinue. Par contre, c'est sous forte pression pastorale que les Fabaceae dominent, suivies des Brassicaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae et Plantaginaceae, qui sont généralement des espèces caractérisées par leur grande capacité à occuper les milieux sahariens.

Le spectre biologique de la zone d'étude confirme l'importance des thérophytes et des chaméphytes. La quasi-absence des géophytes reflète la longue période de sécheresse dans ces zones arides. L'importance des thérophytes est une caractéristique des zones arides (Daget 1980 ; Barbero *et al.* 1990). Selon Negre (1966) et Daget (1980), la thérophytie est une stratégie d'adaptation à des conditions défavorables et une forme de résistance aux rigueurs climatiques. Dans le premier parcours que nous avons étudié, les thérophytes apparaissent favorisées par la technique de mise en repos, alors que sous forte pression pastorale, leur diversité (nombre d'espèces observées) progresse légèrement. Pourtant, la perturbation du sol par le piétinement animal devrait favoriser la germination de ces plantes annuelles (Noy-Meir *et al.* 1989 ; McIntyre *et al.* 1995 ; Dupre & Diekmann 2001). Il faut supposer que dans le parcours surexploité, l'intensité du pâturage a été probablement trop forte pour promouvoir la germination et la survie des thérophytes. Nos résultats permettent donc de confirmer les conclusions de Floret et Pontanier (1982) sur l'effet positif du pâturage sur les thérophytes.

Les chaméphytes sont plus dominantes sous forte pression pastorale, cela montre que le pâturage favorise les espèces ligneuses refusées par les troupeaux comme *Anthyllis sericea*, *Hammada schmittiana* et *Helianthemum sessiliflorum*. Ce type biologique représente une autre forme d'adaptation aux habitats arides (Raunkiaer 1934 ; Orshan *et al.* 1984 ; Floret *et al.* 1990 ; Jauffret & Visser 2003). Les nanophanérophytes sont plus dispersées, les plus fréquentes dans les parcours étudiés étant *Calligonum comosum* et *Retama raetam*, et secondairement *Lycium arabicum* et *Ziziphus lotus*.

Selon nos résultats, la régression de la richesse en hémicryptophytes dans les parcours intensifs en réponse à un surpâturage (Dyskterhuis 1949) peut difficilement être expliquée par l'hypothèse de Noy-Meir *et al.* (1989) et Noy-Meir (1998) selon laquelle avec l'augmentation de l'intensité du pâturage, le facteur principal de sélection devient la possibilité de coloniser l'espace ouvert. Il semble en effet que les thérophytes, qui sont des colonisateurs efficaces des espaces créés par le pâturage sélectif par les ovins, ne puissent pas profiter de cette opportunité en cas de surpâturage. Nous pouvons supposer que la réduction, par le surpâturage, des hémicryptophytes, notamment des Poaceae très recherchées par les ovins (telles que *Aristida ciliata*, *Pennisetum dichotomum* et *Stipa tenacissima*), libère l'humidité du sol pour les chaméphytes, généralement refusées par les ovins et qui peuvent ainsi mieux résister aux périodes de sécheresse. Parmi les hémicryptophytes, la seule espèce capable de profiter du pâturage intensif est *Plantago albicans*, qui, en raison de son port en rosette, est responsable à elle seule du maintien du recouvrement de ce type biologique dans le parcours surexploité.

Il est donc possible de dire que l'ensemble des indicateurs de diversité montre une décroissance tendancielle, cette tendance étant un signal fort, puisque les valeurs de H', E et S gardent des niveaux différents entre la mise en défens temporaire et le pâturage continu.

Dans les zones présahariennes, et comme il a été montré par Jauffret (2001), la richesse floristique à elle seule ne peut servir d'indicateur de dégradation, sauf cas extrême de dégradation, et le diagnostic ne peut être complet que par la prise en compte du recouvrement de différents types biologiques, et en particulier des espèces pérennes chaméphytes et des thé-

rophytes. Jauffret (2001) a montré que la diversité de Shannon & Weaver (H') et la richesse floristique n'ont pas permis de mettre en évidence des variations significatives entre les stades peu dégradés et les stades très dégradés des séquences de végétation. Alors qu'en milieu saharien nos résultats peuvent nuancer les résultats de Jauffret (2001) et nous pouvons montrer que la diversité de Shannon & Weaver (H') et la richesse floristique ont permis de mettre en évidence des variations significatives entre la pression pastorale modérée et la pression pastorale forte. Ceci peut être aisément expliqué. En effet, plus l'aridité du milieu et la pression pastorale augmentent, plus la végétation tend vers l'homogénéisation. À partir de nos études, effectuées en milieux sahariens, la diminution de la diversité spécifique H' et la richesse floristique ainsi que la chaméphytisation des milieux représentent des indicateurs de dégradation, alors que la thérophytisation est une caractéristique du milieu saharien et varie en raison de la nature inégale de la disponibilité en eau quel que soit le niveau de la pression pastorale.

En milieux sahariens, le pâturage et le piétinement par les animaux modifient la structure des communautés végétales. L'intensité de ces pratiques peut modifier le cycle biologique (entrave à la floraison et à la dissémination) de certaines espèces présentes et plus ou moins préférentiellement consommées, et donc influencer ainsi sur leurs éventuelles persistance, raréfaction, ou même disparition. La préservation de la diversité, du couvert, de la stabilité des communautés steppiques, peut ainsi être gérée par la pratique pastorale (conduite des troupeaux).

Notre connaissance des différents effets du pâturage sur la diversité dans les milieux sahariens a été bien synthétisée. Nous avons une compréhension générale de l'importance de la gestion rationnelle et de l'effet de l'intensité de pâturage. Il est également bien reconnu que le pâturage en vertu de pauvre gestion ou de consommation excessive peut avoir divers effets négatifs, dont certains sont graves et de longue durée. L'utilisation adéquate des parcours sahariens a longtemps été moins reconnue en tant que composante clé de la gestion du pâturage. Notre étude établit des lignes directrices pour la mise en début de capacités des parcours. À partir de ces résultats, nous pouvons conclure que la durabilité se produit si une protection est utilisée pour

stimuler une structure acceptable pour l'élevage, de maintenir un couvert végétal hétérogène à un taux de charte animale ne dépassant pas la capacité d'équilibre. Toutefois, cette méthode exige davantage d'intrants, c'est-à-dire de temps et de planification pour le déplacement d'élevage ainsi que pour la planification générale des stratégies de rotation, mais elle permet d'améliorer les pâturages en laissant aux différents prés le temps de se régénérer. Un pâturage de saison sèche avec une charge modérée permet aux gestionnaires de conserver la diversité tout en assurant la productivité continue des plantes fourragères.

La bonne gestion des ressources exige d'être attentif à d'autres facteurs, et de maintenir le risque à un certain niveau acceptable est le plus important pour la gestion des parcours. La gestion est difficile quand la qualité du fourrage est raisonnablement mauvaise tout le temps, et lorsque les conditions de croissance des plantes sont défavorables et imprévisibles. Afin que les parcours soient plus diversifiés et plus faciles à gérer, les compétences de gestion doivent être appliquées pour compenser les saisons pauvres, le fourrage de qualité médiocre et les périodes de sécheresse, tous ces facteurs étant d'un degré élevé d'incertitude.

Conclusion

D'un côté, les ressources pastorales du Sud tunisien semblent former un système globalement résilient, sous une pression sans cesse croissante de pâturage. De l'autre, l'impact du pâturage sur l'abondance et sur la richesse spécifique est assez grave, mais il semble compensé par une gestion rationnelle. L'action du pâturage, en modifiant l'équilibre au niveau des espèces de bonne valeur pastorale, ouvre le milieu à d'autres espèces mieux adaptées, et tend en effet à accroître l'homogénéité de la végétation. Cependant, les Astéraceae, les Poaceae, les Brassicaceae, les Fabaceae et les Chenopodiaceae sont des familles représentatives d'une gestion raisonnée à faibles niveaux de pression pastorale, alors que les Fabaceae sont plus résistantes au pâturage. Les thérophytes prédominent dans les parcours sahariens, en raison de la nature inégale de la disponibilité en eau quel que soit le niveau du pâturage.

Nous confirmons ainsi que la gestion raisonnée des parcours n'a pas affecté la diversité

spécifique de notre secteur. Sous les mêmes conditions climatiques, toute augmentation de la capacité de charge engendre des modifications de la flore. Par ailleurs, le pâturage de saison sèche à niveau de charge modéré peut donc maintenir l'installation d'une richesse herbacée et ligneuse. Cette étude suggère donc que le pâturage modéré pourrait être un moyen efficace de maintenir la diversité spécifique des pâturages sahariens, puisque le surpâturage a entraîné une détérioration de cette ressource vitale.

La pertinence des indices utilisés lors de cette étude (et notamment l'indice de Shannon) pour quantifier la diversité est souvent remise en cause et les suggestions pour améliorer la qualité des indices abondent dans la littérature (Izsak & Papp 2000 ; Ricotta 2002). Cette diversité permet d'aborder l'aspect systémique de la gestion des ressources naturelles exploitées car, comme le souligne Frontier (1999), « la diversité taxonomique ne reflète pas exactement la diversité fonctionnelle mais elle reste quand même, d'un point de vue holiste, un indicateur de la complexité du système ». La gestion des ressources, de même que notre environnement en général, ne sera jamais simple, préétablie, programmable et totalement prévisible. Il est évident que ce seront les hommes qui détermineront les trajectoires suivies par les écosystèmes (Le Floch & Aronson 1995).

En particulier dans le cas des ressources du Sud tunisien, la diversité spécifique permet d'avoir une vue d'ensemble du peuplement et des conséquences de l'augmentation significative de la pression de pâturage et de ne pas uniquement se focaliser sur quelques écosystèmes d'intérêt pastoral, et une simple gestion raisonnée des ressources naturelles résilientes permet leur restauration, puisque ces ressources sont des réservoirs de biodiversité. Cependant, ces ressources ont subi une forte dégradation en Tunisie et sont quasiment altérées dans le Sud. Par ailleurs, le surpâturage a fait disparaître certaines espèces propres aux zones arides telles que *Anabasis oropedium*, *Echiochilon fruticosum*, *Polygonum equisetiforme*, *Stipa tenacissima* et *Aristida ciliata*. Des propositions pour augmenter l'intérêt écologique du site reposent sur un principe simple : la gestion des parcours, par pâturage raisonné, souple et réactive pour contrer l'évolution rapide de dégradation des milieux, et pour s'adapter au cycle annuel et à l'irrégularité pluviométrique.

Remerciements

Je remercie l'éditeur en chef du journal Thierry Dutoit et les relecteurs anonymes de ce manuscrit pour leurs remarques et critiques très pertinentes. Je remercie également Deb-babi Said et Dadi Kamel et tous les membres du CRDA-Tataouine pour leurs assistances techniques.

Références

- Abrams P.A., 2001. The effect of density-independent mortality on the coexistence of exploitative competitors for renewing resources. *The American Naturalist* 158: 459-470.
- Achard F., Hiernaux P. & Banoïn M., 2001. Les jachères naturelles et améliorées en Afrique de l'Ouest. In : Floret C., Pontanier R. (éd.), *De la jachère naturelle à la jachère améliorée. Le point des connaissances*. Vol. 2. Montrouge, France, John Libbey Eurotext : 201-239.
- Aidoud A., 1989. *Contribution à l'étude des écosystèmes pâturés (Hautes Plaines algéro-oranaises, Algérie)*. Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. Techn. H. Boumediene, Alger, 240 p. + annexe.
- Aidoud A., 1992. Les parcours à alfa (*Stipa tenacissima* L.) des Hautes Plaines algériennes : variations inter-annuelles et productivité. In : Gaston A., Kernick M. & Le Houérou H.N. (eds), *Actes du 4^e Congrès International des Terres de Parcours*, Montpellier, France, 22-26 avril 1991. CRAD, Montpellier : 198-199.
- Aidoud A., Le Floch H. & Le Houérou H.N., 2006. Les steppes arides du nord de l'Afrique. *Sécheresse* 17 (1-2) : 19-30.
- Aronson J. & Shmida A., 1992. Plant species diversity along a Mediterranean desert gradient and its correlation with interannual rainfall fluctuations. *J. Arid. Environ.* 23: 235-247.
- Barbault R., 1992. *Écologie des peuplements, structure, dynamique et évolution*. Masson, Paris, 273 p.
- Barbero M., Quezel P. & Loisel R., 1990. Les apports de la phytoécologie dans l'interprétation des changements et perturbations induits par l'homme sur les écosystèmes forestiers méditerranéens. *Forêt Méditerranéenne* 12 : 194-215.
- Bowers M.A., 1987. Precipitation and the relative abundances of desert winter annuals: a 6-year study in the northern Mohave Desert. *J. Arid. Environ.* 12: 141-149.
- Chaieb M., 1989. *Influence des réserves hydriques du sol sur le comportement comparé de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne*. Thèse de Doctorat (PhD), Univ. Montpellier-II, 293 p.
- Currie D.J., 1991. Energy and large-scale patterns of animal – and plant – species richness. *Am. Nat.* 137: 27-49.
- Daget P. & Poissonet J., 1971. Analyse phytologique des prairies. Applications agronomiques. *Ann. d'Agro-nomie*, 22 : 5-41.
- Daget P. & Poissonet J., 1997. Biodiversité et végétation pastorale. *Revue Elev. Méd. vét. Pays trop.* 50 : 141-144.

- Daget P., 1980. Sur les types biologiques en tant que stratégie adaptative (cas des thérophytes). In : Barbault R., Blandin P., Meyer J.A. (éd.). *Recherches d'écologie théorique, les stratégies adaptatives*. Maloine, Paris : 89-114.
- Danin A. & Orshan G., 1990. The distribution of Runkiaer life forms in Israel in relation to the environment. *J. Veg. Sci.* 1: 41-48.
- Dumont B., Meuret M., Boissy A. & Petit M., 2001. Le pâturage vu par l'animal : mécanismes comportementaux et applications en élevage. *Fourrages* 166 : 213-238.
- Dupre C. & Diekmann M., 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Ecography* 24: 275-286.
- Dyksterhuis E.J., 1949. Condition and management of rangeland based on quantitative ecology. *J. Range Mgt.* 2: 104-115.
- Elloumi M., Nasr N., Selmi S., Chouki S., Chemak F., Raggad N., Nefzaoui A. & Ngaido T., 2001. Options de gestion des parcours et stratégies individuelles et communautaires des agropasteurs du centre et du sud tunisien. International Conference on Policy and Institutional Options for the Management of Rangelands in dry Areas (Hammamet, Tunisia).
- Ferchichi A., 2000. Rangelands biodiversity in presaharian Tunisia. *Cahiers Options Méditerranéennes* 45 : 69-73.
- Floret C. & Pontanier R., 1982. L'aridité en Tunisie présaharienne : Climat – sol – végétation et aménagement. *Trav. et Doc. ORSTOM*, n° 150, Paris, 544 p.
- Floret C., 1981. The effects of protection on steppic vegetation in the Mediterranean arid zone of southern Tunisia. *Vegetation* 46:117-119.
- Floret C., Galan M.J., Le Floc'h E., Orshan G. & Romane F., 1990. Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient : tools for studying vegetation. *Journal of Vegetation Science* 1: 71-80.
- Fresnillo Fedorenko D.E., Fernández O.A., Busso C.A. & Elía O., 1996. Phenology of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium* in semiarid Argentina. *J. Arid Environ.* 33: 409-416.
- Frontier S., 1983. *L'échantillonnage de la diversité spécifique*. In *Stratégie d'échantillonnage en écologie*, Frontier et Masson édit., Paris (coll. d'Écologie), XVIII + 494 p.
- Frontier S., 1999. *Les Écosystèmes*. Presse Universitaires de France, coll. « Que sais-je ? », Paris.
- Gamarra J.G.P. & Solé R.V., 2002. Biomass-diversity responses and spatial dependencies in disturbed tall-grass prairies. *Journal of Theoretical Biology* 215: 469-480.
- Gamoun M., Chaieb M. & Ouled Belgacem A., 2010. Évolution des caractéristiques écologiques le long d'un gradient de dégradation édaphique dans les parcours du sud tunisien. *Ecologia mediterranea* 36 (2) : 5-16.
- Hiernaux P., 1998. Effects of grazing on plant species composition and spatial distribution in rangelands of the Sahel. *Plant Ecology* 33: 387-399.
- Izsak J. & Papp L., 2000. A link between ecological diversity indices and measures of biodiversity. *Ecol. Modelling* 130: 151-156.
- Jauffret S. & Visser M., 2003. Assigning life-history traits to plant species to better qualify arid land degradation in Presaharian Tunisia. *J. Arid. Environ.* 55: 1-28.
- Jauffret S., 2001. *Validation et comparaison de divers indicateurs des changements à long terme dans les écosystèmes Méditerranéens arides : application au suivi de la désertification dans le sud Tunisien*. Thèse Doctorat. Univ. Aix- Marseille, 360 p.
- Kondoh M., 2001. Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. Proceedings of the Royal Society of London. *Biological Sciences* 268: 269-271.
- Lardon S., Deffontaines J.P. & Osty P.L., 2001. Pour une agronomie du territoire : prendre en compte l'espace pour accompagner le changement technique. C.R. Acad. (Colloque Olivier de Serres, Le Pradel 28-30 septembre 2000) *Agric. Fr.* 87, n° 4, 187-200.
- Le Floc'h E. & Aronson J., 1995. Écologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base. *Natures-Sciences-Sociétés. Hors série* : 29-34.
- Le Floc'h E., 2000. Discours-programme : Réhabilitation des écosystèmes arides dégradés : nécessité du recours à du matériel végétal adapté. Session II : la dégradation et la réhabilitation des terres arides. In : acte du séminaire international ; la lutte contre la désertification ; ressources en eau douce et réhabilitation des terres dégradées dans les zones arides. N'djamena Tchad : 45-50.
- Le Floc'h E., 2001. Biodiversité et gestion pastorale en zones arides et semi-arides méditerranéennes du Nord de l'Afrique. Actes du IX^e colloque international Optima, 11-17 mai 1998, Paris, France. *Bocconea* 13 : 223-237.
- Le Houérou H.N., 2005. Problèmes écologiques du développement de l'élevage en région sèche. *Sécheresse* 16(2) : 89-96.
- Le Houérou H.N., 1959. *Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale*. Institut de Recherches Sahariennes, Alger. I^{re} partie : Les milieux naturels et la végétation, 281 p ; II^e partie : La flore, 277 p.
- Le Houérou H.N., 1969. La végétation de la Tunisie steppique (avec références aux végétations analogues de l'Algérie, de la Libye et du Maroc). *Annales de l'INRAT, Tunis* : 42 (5) ; 617 p ; annexes + carte couleurs h.t.
- Le Houérou H.N., 1992. Relations entre la variabilité des précipitations et celles des productions primaire et secondaire en zone aride. In : Le Floc'h E., Grouzis M., Cornet A. et Bille J-C. (éd.), *L'aridité, une contrainte au développement*. ORSTOM, Paris : 197-220.
- Le Houérou H.N., 1995. Bioclimatologie et Biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique. Diversité biologique, développement durable et désertification, *Options méditerranéennes*, sér. B : recherches et études, 396 p.
- Le Houérou H.N., 1996. A probabilistic approach to assessing arid rangelands productivity carrying capacity and stocking rates. In: *International Workshop on Sustainable Use of Rangelands and Desertification Control*. Jeddah, 3-6 novembre 1996 : 1-19.
- Liddel M., 2001. A simple space competition model using stochastic and episodic disturbance. *Ecological modelling* 143: 33-41.
- Margalef R., 1958. Information theory in ecology. *Gen. Syst.* 3: 36-71.
- McIntyre S., Lavorel S. & Tremont R.M., 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83: 31-44.

- Naeem S. & Li S., 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390: 507-509.
- Naveh Z., 1998. From biodiversity to ecodiversity: holistic conservation of the biological and cultural diversity of Mediterranean landscapes. In: Rundel P.W., Montenegro G., Jakstic F.M. (eds.), *Landscape Disturbance and Biodiversity in Mediterranean-type Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin: 127-140.
- Negre R., 1966. Les thérophytes. *Mem. Soc. Bot. Fr.* : 92-108.
- Nosberger J., Messerli M. & Carlen C., 1998. Biodiversity in grassland. *Ann. Zootech.* 47: 383-393.
- Noy-Meir I., 1985. Desert ecosystem structure and function. In: Evenari M., Noy Meir I. and Goodall D.W. (eds), *Ecosystems of the world 12A. Hot deserts and arid shrublands*. Elsevier, Amsterdam: 93-103.
- Noy-Meir I., 1998. Effects of grazing on Mediterranean grasslands: the community level, In: Papanastasis, V.P. & Peter, D. (eds), *Ecological Basis for Livestock Grazing in Mediterranean Ecosystems*. European Commission, EUR 1830 N, Luxemburg: 27-39.
- Noy-Meir I., Gutman M. & Kaplan Y., 1989. Responses of mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.
- Ohsawa K., Kawasaki K., Takasu F. & Shigesada N., 2002. Recurrent habitat disturbance and species diversity in a multiple-competitive species system. *J. Theor. Biol.* 216: 123-138.
- Orshan G., Montenegro G., Avila G., Aljaro M.E., Walckowiak A. & Mujica, A.M, 1984. Plant growth forms of chilean matorral. A monocharacter growth form analysis along an altitudinal transect from sea level to 2000 m.a.s.l. *Bull. Soc. Bot. Fr. (Actual. Bot.)* 131: 411-425.
- Perevolotsky A. & Etienne M., 1999. La gestion raisonnée des parcours du Bassin méditerranéen : un défi pour le XXI^e siècle. *Cahiers Options Méditerranéennes* 39 : 129-136.
- Pielou E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* 13: 131-144.
- Pitt M.D. & Heady H.F., 1978. Responses of annual vegetation to temperature and rainfall patterns in Northern California. *Ecology* 59: 336-350.
- Raunkiaer C., 1934. *The life form of plants and statistical plant geography*. Collected papers, Clarendon Press, Oxford, 632p.
- Ricotta C., 2000. From theoretical ecology to statistical physics and back: self-similar landscape metrics as a synthesis of ecological diversity and geometrical complexity. *Ecol. Model.* 125: 245-253.
- Savage M., Sawhill B. & Askenazi M., 2000. Community dynamics: what happens when wereturn the tape? *J. Theor. Biol.* 205: 515-526.
- Shannon C.E., 1948. A mathematical theory for communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27: 379-423.
- Tilman D. & El Haddi A., 1992. Drought and biodiversity in Grasslands. *Oecologia.* 89: 257-264.
- Went F.W., 1949. Ecology of desert plants. II: The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology* 30 (1): 351-364.

Les bryophytes et les bryocénoses du site d'Entraygues (Var, France) comme outil d'évaluation d'un projet de renaturation hydrologique

*Bryophytes and bryocoenosis of Entraygues site (Var, France)
as a tool for evaluating a hydrologic renaturation project*

Vincent HUGONNOT

Le bourg, 43270 Varennes-Saint-Honorat, France

Résumé

Un inventaire des bryophytes et des bryocénoses du site d'Entraygues (Var, France) a permis de dresser une liste de 43 taxons dont 4 présentent une forte valeur patrimoniale : *Barbula bolleana* (Müll. Hal.) Broth., *Cinclidotus danubicus* Schiffn. & Baumgartner, *Marchantia paleacea* Bertol. et *Tortella inflexa* (Bruch) Broth. Cinq bryocénoses ont pu être décrites et placées le long d'un transect vertical : groupement aquatique à *Fontinalis*, groupement rhéophile à *Cinclidotus danubicus*, groupement faiblement rhéophile à *Barbula bolleana*, groupement hygrocline à *Leicolea turbinata* et groupement corticole à *Dialytrichia mucronata*. L'existence des espèces et des communautés observées repose sur le type d'alimentation en eau du site, à dominante karstique, déconnectée du lit principal de l'Argens. Les eaux d'alimentation des habitats bryophytiques sont froides, de débit relativement constant dans l'année, très minéralisées et plutôt oligotrophes à la différence des eaux d'écoulement de la rivière, de mauvaise qualité. La conservation de cet ensemble floristique et bryocénotique à forte valeur patrimoniale repose sur le maintien de la fonctionnalité de l'hydrosystème. Le site d'Entraygues ne doit pas être reconnecté car un apport en eau de la rivière provoquerait inévitablement la disparition de ce patrimoine.

