

ecologia mediterranea

Revue internationale d'écologie méditerranéenne
International Journal of Mediterranean Ecology

Vol. 48 (1) – 2022

Sommaire/Contents

<i>Editorial</i> – Éditorial	3
Influence de plusieurs variables environnementales sur les extrêmes variations d'abondance de <i>Lestes macrostigma</i> au sein du réseau de mares temporaires méditerranéennes de la réserve naturelle des Tre Padule de Suartone en Corse C. BERQUIER, V. SORBA, B. BERQUEZ, O. BONNENFANT, M.-L. POZZO DI BORGO, M.-C. ANDREI-RUIZ	5
Illegal trade of the endangered limpet <i>Cymbula safiana</i> (Lamarck, 1819) in western Algeria <i>Commerce illégal de la patelle menacée Cymbula safiana (Lamarck, 1819) dans l'ouest algérien</i> Z. BOUZAZA, K. MEZALI	17
Vertical distribution and interannual variability of <i>Glomeromycota</i> of Atlas pistachio soils (Laghouat, Algeria) <i>Distribution verticale et variabilité interannuelle des Glomeromycota des sols sous pistachier de l'Atlas (Laghouat, Algérie)</i> F. MECHIAH, I. BOUTELBA, N. SMAIL-SAADOUN	21
Restoration sites on the Californian coast have different ecological histories that can influence restoration success É. BUISSON, T. DUTOIT	33
The Cassaïre wetland restoration project: defining the reference ecosystem I. MULLER, J. FRIRY, É. BUISSON, F. MESLÉARD	47
Allelopathic potential of litter leachates and aqueous extracts of some understory shrubs of the Mediterranean maquis on the germination of <i>Quercus suber</i> L. <i>Potentiel allélopathique d'extraits de litière et de quelques espèces du maquis méditerranéen sur la germination des glands de Quercus suber L.</i> S. BENAMIROUCHE, M. SEBTI, B. KADDOUR	57
Former des scientifiques engagés et actifs pour concilier biodiversité et sociétés humaines. De l'état de l'art à la médiation scientifique <i>Train committed and active scientists to reconcile biodiversity and human societies. From scientific review to mediation</i> E. CORCKET, M. BESSON, R. BOSWARTHICK, S. COQUIN, C. DEYNA, C. MOFFA, D. SANTOS-COTTIN, M. THOMÉ	67

Espèces remarquables en mer Méditerranée : menaces, suivis et conservation <i>Remarkable species in the Mediterranean Sea: Threats, monitoring and conservation</i>	
S. COQUIN, A. CARON, O. ELION-GAMBOU, M. BESSON	73
La conservation des prédateurs : entre enjeux écologiques et conflits socio-économiques <i>Predator conservation: Ecological concerns and socio-economic conflicts</i>	
R. BOSWARTHICK, C. DEYNA, C. MOFFA, D. SANTOS-COTTIN, M. THOMÉ	81
Résumés de thèses – <i>Ph. D summaries</i>	
M. PERRIN, N. DELCOURT, T. LEGRAND, F. DORY, D. ARSLAN, L. SCHURR	89
 <i>Revue indexée dans Scopus, Google Scholar, Pascal-CNRS et Biosis Journal indexed in Scopus, Google Scholar, Pascal-CNRS and Biosis http://ecologia-mediterranea.univ-avignon.fr/</i>	

Acknowledgments – Remerciements

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

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

Editorial Board – Comité éditorial

D^r Pierre CHEVALDONNÉ, CNRS, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Marc CHEYLAN, EPHE, Montpellier, France
D^r Cécile CLARET, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Bruno FADY, INRA, Avignon, France
P^r Thierry GAUQUELIN, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Grant WARDELL-JOHNSON, University of Western Australia, Australie
D^r Raphaël GROS, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Frédéric GUITER, Université Aix-Marseille, Marseille, France
P^r Serge KREITER, SupAgro, Montpellier, France
D^r Audrey MARCO, École nationale supérieure du paysage, Marseille, France
P^r Frédéric MÉDAIL, Université Aix-Marseille, Marseille, France
P^r François MESLÉARD, Université Avignon-Tour du Valat, France
D^r Tom PARKER, San Francisco State University, États-Unis
D^r Philippe PONEL, CNRS, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Roger PRODON, EPHE, Montpellier, France
D^r Sandra SAURA-MAS, Autonomous University of Barcelona, Espagne
D^r Isabelle SCHWOB, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Thekla K. TSITSONI, Aristotle University of Thessaloniki, Grèce
D^r Errol VÉLA, Université de Montpellier, France
D^r Éric VIDAL, IRD, Nouvelle-Calédonie
D^r Mercedes VIVAS, Universidad of Concepción, Chili
D^r Ioannis VOGIATZAKIS, Open University of Cyprus, Chypre