Astract

A survey of bryophytes and bryocoenosis of the Entraygues site (Var, France) allowed to draw up a list of 43 taxa among which 4 present a high patrimonial value: *Barbula bolleana* (Müll. Hal.) Broth., *Cinclidotus danubicus* Schiffn. & Baumgartner, *Marchantia paleacea* Bertol. and *Tortella inflexa* (Bruch) Broth. Five bryocoenosis were described and placed along a vertical transect: aquatic *Fontinalis* community, rheophilic *Cinclidotus danubicus* community, weakly rheophilous *Barbula bolleana* community, weakly hygrophilous *Leicolea turbinata* community and corticolous *Dialytrichia mucronata* community. The occurrence of species and communities rely on the type of the water supply of the site, i.e. karstic dominant, widely disconnected from Argens. Water supply of bryophytic habitats is cold, of relatively constant flow in the year, very mineralized and relatively oligotrophic unlike waters of Argens river. The preservation of this floristic and bryocenotic assemblage with high patrimonial value rests on the preservation of the feature of the hydrosystem. The site of Entraygues does not have to be reconnected because a contribution in water of the river would lead to the disappearance of these originalities.

Mots clés : karst, bryophytes, bryocénoses, floristique, bryosociologie, sud-est France, Var.

Keywords: karst, bryophytes, bryocoenosis, floristic, bryosociology, South-Eastern France, Var.

Introduction

L'Argens est une rivière côtière méditerranéenne dont le cours s'étend sur 114 km, en totalité dans le département du Var. Cette rivière draine un petit bassin côtier où les écoulements superficiels sont largement alimentés par les nappes souterraines karstiques (Giudicelli *et al.*, 1980). Le site d'Entraygues est localisé en Basse Provence calcaire sur la commune de Vidauban (figure 1). Il est réputé pour ses arches naturelles en tufs sous lesquelles coule l'Argens et pour sa grande diversité en invertébrés, poissons et mammifères (Giudicelli *et al.* 1980 ; Rombaut 2007 ; Giudicelli & Olivari 2010). Le bassin de l'Argens reçoit les rejets des activités domestiques, agricoles et industrielles d'une population importante. Au niveau du site d'Entraygues, l'Argens traverse des zones de culture (vignes surtout) et présente un courant rapide (70 cm/s) (Giudicelli *et al.* 1980). L'ensemble du cours de l'Argens présente des eaux fraîches, très minéralisées (plus de $1\ 000\ \mu\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$) et bien oxygénées, donc favorables à une bonne activité biologique (Giudicelli *et al.* 1980). L'Argens présente en outre un fonctionnement typique des cours

d'eau méditerranéens à régime de soutien karstique (étiages peu marqués et crues modérées, régime stable) (Giudicelli & Olivari 2010).

Juste en amont du site d'Entraygues, l'Argens est barré par un barrage hydroélectrique, installé depuis 1904 sur un seuil naturel. La quasi-totalité de l'eau du fleuve y est prélevée et ensuite turbinée avant d'être restituée à environ 500 m en aval, au niveau de l'usine hydroélectrique. Les habitats naturels sont alimentés, avec un débit relativement constant, par une résurgence karstique dont les eaux, non turbides, sont beaucoup moins riches en orthophosphates que les eaux de l'Argens. Ces eaux sont également très minéralisées. Le fonctionnement hydrologique du site est unique et, paradoxalement, partiellement artificiel (Rombaut 2007). L'instauration d'un débit réservé au pied du barrage est une mesure de gestion actuellement proposée pour renaturer le cours d'eau. Il s'agit d'augmenter le débit arrivant dans le site d'Entraygues, ce qui permettrait de retrouver des conditions plus proches des conditions originelles.

Dans le but d'approfondir les connaissances naturalistes du site et de déterminer les priorités de conservation, il importait de réaliser

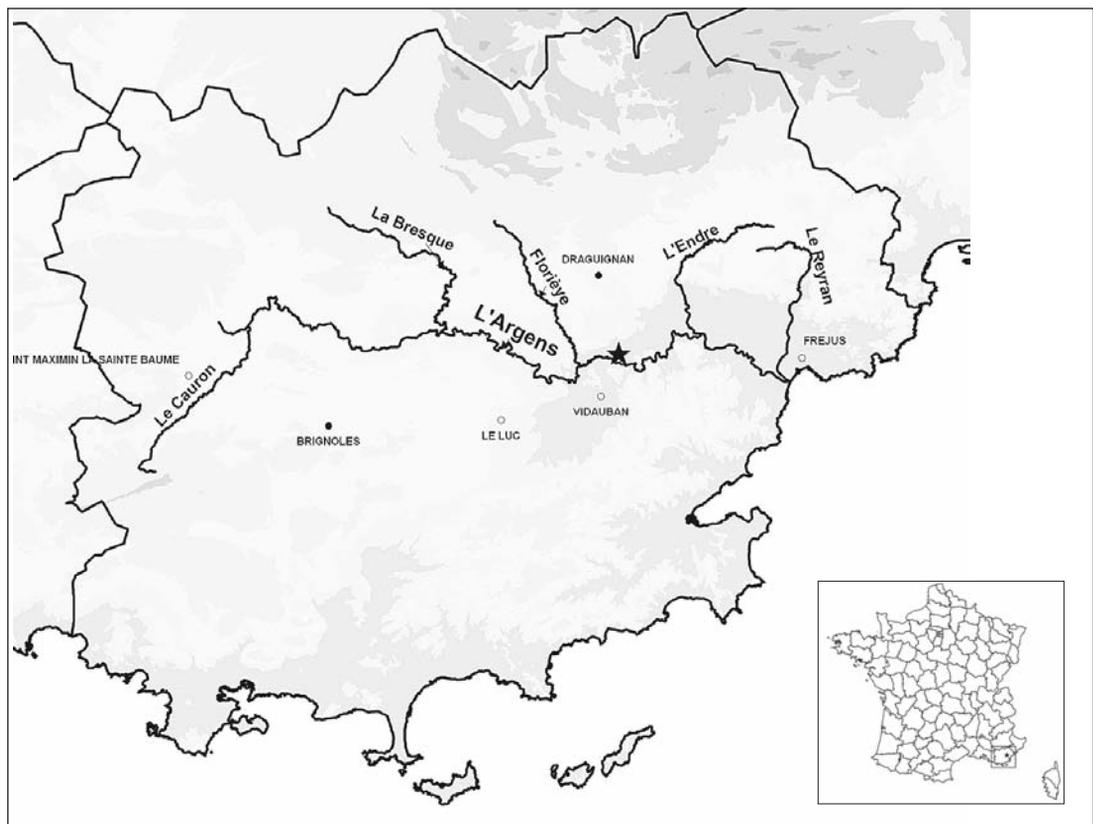


Figure 1 – Situation géographique du site étudié.

Figure 1 – Location of study site.

une étude des bryophytes, groupe mal connu et souvent négligé lors des inventaires naturalistes. L'inventaire des richesses bryophytiques revêt un intérêt tout particulier dans un département tel que le Var, où la qualité de l'eau et les habitats naturels humides sont soumis à une pression anthropique peu compatible avec la conservation de ce capital. Le confinement du site et l'hydrodynamisme de type karstique laissent présager une grande richesse bryophytique. Outre l'intérêt que présente le catalogue du patrimoine bryophytique, l'analyse des groupements de bryophytes (bryocénoses) permet également d'améliorer la compréhension des caractéristiques et du fonctionnement de l'hydrosystème. Aucune publication bryologique ne fait spécifiquement mention du site d'Entraygues. Les seules données bryologiques relatives à cette vallée sont contenues dans Squivet de Carondelet (1961) et Hébrard (1968, 1970).

Les buts de la présente étude sont ainsi de réaliser un inventaire des bryophytes aussi exhaustif que possible, de dresser une liste commentée (basée sur la réalisation de relevés bryosociologiques) des groupements bryophytiques et enfin de proposer un diagnostic de la fonctionnalité et de l'intérêt bryophytique du site. Sur ces bases, le projet de renaturation hydrologique du site d'Entraygues, reposant sur une reconnexion avec les eaux de l'Argens, sera évalué.

Méthodologie

L'ensemble des habitats susceptibles d'abriter des bryophytes a été parcouru. Les prospections de terrain ont été effectuées de 2007 à 2010. En 2009, les niveaux d'eau relativement élevés n'ont pas permis d'accéder aux populations muscinales les plus immergées. Des prospections complémentaires, réalisées en 2010, ont permis d'accéder aux niveaux topographiques inférieurs grâce à des niveaux d'eau relativement bas. L'utilisation d'une embarcation s'est révélée indispensable afin de réaliser des relevés le long des parois situées directement dans le lit mineur. La grande majorité des taxons reçoit un nom provisoire sur le terrain puis fait l'objet d'une confirmation systématique au laboratoire à l'aide du matériel optique approprié. Des échantillons témoins des espèces, aussi limités que possible et toujours réalisés dans le souci de la préservation des populations à un

niveau local, sont conservés dans l'herbier bryologique de l'auteur. La nomenclature des bryophytes utilisée repose sur Hill *et al.* (2006) pour les mousses et Ros *et al.* (2007) pour les hépatiques. Les relevés bryosociologiques sigmatistes ont été réalisés sur des unités homogènes de végétation, adaptées au cas des communautés bryophytiques, avec affectation de coefficients d'abondance-dominance et de coefficients de sociabilité. L'échelle d'abondance-dominance appliquée est celle proposée par Braun-Blanquet (1921, 1928). L'échelle de sociabilité appliquée est celle proposée par Braun-Blanquet (1964). Le recouvrement de la strate muscinale du relevé est noté ainsi que plusieurs paramètres physiques liés à la station (exposition, pente du relevé, nature du substrat...). La nomenclature adoptée est celle de Marsteller (2006), sauf cas particuliers explicités dans le texte. L'attribution des taxons à un élément phytogéographique a été effectuée en consultant et en adaptant les travaux de Düll (1983, 1984, 1985 et 1992) et ceux de Lecointe (1979, 1981a et b, 1988).

Résultats

Inventaire des bryophytes

34 mousses et 9 hépatiques ont été observées dans le site d'Entraygues (les hépatiques figurent en gras dans la liste suivante).

1. *Aloina aloides* (Koch *ex* Schultz) Kindb.
2. *Barbula bolleana* (Müll. Hal.) Broth.
3. *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp.
4. *Bryum donianum* Grev.
5. ***Chiloscyphus polyanthos* (L.) Corda**
6. *Cirriphyllum crassinervium* (Taylor) Loeske & M. Fleisch.
7. *Cinclidotus danubicus* Schiffn. & Baumgartner
8. ***Conocephalum conicum* (L.) Dumort.**
9. *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce
10. *Dialytrichia mucronata* (Brid.) Broth.
11. *Didymodon fallax* (Hedw.) R.H. Zander
12. *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa
13. *Eucladium verticillatum* (Hedw. *ex* Brid.) Bruch & Schimp.
14. *Fissidens crassipes* Wilson *ex* Bruch & Schimp. subsp. *warnstorffii* (M. Fleisch.) Brugg.-Nann.

15. *Fissidens gracilifolius* Brugg.-Nann. & Nyholm
16. *Fissidens taxifolius* Hedw.
17. *Fontinalis antipyretica* Hedw.
18. *Fontinalis hypnoides* C. Hartm. var. *duriaei* (Schimp.) Kindb.
19. *Gymnostomum calcareum* Nees & Hornsch.
20. *Hypnum cupressiforme* Hedw. var. *cupressiforme*
21. *Jungermannia atrovirens* Dumort.
22. *Leiocolea turbinata* (Raddi) H. Buch
23. *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb.
24. *Leptodon smithii* (Hedw.) Weber & D. Mohr
25. *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst.
26. *Lunularia cruciata* (L.) Lindb.
27. *Marchantia paleacea* Bertol.
28. *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske
29. *Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dumort.
30. *Pohlia melanodon* (Brid.) A.J. Shaw
31. *Plagiomnium affine* (Blandow ex Funck) T.J. Kop.
32. *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) T.J. Kop.
33. *Platyhypnidium riparioides* (Hedw.) Dixon
34. *Reboulia hemisphaerica* (L.) Raddi
35. *Rhynchostegiella curviseta* (Brid.) Limpr.
36. *Rhynchostegiella tenella* (Dicks.) Limpr.
37. *Rhynchostegium confertum* (Dicks.) Schimp.
38. *Scorpiurium circinatum* (Bruch) M. Fleisch. & Loeske
39. *Tortella inflexa* (Bruch) Broth.
40. *Tortula marginata* (Bruch & Schimp.) Spruce
41. *Tortula muralis* Hedw.
42. *Trichostomum crispulum* Bruch
43. *Zygodon rupestris* Schimp. ex Lorentz

Inventaire des bryocénoses

Les 5 groupements bryophytiques observés constituent une succession illustrée sur la figure 2. Le groupement à *Fontinalis* occupe les positions basses, constamment immergées, tandis que le groupement à *Dialytrichia mucronata* se développe en retrait, sur des arbres ne subissant qu'une immersion occasionnelle. Le groupement à *Leiocolea turbinata* occupe une position centrale le long du profil topographique et dépend d'un faible apport en sédiments et d'un rajeunissement périodique.

Groupement à *Fontinalis*

La communauté observée est caractérisée et dominée par *Fontinalis antipyretica* (tableau 1) parfois accompagné de *F. hypnoides* var. *duriaei*, solidement ancrés sur des rochers calcaires immergés. Dans un cas, *Fontinalis hypnoides* var. *duriaei* a été observé seul.

Groupement à *Cinclidotus danubicus*

Cette communauté se développe sur les rochers sous forme de draperies plaquées au substrat, dans les zones soumises à remous (rhéophilie prononcée).

Groupement à *Barbula bolleana*

Sur les rochers et les parois verticales soumis à immersion périodique mais dans des secteurs un peu moins agités que dans le cas du groupement à *Cinclidotus danubici*, se développe le groupement à *Barbula bolleana*. Les espèces de cette communauté montrent fréquemment une faible tendance à l'incrustation.

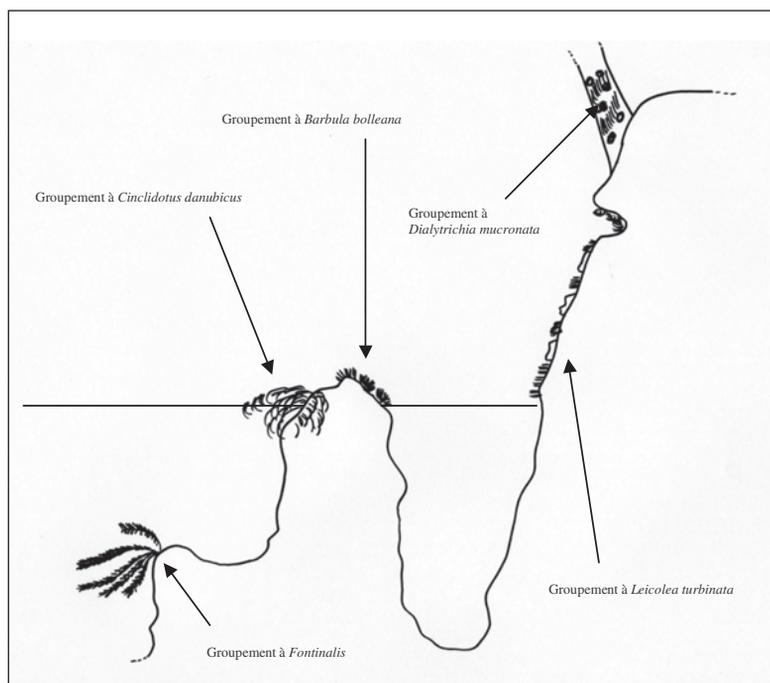


Figure 2 – Toposéquence théorique avec position des principales communautés bryologiques recensées dans le site d'Entraygues.

Figure 2 – Theoretical toposequence with location of main observed bryophytic communities in the Entraygues site.

Groupement polymorphe à *Leiocolea turbinata*

Sur les parois verticales soumises à faible alluvionnement et à immersion avec une fréquence moindre que dans le cas du groupement précédent, on rencontre un groupement caractérisé par *Leiocolea turbinata* et *Pohlia melanodon* (et accessoirement par *Adiantum capillus-veneris*) et marqué au point de vue physiologique par l'abondance de *Conocephalum conicum* et de *Pellia endiviifolia*. Aux niveaux topographiques intermédiaires, cette communauté à *Leiocolea turbinata* s'enrichit en *Fissidens crassipes* subsp. *warnstorffii* et peut ainsi réaliser une transition avec le groupement à *Barbula bolleana*. La présente communauté reste néanmoins strictement dépourvue de *Barbula bolleana*. Ce groupement est périodiquement rajeuni par les crues violentes de surverse qui lui permettent de conserver un statut pionnier.

Groupement à *Dialytrichia mucronata*

La base des troncs situés à proximité immédiate du cours d'eau et soumise à immersion périodique est colonisée par une communauté structurée par deux espèces, *Dialytrichia mucronata* et *Cirriphyllum crassinervium*.

Discussion

Espèces à forte valeur patrimoniale

Barbula bolleana (Müll. Hal.) Broth.

Barbula bolleana était déjà connu dans la vallée de l'Argens et semble rare, quoique abondante localement, dans le sud-est de la France (Hébrard 1970). L'espèce présente une vaste répartition à l'échelle mondiale, de l'est et du centre de l'Asie, jusqu'au sud-ouest (Turquie), en passant par l'Afrique du Nord, l'Amérique centrale, l'Amérique du Nord et l'Australie. En Europe, elle est essentiellement recensée dans une grande partie sud-ouest. Elle est typique des berges rocheuses de ruisseaux carbonatés et agités, ou des abords de cascades. Elle peut coloniser des substratums géologiques variés si les eaux sont riches en carbonates (Hébrard 1970). Les populations d'Entraygues sont peu étendues (quelques dm²) et forment des petites touffes stériles (sans sporophyte) disséminées. Cette

espèce colonise systématiquement les rochers calcaires aux bas niveaux topographiques, élaboussés par les eaux carbonatées des résurgences. L'espèce vit submergée lors des crues de surverse du barrage. Elle présente une tendance à accumuler des précipitations de CaCO₃.

Cinclidotus danubicus Schiffn. & Baumgartner

En Europe, à la différence de la situation observée à Entraygues, les stations de *Cinclidotus danubicus* sont presque toutes artificielles. L'espèce apparaît en masse sur les murs en béton d'ouvrages hydroélectriques le long des cours d'eau comme la Charente, le Rhin ou le Rhône. En conditions optimales, elle peut devenir dominante voire exclusive (Hugonnot 2007). Les habitats « naturels » tels que les blocs calcaires ou de quartzite (Crivelli 1982 ; Lambinon & Empain 1973) sont beaucoup plus rares. Les stations naturelles de *Cinclidotus danubicus* (abords de résurgence comme en basse Ardèche calcaire et dans le Var) représentent vraisemblablement le biotope primaire de l'espèce, qui se serait secondairement adaptée à des conditions artificielles et aurait ainsi pu investir une grande partie du réseau hydrographique d'Europe tempérée. *Cinclidotus danubicus* est en effet aujourd'hui largement répandu en Europe dans les principaux bassins hydrographiques. Cette espèce est connue vers l'est jusqu'en Asie du Sud-Ouest. En France, la première citation est due à Philippi (1967). Les notations se sont multipliées depuis et l'espèce apparaît ainsi relativement répandue dans l'est (bassins du Rhin, du Doubs...), dans le sud-est (bassins de la Saône, du Rhône...), dans le sud-ouest (bassin du Lot...), dans le centre-ouest (bassin de la Charente...) et dans le nord (bassins de la Seine, de la Sambre, de la Meuse...) (Rogeon & Pierrot 1980). L'espèce apparaît donc nouvelle pour le Var et la région PACA. À Entraygues, *Cinclidotus danubicus* est très fidèlement inféodé aux blocs rocheux calcaires soumis à la violence du courant, donc dans des situations hautement rhéophiles, à immersion prolongée, aux niveaux topographiques bas, bien qu'il supporte une émergence et un dessèchement pouvant durer assez longtemps. Localement cette espèce caractérise les habitats soumis à une alimentation en eau de bonne qualité (carbonatée) issue du système karstique. La population d'Entraygues est sté-

rile (absence de sporophyte) mais occupe une superficie importante (plusieurs m²). On relève également la totale absence dans le site de *Cinclidotus fontinaloides*, pourtant abondant et fréquent en Provence calcaire. Cette dernière espèce supporte une émergence de plus longue durée que *C. danubicus* et se montre nettement moins exigeante en ce qui concerne l'agitation du courant.

Marchantia paleacea Bertol.

Dans l'ensemble de son aire, *Marchantia paleacea* est une espèce hygrophile (eaux carbonatées) surtout basiphile, très sensible à la pollution des eaux. Elle peut investir des substrats géologiques assez variés pourvu que leur charge en cations soit suffisante. Il s'agit d'une espèce rare en France et localisée à la région méditerranéenne (Alpes-Maritimes, Var, Pyrénées-Orientales) et au sud-ouest (Pyrénées-Atlantiques). À Entraygues, *Marchantia paleacea* colonise les petites parois rocheuses fraîches sur un enduit tufeux. Il s'agit d'une espèce pionnière typiquement inféodée aux secteurs érodés durant les crues.

Tortella inflexa (Bruch) Broth.

Espèce méconnue dans le sud-est de la France, *Tortella inflexa* est probablement très rare (Hébrard, 1990), connue dans le Vaucluse, le Var, les Bouches-du-Rhône et les Alpes-Maritimes. L'espèce est également présente dans l'ouest de la France (notamment en Saintonge ; Pierrot, 1958). À Entraygues, cette espèce colonise les parois calcaires, les tufs inactifs et secs. Elle affectionne particulièrement les rochers hydroclines en retrait de l'action des crues. *Tortella inflexa* est abondante dans le site d'Entraygues et très fertile (production de sporophytes).

Caractérisation des bryocénoses

Les 5 groupements bryophytiques observés constituent une succession (figure 2) en lien direct avec le niveau topographique (donc le niveau d'eau), la nature du support et les processus d'érosion-sédimentation.

Groupement à *Fontinalis*

Il ne semble pas possible d'assimiler cette dernière communauté au *Fontinalietum hypnoidis* Gimeno-Colera & Puche-Pinazo 1999,

décrit de l'ouest de l'Espagne, pour trois raisons :

- notre communauté se situe très en dehors de l'aire du groupement espagnol ;
- contrairement à l'opinion généralement admise (Welch, 1960), *F. antipyretica* peut présenter des formes à feuilles planes non carénées impossibles à distinguer de *Fontinalis hypnoides* var. *duriaei* ; la variabilité de ces espèces appelle donc des études complémentaires dans le bassin méditerranéen ;
- il n'existe aucune différence synécologique apparente entre le groupement à *Fontinalis antipyretica* et celui à *F. hypnoides* var. *duriaei*.

Le groupement observé est donc à rapprocher du *Fontinalietum antipyreticae* Kaiser ex Frahm 1971, association paucispécifique des rochers immergés dans des cours d'eau mésotrophes. Néanmoins, les réserves émises par certains auteurs (Von Hübschmann 1957 ; Wentzel 1997 ; Marstaller 2006) nous incitent à recommander de nouvelles études de ces groupements, notamment dans le domaine méditerranéen, afin d'asseoir le statut de cette communauté. Le *Fontinalietum antipyreticae* est une association largement répandue en Europe tempérée (Marstaller 2006) qui n'a que rarement été signalée dans le domaine méditerranéen.

Groupement à *Cinclidotus danubicus*

La communauté à *Cinclidotus danubicus* observée à Entraygues est un exemple très bien caractérisé de *Cinclidotetum danubici* (tableau 1). Le *Cinclidotetum danubici* Empain 1973 est une association très rare en situation naturelle. Néanmoins, en France, le *Cinclidotetum danubici* est bien représenté dans le cours de l'Ardèche, dans le cours de la Cèze et dans plusieurs résurgences karstiques dans le sud-est de la France. Cette communauté entre en transition avec le *Hyophiletum ehrenbergii*, dans des zones un peu plus calmes, parfois soumises à une faible incrustation de CaCO₃. Le *Cinclidotetum danubici* est une association européenne assez rare (Philippi 2007) qui n'avait jamais été mentionnée en France méditerranéenne. Cette association pourrait exister en Espagne bien que *Cinclidotus danubicus* n'y soit pas recensé. *Cinclidotus vivesii* A. Ederra (Ederra & Guerra 2005) pourrait n'être en effet qu'un synonyme de cette dernière espèce.

Groupement à *Barbula bolleana*

Il s'agit d'un *Hyophiletum ehrenbergii* v. Hübschm. ex Marst. 1987. Le *Hyophiletum ehrenbergii*, sous l'appellation d'« association à *Fissidens warnstorffii* et *Hydrogonium ehrenbergii* », a déjà été mentionné par le passé dans le département du Var (Hébrard 1970). Cette association a subi une grande raréfaction dans la vallée de l'Argens comme conséquence de la pollution des eaux. La localité d'Entraygues est donc une station refuge. Il s'agit d'une association rare dans le monde, à forte tonalité méditerranéenne (optimum thermoméditerranéen). Elle a été signalée dans le sud-est de l'Espagne (Gil & Ruiz 1985 ; Ros & Guerra 1987 ; Cano *et al.* 1997), dans le sud-est de la France (Hébrard 1970 ; Von Hübschmann 1986) et dans la vallée du Rhin, en Allemagne (Philippi 1961). Elle pourrait être présente ponctuellement dans tout l'ouest du bassin méditerranéen (Allorge 1947).

Groupement polymorphe à *Leiocolea turbinata*

Le *Conocephaletum conici* Jež. & Vondr. 1962 est une association signalée par de nombreux auteurs en Europe tant sur substrats calcaires que sur substrats siliceux (Von Hübschmann 1967 ; Nörr 1969 ; Neumayr 1971 ; Marstaller 1973). Elle ne constitue à notre avis qu'un faciès de différents groupements, certes physionomiquement très frappant, mais sans valeur syntaxonomique réelle. Marstaller (2006) et Gil & Guerra (1985) ne croient pas non plus en la valeur de cette prétendue association. La communauté à *Leiocolea turbinata* représente la strate muscinale d'un groupement vasculaire rattachable à l'*Adiantion capilli-veneris* Br.-Bl. ex Horvatić 1939. Cette communauté montre dans le détail un grand polymorphisme qui la rend difficile à cerner. L'originalité de certaines formes tient dans l'abondance de *Gymnosotomum calcareum*. Les rochers plus en retrait du lit mineur, donc encore moins soumis à immersion, sont caractérisés par *Tortella inflexa*. Le *Pohlio melanodon-Lophozietum badensis* nom. inval. a été décrit par Vanderpoorten *et al.* (1995) sur les sapements de berges issus de l'érosion due à la dynamique fluviale dans la vallée du Rhin (Alsace). Bien que présent dans un contexte biogéographique fort différent du groupement observé à Entraygues, la composition floristique de la communauté décrite par ces auteurs se rapproche sensiblement de la nôtre.

D'autre part des communautés comparables, floristiquement plus pauvres, mais comportant *Conocephalum conicum*, ont pu être observées par l'auteur dans la vallée du Rhône. Il conviendrait de réaliser davantage de relevés de cette communauté afin, d'une part, de conforter son statut en tant qu'association à part entière et, d'autre part, de pouvoir en faire une comparaison poussée avec le groupement signalé à Entraygues. Donc, en l'état actuel des connaissances concernant les bryoassociations de la région méditerranéenne, le groupement à *Leiocolea turbinata* ne peut être rattaché à aucune association décrite. Certains relevés s'individualisent néanmoins par l'abondance d'*Eucladium verticillatum* et se rapprochent ainsi de l'*Eucladium verticillati* Allorge 1922 ou de formes notablement appauvries de l'*Eucladio verticillati-Didymodontetum tophacei* Hébrard 1973, associations non prises en compte dans Marstaller (2006).

Groupement à *Dialytrichia mucronata*

Ce groupement est rattachable au *Leskeion polycarpae* Barkm. 1958.

Caractéristiques fonctionnelles du site

Les particularités du fonctionnement hydrologique de l'Argens induisent des spécificités qui sont détaillées ci-dessous.

Relation des espèces avec le facteur eau

Parmi les 43 taxons de bryophytes recensées, 23 sont plus ou moins directement dépendants de l'hydrosystème (tableau 2). Les espèces aquatiques les plus rhéophiles sont relativement peu nombreuses (*Barbula bolleana*, *Cinclidotus danubicus*, *Fontinalis hypnoides* var. *duriaei*) par rapport aux espèces des microhabitats frais, liées aux berges humectées par capillarité ou par projection. La faible variabilité des débits de cette portion court-circuitée de l'Argens permet l'expression d'un riche éventail de bryophytes aux affinités hydriques relativement tranchées. Ces espèces se positionnent suivant un gradient d'humidité décroissant, depuis les rochers immergés et frappés par la violence du courant jusqu'aux berges verticales encroûtées et

Tableau 2 – Affinités des espèces par rapport au facteur eau.

Tableau 2 – Affinities of species with regard to the water factor.

Aquatiques	Hygrophiles	Hygroclines
<i>Barbula bolleana</i>	<i>Conocephalum conicum</i>	<i>Bryum donianum</i>
<i>Chiloscyphus polyanthos</i>	<i>Cratoneuron filicinum</i>	<i>Cirriphyllum crassinervium</i>
<i>Cinclidotus danubicus</i>	<i>Fissidens crassipes</i> subsp. <i>warnstorffii</i>	<i>Dalytrichia mucronata</i>
<i>Fontinalis antipyretica</i>	<i>Jungermannia atrovirens</i>	<i>Didymodon tophaceus</i>
<i>Fontinalis hypnoides</i> var. <i>duriaei</i>	<i>Leptodictyum riparium</i>	<i>Eucladium verticillatum</i>
<i>Platyhypnidium riparioides</i>	<i>Marchantia paleacea</i>	<i>Gymnostomum calcareum</i>
	<i>Pellia endiviifolia</i>	<i>Leiocolea turbinata</i>
		<i>Lunularia cruciata</i>
		<i>Pohlia melanodon</i>
		<i>Rhynchostegiella curviseta</i>

simplement fraîches. L'importance du groupe des hygroclines peut s'expliquer par la totale absence de saison sèche dans le site à cause du niveau d'eau suffisant pour permettre une humectation des parois et une ambiance fraîche.

Relation des espèces avec la minéralisation des eaux

La totalité des espèces rencontrées présente des affinités pour les supports et les eaux d'alimentation riches en calcaire. Les eaux de l'Argens sont réputées dures (richesse totale en Ca^{2+} et Mg^{2+} de 105 et 160 mg.l^{-1}) (Giudicelli & Olivari 2010), de sorte que l'encroûtement est important, avec formation de travertin près des cascades et des rapides. La forte minéralisation favorise les taxons calcicoles dont certains présentent des affinités nettes pour les travertins plus ou moins humides (*Barbula bolleana*, *Fissidens crassipes* subsp. *warnstorffii*, *Marchantia paleacea*, *Pellia endiviifolia*, *Didymodon tophaceus*, *Eucladium verticillatum*, *Gymnostomum calcareum*, *Leiocolea turbinata*, *Pohlia melanodon*) (Pentecost 2005).

Biogéographie

La dominance des espèces méditerranéennes, subméditerranéennes et méditerranéennes-atlantiques était attendue dans un cours d'eau de position méridionale (figure 3). En revanche, la bonne représentation des espèces circumboréales et circumboréales-orophiles (ainsi que des cosmopolites et subcosmopolites) est à mettre en relation avec une des caractéristiques originales du site, à savoir

l'alimentation en eau de température basse et constante. Le cours du haut Argens, sous l'influence de l'apport d'eaux karstiques, est d'ailleurs considéré comme une enclave froide pour les Invertébrés aquatiques (Giudicelli & Olivari 2010). Les caractéristiques hydrologiques et physico-chimiques du site d'Entraygues sont proches de celles observées près de la source de l'Argens. Le site d'Entraygues peut donc être considéré comme un site refuge planitiaire, isolé, très éloigné des apports karstiques initiaux liés à la source ou à des cours d'eau affluents comme le Bouillidoux.

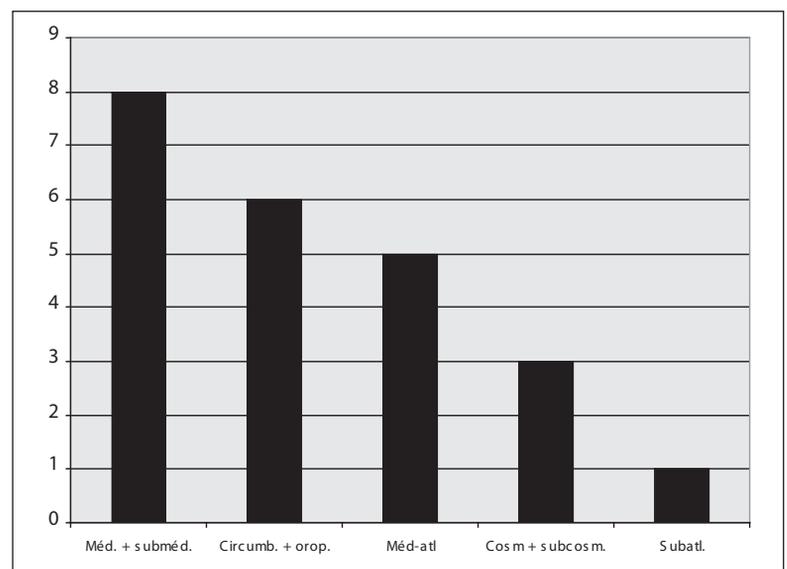


Figure 3 – Diagramme en bâtons des affinités biogéographiques des 23 espèces dépendantes de l'hydrosystème (Méd. + subméd. : méditerranéennes et subméditerranéennes ; Circumb. + orop. : circumboréales et circumboréales-orophiles ; Méd.atl. : méditerranéennes-atlantiques ; Cosm. + subcosm. : cosmopolites et subcosmopolites ; Subatl. : subatlantiques).

Figure 3 – Bar chart of the biogeographical affinities of the 23 species dependent on the hydrosystem.

Relation des espèces avec le statut trophique

En ce qui concerne le statut trophique, les espèces aquatiques ou hygrophiles comme *Barbula bolleana*, *Marchantia paleacea*, *Pellia endiviifolia* sont relativement exigeantes quant à l'oligotrophie des eaux (Dierssen 2002) bien qu'exigeantes en ce qui concerne le statut minéral (cf. *supra*). Leur présence peut s'expliquer par la déconnection et l'alimentation majoritairement karstique du site d'Entraygues, qui fournit des eaux pauvres en éléments nutritifs azotés et phosphorés notamment. Bien que des données contradictoires aient été publiées à leur sujet (Vanderpoorten *et al.* 1995 ; Bailly *et al.* 2004), *Cinclidotus danubicus* et *Fissidens crassipes* subsp. *warnstorffii* se comportent nettement en espèces oligo-mésotrophes en situation naturelle dans les cours d'eau du sud-est de la France (obs. pers.). D'autres espèces, comme *Cirriphyllum crassinervium*, *Dialytrichia mucronata*, *Lunularia cruciata* sont écologiquement plus plastiques et peuvent au contraire supporter des charges en phosphates et en nitrates élevées.

Conclusion

Les caractéristiques hydrologiques liées au fonctionnement karstique des sources, telles que la qualité des eaux (nettement supérieure à celle des eaux de l'Argens), la faible turbidité (due à la faiblesse des concentrations en matières en suspension) et la constance du débit permettent de rendre compte de l'originalité de la flore et de la végétation bryophytiques du site. Les espèces et les communautés rhéophiles liées à des habitats plus ou moins nettement oligotrophes ne doivent leur survie ici qu'à la nature du débit et à la qualité des eaux d'alimentation. D'autre part, la diversité en communautés hydroclines et la richesse en espèces trouvent leur origine dans l'état de conservation des habitats et dans la fonctionnalité d'un système hydrologique permettant à la fois une alimentation constante en eau de bonne qualité et un décapage des surfaces entraînant un rajeunissement des groupements pionniers. Ces caractéristiques originales dans le contexte méditerranéen induisant des spécificités floristiques ont déjà été mises en lumière pour les Invertébrés aquatiques (Giudicelli & Olivari 2010) pour

des parties de l'Argens soumises à des apports karstiques très significatifs.

À l'heure actuelle, le site d'Entraygues ne reçoit les eaux de moins bonne qualité de l'Argens que lors des périodes de surverse du barrage. Ces épisodes violents exceptionnels permettent d'entretenir le statut pionnier des communautés amphibies et ont donc sans doute un rôle non négligeable dans le fonctionnement de l'hydrosystème. Des variations sensibles et plus fréquentes pourraient entraîner au contraire la désorganisation des communautés muscinales. L'instauration d'un débit réservé au pied du barrage aurait donc à coup sûr pour conséquence de modifier la spécificité physico-chimique de l'eau et d'entraîner un appauvrissement de la flore et de la végétation bryophytiques par eutrophisation (entraînant à la fois la régression des bryophytes les plus exigeantes et la progression des végétaux vasculaires les plus ubiquistes), par augmentation de la turbidité et par modification des débits. Des prospections complémentaires effectuées le long du cours de l'Argens, dans des secteurs où Hébrard (1970) signalait autrefois la présence de communautés similaires à celles décrites ici ont permis de constater la dégradation généralisée de la flore et des groupements bryophytiques du lit de l'Argens dont les eaux sont aujourd'hui moins susceptibles d'accueillir des communautés telles que celles rencontrées à Entraygues.

En résumé, les espèces et les groupements bryophytiques du site d'Entraygues nécessitent donc pour leur maintien : une eau d'excellente qualité, chargée en carbonates, durant la majeure partie de l'année, une alimentation karstique de débit assez constant et des crues de surverse régulières et violentes (provoquant à la fois une immersion temporaire et un rajeunissement des surfaces). Paradoxalement, le fonctionnement hydrologique artificiel de cette portion du cours de l'Argens est à l'origine de cette richesse en bryophytes spécialisées. Ce fonctionnement doit donc être privilégié. Toute modification entraînerait inévitablement la disparition de l'ensemble du patrimoine bryophytique du site.

Remerciements

EDF, la DREAL PACA, la région PACA, le conseil général du Var et l'Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse ont soutenu financièrement cette étude. Le Conservatoire études des écosystèmes de Provence/Alpes du Sud est commanditaire de l'étude. Nous remercions Jean Giudicelli pour nous avoir communiqué des publications sur l'Argens. Merci également à Dominique Rombaud pour nous avoir communiqué des données sur le fonctionnement du site. Le manuscrit a bénéficié des remarques critiques de Jean-Pierre Hébrard (Marseille) qui a également examiné certaines de nos récoltes.

Références

- Allorge P., 1947. *Essai de bryogéographie de la Péninsule Ibérique*. Encyclopédie biogéographique et écologique. Paul Lechevalier, Paris, 114 p.
- Bailly G., Vadam J.-C. & Vergon J.-P., 2004. *Guide pratique d'identification des bryophytes aquatiques*. Ministère de l'Écologie et du Développement durable – DIREN Franche-Comté, 158 p.
- Braun-Blanquet J., 1921. Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. *Jahrbuch St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft* 57(2): 346.
- Braun-Blanquet J., 1928. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Biol. Studienbücher, Berlin, 7, 330 p.
- Braun-Blanquet J., 1964. *Pflanzensoziologie* (3^e édition). Springer Verlag, Wien, New York, 14 + 865 p.
- Cano M.J., Guerra J. & Ros R.M., 1997. Bryophyte vegetation of Alicante Province (SE Spain). *Nova Hedwigia* 64 (1-2): 197-230.
- Crivelli P., 1982. *Cinclidotus danubicus* Schiffn. et Baumg. dans le Rhin français. *Bulletin de la société botanique du Centre-Ouest, N.S.* 13 : 246-252.
- Deperiers-Robbe S., 2000. *Étude préalable à l'établissement du Livre rouge des bryophytes menacées de France métropolitaine*. Ministère de l'Environnement, DNP – Laboratoire de Phytogéographie, Université de Caen, 176 p.
- Dierssen K., 2002. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophytorum Biliotheca* 56: 1-289.
- Düll R., 1983. Distribution of European and Macaronesian liverworts (Hepatophytina). *Bryologische Beiträge* 2: 1-115.
- Düll R., 1984. Distribution of European and Macaronesian mosses (Bryophytina). *Bryologische Beiträge* 4: 1-114.
- Düll R., 1985. Distribution of the European and Macaronesian mosses (Bryophytina). Part. II. *Bryologische Beiträge* 5: 110-232.
- Düll R., 1992. Distribution of the European and Macaronesian Mosses (Bryophytina). Annotations and Progress. *Bryologische Beiträge* 8-9: 1-223.
- Ederra A. & Guerra J., 2005. *Cinclidotus vivesii* sp. nov. (Musci, Pottiaceae) from the Iberian Peninsula. *Nova Hedwigia* 81: 471-476.
- European Committee for Conservation of Bryophytes (E.C.C.B.), 1995 – *Red Data Book of European Bryophytes*. ECCB, Trondheim, 291 p.
- Gil J.A. & Guerra J., 1985. Estudio briosociológico de las sirerras de la Demanda y Urbión (España). *Cryptogamie : Bryologie, Lichénologie* 6 (3) : 219-258.
- Gil J.A. & Ruiz P., 1985. The aquatic basophilous bryophytic communities of south east Spain. *Herzogia* 7: 211-228.
- Giudicelli J., Dia A. & Legier P., 1980. Étude hydrobiologique d'une rivière méditerranéenne, l'Argens (Var, France). Habitats, hydrochimie, distribution de la faune benthique. *Bijdragen tot de Dierkunde* 50 (2) : 303-341.
- Giudicelli J. & Olivari G., 2010. Les cours d'eau méditerranéens à régime de soutien karstique. Spécificités écologiques et hydrobiologiques. *Ecologia Mediterranea* 36 (1) : 25-44.
- Hébrard J.-P., 1968. *Étude bryologique du Massif des Maures et de l'Estérel*. Faculté des Sciences de Marseille Saint-Jérôme, doctorat de Spécialité, 135 p.
- Hébrard J.-P., 1970. Formations muscinales rupicoles de Provence cristalline. *Annales de la faculté des sciences de Marseille* 44 : 99-119.
- Hébrard J.-P., 1973. *Étude des bryoassociations du sud-est de la France et leur contexte écologique*. Thèse, Marseille, France, tome I : 422 p., tome II : 75 tabl., 17 pl. fig.
- Hébrard J.-P., 1990. Contribution à l'étude bryologique du petit Luberon (Vaucluse). I. Les contreforts orientaux (région de Bonnieux). *Cryptogamie : bryologie, lichénologie* 11 : 319-328.
- Hill M.O., Bell N., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Cano M.J., Enroth J., Flatberg K.I., Frahm J.-P., Gallego M.T., Garilleti R., Guerra J., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hyvönen J., Ignatov M.S., Lara F., Mazimpaka V., Muñoz J. & Söderström L., 2006. Bryological Monograph – An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *Journal of bryology* 28: 198-267.
- Hübschmann A. v., 1957a. Zur Systematik der Wassermoosgesellschaften. *Mitteilungen der floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft, N.F.* 6/7 : 147-151.
- Hübschmann A. v., 1967. Über die Moosgesellschaften und das Vorkommen der Moose in den übrigen Pflanzengesellschaften des Moseltales. *Schriftenreihe Vegetationskunde (Bonn)* 2 : 63-121.
- Hübschmann A. v., 1986. Prodröm der Moosgesellschaften Zentraleuropas. *Bryophytorum bibliotheca* 32 : 1-413.
- Hugonnot V., 2007. Bryophytes nouvelles pour l'Auvergne (France), approches chorologique et écologique. *Journal de botanique de la société botanique de France* 39 : 3-15.
- Lambinon J. & Empain A., 1973. Les espèces de *Cinclidotus* (Musci) de la Meuse et de la Sambre, en Belgique et dans les Ardennes françaises. *Bulletin de la société royale de botanique de Belgique* 106 : 175-186.
- Lecoite A., 1979. Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande : 1 – Les cortèges cosmopolite et méditerranéen s.l. *Bulletin de la société linnéenne de Normandie* 107 : 61-70.
- Lecoite A., 1981a. Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande : 2 – Le cortège atlantique s.l.

- Bulletin de la société linnéenne de Normandie* 108 : 51-60.
- Lecoite A., 1981b. Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande : 3 – Le cortège circumboréal s.l. *Bulletin de la société linnéenne de Normandie* 109 : 55-66.
- Lecoite A., 1988. Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande : 4 – Additions, corrections, spectres biogéographiques et écologiques. *Bulletin de la société linnéenne de Normandie* 110-111 : 23-40.
- Marstaller R., 1973. Die Bryophytenvegetation des NSG »Waldecker Schloßgrund« (Kreis Stadroda, Thüringen). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Friedrich-Schiller-Universität Jena/Thüringen. Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe* 22 : 545-590.
- Marstaller R., 2006. Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesellschaften Europas und angrenzender Gebiete. *Hausknechtia Beiheft* 13, Jena, 191 p.
- Neumayr L., 1971. Moosgesellschaften der südöstlichen Frankenalb und des vorderen Bayerischen Waldes. *Hoppea, Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft* 29 : 1-364.
- Nörr M., 1969. Die Moosvegetation des Naturschutzgebietes Bodetal. *Hercynia* 6 (4) : 345-435.
- Pentecost A., 2005. *Travertine*. Springer-Verlag, Berlin, 445 p.
- Philippi G., 1961. Die Wassermoosflora am Hochrhein zwischen Reckingen und Waldshut. *Veröffentlichungen der Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg* 27-28 : 168-178.
- Philippi G., 1967. Zur Kenntnis des Wassermooses *Cinclidotus danubicus* Schiffn. & Baumgartner und seiner Verbreitung in Europa. *Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwest-Deutschland* 26 : 77-81.
- Philippi G., 2007. Vorkommen und Vergesellschaftung von *Cinclidotus danubicus* im österreichischen Donaugebiet. *Herzogia* 20 : 299-304.
- Pierrot R.-B., 1958. *Tortella inflexa* (Bruch) Broth. et *Leptobarbula barica* (de Not.) Schp. en Charente-Maritime. *Fédération française des sociétés de sciences naturelles* 14 : 81-83.
- Rogeon M.-A. & Pierrot R.-B., 1981. Les stations de *Cinclidotus* dans le fleuve Charente. *Bulletin de la société botanique du Centre-Ouest, N.S.* 11 : 171-180.
- Rombaut D., 2007. *Note sur les enjeux biologiques du site d'Entraygues pouvant être concernés par la qualité de l'eau de l'Argens sur le tronçon court-circuité*. CREN de Provence, 8 p.
- Ros R.M. & Guerra J., 1987. Vegetación briofítica terrícola de la Región de Murcia (sureste de España). *Phytocoenologia* 15 (4) : 505-567.
- Ros R.M., Mazimpaka V., Abou-Salama U., Aleffi M., Blockeel T.L., Brugués M., Cano M.J., Cros R.M., Dia M.G., Dirkse G.M., El Saadawi W., Erdağ A., Ganeva A., González-Mancebo J.M., Herrstadt I., Khalil K., Kürschner H., Lanfranco E., Losada-Lima A., Refai M.S., Rodríguez-Nuñez S., Sabovjlević M., Sérgio C., Shabbara H., Sim-Sim M., Söderström L., 2007. Hepatics and Anthocerotales of the Mediterranean, an annotated checklist. *Cryptogamie, Bryologie* 28 (4) : 351-437.
- Squignet de Carondelet J., 1961. Mousses de Montpellier et contributions diverses à la bryologie du sud-est de la France (plaines et basses montagnes). *Naturalia Monspelienisa, série botanique* 13 : 73-185.
- Vanderpoorten A., Klein J.-P. & De Zuttere P., 1995. Caractéristiques bryologiques d'un système forestier alluvial partiellement déconnecté du Rhin : la réserve naturelle d'Offendorf (Alsace, France). *Écologie* 26 : 215-224.
- Vanderpoorten A., Klein J.-P. & De Zuttere P., 1995. Évaluation bryologique d'un projet de réinondation par les crues du Rhin : l'exemple de la réserve naturelle d'Erstein (Alsace, France). *Belgian Journal of Botany* 128 : 139-150.
- Wallace E.C., 1972. *Tortella inflexa* (Bruch) Broth. in England. *Journal of bryology* 7 : 153-156.
- Welch W.H., 1960. *A monograph of the Fontinalaceae*. Martinus Nijhoff, The Hague, 357 p.
- Wentzel M., 1997. Untersuchungen zur Moosvegetation an Fließgewässern der Hochtaunus. *Botanik und Naturschutz in Hessen* 9 : 5-46.

Insights on metal-tolerance and symbionts of the rare species *Astragalus tragacantha* aiming at phytostabilization of polluted soils and plant conservation

Aperçu de la tolérance aux métaux et des symbiotes de l'espèce rare Astragalus tragacantha dans un objectif de phytostabilisation de sols pollués et de conservation des plantes

Isabelle LAFFONT-SCHWOB^{1,2}, Pierre-Jean DUMAS¹, Anca PRICOP^{1,3},
Jacques RABIER¹, Lucie MICHÉ¹, Laurence AFFRE¹,
Véronique MASOTTI¹, Pascale PRUDENT⁴, Thierry TATONI¹

1. Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, UMR CNRS IRD 6116 IMEP, Aix-Marseille Université, Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, av. Escadrille Normandie-Niemen – case 441, 13397 Marseille cedex 20, France
2. Fédération de recherche ECCOREV n° 3098, CNRS/Aix-Marseille Université, Europôle méditerranéen de l'Arbois bâtiment du CEREGE, BP 80, 13545 Aix-en-Provence cedex 4, France
3. U.S.A.M.V.B. Timisoara, Faculty of Animal Sciences and Biotechnologies, 119 Calea Aradului, 300645 Timisoara, Romania
4. Laboratoire Chimie Provence – LCP – UMR CNRS 6264 – équipe Chimie de l'environnement continental (CEC), Aix-Marseille Université, case 29, 3, place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 3, France

Abstract

*In a context of ecological restoration, the use of local source plant populations may be successful for both reclaim of areas polluted with inorganic compounds and biological conservation. Knowing that contaminated sites are generally poor in nutrients and contain a highly altered soil structure, mycorrhizal fungi and rhizobial nodulation are suspected to play an important role in vegetation establishment. The aim of our study was to evaluate the potentiality of an endemic plant species of South-Eastern France, *Astragalus tragacantha* L. (Fabaceae), to re-colonize an abandoned industrial polluted site. We first grew seedlings of three local populations on soil polluted by heavy metals from the surrounding factory and various growth param-*

*eters were measured, after one and two years. Second, arbuscular endomycorrhizal colonization and rhizobial nodulation were determined. Our results are promising because i) *A. tragacantha* appeared to be heavy metal-tolerant and ii) this is the first report on the occurrence of both endosymbioses for this plant species. This opens new perspectives for dual inoculation with selected rhizobium and arbuscular mycorrhizal strains, in a context of community ecological restoration with this key-species of phryganas from South-Eastern France. This study helps improving the connection between biodiversity conservation and restoration ecology and founding strategies for the propagation of native seeds for ecological restoration resulting in long term population viability.*

Keywords: heavy metals and metalloids, symbiotic associations, *Astragalus tragacantha*, industrial area reclamation, ecological restoration, biodiversity conservation.

Mots clés : métaux lourds et métalloïdes, associations symbiotiques, *Astragalus tragacantha*, réhabilitation de sites industriels, restauration écologique, conservation de la biodiversité.

Résumé

*L'utilisation de populations locales comme source de plantes dans le cadre de processus de restauration écologique permet de parvenir à la fois à la réhabilitation de sites pollués par des composés inorganiques et à la conservation biologique. Les sols contaminés étant généralement pauvres en nutriments et présentant une structure hautement altérée, il est supposé que les associations mycorhiziennes et rhizobiennes jouent un rôle non négligeable dans la colonisation végétale. Ainsi, l'objectif de ce travail a été d'évaluer la capacité d'une espèce endémique du sud-est de la France, *Astragalus tragacantha* L. (Fabaceae) à recoloniser un ancien site industriel pollué. Des plantules issues de graines provenant de trois populations locales ont été transplantées dans du sol pollué prélevé aux alentours du site industriel. Des mesures de croissance ont été réalisées après une et deux années de culture. D'autre part, l'importance des colonisations endomycorhiziennes et rhizobiennes a été évaluée. Nos résultats sont prometteurs parce que 1) *A. tragacantha* apparaît comme tolérante aux métaux lourds et 2) c'est la première mise en évidence de la présence d'une double endosymbiose chez cette espèce. En effet, cela permet d'envisager une double inoculation de souches rhizobiennes et endomycorhiziennes sélectionnées pour favoriser la restauration écologique des phryganes du sud-est de la France en utilisant cette espèce clé sur des zones polluées par des éléments traces métalliques. Cette étude contribue également à montrer le lien étroit entre conservation de la biodiversité et restauration écologique en étudiant des stratégies de propagation des espèces natives dans un objectif de viabilité des populations à long terme.*

Introduction

In the urban area of the French Mediterranean city of Marseille, many industrial ruins and wastelands remain from the past industrial activity of the 20th Century. The main activity in this area was metallurgy (Garnier and Zimmermann 2006). Industry was often abandoned without performing the appropriate reclamation work. As a consequence, former industrial sites and their surroundings are still polluted by heavy metals and metalloids. Rehabilitation of those polluted areas is a huge issue (Gallimard 2000). In a context of sustainable development, strategies must be found to minimize the environmental impact of such areas assuring their reclamation. In the area of the future National Park of Calanques (South-East of Marseille), the former smelting factory of L'Escalette converting

galena into lead and silver is a typical example of the current incidence of past industrial activity. Occurrence of heavy metals and metalloids has been detected quite all over Marseilleveyre hills (Lasalle 2007). Since this territory is located on a protected zone for its plant species richness and endemism, only ecological solutions may be considered. Phytoremediation, the use of plants and their associated microbes for environmental cleanup (Pilon-Smits 2005), may be part of the solution against dispersed pollution on the site as a non-invasive and ecological alternative method. Among phytoremediation processes, we aim to use a strategy of phytostabilization that prevents metal dispersion by revegetalization. In a context of ecological restoration, the use of local source plant populations may be successful for both reclaim of polluted areas and biological conservation. Among the various habitats/plant communities on this polluted site, phryganas are of major interest. In this type of vegetation, numerous plant species are rare and endemic to this area e.g. *Astragalus tragacantha* (Fabaceae), *Thymelaea tartonraira* (Thymelaeaceae) and *Plantago subulata* (Plantaginaceae). All of these three key-species are under protection. *Astragalus tragacantha* is of particular interest for phytostabilization because populations may be found even on the heavily polluted parts of the site and, knowing that sites contaminated by metals and metalloids are generally poor in nutrients and contain a highly altered soil structure, and mycorrhizal colonization and rhizobial nodulation are suspected to play an important role in this plant species establishment (Gamalero *et al.* 2009). In addition, only phytostabilization permits the restoration of the microbial soil community, an important aspect from an ecological point of view (Lingua *et al.* 2008). Consequently, this study aimed at determining if *A. tragacantha* may be a potential candidate for a phytostabilization process of heavy metals and if its population reinforcement may serve both phytostabilization of the site and biodiversity conservation purposes. As a preliminary study, we (i) tested if seedlings of *A. tragacantha* were able to grow on heavily polluted soil (predominantly Pb, Zn, and As) collected nearby the industrial factory of l'Escalette and (ii) determined if this plant species was able to form both arbuscular endomycorrhizae and rhizobial nodulations.

Materials and methods

Plant and soil collections

Seeds of *A. tragacantha* were collected in May-June 2008 from three representative populations: Redon, Maronaise, and Callelongue (Marseille, S-E France, Fig. 1). These three locations nearby the former industrial site of l'Escalette are under its pollution impact through wind and sprays associations. Five samples of topsoil samples (until 10 cm of depth) within the three populations were randomly collected. To determine the ability of plants to grow on polluted soil, a topsoil sample for the experiment taken above embankments with the factory wastes of the experiment was collected (Fig. 1). Furthermore, non-contaminated soil from the university's garden was collected for an assay to compare *A. tragacantha* growth on polluted and non-polluted (control) soils.

Soil analysis

Soil samples were air-dried at room temperature and sieved at 5 mm. Each soil was analyzed with a XRF analyzer (Niton XLT 792). Among the 17 trace elements analyzed, only 8 elements *i.e.* Mn, Cu, Fe, Pb, Cd, Zn, As and Sb contents were above the level of detec-

tion and were taken into account. Furthermore, the five samples from the *A. tragacantha* populations were dried at room temperature, sieved at 2 mm and ground to 0.2 mm. Total metal and major element concentrations were determined after soil digestion with aqua regia (1 HNO₃/2 HCl) in a microwave oven (milestone Start D). Solutions obtained for soils were filtrated at 0.45 µm. Triplicates were made for each soil. Mn, Cu, Fe, Pb, Cd, and Zn were analysed by ICP-AES (Jobin Yvon, Spectra 2000) and As and Sb were analysed by graphite furnace AAS (thermo Scientific ICE 3000 series AA spectrometer).

Growth assay

Seeds have been stored at room temperature until proceeding. After tegument scarification, seeds were sown in January 2009 in Petri dishes on agar-agar. In February 2009, plantlets were planted in individual pots filled with the surface soil previously collected and grown in a greenhouse. A first experiment was conducted during one year on the field soil. Five replicates were carried out per population origin. Pots were regularly watered. After one year, aerial parts and roots were collected. Root parts were washed under tap water and then under deionised water and gently wiped. Root and aerial parts were then weighted sep-

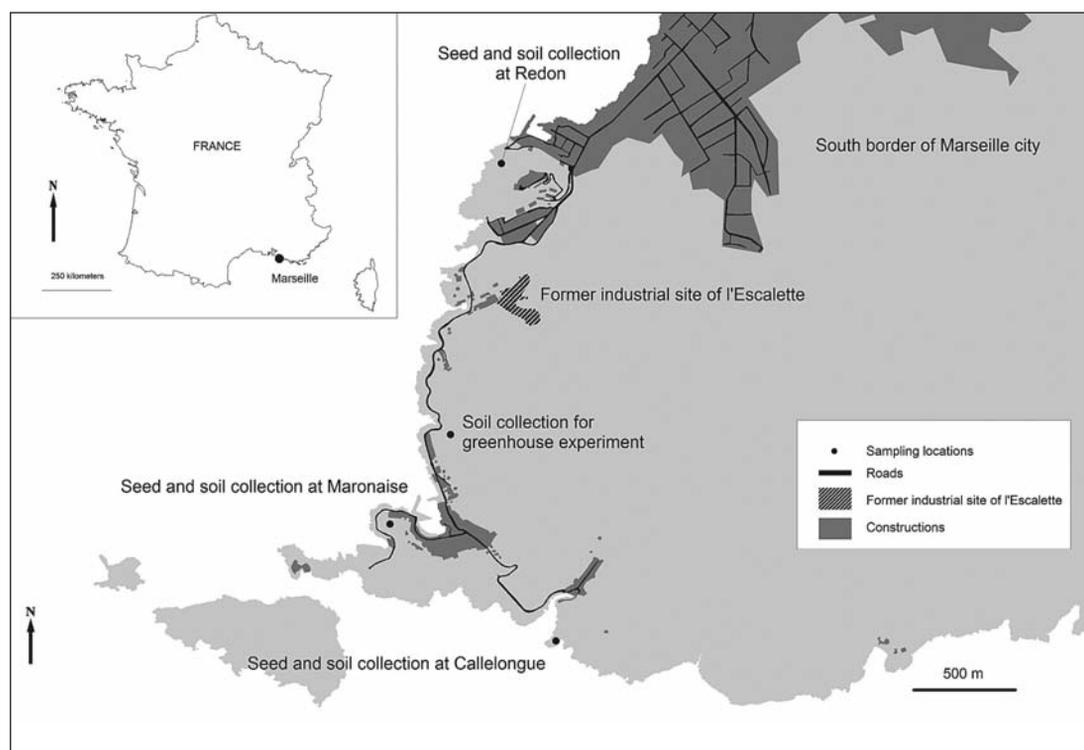


Figure 1 – Location of populations in which seeds and soil were collected, of soil collection for the experiment and of the former industrial site of l'Escalette along the coast of Marseille (S-E France).

arately. A second experiment was conducted during two years in the same conditions. Five replicates from the population of Callelongue transplanted at the same time of the previous experiment on the contaminated soil were kept one year more and compared with five plants from the same origin grown on the non-contaminated soil of the university's garden. Root and aerial part lengths, as well as fresh and dry weights of the aerial and root parts were determined. Considering that *A. tragacantha* is a perennial species, a two years-long period may be enough to deduce if heavy metal pollution affects its growth or not.

Symbiont observations

The percentage of mycorrhizal root length was estimated by visual observation of fungal colonisation after clearing washed roots in 10% KOH and staining with lactophenol blue solution, according to Phillips and Hayman (1970). Quantification was performed using the grid-line intersect method of Giovannetti and Mosse (1980). A minimum of 30 root segments per plant was counted. Nodule numbers per root system were estimated by direct observation using a binocular microscope. Then nodules were isolated by cutting them with a razor blade and weighed per root system. Five replicates were performed per population.

Statistical analysis

Statistical analyses were performed for all data using JMP 9 statistical software (SAS Institute, Cary, North Carolina, USA). Differences in metal concentrations between the different soils, in growth parameters and symbiont occurrence between the three populations of *A. tragacantha* and between the population from Callelongue on polluted and non-polluted soils were studied with the non-parametric Kruskal-Wallis test with Dunn's post-hoc test.

Results

The soil used for the experiment was highly contaminated (Table 1) with, as major elements, Fe, Pb, Zn, As and Sb compared to mean national levels (Baize, 1997). Soil samples taken within the three *A. tragacantha* populations were also highly contaminated (Table 1). However, these soils were less con-

taminated, notably by Pb and Zn than the soil used for the experiment. The heavy metals occurrence in soils from Maronaise and Callelongue was similar. The soil from Redon appeared the less contaminated. Soil of the garden appeared not contaminated and may be used as a reference.

Soil analyses were done with two different methods *i.e.* a rapid one by XRF and a classic one by ICP-AES or GF-AAS on the soil samples from the three *A. tragacantha* populations. Our results confirmed that XRF is a reliable method for all the elements analysed except for Sb and Cd.

All seedlings grew in this multi-polluted soil since all the seedlings put in pots at the beginning of the experiment were still alive one year after. The fresh mass of the aerial parts from Redon population was higher than the one from Callelongue (Table 2). No significant difference of fresh root mass was observed between the three population origins (Table 2). Nodules were observed on root systems and the number of nodules did not vary from a population to another (Table 2).

Arbuscular mycorrhizal (AM) colonisation was observed in all root systems with the occurrence of numerous vesicles in the root cortex. The colonisation percentages per root system ranged from 14 to 26% (Table 2) but no significant difference was detected between the three populations. These colonization percentages appeared to be lower than those found on the field on old individuals (around 40 years-old) that were ca. 50% (unpublished data).

After two years, no significant difference of growth and nodulation parameters (Table 3) was found between the seedlings on the polluted soil and those on the garden soil. Moreover, the number of nodules per root system increased drastically compared to the plants harvested the year before.

Discussion

The soil pollutants may be connected with the past activity of lead extraction from galena in the former industrial site of l'Escalette. Slag heaps are dispersed around the industrial site and wastes from its activity have been used in the middle of the 20th century to build the road along the coast. Polluted particles were

then scattered in the environment, now recovered by the vegetation.

Since the growth parameters of *A. tragacantha* were not altered on the polluted soil compared with the reference soil, our results suggest that *A. tragacantha* is metal-tolerant.

In this study, plants were grown in greenhouse conditions and spores may have come from the soil but also from the air. Vallino et al. (2006) reported that even in highly contaminated soils, AM fungal propagules never dis-

appear completely. Moreover, whenever colonization occurs, even to a small extent, it induces beneficial effects on the host plants (Trotta et al. 2006). Native fungal strains have to be determined now. Furthermore, as identified on other *Astragalus* species, the bacterial strain may belong to the genus *Mesorhizobium* (Ge Hong et al. 2008), this latter has been recently described in metalliferous soils from Southern France (Vidal et al. 2009). Further study on the identification of the bacter-

Table 1 – Metal and metalloid concentrations of the soil used for the experiments and of the soils surrounding the three populations.

Soil origin	Element (mg/kg)							
	Sb	Pb	As	Zn	Cu	Fe	Cd	Mn
Soil of the experiment ¹	112	1698	98	1147	88	31124	ND*	767
Control soil ¹	ND*	59	ND*	85	ND	9916	ND*	324
Maronaise ¹	ND*	960	93	417	44	27483	ND*	686
Maronaise ²	12 ± 1 b	479 ± 73 a	49 ± 40 a	421 ± 34 a	38 ± 5 a	20160 ± 1895 a	0.022 ± 0.007 a	488 ± 46 a
Redon ¹	ND*	140	24	113	32	17101	ND*	562
Redon ²	5 ± 2 a	104 ± 41 b	22 ± 40 a	95 ± 25 b	21 ± 5 b	19763 ± 3111 a	0.028 ± 0.007 a	513 ± 109 a
Callelongue ¹	ND*	446	87	362	48	28829	ND*	826
Callelongue ²	10 ± 4 ab	343 ± 158 ab	49 ± 40 a	266 ± 116 ab	36 ± 11 ab	31078 ± 15663 a	0.038 ± 0.007 a	470 ± 127 a

Values are expressed as an average value for XRF analyses and as the mean ± SE (N=5) for other analyses. Means followed by different letter in a same column are significantly different at p<0.05.
* Under detection level. ¹ XRF analysis. ² ICP-AES or GF-AAS analysis.

Table 2 – Fresh weight of aerial and root parts, nodule number and weight per root system, and AM colonization of the three populations of *A. tragacantha* after one year.

Parameters	Population origin		
	Maronaise	Redon	Callelongue
Aerial part fresh weight (g)	0.31 ± 0.08 b	0.49 ± 0.1 a	0.46 ± 0.12 ab
Root fresh weight (g)	0.53 ± 0.21 a	0.76 ± 0.29 a	0.68 ± 0.23 a
Nodules number	26 ± 13 a	37 ± 12 a	38 ± 22 a
Nodules weight (g)	0.015 ± 0.01 a	0.027 ± 0.01 a	0.030 ± 0.01 a
AM colonization (%)	14 ± 9 a	26 ± 17 a	14 ± 11 a

Values of weight and number of nodules are the mean of five replicates. AM colonization was estimated on 30 1cm-fragments of root and expressed as percent.
Different letters in a same row correspond to significantly different means at p < 0.05

Table 3 – Growth parameters of aerial and root parts and nodule number of two-years *A. tragacantha* plants from seeds of Callelongue population, grown on polluted and control soils.

Parameters	Soil*	
	Control soil	Polluted soil
Aerial part length (cm)	13 ± 3	11 ± 2
Root length (cm)	73 ± 34	49 ± 31
Aerial part fresh weight (g)	1.7 ± 0.4	1.6 ± 0.7
Aerial part dry weight (g)	0.4 ± 0.2	0.5 ± 0.1
Root part fresh weight (g)	1.2 ± 0.3	1.0 ± 0.7
Root part dry weight (g)	0.2 ± 0	0.3 ± 0.1
Nodules number	93 ± 25	71 ± 44

Values of weight and number of nodules are the mean of five replicates.
* No significant difference between all biometric parameters on control soil compared to those on polluted soil were found at p < 0.05.

ial and fungal strain naturally occurring in this species is under achievement.

Apart from the symbiont origin, these results suggest that *A. tragacantha* is able to form both nodule and mycorrhizal symbioses. This is the first report of the occurrence of both symbioses in this rare and endangered species.

These results open new perspectives for dual inoculation with selected rhizobium and arbuscular mycorrhizal strains for the ecological restoration of the polluted littoral ecosystems with *A. tragacantha*. We now aim at determining the link between the symbioses occurrence and soil pollution in the field. Since *A. tragacantha* grows in polluted sites, the populations of this key-species may be reinforced in the surrounding habitats of L'Escalette for two purposes: conservation of this rare and vulnerable species and phytostabilization using its symbionts. The use of an endemic species for a phytoremediation process has already been proposed by Branquinho *et al.* (2007) with *Plantago almodavensis* and by Abreu, Tavares and Batista (2008) with *Erica andevalensis*. Due to the rarity and endangered nature of this rare plant species, its use in a phytoremediation process is also relevant for its conservation and may be considered in ecological restoration of polluted sites included in its original geographical area.

Acknowledgements

The authors thank Victor Danneyrolles, Clémentine Marchand and Marion Cayo for their technical assistance of root preparation, and the nodules and endomycorrhizal colonisation counting, Alma Heckenroth, Magali Serrano and Alain Bence for their help with soil collection and, Laurent Vassalo and Carine Demelas for their analytical assistance for heavy metal measurements. This work was supported by the ANR Marséco (2008 CESA 018), Programme interdisciplinaire de recherche ville et environnement (2008 Vuligam) and ECCOREV (2010) programs. Anca Pricop was funded by a pilot program (POS DRU/6/1.5/S/21) of grant for research of scholarship PhD students.

References

- Abreu M.M., Tavares M.T., Batista M.J., 2008. Potential use of *Erica andevalensis* and *Erica australis* in phytoremediation of sulphide mine environments. São Domingos, Portugal, *Journal of Geochemical Exploration* 96: 210-222.
- Baize D., 1997. *Teneurs totales en éléments traces métalliques dans les sols de France*, Inra Éditions, 408 p.
- Branquinho C., Serrano H.C., Pinto M.J., Martins-Loução M.A., 2007. Revisiting the plant hyperaccumulation criteria to rare plants and earth abundant elements. *Environmental Pollution* 146: 437-443.
- Gallimard R., 2000. *Réhabilitation des friches industrielles et zones d'activités à Marseille, Rives méditerranéennes* [en ligne], 4 2000, mis en ligne le 22 juillet 2005, consulté le 5 janvier 2011. URL : <http://rives.revues.org/74>
- Gamalero E., Lingua G., Berta G., Glick B.R., 2009. Beneficial role of plant growth promoting bacteria and arbuscular mycorrhizal fungi on plant responses to heavy metal stress. *Canadian Journal of Microbiology* 55: 501-514.
- Garnier J., Zimmermann J.-B., 2006. Industrial territories in Marseille Metropolitan Area. *Géographie, Économie, Société* 8: 215-238.
- Ge Hong W., Zhi Xin Z., Chun C., Wei Min C., Wen Ting J., 2008. Phenotypic and genetic diversity of rhizobia isolated from nodules of the legume genera *Astragalus*, *Lespedeza* and *Hedysarum* in Northwestern China. *Microbiological Research* 163: 651-662.
- Giovannetti M., Mosse B., 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84: 489-500.
- Lasalle J.-L., 2007. *Présence de plomb et d'arsenic sur le littoral sud de Marseille : une étude de santé*. INVS Santé environnement, 41p.
- Lingua G., Franchin C., Todeschini V., Castiglione S., Biondi S., Burlando B., Parravicini V., Torrigiani P., Berta G., 2008. Arbuscular mycorrhizal fungi differentially affect the response to high zinc concentrations of two registered poplar clones. *Environmental Pollution* 53: 137-147.
- Phillips J.M. & Hayman D.S., 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55: 159-61.
- Pilon-Smits E.A.H., 2005. Phytoremediation. *Annual Reviews in Plant Biology* 56:15-39.
- Trotta A., Falaschi P., Cornara L., Minganti V., Fusconi A., Drava G., Berta G., 2006. Arbuscular mycorrhizae increase the arsenic translocation factor in the As hyperaccumulating fern *Pteris vittata* L. *Chemosphere* 65: 74-81.
- Vidal C., Chantreuil C., Berge O., Mauré L., Escarré J., Béna G., Brunel B., Cleyet-Marel J.-C., 2009. *Mesorhizobium metallidurans* sp. nov., a metal-resistant symbiont of *Anthyllis vulneraria* growing on metal-liferous soil in Languedoc, France. *Int J Syst Evol Microbiol* 59: 850-855.
- Vallino M., Massa N., Lumini E., Bianciotto V., Berta G., Bonfante P., 2006. Assessment of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in roots of *Solidago gigantea* growing in a polluted soil in northern Italy. *Environmental Microbiology* 8: 971-983.

Specific edge effects in highly endangered Swartland Shale Renosterveld in the Cape Region

Effets de lisières spécifiques dans les Swartland Shale Renosterveld, formation arbustive en voie de disparition de la région du Cap en Afrique du Sud

Anne HORN^{1*}, Cornelia B. KRUG², Ian P. NEWTON³ and Karen J. ESLER^{1, 4}

1. Department of Conservation Ecology and Entomology, Stellenbosch University, Private Bag X1, Matieland 7602, Stellenbosch, RSA

2. Department of Zoology, University of Cape Town, Rondebosch 7700, Cape Town, RSA, cbkrug@gmail.com

3. Department of Archaeology, University of Cape Town, Private Bag, Rondebosch 7701, Cape Town, RSA, ian.newton@uct.ac.za

4. Centre of Excellence for Invasion Biology, Faculty of Science, Natural Sciences Building, Private Bag X1, University of Stellenbosch, Matieland 7602, RSA, kje@sun.ac.za

* Corresponding author: Düsseler Höhe 22, 42327 Wuppertal, Germany, Cell: + 49 178 2127618, Fax: + 49 2104 957495

E-mail: email.ahorn@googlemail.com

Abstract

The critically endangered Renosterveld shrubland of the Cape Floristic Region in South Africa is one of the most transformed vegetation types in the world. The mostly small patches that remain after the extensive fragmentation are potentially vulnerable to edge effects and therefore, information on the extent of edge effects in this vegetation type is urgently required for conservation planning. To provide this information, we studied edge effects at two sites in each of five larger fragments of Swartland Shale Renosterveld near Cape Town surveying the vegetation composition along three 10 m wide and 200 m long belt transects. There was little indication of edge effects among the dominant woody species. However, abundance and/or species richness of the petaloid monocotyledonous plants, which contribute a disproportionately high fraction of the vegetation type's high biodiversity, as well as the ferns, had a clear negative correlation with edge proximity. For these taxa, effects did not level off at the end of the transect at 200 m. This extent of impact is much larger than those reported in most other studies on edge effects among

plants. In contrast, species indicative of high disturbance levels generally decreased within the first 30 m. Consequently, Swartland Shale Renosterveld fragments would be likely to benefit from being enlarged to over 400 m width, while corridors or stepping stones should have a width of over 60 m to minimize major edge effects.

Introduction

Edge effects are a generally well researched phenomenon (Saunders *et al.* 1991) and can have large scale detrimental impacts. Average reported values for depth of edge influence are 60 m for abiotic factors (Harrison & Bruna 1999; Matlack 1993), 50 m for plants, 100 m for invertebrates and 50 to 200 m for birds (reviewed by Ries *et al.* 2004). Physical factors are claimed to be the predominant cause for the negative effects that fragmentation has on biodiversity (Harrison & Bruna 1999). Edge effects have been intensely researched in temperate and tropical forests (Murcia 1995), but to date very little has been published on vegetation responses in mediter-

Keywords: Fragmentation, geophytes, mediterranean-type shrubland, petaloid monocotyledonous plants, reserve size and shape.

ranean-type shrublands with the notable exception of the study by Hester and Hobbs (1992), who found indistinct edge effects on native annual plants in shrublands in the Western Australian wheat-belt reaching up to 60 m into the fragment.

South African West Coast Lowland Renosterveld, a shrubland vegetation type within the highly diverse Cape Floristic Region, has been intensively transformed within the past 300 years, reduced to between 3% and 9.4% of its original extent (depending on the study and definition of vegetation type) and split into a large number of small fragments (Low & Rebelo 1996; McDowell & Moll 1992; Newton & Knight 2005; von Hase *et al.* 2003). Therefore, edge effects are likely to impact on much of the remaining habitat, but so far have only been studied in two unpub-

lished M. Sc. theses (De Villiers *et al.* 2003; Muhl 2008) focusing on the effects of alien grass invasion.

To make recommendations for the conservation of Renosterveld, we investigated how far edge effects extended into the fragments and what plant groups and species were affected. This information was then used to suggest a minimum width for fragments to receive the highest conservation priority, to what size smaller fragments should be enlarged for the inclusion of core habitat, and how wide corridors and stepping stones would need to be to include non-edge dominated habitat.

Study Area

The study was conducted in the Tygerberg Hills, which lie just North-East of the Cape Town city centre in the Western Cape Province of South Africa (Figure 1). This area was chosen in the context of the Tygerberg remnants initiative (Table Mountain Fund/World Wildlife Fund) to provide information for conservation planning and because it contains some of the largest remaining fragments of West Coast Renosterveld.

Renosterveld is a vegetation type dominated by asteraceous shrubs and grasses, the pre-historical balance of which is still under debate (Krug *et al.* 2004; Low & Rebelo 1996; Rebelo 1995; Stock *et al.* 1993). Geophytes occur in high numbers and contribute disproportionately to the high local species diversity (Moll *et al.* 1984; Procheş *et al.* 2005; Ruiters 2001). The vegetation in the study area is classified as “Swartland Shale Renosterveld” by Rebelo *et al.* (2006) and described as follows: “Low to moderately tall leptophyllous shrubland of varying canopy cover dominated by [*Dicerothamnus rhinocerotis*].”

Methods

Survey design

All fragments within the study area with a minimum diameter of 500 m were selected for the survey to ensure a gradient length of 200 m. All five fragments were less than 700 m wide. Total fragment size varied from 80 ha to 600 ha. Grazing of livestock within

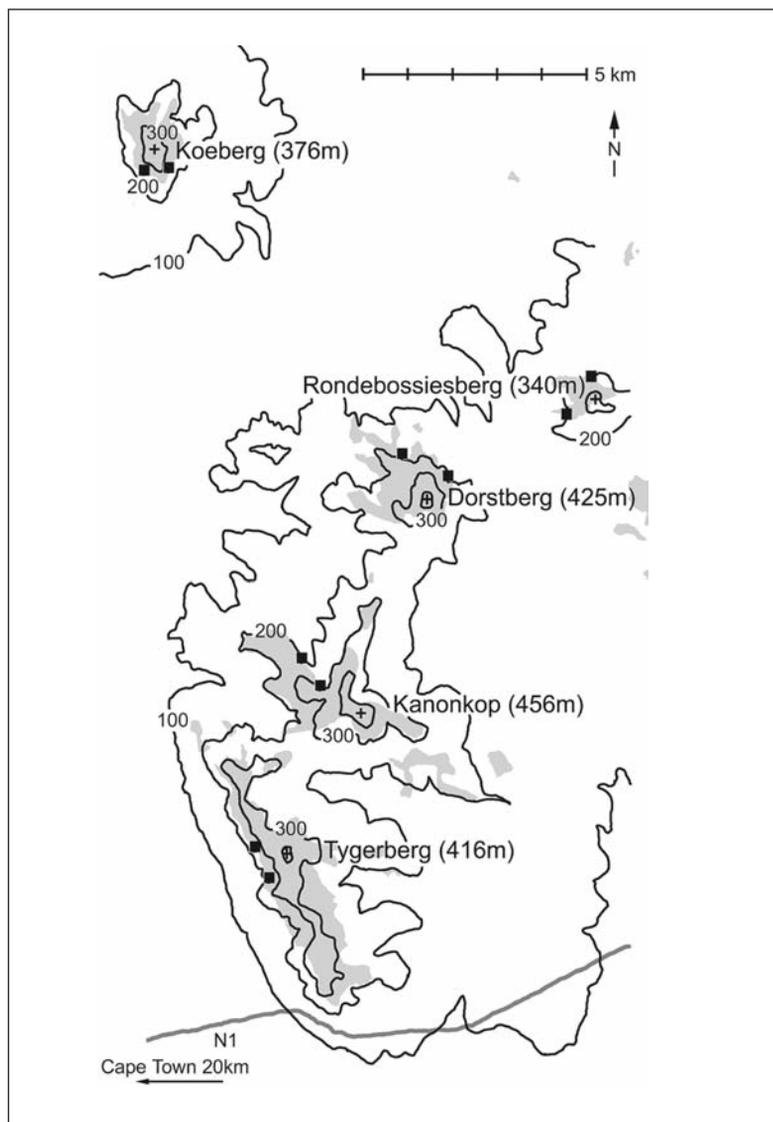


Figure 1 – Study area with extent of Renosterveld (shaded in grey) and sampling sites (■).

the fragments was similar, but varied between years for all fragments. Some fragments were fenced off, whereas others were not or had fences running through the vegetation into the patch. In addition, fences had been put up at different times.

On each fragment, two sites were selected with linear edges bordering pastures or fields, with a distance to the next natural vegetation pattern greater than 1 km (Fernández *et al.* 2002) and with at least 100 m between them. All selected sites had uphill gradients and a post-fire age of over 30 years. At each site, three belt-transects of 10 m width, spaced 10 m apart were surveyed. The start and end points of every woody species were recorded along line transects (running parallel to the edge) at 1 m, 2 m, 5 m, 10 m, 20 m, 50 m, 100 m and 200 m from the edge of the fragment into the centre (Figure 2). Since individuals of different species were overlapping, total distance covered could be over ten meters. In addition, the dominant species or taxa in the herb layer were noted. Among the grasses and petaloid monocotyledonous species, identification was not possible for some species that were not in flower, so for consistency all species within these taxa were categorized as “grasses” and “petaloid monocotyledons”, respectively. “Petaloid monocotyledons” are defined here as monocotyledonous plants with large, showy flowers, which are mostly pollinated by animals, and are treated as consistent with monocotyledonous geophytes.

Results from the three line transects at one site with the same distance from the edge were averaged for each site to avoid pseudo-replication (Hurlbert 1984).

Analysis

All data were tested for normality with the Shapiro Wilk’s W-Test and analyzed accordingly. To test for significance of edge effects, we used either a parametric ANOVA (F) or a Kruskal-Wallis ANOVA by rank (H) and Pearson correlation (r) or Spearman rank correlation (r) tests. With these tests, we analyzed only species or taxa recorded in at least 10 of all 240 linear transects for statistic validity. For species richness analyses, we used all identified species and grouped all other species into a “non-identified” category. Species numbers are therefore minimum values only.

Results

A list of all species identified to species’ level showing their occurrence on the transects and including their distribution area can be found in the appendices A-C. The most common woody species *Dicerotheramnus* (previously *Elytropappus*) *rhinocerotis* and *Eriocephalus africanus* did not respond significantly to distance from the fragment edge; nor did the amount of bare ground (Figure 3). Only one of the woody species occurring in more than 25 plots, *Helichrysum patulum*, showed a significant increase in cover with increasing distance from the edge. However, a number of woody species occurring in 10 to 25 plots did exhibit significant trends (Spearman $R > \pm 0.25$, $p < 0.05$), *i.e.* *Asparagus capensis* and *Euryops thunbergii*, which increased in cover with distance from the edge, and *Athanasia trifurcata*, *Berkheya rigida*, *Leysera gnaphalodes* and *Otholobium hirtum*, which decreased with distance from the edge.

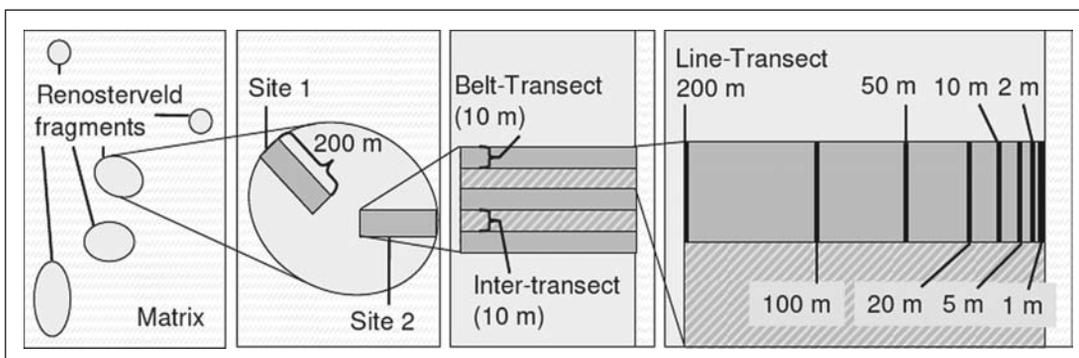


Figure 2 – Sampling design.

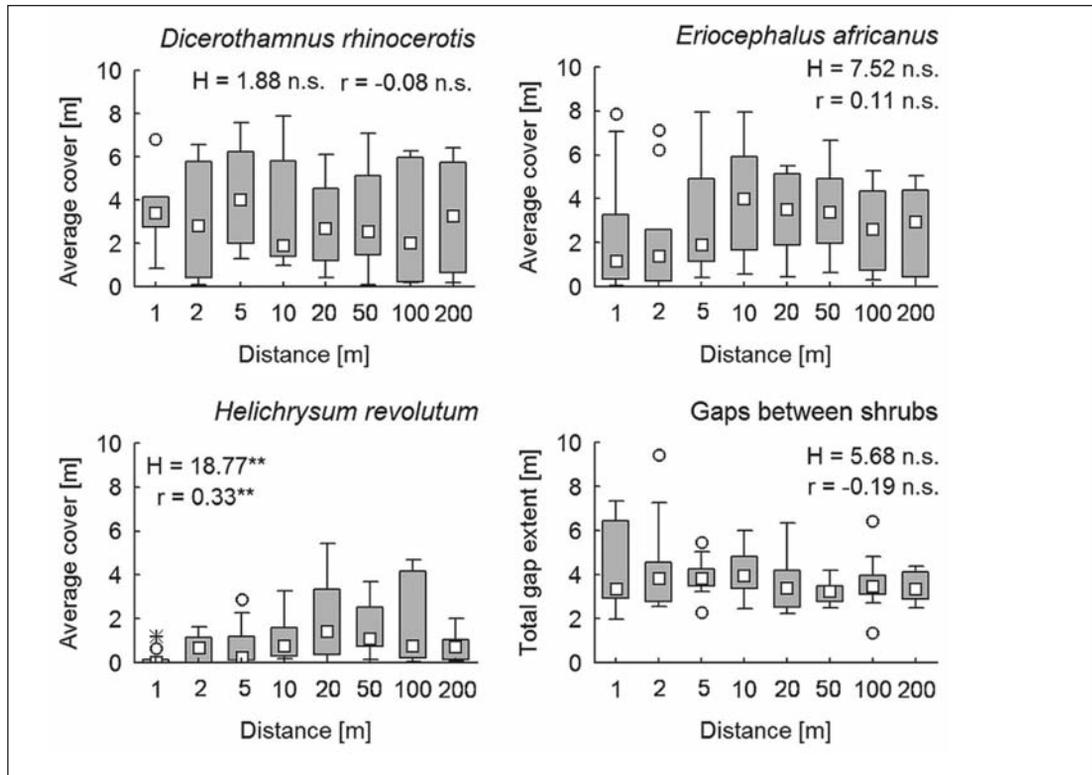


Figure 3 – Top left: Average cover of *Dicrothamnus rhinocerotis* per line transect per site. Top right: Average cover of *Eriocephalus africanus* per line transect per site. Bottom left: Average cover of *Helichrysum revolutum* per line transect per site. Bottom right: Average total extent of gaps per line transect per site.

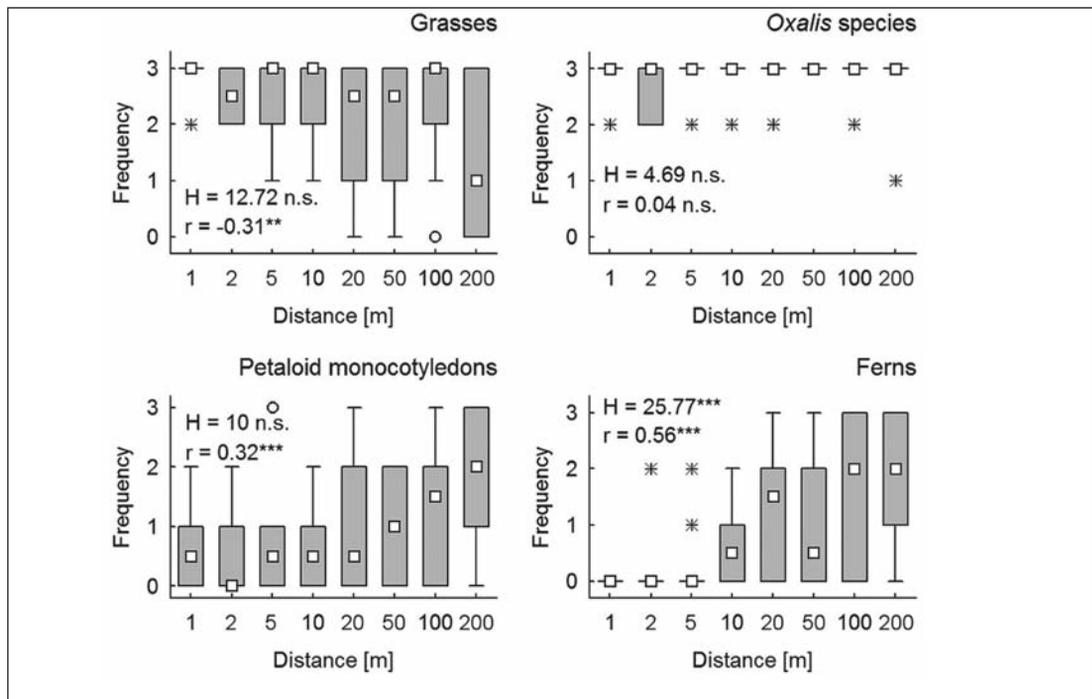


Figure 4 – Top left: Number of line transects per site that at least one grass species occurs in with at least 5 individuals. Top right: Number of line transects per site that at least one Oxalis species occurs in with at least 5 individuals. Bottom left: Number of line transects per site that at least one petaloid monocotyledon species occurs in with at least 5 individuals. Bottom right: Number of line transects per site that at least one fern species occurs in with at least 5 individuals.

Among the most common non-woody taxa, the *Oxalis* spp. were the only ones not displaying a significant response to distance from the edge of the fragment (Figure 4). While grasses in general showed a significant decline towards the fragment interior, petaloid monocotyledons (see Appendix) and ferns increased significantly with increasing distance from the edge. Among the taxa occurring in between 10 and 25 plots, only three responded significantly (Spearman $R > \pm 0.29$, $p < 0.05$): *Anagallis arvensis*, an

alien, and *Senecio arenarius* exhibited significant increases, while *Vicia sativa*, another alien plant, decreased significantly with distance from the edge. The other two common alien species (*Erodium moschatum* and *Fumaria muralis*) did not respond to increasing distance from the fragment edge.

Whereas shrub layer species richness did not respond to increasing distance from the edge, species richness of all dominant herbaceous taxa in general and petaloid monocotyledons in particular showed a strong positive correlation (Figure 5).

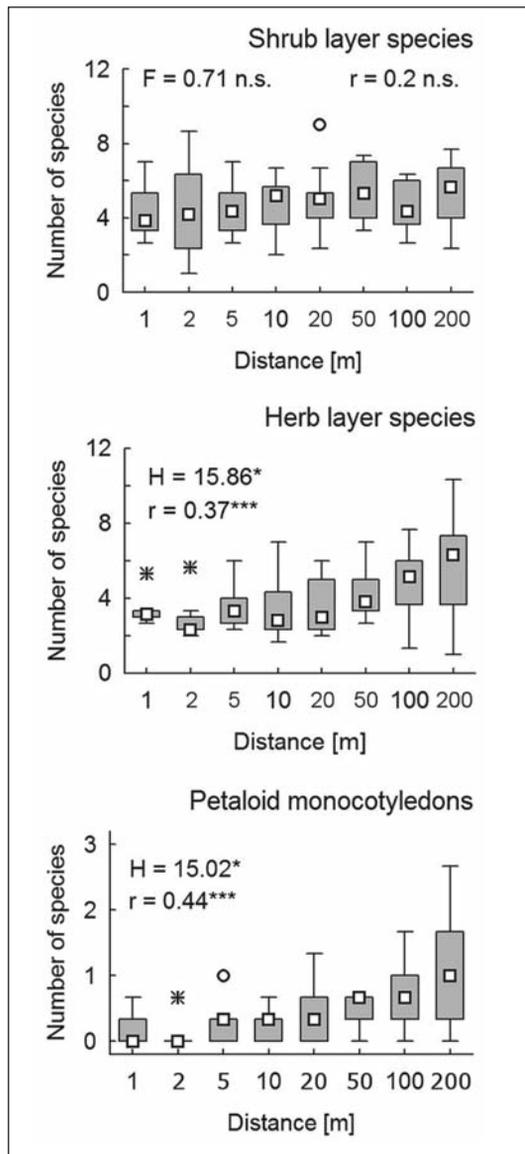


Figure 5 – Top: Average number of shrub layer species occurring in the three linear transects at one site. Centre: Average number of herb layer species occurring in the three linear transects at one site with at least 5 individuals per transect. Bottom: Average number of petaloid monocotyledon species occurring in the three linear transects at one site with at least 5 individuals per transect.

Discussion

While dominant woody species and many common herbs did not show a clear effect of distance from the fragment edge, a number of plant taxa did; most notably, fern and petaloid monocotyledon abundance and/or species richness increased with distance and did not appear to approach saturation at the end of the transect at 200 m, so it is possible that the edge effects would be more extensive in larger fragments. With a buffer zone of 200 m, the core area in fragments over 3 ha would be reduced to only 11% of the currently remaining West Coast Renosterveld (including Swartland Shale, Swartland Silcrete, Swartland Granite, Swartland Alluvium and Peninsula Shale Renosterveld). However, about 20% of these edges constitute borders to other natural vegetation types and therefore are likely to respond in a less drastic way than the edges to transformed vegetation such as in our study.

In contrast, Hester and Hobbs (1992) found no clear response to edges for any species in shrublands of the Western Australian wheatbelt and Kemper *et al.* (1999) detected no effect of fragment size of on species richness in Renosterveld on the South Coast of South Africa, even though they were including fragments ranging from 0.06-153 ha. The discrepancies between our study and Kemper's results (1999) can possibly be explained as follows: common, but non-edge-sensitive species mask edge effects in multivariate analyses, and the grouping of dicotyledonous and monocotyledonous geophytes into one group clouds the various patterns within that group; in our study we found that the common and abundant *Oxalis* species (Dicotyle-

dons) were unresponsive to edges. Also, a small number of petaloid monocotyledonous species were common at the edge (e.g. *Moraea flaccida* Sweet and *Ornithogalum thyrsoides* Jacq., A.H., unpublished data), which would further mask any gradient effects on the abundance of geophytes in general.

The extent of the edge effect on petaloid monocotyledons found in our study was much greater than reported in most other studies on plants (Ries *et al.* 2004). This indicates that edge effects were unlikely to be caused by abiotic factors alone (Harrison & Bruna 1999). For the effect to be this clear on long-lived petaloid monocotyledons (life span up to several decades for large bulbs, J. Manning, SANBI, personal communication) it is likely that the plants were suffering from increased mortality near the edges. Porcupines are known to feed on bulbs (Bragg *et al.* 2005; Skinner & Smithers 1990) and thus are a potential factor in this context. They are known not to be deterred by transformed habitat or disturbance (personal communication with various farmers and personal observation) although they favor undisturbed habitats (Bragg *et al.* 2005). Other potential culprits include small mammals, such as mole rats (Reichman & Jarvis 1989) as well as invertebrates such as *Brachycerus* weevils (Procheş *et al.* 2006). It is also possible that the above-ground parts of the plants were subject to herbivory, but no obvious grazing damage was noted during the course of this study or is generally known to be common (J. Manning, SANBI, personal communication).

Edge effects could also be acting on plant reproduction. For instance, Donaldson *et al.* (2002) demonstrated that pollination rates in four petaloid monocotyledonous species in Renosterveld decreased with fragment size. Also, Argentine ants can invade as far as 200 m into natural habitat (Bolger 2007; Suarez *et al.* 1998) and consume up to 42% of available nectar before pollinating insects can forage (Buys 1987). They are common in Renosterveld and have been reported to have an effect on invertebrate species composition in the Cape (Christian 2001; Lach 2007; Picker & Samways 1996; Visser *et al.* 1996). It is therefore possible that there are edge effects on pollinator-plant interactions. However, asexual reproduction is common in some species and could buffer this effect (Pauw 2004; Pauw *et al.* 2004).

Edge effects on seed predation are highly species-specific and dependent on habitat preferences of local seed predators (Holl & Lulow 1997; Jules & Rathcke 1999; Ostfeld *et al.* 1997; Santos & Telleria 1994), but small mammals from the matrix habitat can harvest seeds up to 200 to 500 m into a fragment (Laurance 1994), so an effect on seeds of petaloid monocotyledons (or other species) up to this distance is possible.

Edge effects on germination and plant establishment have equally complex, species-specific results (Cadenasso & Pickett 2000; López-Barrera *et al.* 2005; Meiners *et al.* 2002). Competition with alien grasses, which are more common within 20 to 40 m of the edge (see also De Villiers *et al.* 2003; P. Holmes, personal communication), was shown to reduce establishment rates and decrease productivity in a number of Renosterveld species (Midoko-Ipongo *et al.* 2005; Muhl 2008). Furthermore, Vlok (1988) showed strong negative effects on general species richness of herbaceous species as well as geophytes and their abundance in lowland Fynbos and Renosterveld habitats. Since alien grass invasion only reaches less than 60 m into the fragments, this could only partially explain the extensive edge effects on petaloid monocotyledons.

Finally, ploughing can be a major factor influencing petaloid monocotyledon occurrences (Galil 1970; Hammouda *et al.* 2003). Edges in the study area have not been stationary since farming started in the area about 300 years ago and Talbot (1947) describes slopes of 14° and steeper being ploughed in the 1930s and 40s with the Tygerberg being mentioned as an example specifically affected by this. For formerly ploughed areas geophyte numbers could be reduced, as old-field succession has been reported to be particularly slow for geophytes (Krug & Krug 2007; Shiponeni 2003; Walton 2006).

Implications

From the results of our study and comparisons with other studies, we had to conclude that edge sensitivity cannot be easily inferred from other similar vegetation types or from one taxon to another. Edge response needs to be determined individually for each vegetation type or target species.

Considering our small sample size and exclusion of potentially relevant factors such as soil

types, our study should be interpreted as a first but important step towards the determination of minimum patch sizes and effective corridor widths for the sustainable conservation of critically endangered Swartland Shale Renosterveld. Based on our results, we believe that smaller Renosterveld patches would benefit from being enlarged to a minimum width of over 400 m (ideally at least 800 m) to provide core habitat for the conservation of the species rich petaloid monocotyledons. For corridors and stepping stones we recommend a minimum width of over 60 m (ideally at least 120 m) to include a zone where edge species and alien grasses are not dominant. However, in agreement with Pressey *et al.* (1994, 1996) and Piessens *et al.* (2006), we must stress that even smaller patches can be important and worthy of conservation since core species do also currently occur there, albeit in lower numbers. Moreover, some unique micro-habitats with associated endemic species occur on small fragments only (Custodians of Rare and Endangered Wildflowers, South African Biodiversity Institute, unpublished data).

Further studies are essential and should include other taxa and a larger number of fragments to understand the effect of edges on the whole ecosystem and increase sample size for statistical validity. Ideally, fragments over 800 m in width should be studied to determine maximum edge effect extents, but since appropriate potential study sites of Swartland

Shale Renosterveld are few and far between, this would most probably mean expanding into other types of Renosterveld. Finally, for conservation practitioners to effectively manage the ecological processes that cause edge effects, these processes first need to be identified and understood for the target system or taxon. We therefore want to emphasize the urgency of conducting detailed studies on the impacts of edge-driven pollination, dispersal and establishment limitations and especially the effects of herbivory in Renosterveld (see also Kongor 2009).

Acknowledgements

A.H. & C.B.K. were supported by a grant from the German Federal Ministry of Education and Research (01 LC 0624A2). A.H. was further supported through the Sub-Committee B fund of the University of Stellenbosch.

The authors would like to thank John Manning for providing critical information on petaloid monocotyledons. Patricia Holmes and two anonymous reviewers are thanked for their comments on an earlier version, which greatly improved this manuscript. And last, but not least, Cape Nature and all landowners are especially acknowledged for providing permits and allowing the work on their land respectively.

Appendix 1 – List of woody species and their average cover in cm per 10 m transect at each distance from the edge of the fragment with species distribution area and endemism status.

species name	Distribution	Distance from the edge in meters							
		1	2	5	10	20	50	100	200
<i>Anthospermum aethiopicum</i> L.	SW to S Coast of South Africa	6	14	18	15	12	28	65	70
<i>Aspalathus ericifolia</i> L.	SW Coast, Endemic to CFR*	3	4	0	1	0	7	2	0
<i>Asparagus capensis</i> L.	Southern Namibia and South Africa	1	0	0	2	0	2	7	23
<i>Asparagus lignosus</i> Burm.f.	Endemic to the CFR	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Asparagus rubicundus</i> P.J.Bergius	SW South Africa	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Athanasia trifurcata</i> (L.) L.	Endemic to the CFR	83	64	59	5	12	3	1	0
<i>Berkheya rigida</i> (Thunb.) Adamson & T.M. Salter	Endemic to the CFR, often in disturbed areas	21	7	8	5	0	0	2	0
<i>Chironia baccifera</i> L.	South Africa	2	4	6	11	23	8	28	16
<i>Chrysanthemoides incana</i> (Burm.f.) Norl.	Namibia and South Africa	0	0	0	0	6	0	0	3
<i>Chrysocoma ciliata</i> L.	South Africa	4	5	8	9	8	4	7	2
<i>Cissampelos capensis</i> L.f.	Southern Namibia and South Africa	0	0	9	7	0	21	42	47
<i>Clusia ericoides</i> Thunb.	W to S Coast of South Africa	0	0	0	0	1	10	25	2
<i>Cyphia digitata</i> (Thunb.) Willd.	W to S Coast of South Africa	1	1	3	19	4	4	5	0
<i>Dicerthamnus rhinocerotis</i> (L.f.) Koek.	= renosterbos, Southern Namibia and South Africa	214	203	252	249	207	255	211	259
<i>Eriocephalus africanus</i> L.	Coastal areas of South Africa	232	216	316	377	335	349	260	253
<i>Euphorbia arceuthobioides</i> Boiss.	Namibia and South Africa	0	0	0	0	14	8	0	0
<i>Euryops thunbergii</i> B.Nord.	Endemic to the CFR	0	0	0	0	4	58	42	23
<i>Felicia fruticosa</i> (L.) G.Nichols.	South Africa	29	32	29	53	94	89	81	39
<i>Galenia africana</i> L.	W to SW South Africa	55	41	16	7	24	62	36	10
<i>Helichrysum patulum</i> (L.) D.Don	Endemic to the CFR	17	12	28	23	23	8	4	36
<i>Helichrysum revolutum</i> (Thunb.) Less.	Southern Namibia to SW South Africa	21	67	78	108	189	154	169	71
<i>Leysera gnaphalodes</i> (L.) L.	Southern Namibia and South Africa	16	24	7	2	1	0	6	0
<i>Lycium afrum</i> L.	Endemic to the CFR	0	1	0	2	1	0	4	0
<i>Lycium ferocissimum</i> Miers	Coastal areas of South Africa	0	2	5	0	0	1	0	0
<i>Melianthus major</i> L.	Coastal areas of South Africa	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Microloma sagittatum</i> (L.) R.Br.	W to S Coast of South Africa	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Muraltia heisteria</i> (L.) DC.	Endemic to the CFR	19	12	7	4	4	5	13	0
<i>Olea capensis</i> (Jacq.) Klotzsch	South Africa to tropical Africa	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Otholobium hirtum</i> (L.) C.H.Stirt	Renosterveld, Endemic to the CFR	55	35	10	5	6	11	0	1
<i>Polygala garcinii</i> DC.	Endemic to the CFR	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Pteronia divaricata</i> (P.J.Bergius) Less.	Southern Namibia to Tygerberg Hills	2	19	40	23	36	10	12	33
<i>Putterlickia pyracantha</i> (L.) Szyszyl.	W to S Coast of South Africa	0	0	0	0	0	2	0	7
<i>Rhus dissecta</i> Thunb.	Endemic to the CFR	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Rhus glauca</i> Thunb.	W to S Coast of South Africa	0	0	0	0	27	0	8	52
<i>Rhus laevigata</i> Thunb. var. <i>laevigata</i>	W to SW Coast of South Africa	0	0	10	12	24	1	0	0
<i>Rhus laevigata</i> var. <i>villosa</i> (L.f.) R.Fernandes	W to SW Coast of South Africa	0	0	11	0	3	0	0	0
<i>Salvia africana-lutea</i> L.	W to SW Coast of South Africa	0	0	8	0	0	3	0	3
<i>Solanum guienense</i> L.	W to SW Coast of South Africa	0	0	10	42	9	13	0	9
<i>Tetragonia fruticosa</i> L.	W to SW Coast of South Africa	5	15	2	6	14	6	8	28
*CFR = Cape Floristic Region									

Appendix 2 – List of dicotyledonous herbaceous species with number of line transects they occurred on (with a maximum of 30) at each distance from the edge of the fragment and species distribution area and endemism status.

species name	Distribution	Distance from the edge in meters							
		1	2	5	10	20	50	100	200
<i>Anagallis arvensis</i> L.	Exotic			3	2	4	8	5	6
<i>Arctopus monochanthus</i> Carmicheal ex. Sond.	Endemic to the CFR								1
<i>Arctotis hirsuta</i> (Harv.) Beauv.	Endemic to the CFR			1	2	1			2
<i>Avena sativa</i> L.	Exotic			1			3	1	1
<i>Cheilanthes capensis</i> (Thunb.) Sw.	Southern Africa							4	3
<i>Cotula bipinnata</i> Thunb.	West Coast of South Africa	1		1		1			
<i>Cotula turbinata</i> (L.) Pers.	Endemic to the CFR, often in disturbed areas						1	1	
<i>Crassula capensis</i> (L.) Baill.	Endemic to the CFR							1	1
<i>Diascia diffusa</i> (Thunb.) Benth.	Renosterveld, endemic to CFR								1
<i>Dimorphotheca pluvialis</i> (L.) Moench	Southern Namibia to the SW South Africa	5	2	3	1		1	3	4
<i>Erodium moschatum</i> (L.) L'Hér.	Exotic	2	1	1	1		1	2	2
<i>Euphorbia mauritanica</i> L.	Southern Africa								1
<i>Felicia tenella</i> (L.) Nees	Endemic to the CFR						3	4	6
<i>Fumaria muralis</i> Sond. ex Koch	Exotic				1	2	1	3	3
<i>Hemimeris sabulosa</i> L.f.	W to SW Coast of South Africa	1	1	3	1	2	1	2	5
<i>Indigofera heterophylla</i> Thunb.	Renosterveld, Coastal areas of South Africa	2	1		3	1	2	2	
<i>Medicago polymorpha</i> L.	Exotic						1	1	1
<i>Mohria cafforum</i> (L.) Desv.	Renosterveld, Western to Eastern Cape of South Africa		2	3	7	13	11	14	17
<i>Nemesia barbata</i> (Thunb.) Benth.	W to SW Coast of South Africa			1	1		1	1	2
<i>Oxalis argyrophylla</i> T.M. Salter	Endemic to the CFR			1					
<i>Oxalis obtusa</i> Jacq.	W to SW Coast of South Africa	3	1		3	4	5	3	5
<i>Oxalis pes-caprae</i> L.	Coastal areas of South Africa	27	25	28	28	27	30	27	24
<i>Oxalis purpurea</i> L.	W to SW Coast of South Africa	7	5	5	6	5	7	4	6
<i>Oxalis tomentosa</i> L.f.	Endemic to the CFR				2	1	1		2
<i>Spergularia media</i> (L.) C.Presl	Exotic			1		1	1	4	2
<i>Stachys aethiopica</i> L.	South Africa								2
<i>Tripteris clandestina</i> Less.	W to SW Coast of South Africa			2				2	1
<i>Ursinia nana</i> D.C.	Coastal areas of South Africa							2	3

Appendix 3 – List of petaloid monocotyledonous species with number of line transects they occurred on (with a maximum of 30) at each distance from the edge of the fragment and species distribution area and endemism status.

Species name	Distribution	Distance from the edge in meters								
		1	2	5	10	20	50	100	200	
<i>Albuca canadensis</i> (L.) F.M.Leight.	West Coast of South Africa									1
<i>Babiana odorata</i> L.Bolus	Endemic to renosterveld, SW coast of the CFR									2
<i>Hesperantha falcata</i> (L.f.) Ker Gawl.	Endemic to renosterveld, CFR							1		2
<i>Lachenalia unifolia</i> Jacq.	West Coast of South Africa, locally frequent					1				1
<i>Melaspheerula ramosa</i> (L.) N.E.Br.	Coastal areas from Southern Namibia to the Eastern Cape of South Africa, locally frequent			1	1					1
<i>Moraea ciliata</i> (L.f.) Ker Gawl.	Western Cape of South Africa and adjacent areas					1				
<i>Moraea flaccida</i> Sweet	Endemic to CFR, locally frequent	2								2
<i>Moraea gawleri</i> Spreng.	South Western Coast of South Africa, frequent					1			2	
<i>Moraea tripetala</i> (L.f.) Kew Gawl.	Western Cape of South Africa and adjacent areas, frequent									1
<i>Ornithogalum thyrsoides</i> Jacq.	Western Cape and adjacent areas, frequent	1								
<i>Pterygodium catholicum</i> (L.) Sw.	Endemic to renosterveld, CFR, frequent after fire	2	1	2	3	1	2	5	4	
<i>Sparaxis villosa</i> (Burm.f.) Goldblatt	Endemic to the West Coast, CFR			1	1		2	2	3	
<i>Spiloxene capensis</i> (L.) Garside	Endemic to the coastal areas of the CFR, locally frequent									1
<i>Spiloxene serrata</i> (Thunb.) Garside	West Coast of South Africa				1		1	3	3	
<i>Trachyandra muricata</i> (L.f.) Kunth	Southern Namibia to SW Cape of South Africa									1
<i>Tulbaghia capensis</i> L.	Endemic to the coastal areas of the CFR, locally frequent									2

References

- Bolger D.T., 2007. Spatial and temporal variation in the Argentine ant edge effect: Implications for the mechanism of edge limitation. *Biol. Conserv.* 136: 295-305.
- Bragg C.J., Donaldson J.D. & Ryan P.G., 2005. Density of Cape porcupines in a semi-arid environment and their impact on soil turnover and related ecosystem processes. *J. Arid Environ.* 61: 261-275.
- Buys B., 1987. Competition for nectar between Argentine ants (*Iridomyrmex humilis*) and honeybees (*Apis mellifera*) on black ironbark (*Eucalyptus sideroxylon*). *S. Afr. J. Zoo.* 22: 173-174.
- Cadenasso M.L. & Pickett S.T.A., 2000. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *J. Ecol.* 88: 31-44.
- Christian C.E., 2001. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature* 413: 635-639.
- De Villiers A.J., van Rooyen M.W. & Theron G.K., 2003. Germination strategies of Strandveld Succulent Karoo plant species for revegetation purpose: III. Effect of relative humidity and storage site on seed viability. *S. Afr. J. Plant Soil* 20: 157-160.
- Donaldson J., Nänni I., Zachariades C. & Kemper J., 2002. Effects of fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conserv. Biol.* 16: 1267-1276.
- Fernández C., Acosta F.J., Abellá G., López F. & Díaz M., 2002. Complex edge effect fields as additive processes in patches of ecological systems. *Ecol. Model.* 149: 273-283.
- Galil J., 1970. Studies on the survival of dicotyledonous cormous weeds in ploughed fields. *J. Appl. Ecol.* 7: 61-65.
- Hammouda S.K., Heneidy S.Z. & El-Kady H.F., 2003. Effect of ploughing on plant species abundance and diversity in the northwestern coastal desert of Egypt. *Biodivers. Conserv.* 12: 749-765.
- Harrison S. & Bruna E., 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: What do we know for sure? *Ecography* 22: 225-232.
- Hester A.J. & Hobbs R.J., 1992. Influence of Fire and Soil Nutrients on Native and Non-Native Annuals at Remnant Vegetation Edges in the Western Australian Wheatbelt. *J. Veg. Sci.* 3: 101-108.
- Holl K.D. & Lulow M.E., 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29: 459-468.
- Hurlbert S., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.
- Jules E.S. & Rathcke B.J., 1999. Mechanisms of reduced *Trillium* recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conserv. Biol.* 13: 784-793.
- Kemper J., Cowling R.M. & Richardson D.M., 1999. Fragmentation of South African renosterveld shrublands: effects on plant community structure and conservation implication. *Biol. Conserv.* 90: 103-111.
- Kongor R.Y., 2009. *Plant response to habitat fragmentation: clues from species and functional diversity in three Cape lowland vegetation types of South Africa*. Ph.D. Thesis, University of Stellenbosch.
- Krug C.B. & Krug R.M., 2007. Restoration of old fields in Renosterveld: A case study in a mediterranean-type shrubland of South Africa. In: Cramer V.A. & Hobbs R.J. (eds), *Old Fields: Dynamics and Restoration of Abandoned Farmland*. Island Press, Washington: 265-285.
- Krug R.M., Krug C.B., Iponga D.M., Walton B.A., Milton S.J., Newton I.P., Farley N. & Shiponeni N.N., 2004. Reconstructing West Coast Renosterveld: Past and present ecological processes in a Mediterranean shrubland of South Africa. In: Arianoutsou M. & Papanastasis V. (eds), *Proceedings of the 10th MEDECOS conference*. Rhodes, Greece, Millpress, Rotterdam: 120-132.
- Lach L., 2007. A mutualism with a native membracid facilitates pollinator displacement by Argentine ants. *Ecology* 88: 1994-2004.
- Laurance W.F., 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biol. Conserv.* 69: 23-32.
- López-Barrera F., Newton A. & Manson R.H., 2005. Edge effects in a tropical montane forest mosaic: experimental tests of post-dispersal acorn removal. *Ecol. Res.* 20: 31-40.
- Low A.B. & Rebelo A.G., 1996. Vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland, in Department of Environmental Affairs and Tourism. *Pretoria*: 1-85.
- Matlack G.R., 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biol. Conserv.* 66: 185-194.
- McDowell C. & Moll E., 1992. The influence of agriculture on the decline of West Coast Renosterveld, South-western Cape, South Africa. *J. Environ. Manag.* 35: 173-192.
- Meiners S.J., Pickett S.T.A. & Handel S.N., 2002. Probability of tree seedling establishment changes across a forest-old field edge gradient. *Am. J. Bot.* 89: 466-471.
- Midoko-Ipongo D., Krug C.B. & Milton S.J., 2005. Competition and herbivory influence growth and survival of shrubs on old fields: Implications for restoration of renosterveld shrubland. *J. Veg. Sci.* 16: 685-692.
- Moll E.J., Campbell B.M., Cowling R.M., Bossi L., Jarman M.L. & Boucher C., 1984. A description of major vegetation categories in and adjacent to the Fynbos Biome, in: *South African National Science Report* 83: 1-29.
- Muhl S., 2008. *Alien grass invasion of Renosterveld: Influence of soil variable gradients*. M. Sc. Thesis, University of Stellenbosch.
- Murcia C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10: 58-62.
- Newton I.P. & Knight R.S., 2005. The use of Landsat imagery for the identification of the remaining West Coast Renosterveld fragments, Western Cape Province, South Africa. *S. Afr. J. Bot.* 71: 67-75.
- Ostfeld R.S., Manson R.H. & Canham C.D., 1997. Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology* 78: 1531-1542.
- Pauw A., 2004. *Variation in pollination across a fragmented landscape at the Cape of Africa*. Ph.D. Thesis, University of Cape Town.
- Pauw A., Bond W.J. & Hawkins J.A., 2004. Reconstruction of a historical pollination landscape reveals the disruption of mutualisms in small conservation areas. In: Arianoutsou M. & Papanastasis V. (eds), *MEDECOS*. Rhodes, Greece, Millpress: Rotterdam.

- Picker M.D. & Samways M.J., 1996. Faunal diversity and endemism of the Cape Peninsula, South Africa – a first assessment. *Biodivers. Conserv.* 5: 591-606.
- Piessens K., Honnay O., Devlaeminck R. & Hermy M., 2006. Biotic and abiotic edge effects in highly fragmented heathlands adjacent to cropland and forest. *Agric. Ecosyst. Environ.* 114: 335-342.
- Pressey R.L., Johnson I.R. & Wilson P.D., 1994. Shades of irreplaceability: towards a measure of the contribution of sites to a reservation goal. *Biodivers. Conserv.* 3: 242-262.
- Pressey R.L., Possingham H.P. & Margules C.R., 1996. Optimality in reserve selection algorithms: when does it matter and how much? *Biol. Conserv.* 76: 259-267.
- Procheş Ş., Cowling R.M. & du Preez D.R., 2005. Patterns of geophyte diversity and storage organ size in the winter-rainfall region of southern Africa. *Divers. Distrib.* 11: 101-109.
- Procheş Ş., Cowling R.M., Goldblatt P., Manning J.C. & Snijman D.A., 2006. An overview of the Cape geophytes. *Biol. J. Linn. Soc.* 87: 27-43.
- Rebello A.G., 1995. Renosterveld: Conservation and research. In: Low A.B. & Jones F.E. (eds), *The sustainable use and management of Renosterveld remnants in the Cape Floristic Region (Proceedings of a Symposium)*. Flora Conservation Committee, Botanical Society South Africa, Kirstenbosch, Cape Town: 32-42.
- Rebello A.G., Boucher C., Helme N., Mucina L. & Rutherford M.C., 2006. Fynbos Biome. In: Mucina L. & Rutherford M.C. (eds), *The Vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*. National Biodiversity Institute, Pretoria.
- Reichman O.J. & Jarvis J.U.M., 1989. The Influence of Three Sympatric Species of Fossorial Mole-Rats (Bathyergidae) on Vegetation. *J. Mammal.* 70: 763-771.
- Ries L., Fletcher R.J.J., Battin J. & Sisk T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 491-522.
- Ruiters C., 2001. *Biogeographical and conservation analysis of geophytes in the winter rainfall region of the Fynbos Biome, a Mediterranean-type ecosystem of South Africa*. Thesis, University of the Western Cape.
- Santos T. & Telleria J.L., 1994. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish juniper – *Juniperus thurifera*. *Biol. Conserv.* 70: 129-134.
- Saunders D.A., Hobbs R.J. & Margules C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conserv. Biol.* 5: 18-32.
- Shiponeni N.N., 2003. *Dispersal of seeds as a constraint in revegetation of old fields in Renosterveld vegetation in the Western Cape, South Africa*. M. Sc. Thesis, University of Stellenbosch.
- Skinner J.D. & Smithers R.H.N., 1990. *The mammals of the Southern African subregion*. University of Pretoria Press, Pretoria.
- Stock W.D., Bond W.J. & Le Roux D., 1993. Isotope evidence from soil carbon to reconstruct vegetation history in the south-western Cape Province. *S. Afr. J. Sci.* 89: 153-154.
- Suarez A.V., Bolger D.T. & Case T.J., 1998. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology* 79: 2041-2056.
- Talbot W.J., 1947. *Swartland and Sandveld*. Oxford University Press, Cape Town.
- Visser D., Wright M.G. & Giliomee J.H., 1996. The effect of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae), on flower-visiting insects of *Protea nitida* Mill. (Proteaceae). *Afr. Entomol.* 4: 285-287.
- Vlok J.H.J., 1988. Alpha diversity of lowland fynbos herbs and various levels of infestation by alien annuals. *S. Afr. J. Bot.* 54: 623-627.
- von Hase A., Rouget M., Maze K. & Helme N., 2003. *A fine-scale conservation plan for Cape lowlands Renosterveld: Technical Report (Main Report)*. In: CCU 2/03. Cape Conservation Unit: Botanical Society of South Africa.
- Walton B.A., 2006. *Vegetation patterns and dynamics of Renosterveld at Agter-Groenberg Conservancy, Western Cape, South Africa*. Thesis, University of Stellenbosch.

Hedgerow effects on the distribution of beneficial arthropods in a pear orchard in Southern France

Effet des haies sur la distribution des arthropodes auxiliaires en verger de poiriers dans le sud de la France

J.-F. DEBRAS¹, R. SENOUSI², T. DUTOIT³

1. INRA, UR1115 Plantes et systèmes de culture horticoles, 84000 Avignon, France
Tel: + 33 432 722 608

E-mail: jean-francois.debras@avignon.inra.fr

2. INRA, UR546 Biostatistique et processus spatiaux, 84000 Avignon, France

3. UAPV, UMR CNRS/IRD/IMEP, 84000 Avignon, France

Abstract

Farming intensification in recent decades has led to an alarming level of degradation and loss of wildlife and its habitat such as hedgerows. The relationship between biodiversity and ecosystem functioning has emerged as a central issue in ecological sciences, but the impact of regarding hedgerow function as a potential source of biological control agents against agricultural pests remains poorly understood. In this paper, we assessed effects of the arthropod community in a neighbouring hedge on the distribution of the pest psylla, *Cacopsylla pyri*, in a pear orchard over three consecutive years (1999-2001). We measured the diversity of the arthropod community in the hedge and in the orchard at increasing distances from the hedge using Shannon index diversity. Other indices and statistics such the Hellinger and L^1 distances were used to measure dissimilarities between spatial and temporal population distributions patterns. Our results showed in particular a decreasing diversity gradient as distance from the hedge increased and a convergence between predator populations in the orchard and the hedgerow during psylla proliferation. The beneficial

arthropod exchanges occurring between the mixed hedgerow and the pear orchard during the pest proliferation period suggested that field border management could be used in an integrated pest management strategy aimed at reducing insecticide use.

Resumé

Les relations prédateurs/proies entre les cultures et leur environnement proche, comme les haies, restent faiblement comprises et étudiées. Dans ce travail, nous avons évalué la diversité des communautés d'arthropodes dans les haies et le verger à différentes distances avec l'indice de Shannon H' . D'autres indices et tests statistiques tels l'indice d'Hellinger ou la distance L^1 sont utilisés afin de mesurer une éventuelle similarité entre les modèles de distribution spatiaux temporels. Nos résultats montrent un gradient décroissant de la diversité des auxiliaires en fonction de la distance à la haie et une ressemblance des populations de la haie et du verger au moment des pullulations de psylles. Ainsi les échanges d'auxiliaires entre la haie et le verger pendant la période de prolifération des psylles suggèrent que l'aménagement des bords du verger pourrait être utilisé dans une stratégie de gestion du psylle visant à réduire l'utilisation d'insecticide.

Keywords: arthropod community, field boundary, hedge, Hemiptera: Psyllidae, integrated pest management.

Abbreviation : INRA (Institut national de la recherche agronomique) – UAPV (Université d'Avignon et des pays de Vaucluse).

Mots clés : haies, psylle du poirier, protection intégrée, arthropodes.

Introduction

Since the early 1970s, increasing interest in the ecological and historical aspects of hedgerows has become apparent, with the publication of several books and papers (Maudsley 2000). Their value in enhancing the biological diversity of agro-ecosystems is being re-discovered today. Some of these ecological studies investigating the relationships between crop plant environment and arthropod fauna have advocated the potential use of hedgerows as a means of pest control (Burel 1996). Most of these studies have focused on active predators of soil fauna such as the carabid beetles (MacLeod *et al.* 2004), considered as convenient environmental indicators. The main conclusions demonstrated the strong positive correlation between the structural complexity of hedges and the specific diversity of their populations (Fournier & Loreau 2002) as well as the stability of communities (Tilman *et al.* 1998).

It is now acknowledged that the intensification of agricultural production in combination with high agro-chemical inputs in crop fields has resulted in dramatic changes in agricultural landscapes evidenced by a clear decrease in biodiversity. The simplification of agricultural landscapes, the expansion of agricultural land and the increase in field size have given rise to unstable systems (Altieri 1999), related to the decline in habitats and resource diversity (Loreau *et al.* 2001).

Maintaining plant diversity at the field margins (*e.g.* hedgerows) is thus thought to be advantageous for pest control (Grashof-Bokdam & van Langevelde 2004). Although hedges and weeds may disadvantage crops by harboring pests, and compete with crops for water, light and nutrients, they can also be a source of predators to regulate pest outbreaks (Horton & Lewis 2000) and reservoirs of biodiversity which strengthen populations of beneficial arthropods (Cortesero *et al.* 2000; Pollard and Holland 2006) or sink (Tischendorf 1998).

Investigating the interactions between species populating hedges can now be seen as an important challenge in the context of the biological control of crop pests by a natural predation process via beneficial insects (Baudry & Burel 1982). Several crop management approaches have been suggested including the planting of mixed hedges to preserve biodiversity that might act as a powerful means of

pest control (Landis *et al.* 2000). The underlying hypothesis regarding the efficiency of hedges is that the larger the number of beneficial insects harbored, the greater is their ability to regulate crop pests (Naeem & Li 1997). If accepted, this hypothesis would then support the use of mixed hedges to regulate insect pest populations in agro-ecosystems.

Crop pests continuously develop resistance to insecticides (Huang *et al.* 2005) and continuously require new control strategies. This is particularly true for *Pyrus communis* L. orchards where pest pressure on the pear psylla *Cacopsylla pyri* L. (Hemiptera: Psyllidae) is increasing. For this crop, the importance of beneficial insects controlling *C. pyri* has been demonstrated by the existence of significant correlations between *C. pyri* spring populations and the diversity of beneficial insects (Shaltiel & Coll 2004). Testing the hypothesis that mixed hedge borders shelter and supply beneficials to orchards and thus regulate infestations of pests, such as *C. pyri*, could provide very valuable information for managing orchards on the basis of an integrated fruit production system.

The present study is in phase with this line of research. It is novel in the sense that it takes into account extensive spatial and temporal samples of existing fauna as a basis for attempting to understand hedge functioning. Our working hypothesis is that some of natural enemies rely on hedges for resources not provided within the crop, such as the supply of alternative prey, and sites for mating. If natural enemies are indeed dispersing into orchards from hedges, it might be expected that (i) the number and the diversity of arthropods will be higher in orchard areas adjacent to the hedge, and decline as distance from the hedge increases, (ii) the temporal variations in the diversity of natural enemies within the orchard will be related to pest proliferation periods.

Investigation and testing of these hypotheses was conducted via regular sampling in a pear orchard in Southern France where no chemical insecticides had been applied during the previous two years in order to provide the least disturbed environment possible. Statistical analysis of such a data set required specific adaptation of some general procedures in order to address the main issues of this paper. For example, new spatial and temporal statistical tests (monotony test) as well as a new ecological index (Hellinger distance

between communities) were developed in order to address the above-mentioned hypotheses. Results are mainly discussed in the context of integrated pest management.

Material and methods

Experimental site description

The arthropod community was sampled from 1999 to 2001 in a pear orchard and a contiguous northern mixed hedgerow located in the Mediterranean region of France, on the INRA experimental farm in Avignon (4° 52'N, 43° 55'E). Both were planted in 1985. The orchard covers 0.5 ha, comprising 210 pear trees *Pyrus communis*, cv. Général Leclerc on BA 29, pollinated by cv Williams. The trees were aligned in ten rows of 21 trees with grass inter-rows that were mown regularly (Figure 1). Two hedges bordered the orchard to the south and north. The northern hedge consists of a mixed plantation 10 m high and 4 m wide, while the southern hedge is a plantation made up solely of *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae) 5 m high and 1 m wide. Sprinkler irrigation was applied during the spring and summer. The cultivar Général Leclerc is highly susceptible to pear psylla, but chemical treatment for this pest has been stopped in the orchard since 1997 because of evidence of its negative impact on orchard and hedgerow arthropod populations (Ruano *et al.* 2004; Debras *et al.* 2006). However, a biological pest management strategy based on Carpvirusine was employed against codling moth.

Mixed hedgerow flora

The mixed hedgerow was made up of ten tree species: *Viburnum tinus* L. (Caprifoliaceae), *Laurus nobilis* L. (Lauraceae), *Arbutus unedo* L. (Ericaceae), *Cercis siliquastrum* L. (Caesalpinoideae), *Sambucus nigra* L. (Caprifoliaceae), *Fraxinus excelsior* L. (Oleaceae), *Hedera helix* L. (Araliaceae), *Ligustrum japonicum* L. (Oleaceae), *Coryllus avellana* L. (Corylaceae), and *Tilia platyphyllos* Scopoli (Tiliaceae). These tree species were initially chosen for their potential ability to attract beneficial organisms in the autumn, shelter them over winter and provide them with alternative prey in early spring when pest prey populations are low and contribute to

their dissemination within the orchard. These tree species are known to only harbor specialized pests presenting no particular threat to pear trees *e.g.* *Sambucus Nigra* L. with its aphid *Aphis sambucci* L. (Hemiptera: Aphididae). In addition, they attract a broad range of beneficials such the specialist *Anthocoris nemoralis* Fabricius (Hemiptera: Anthocoridae), and many generalists such as Heteroptera and Neuroptera, all having a known capacity to control pest populations, particularly those of *C. pyri* (Erler 2004).

Arthropod sampling

The orchard was divided into 3 sectors (S1, S2 and S3), each consisting of two rows of trees respectively located at distances of 7 m, 22 m and 37 m from the mixed hedge, identified as sector S0 (Figure 1). The hedge and orchard sectors were sampled twice a month, from early spring to the middle of November during three years (15 dates every year). Each time, 40 branches from the hedge were randomly selected among the trees and 40 branches from each orchard sector. Fauvel's funnel method (Fauvel *et al.* 1981) was used for canopy sampling of both orchard and hedgerow trees. The branches were hit with a stick and the fauna falling into a 25 cm diameter funnel held beneath the branches 1.8 m from the ground were collected in a tube containing 70% alcohol.

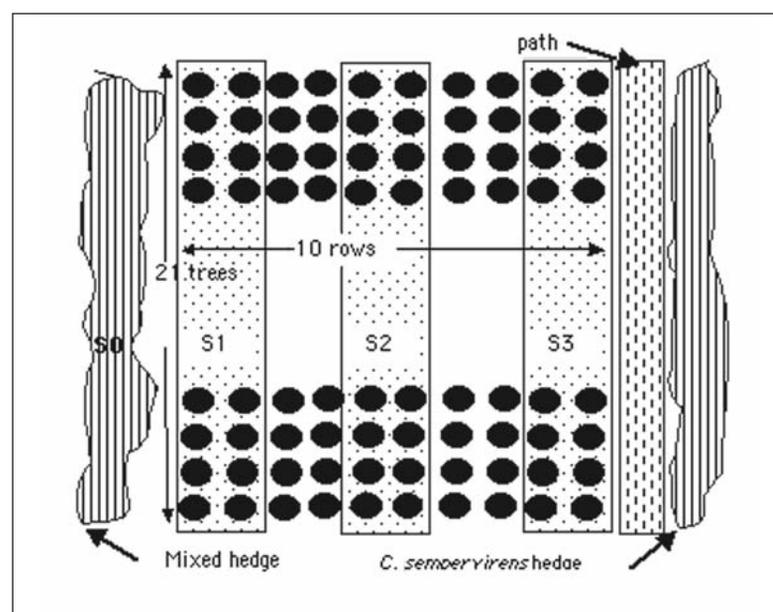


Figure 1 – Orchard study site.

All collected arthropods were then taxonomically identified at family level in the laboratory using Delvare's key (Delvare & Aberlenc 1989). Where necessary, taxa were identified to species level to determine their trophic affiliation as predators, phytophagous or scavengers. Parasitoids listed in Table 1 are not taken into account in the analysis because of their lack of proximity with *C. pyri*. Taxa whose trophic level shifts with development phases were classified according to the feeding strategy of their immature stages, the most relevant period with regard to voracity and abundance.

Arthropods were assigned to one of the following three different functional groups: beneficial organisms (predators only), Phytophagous, and "Others" (scavengers, ants and visitors). Recognized as effective psylla egg eaters in pear orchards, earwigs (Dermaptera) were included in the predator subgroup whereas ants, which interact with numerous beneficials, were included in "Others" owing to the lack of knowledge regarding their exact role in crop protection.

Ecological indices

Biodiversity was described by: Shannon index

$$H = -\sum_{i=1}^R p_i \log(p_i)$$

where R denotes the number of species in the community and p_i the proportion of individuals of species i , species richness (R), number of observed species per sampling unit (Pielou 1975), and abundances (T_i) *i.e.*, respective individual counts per species, actually,

$$p_i = T_i / \sum_{j=1}^R T_j$$

Hellinger distance (Gibbs & Su 2002) was used as a tool to compare species distribution

$$Hell(A, B) = \left(\frac{1}{2} \left(\sum_{i=1}^R \left(\sqrt{P_{(i,A)}} - \sqrt{P_{(i,B)}} \right) \right)^2 \right)^{\frac{1}{2}}$$

between communities, it is defined by the formula:

where $p_{(i,A)}$ (resp. $p_{(i,B)}$) denotes the frequency of population (or taxon) i in community A (resp. community B). For ecological interpretations in our context, a reference value for Hellinger distance is calculated as

the mean of year to year Hellinger distances of the mixed hedge during the study period. In our case, the mean Hellinger distance between the beneficial community in the mixed hedge and in the orchard over the three years is 0.4. Hence, nearby values for Hellinger distance between hedge and orchard communities would reflect their structural similarity.

Statistical analyses

Considering the Shannon index as a pertinent statistic, we tested via permutation methods (Manly 1991) the hypothesis that "Diversity of beneficial populations decreased inward from hedge to orchard interior". Once a spatial diversity decrease was statistically evidenced, the Hellinger distance was adapted to compare both richness and species abundance between two communities (Gibbs & Su 2002), as well as to test the hypothesis that "Spatial diversity decrease was linked to the proliferation of the major pest present in the orchard during some particular periods". Non-parametric permutation methods (Manly 1991) are particularly well-suited for testing specific hypotheses such as spatial and temporal dependence within a highly structured data set. A largely settled issue concerns the detection of relevant spatial-temporal patterns such as clustering or trends of environmental variables. Testing a specific null hypothesis H_0 requires both the definition of an adequate test statistic U (as a gauge tool) and the choice of a large class of data permutations under which U remains invariant (*i.e.* similarly distributed) under H_0 . To analyze spatial variations of biodiversity and evidence a potentially decreasing spatial gradient (from

$$\Delta^+ = \sum_{j=1}^3 \left(H_{(j-1)} - H_{(j)} \right)^+$$

hedgerow towards orchard), we proposed the following monotony statistic defined for each sampling date:

Where $H_{(j)}$ denoted the Shannon index of sector j , admitting that sector 0 corresponded to the mixed hedge. Variable Δ^+ cumulates only positive increments of diversity when passing from one sector to the other, *i.e.*

$$\left(H_{(j-1)} - H_{(j)} \right)^+ = H_{(j-1)} - H_{(j)}$$

if it is positive and equals 0 otherwise. Non-positive and small positive increments of diversity weakly did not affect the value of statistic Δ^+ , whereas occurrence of several and

relatively large positive increments increased Δ^+ , indicating therefore a decreasing trend of diversity. We intentionally built designed Δ^+ as a unilateral test to evidence significant diversity decrease. P-values (as in Figure 2) were calculated each time as the proportion of Δ^+ values performed on 200 permutations of Shannon indices of the 4 sectors that exceeded the value of Δ^+ performed on non-permuted Shannon indices. The crossing of level 0.95 by 1-p-value at a given time would indicate that a statistically significant decay of diversity is observed at the corresponding sampling time.

Testing (in-)dependence of two time-varying processes up to a time lapse

In ecology, dependences between evolutionary processes or population dynamics are rarely observed outright. Short or long adaptation-reaction periods are usually required to achieve more or less steady states. Straight-forward computation of usual dependence characteristics (e.g. correlations) has little chance of detecting instantaneous relations between hedge and orchard communities. Suspecting some delayed feedback effect between populations, we consequently adapted a randomization procedure to test whether a time-varying monotony statistic or more precisely the associated p-values (denoted hereafter $P_{val}(\Delta^+)$) as well as Hellinger distance between mixed hedge and orchard communities (resp. $Hell_{\kappa}$),

$$M_{\kappa}^1 = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^{N-\kappa} |(1 - P_{val}(\Delta_{t+\kappa}^+)) - T_t^*|$$

$$\text{resp. } M_{\kappa}^2 = \frac{1}{N} \sum_{t=1}^{N-\kappa} |Hell_{t+\kappa} - T_t^*|$$

Then a final statistical test is defined as the minimum over all time lags of L^1 distances,

$$i.e. \quad M^j = \min(M_{\kappa}^j, \kappa = 0, 1, 2, 3)$$

Small values for M^j would evidence, up to a certain time lapse, closeness between the two series. For example, a small value of M^1 attained with a time lag κ^* would indicate that values of gradient of Shannon index measured at time t progressed according to a similar pattern to the psylla abundance values at time $t - \kappa^*$. Statistical test significance was finally assessed by randomly permuting one of the series.

Results

The families identified from the hedgerow and orchard during the study are listed in Table 1. In the mixed hedge, phytophagous arthropods accounted for 19.36% of the total population, predators for 34.69%. Other arthropods represented 36.06% of the population, and of these 24.84% were Tydeidae (scavenger acarids). In the orchard, phytophagous arthropods accounted for 56.90%

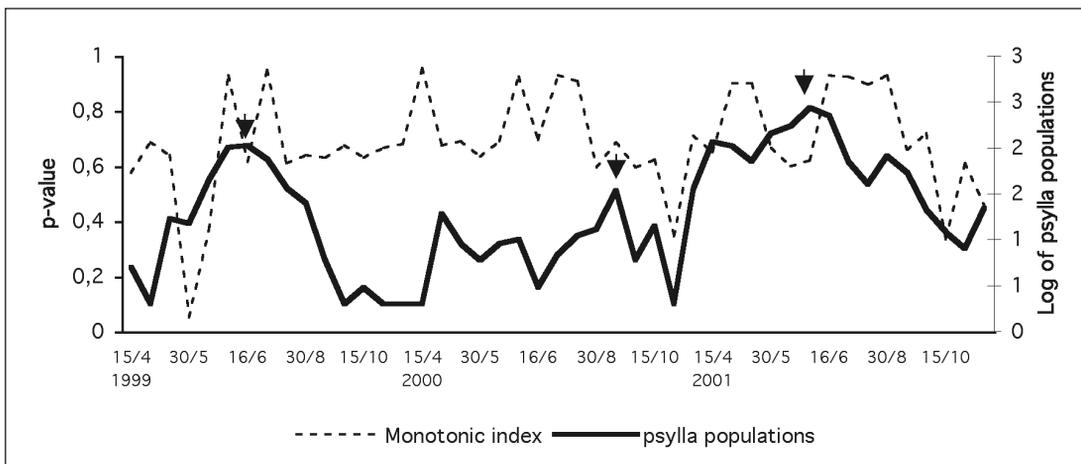


Figure 2 – Juxtaposition of *Cacopsylla pyri* population abundance (full line, log-scale) from 1999-2001 with the variations of 1-p-values of the monotony test (dotted line). High (1-p)-values evidence a decreasing diversity gradient with distance from the hedgerow. Arrows indicate the annual peaks of psyllae abundance.

of the total population, predators 13.61%. Other arthropods represented 24.69% of arthropods found in the orchard.

The total number of taxa (richness index) was lower in orchard sectors than in the mixed hedge. In 1999, 52 to 60 taxa were found in the three orchard sectors vs. 87 in the mixed hedge; in 2000, 54 to 65 taxa were found in orchard sectors vs. 107 in the hedge; and in 2001, 67 to 80 taxa were found in orchard sectors vs. 87 in the hedge. The mean number of beneficial taxa identified over the three years was 46 in the mixed hedge, 33 in sector 1, 30 in sector 2 and 31 in sector 3. Most beneficials were spiders (Clubionidae, Philodromidae, Salticidae, Therididae and Thomisidae), predatory acarids (Thrombidiidae, Anystidae, Phytoseiidae), Hemiptera (Miridae and Anthocoridae), Neuroptera (Chrysopidae, Hemerobiidae and Coniopterygidae) and Coleoptera (Coccinellidae and Staphylinidae). The monotony tests with statistics α_i^+ confirmed significant inward decline of diversity within the orchard with p-values < 0.05 (corresponding in Figure 2 to dates with (1-p)-value > 0.95) only for certain sampling dates within each year. Moreover, the inward decline of diversity turned out to be statistically related to the peaks of psylla abundance after a time-lapse of about 2 weeks (Figure 2). The L^1 distances M^1 were at a minimum with $\kappa = 1$ (corresponding to a measurement period of 2 weeks) with value $M^1 = 0.17$ for 1999, 0.22 for year 2000 and 0.25 for year 2001. The statistical significance of these values

were assessed by random permutations for the three years and yielded p-valued < 0.001 (1999), 0.05 (2000) and 0.001 (2001).

The Hellinger distance between predator communities of hedge and orchard sectors overall increased between 0.41 – 1 for sector 1, 0.42 – 1 for sector 2 and 0.59 – 1 for sector 3 for the different years and dates. These values may be compared with the mean reference distance 0.4 measured between the annual hedge communities. At orchard scale, for the three years, the Hellinger distance of diversity between hedgerow and orchard beneficials (Figure 3, dotted line) was high at the beginning of the season ($Hell_t > 0.6$). Then the Hellinger distance showed lower values ($Hell_t < 0.6$) during proliferation periods of *C. pyri* (June in 1999, and 2001 and September in 2000). It increased again during the summer period, when psylla numbers in the orchard were low, and finally decreased in autumn, at a time when pest populations varied.

Statistic test M^2 expressing the L^1 distance between the two series (Hellinger distance and psylla abundance) achieved its minimum for $\kappa = 0$ (corresponding to a temporal range of interactions of less than the two week period of measurements) for the years 1999 ($M^2 = 0.18$) and 2001 ($M^2 = 0.20$). The statistical significance was assessed by random permutations yielding p-values 0.001 (1999) and 0.01 (2001). In contrast, the relationship was not significant for the year 2000 (p-value = 0.056).

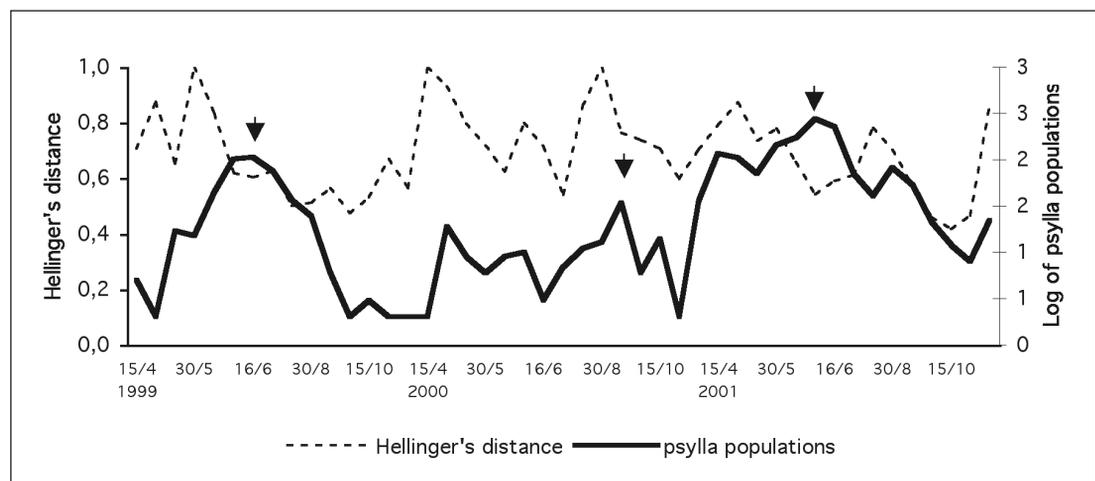


Figure 3 – Juxtaposition of *Cacopsylla pyri* population abundance (full line, log-scale) from 1999-2001 with the variation of the Hellinger distance between predator communities of hedgerow and orchard (dotted line). Hellinger distance measures overall taxon to taxon distance between communities. Arrows indicate the annual peaks of psyllae abundance.

Discussion

Hedges are known to act as ecological compensation areas for agricultural lands (Herzog *et al.* 2005; Horton and Lewis 2000). But in the specific context of a pear orchard bordered by a mixed hedgerow to the north and a *C. sempervirens* hedge to the south, in what way and to what extent are respective arthropod communities spatially and temporally linked?

Whenever the *C. sempervirens* hedge was used as a wind break for another adjacent crop with severe pruning before flowering (and was therefore not attractive to herbivorous arthropods), it was not sampled. On some occasions, this hedge was in fact sampled and real deprivation of arthropod populations was recorded. Yet as for the other surrounding elements bordering the orchard, a possible hedge impact on the distribution of psylla and beneficial arthropods within the orchard cannot be ruled out.

In contrast, the mixed hedgerow was purposely planted in order to create a species-rich habitat adjacent to the orchard. The implicit assumption was that movements of beneficials into the orchard would result in higher levels of biological control of orchard pests. According to Weibull and Östman (2003), species richness generally increases with environmental heterogeneity at farm scale. The arthropod diversity resulted in significantly high values for the various ecological indices measured on our four functional groups. The high arthropod diversity in the mixed hedge compared to that observed in the orchard was probably due to the complexity of the hedge architecture as well as the plant species diversity. The hedge provided a number of micro-habitats, microclimates and ecological niches thereby favoring more species.

In pear orchards, extensive psyllid feeding reduced plant growth and/or caused premature leaf drop and fall of fruit buds. In our case, the high abundance of *C. pyri* in the years 1999 and 2001 (Table 1) induced early season damage to young foliage due to honeydew production and development of *Capnodium* (sooty mould). Low abundance of psyllids in the orchard as in 2000 can however threaten fruit yield because *C. pyri* is a vector of the pear decline disease (PD), caused by a pear psyllae-transmitted phytoplasma (García-Chapa *et al.* 2005).

Are abundance and diversity of psylla natural enemies higher in the orchard sector adjacent to the hedge?

Previous studies have demonstrated that beneficials can be found in significantly higher densities in orchard sectors near the surrounding habitats (Miliczky and Horton 2005; Debras 2007, 2008). In our study, the statistical demonstration of a spatial gradient of diversity, declining from the mixed hedge inwards into the orchard evidenced a hedge effect on the distribution of beneficial arthropods in the orchard. Moreover, this spatial gradient of beneficial distribution occurred mainly after *C. pyri* proliferation (Figure 2). This can be attributed to the time lapse (about 2 weeks) needed by the hedge beneficial populations to respond to pest attacks in the orchard (test statistic M^1), as well as to the unsuitable orientation of the orchard rows, parallel to the mixed hedge and acting as a barrier to beneficials. This effect could also be linked to a significant difference in the distribution of psylla populations within the orchard (Table 1). Psylla abundance is low in

Table 1 – Abundance of *Cacopsylla pyri* sampled in the INRA pear orchard sectors (Avignon south-eastern France) per year at each sampling date.

Year	Sector	15-apr.	28-apr.	15-may	30-may	15-june	26-june	28-june	30-jul.	14-aug.	30-aug.	15-sep.	30-sep.	15-oct.	28-oct.	15-nov.
1999	sector 1	7	3	2	12	32	12	36	38	18	8	11	12	6	7	7
	sector 2	10	5	24	30	86	78	92	64	26	10	8	14	2	2	6
	sector 3	8	8	11	24	48	72	44	50	30	36	50	22	4	3	3
2000	sector 1	0	2	6	10	4	20	6	6	12	8	4	4	6	6	4
	sector 2	2	4	8	2	4	2	4	8	16	20	18	4	26	4	4
	sector 3	4	6	8	4	8	16	12	16	14	28	18	10	36	6	6
2001	sector 1	6	10	45	82	36	90	132	68	50	22	40	30	10	8	4
	sector 2	12	98	78	79	134	116	202	110	90	66	40	14	14	15	6
	sector 3	2	124	58	116	120	104	214	168	136	70	66	50	38	16	6

the orchard sector close to the hedge and higher in more distant sectors. This suggests that the regulation of pest populations, such as *C. pyri*, at local scale can be controlled by specific plant formations such as a hedge.

Are beneficial diversities of hedge and orchard closer during pest proliferation periods?

The arthropod populations of the mixed hedge and of the orchard exhibited specific dynamics. At the beginning of the season, with the Hellinger distance close to 1 (absolute maximum), respective population distribution patterns were quite different. In contrast, a reduction of the Hellinger distance between hedge and orchard predator populations was observed in relation with *C. pyri* proliferation period for 1999 and 2001. Experimental data has provided evidence that in apple trees, arthropod colonization rates varied with time over the year (Rathman & Brunner 1988). In our study, the strong similarity of predator populations in the hedgerow and orchard (composition and structure), observed during 1999 and 2001 (with high psylla abundance), but not in 2000 (weak psylla abundance) (Figure 3) confirmed this temporal dependence (test statistic M^2). Moreover, this temporal dependence is linked to the prey profusion period meaning that orchard and hedge communities came closer during this period. We interpreted this effect as resulting from the dissemination of the hedge predator community into the orchard in response with a possible time lag to the high number of psylla. We note also that the presence of a spatial gradient (from mixed hedge to inner orchard) and a temporal dependence of diversity, excluded a potential border effect of diversity in the orchard.

To resume, the strongest impact of the hedge on orchard diversity that showed a decline with distance appeared to have occurred during the *C. pyri* proliferation or the beginning of summer, suggesting that the colonization of the orchard was greater at this time. These predator exchanges were probably based on the presence of psylla in the orchard. The psylla population exhibited as expected outbreak patterns typical of pest development in contrast to the hedgerow community which tended to follow a pattern of balanced populations. The relationship between predatory and phytophagous arthropods in the hedgerow

suggests that whatever the biocœnotic context, the total community of arthropods maintained a qualitative balance in its ecological component. In contrast, the response of predators to prey increase in the orchard appears to reflect a simple trophic link based on abundance of resources. Even if some functional links between the spatial-temporal distribution pattern of *C. pyri* and the beneficial diversity in the presence of a mixed hedgerow were evidenced, we still need to examine in greater depth these complex interactions. In addition, we should stress that our study demonstrates a specific impact of the mixed hedgerow on orchard diversity in the absence of insecticides. Therefore, these results have still to be validated in conventional orchards. The next step in our research will be to compare conventionally-managed orchards to those running integrated systems, both with and without mixed hedges in order to determine whether the hedge effect allows a decrease in applications of insecticides. Clearly, further investigation is required in order to assess more theoretical and practical aspects of the impact of hedge planting on arthropod distribution patterns and their management in orchards.

Acknowledgments

The authors would like to thank Michael Paul for reviewing the English text.

References

- Altieri M. A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74: 19-31.
- Baudry J., Burel F., 1982. La mesure de la diversité spatiale. Utilisation dans les évaluations d'impact. *Acta Oecologica Applicata* 3 : 177-190.
- Burel F., 1996. Hedgerows and their role in agricultural landscape. *Critical Reviews in Plant Science* 15: (2) 169-190.
- Cortesero A.M., Stapel J.O., Lewis W.J., 2000. Understanding and manipulating plant attributes to enhance biological control. *Biological Control* 17: 35-49.
- Debras J.-F., Torre F., Rieux R., Kreiter S., Garcin M.S., van Helden M., Buisson E., Dutoit T., 2006. Discrimination between agricultural management and the hedge effect in pear orchards (south-eastern France). *Annals of Applied Biology* 149: 347-355.
- Debras J.-F., Dussaud A., Rieux R., Dutoit T., 2007. Recherche prospective sur le rôle « source » des haies en production fruitière intégrée. Le cas des perce-oreilles : *Forficula auricularia* L. et *Forficula*

- pubescens* Gené. *Comptes rendus de Biologies* 330: 664-673.
- Debras J.-F., Senoussi R., Rieux R., Buisson E., Dutoit T., 2008. Spatial distribution of an arthropod community in a pear orchard (southern France). Identification of a hedge effect. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 127: 166-176.
- Delvare G., Aberlenc H.P., 1989. *Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale, clé pour la reconnaissance des familles*. CIRAD, Montpellier.
- Erlor F., 2004. Natural enemies of the pear psylla *Cacopsylla pyri* L. in treated vs untreated pear orchards in Antalya, Turkey. *Phytoparasitica* 32: 295-304.
- Fauvel G., Rambier A., Balduque-Martin R., 1981. La technique du battage pour la surveillance des ravageurs en cultures fruitière et florale. *Agronomie* 1: 105-113.
- Fournier E., Loreau M., 2002. Foraging activity of the carabid beetle *Pterostichus melanarius* Ill in field margin habitats. *Agriculture Ecosystems & Environment* 89: 253-259.
- Garcia-Chapa M., Sabate J., Lavina A., Batlle A., 2005. Role of *Cacopsylla pyri* in the epidemiology of pear decline in Spain. *European Journal of Plant Pathology* 111: 9-17.
- Gibbs A.L., Su F.E., 2002. On choosing and bounding probability metrics. *International statistical review* 70: 419-435.
- Grashof-Bokdam C.J., van Langevelde F., 2004. Green veining: landscape determinants of biodiversity in European agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 20: 417-439.
- Herzog F., Dreier S., Hofer G., Marfurt C., Schupbach B., Spiess M., Walter T., 2005. Effect of ecological compensation areas on floristic end breeding diversity in Swiss agricultural. *Agriculture Ecosystems & Environment* 108: 189-204.
- Horton D.R., Lewis T.M., 2000. Seasonal distributions of *Anthocoris spp.* and *Deraeocoris brevis* (Heteroptera: Anthocoridae, Miridae) in orchard and non orchard habitats of central Washington. *Annals of the Entomological Society of America* 94: 476-485.
- Huang F., Buschman L.L., Higgins R.A., 2005. Larval survival and development of susceptible and resistant *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) on diet containing *Bacillus thuringiensis*. *Agricultural and Forest Entomology* 7: 45-52.
- Landis D.A., Wratten S.D., Gurr G.M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.
- Loreau A., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D.A., 2001. Ecology – Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294: (5543) 804-808.
- MacLeod A., Wratten S.D., Sotherton N.W., Thomas M.B., 2004. "Beetle banks" as refuges for beneficial arthropods in farmland: long-term changes in predator communities and habitat. *Agricultural and Forest Entomology* 6: (2) 147-154.
- Manly B.F.J., 1991. *Randomization Bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- Maudsley M.J., 2000. A review of the ecology and conservation of hedgerow invertebrates in Britain. *Journal of Environmental Management* 60: 65-76.
- Miliczky E.R., Horton D.R., 2005. Densities of beneficial arthropods within pear and apple orchards affected by distance from adjacent native habitat and association of natural enemies with extra-orchard host plants. *Biological Control* 33: 249-259.
- Naeem S., Li S., 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390: 507.
- Pielou E.C., 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, New York, 165 p.
- Pollard K. A., Holland J.M., 2006. Arthropods within the woody element of hedgerows and their distribution pattern. *Agricultural and Forest Entomology* 8 (3): 23-211.
- Rathman R.J., Brunner J.F., 1988. Abundance and composition of predators on young apple *Malus domestica* Borkhausen, within sagebrush and riparian species pools in north central Washington. *Melandria* 46: 66-81.
- Ruano F., Lozano C., Garcia P., Peña A., Tinaut A., Pascual F., Campos M., 2004. Use of arthropods for the evaluation of the olive-orchard management regimes. *Agricultural and Forest Entomology* 6 (2): 111-120.
- Shaltiel L., Coll M., 2004. Reduction of pear psylla damage by the predatory bug *Anthocoris nemoralis* (Heteroptera: Anthocoridae): The importance of orchard colonization time and neighbouring vegetation. *Biocontrol Science and Technology* 14 (8): 811-821.
- Tilman D., Lehman C.L., Bristow C.E., 1998. Diversity-stability relationship: statistical inevitability or ecological consequence. *American Naturalist* 151: 277-282.
- Tischendorf L., Irmeler U., Hingst R., 1998. A simulation experiment on the potential of hedgerows as movement corridors for forest carabids. *Ecological modeling* 106: 107-118.
- Weibull A.C., Östman Ö., 2003. Species composition in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Basic and Applied Ecology* 4 (4): 349-361.

Fabrication : Transfaire, 04250 Turriers
Dépôt légal octobre 2011
Impression sur papier recyclé

ecologia mediterranea

Editeur-in-Chief: Pr Thierry Dutoit

UMR CNRS IRD IMEP
Université d'Avignon, IUT
Site Agroparc, BP 1207
84911 Avignon cedex 09
France

Editorial Board

Dr Audrey Marco, École nationale
supérieure du paysage, Marseille, France.

Dr James Aronson, CNRS, Montpellier,
France.

Dr Alex Baumel, Université Paul-Cézanne,
Marseille, France.

Dr Élise Buisson, Université Avignon, France.

Dr Marc Cheylan, EPHE, Montpellier, France.

Dr Cécile Claret, Université Paul-Cézanne,
Marseille, France.

Dr Bruno Fady, INRA, Avignon, France.

Pr Thierry Gauquelin, Université de
Provence, Marseille, France.

Dr Raphaël Gros, Université Paul-Cézanne,
Marseille, France.

Dr Frédéric Guiter, Université Paul-Cézanne,
Marseille, France.

Dr Sandrine Jauffret, Narges, Marseille,
France.

Pr Serge Kreiter, Université Montpellier,
France.

Pr N.S. Margaris, Université Mytilène, Grèce.

Pr Frédéric Médail, Université Paul-
Cézanne, Marseille, France.

Pr François Mesléard, Université Avignon –
Tour du Valat, France.

Dr Jérôme Orgeas, Université Paul-
Cézanne, Marseille, France.

Dr Philippe Ponel, CNRS, Marseille, France.

Dr Roger Prodon, EPHE, Montpellier, France.

Dr Isabelle Laffont-Schwob, Université de
Provence, Marseille, France.

Dr Brigitte Talon, Université Paul-Cézanne,
Marseille, France.

Dr Éric Vidal, Université Paul-Cézanne,
Marseille, France.

Dr I.N. Vogiatzakis, Open University of
Cyprus, Nicosia, Chypre.

ISSN 0153-8756

<http://ecologia-mediterranea.univ-avignon.fr>

Instructions to authors

ecologia mediterranea publishes original research reports and syntheses in the fields of fundamental and applied ecology of Mediterranean areas, except for descriptive articles or articles about systematic. The editors of *ecologia mediterranea* invite original contributions in the fields of: bioclimatology, biogeography, conservation biology, restoration ecology, populations biology, genetic ecology, landscape ecology, community ecology, microbial ecology, vegetal and animal ecology, ecophysiology, palaeoecology, palaeoclimatology, except marine ecology. Symposium proceedings, review articles, methodological notes, book reviews, Ph. D. thesis abstracts and comments on recent papers in *ecologia mediterranea* are also published.

Manuscript reviews

Manuscripts are reviewed by appropriate referees, or by the Editors. The final decision to accept or reject the manuscript is made by the Editors. Please send an electronic copy of your manuscript (doc or rtf files) to our journal (thierry.dutoit@univ-avignon.fr). When the article is accepted, the authors should take reviewer's comments into consideration. They will send back to the journal Editorial Office, within 1 month, an electronic copy of the corrected manuscript (doc or rtf). Pass this delay, the manuscript will be considered as a new submission. Enclose the original illustrations. Corrected proofs must be returned to the journal Editorial Office without delay. Books and monographs to be reviewed must be submitted to the Editor-in-chief.

Manuscript preparation

TEXT

Manuscripts (typewritten with double spacing and A4 size for paper) should be preferably written in French, English. If the language is not English, you should join an English short version and English titles of figures and tables. The manuscript must be complete: e.g. French and English titles, author(s) and address(es), French and English abstracts, an English short version (if English is not the language used in the article), key-words, text, references, acknowledgements, figures and tables. For research papers, the text should normally consist of 4 sections: introduction, methods, results, discussion. In typing the manuscript, please clearly distinguish titles from others paragraphs. Titles and subtitles should not be numbered. Avoid letters to number subtitles. Use lower-case letter type for names. Do not underline any word. In English, there is one blank after any punctuation, never before. Copy editing of manuscripts is performed by the journal.

AUTHORS

The email address of the corresponding author should be mentioned on the manuscript. Each author's address should be specified. The first time, please precise the complete address of the correspondent author to which the proofs should be sent.

ABSTRACTS, KEYWORDS AND SHORT VERSION

Abstracts should be no longer than 300 words. The English short version should not exceed one page long (1,000 words). Do not use more than six keywords. Keywords should not be present in the title.

REFERENCES

All publications cited in the text should be presented in a list of references following the text of the manuscript. The list of references should be arranged alphabetically on author's names, and chronologically for each author. You should abbreviate the titles of periodicals mentioned in the list of references (except if you are not sure of it). Check the manuscripts to make sure that all references are cited and that all citations in the text are included in the references. Use following system to write the references:

Journal article

Andow D.A., Karieva P., Levin S.A. & Okubo A., 1990. Spread of invading organisms. *J. Ecol.* 4: 177-188.

Book

Harper J.L., 1977. *Population biology of plants*. London, Academic Press. 300 p.

Book chapters

May R.M., 1989. Levels of organisation in ecology. In: Cherret J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Oxford, Blackwell Scientific Public: 339-363.

Conference proceedings

Grootaert P., 1984. Biodiversity in insects, speciation and behaviour in Diptera. In: Hoffmann M. & Van der Veken P. (eds), *Proceedings of the symposium on "Biodiversity: study, exploration, conservation"*. Ghent, 18 November 1992: 121-141.

CITATIONS IN-TEXT

The words "figures" and "tables" announced in-text should be written in extenso and with lower-case letter type. In the text refer to the author's name and year of publication (followed by pages only if it is a quotation). If a publication is written by more than two authors, the name of the first author should be used followed by "et al." (this indication, however, should never be used in the list of references: first author and co-authors should be mentioned in it). Examples: "Since Dupont (1962) has shown that...", or "This is in agreement with previous results (Durand et al. 1990; Dupont & Dupont 1997)...".

ABBREVIATES, NOMENCLATURE AND LATIN WORDS

Explanation of a technical abbreviate is required when the first use. International convention codes for nomenclature should be used. Latin words should be in italic (*et al.*, *a priori*, etc.), particularly for plants or animal's denomination (the first time, please precise author's name: for example, *Olea europaea* L.).

FIGURES AND TABLES

All illustrations should be submitted separately and they should be preceded by the figures and tables legends on a separate page. Figures and tables should be sent ready to be printed, so their size should be 16 × 22 cm or 8 × 22 cm maximum. All the illustrations being in-text should be cited, increasing numbered, and should have a legend. Computerised table columns should not be represented by signs (: or |).

ELECTRONIC FILE

Authors receive a free copy where their paper is published as well as an electronic version of their paper for distribution.

SUBSCRIPTION

(contact: ecologia@naturalia-publications.com)

1 year = 2 issues

	Subscription	Postage	Total
France	40 €	6 €	46 €
Europe	40 €	12 €	52 €
World	40 €	16 €	56 €

Mail this subscription to:

SARL Transfaire
Immeuble Wanad
F-04250 TURRIERS

Bank: CA SISTERON

IBAN: FR76 1910 6008 3913 9956 2600 062

BIC: AGRIFRPP891

Sommaire – Contents

Éditorial – Editorial

Restauration écologique des écosystèmes méditerranéens :
spécificités, espoirs et limites

T. DUTOIT (éditeur en chef) 3

Articles originaux – Original articles

Bilan des opérations de conservation *in situ* réalisées
entre 1987 et 2004 en Corse : quelles leçons pour demain ?

C. PIAZZA, L. HUGOT, F. RICHARD, B. SCHATZ 7

La surveillance à long terme des écosystèmes arides méditerranéens :
quels enseignements pour la restauration ?
Cas d'une steppe d'Alfa (*Stipa tenacissima* L.) en Algérie

A. AIDOU, H. SLIMANI, F. ROZÉ 17

Variations de la diversité floristique en fonction du mode de gestion
des parcours arides de la Tunisie méridionale

M. GAMOUN, A. O. BELGACEM, B. HANCHI, M. NEFFATI 33

Les bryophytes et les bryocénoses du site d'Entraygues (Var, France)
comme outil d'évaluation d'un projet de renaturation hydrologique

V. HUGONNOT 45

Insights on metal-tolerance and symbionts
of the rare species *Astragalus tragacantha*
aiming at phytostabilization of polluted soils and plant conservation

I. LAFFONT-SCHWOB, P.J. DUMAS, A. PRICOP, J. RABIER, L. MICHÉ,
L. AFFRE, V. MASOTTI, P. PRUDENT, T. TATONI 57

Specific edge effects in highly endangered Swartland Shale Renosterveld
in the Cape Region

A. HORN, C. B. KRUG, I. P. NEWTON, K. J. ESLER 63

Hedgerow effects on the distribution of beneficial arthropods
in a pear orchard in southern France

J. F. DEBRAS, R. SENOSSI, T. DUTOIT 75

Revue indexée dans Pascal-CNRS et Biosis