Editorial – Éditorial

Élise BUISSON
et Brigitte TALON

Éditrices en chef
Editors-in-Chief

Our Algerian colleagues have the place of honor in this issue with three articles (two research articles and a short communication). The first (Benamirouche *et al.*), carried out in the cork oak forests of El-Aouana (Wilaya de Jijel), focuses on cork oak acorn germination issues, jeopardizing the natural renewal of the cork oak forest. The allelopathic trail is explored for the first time, but cannot yet be confirmed. The second (Mechia *et al.*) is interested in endomycorrhizal fungi of Atlas pistachio tree rhizospheres (Wilaya de Laghouat). The authors reveal that the spores of these still little known fungi are distributed at different depths in the profiles and that their abundance depends on both edaphic and climatic factors. Finally, three years after the publication in *Ecologia Mediterranea* of their article on the state of populations of *Cymbula safian* on the Algerian coast (*EM* 2019, 45, 1), Bouzaza and Mezali alert us to the illegal trade of this protected and threatened species. How to reconcile the protection of biodiversity and economic interests? How to warn about the dangers of global warming? Scientists are at the heart of these questions. Twenty-five years ago, climate change was still perceived as a phenomenon that would affect future generations. It has become a reality firmly rooted in the present, because its consequences are now very tangible: accelerated melting of glaciers, emergence of pandemics, collapse of terrestrial and marine biodiversity, and above all an increase in the frequency and severity of phenomena called "exceptional" (floods, drought, "megafires"). The historic drought of the summer of 2022 is only a pale foretaste of what awaits us for the decades to come. We can rightly worry about the future of organisms dependent on aquatic environments, such as this beautiful little damsel from the temporary pools of Corsica, *Lestes macrostigma* (Berquier *et al.*), whose survival depends on the height of water and the accumulation of precipitation during its emergence. What population conservation and management measures should be applied? If the need to restore disturbed ecosystems is rarely questioned, the choice of the reference ecosystem is debated. The study by Buisson and Dutoit on the restoration of Californian grasslands demonstrates the need to take into account the type of past land uses (deforestation, pastoralism, cultivation) to understand the current herbaceous plant communities, but also the intensity and age of these uses to increase the success of restoration actions. Muller *et al.*, for their part, show that it can be interesting from the point of view of ecosystem services to restore a formerly grazed environment to return it not to its natural state but to its pastoral potential. Unfortunately, the general lack of knowledge on natural system functioning, demonstrated in particular by politicians, is an obstacle to ecological transition. One of the possible levers to try to react to the ecological and climatic emergency is to invest in scientific communication and mediation. In their article, Corcket *et al.* recall the role of "Higher Education as a key link to implement the ecological transition" and share two examples of a successful experience of educational approach proposed within the framework of a Master's course, one in the form a board game (Coquin *et al.*), the other in the form of a video (Boswarthick *et al.*), which allow scientific questions to be brought to the very heart of our societies.

Nos collègues algériens sont à l'honneur dans ce numéro, avec trois articles (deux articles de recherche et une courte communication). Le premier (Benamirouche et al.), mené dans les suberaies d'El-Aouana (Wilaya de Jijel), s'intéresse aux difficultés de germination des glands du chêne-liège, mettant en péril le renouvellement naturel de la suberaie. La piste allélopathique est pour la première

fois explorée, mais ne peut encore être confirmée. Le deuxième (Mechia et al.) s'intéresse aux champignons endomycorhizogènes des rhizosphères du pistachier de l'Atlas (Wilaya de Laghouat). Pour la première fois, les auteurs révèlent que les spores de ces champignons encore peu connus sont distribuées à différentes profondeurs dans les profils et que leur abondance dépend à la fois de facteurs édaphiques et climatiques. Enfin, trois ans après la publication dans *Ecologia Mediterranea* de leur article sur l'état des populations de *Cymbula safian* sur la côte algérienne (EM 2019, 45, 1), Bouzaza et Mezali nous alertent sur le commerce illégal dont cette espèce protégée et menacée fait l'objet. Comment concilier protection de la biodiversité et intérêts économiques ? Comment alerter sur les dangers du réchauffement climatique ? Les scientifiques sont au cœur de ces questions. Il y a vingt-cinq ans, le dérèglement climatique était encore perçu comme un phénomène qui affecterait les générations futures. Mais il est devenu une réalité bien ancrée dans le présent, car ses conséquences sont désormais bien tangibles : fonte accélérée des glaciers, émergence de pandémies, effondrement de la biodiversité terrestre et marine, et surtout augmentation de la fréquence et de la gravité de phénomènes dits « exceptionnels » (inondations, sécheresse, « méga feux ») qui touchent de plein fouet les populations. La sécheresse historique de l'été 2022 n'est qu'un pâle avant-goût de ce qui nous attend dans les décennies à venir. On peut à juste titre s'inquiéter du devenir des organismes inféodés aux milieux aquatiques, comme cette belle petite demoiselle des mares temporaires de Corse, *Lestes macrostigma* (Berquier et al.), dont la survie dépend de la hauteur de l'eau et du cumul des précipitations lors de la période d'émergence de l'espèce. Quelles mesures de conservation et de gestion des populations faudra-t-il appliquer ? Si la nécessité de restaurer les écosystèmes perturbés est rarement remise en cause, le choix de l'écosystème de référence fait débat. L'étude de Buisson et Dutoit sur la restauration de pelouses californiennes démontre la nécessité de tenir compte des types d'usage du sol passés (déforestation, pastoralisme, mise en culture) pour comprendre les communautés végétales herbacées actuelles, mais aussi de l'intensité et de l'ancienneté de ces usages pour augmenter le succès des opérations de restauration. Muller et al., quant à eux, montrent qu'il peut être intéressant, du point de vue des services écosystémiques, de restaurer un milieu anciennement pâturé pour lui rendre non son état naturel, mais son potentiel pastoral. Malheureusement, la méconnaissance du fonctionnement des systèmes naturels, dont font preuve notamment les politiques, est un frein à la transition écologique. Un des leviers possibles pour tenter de réagir à l'urgence écologique et climatique est d'investir dans la communication et la médiation scientifiques. Dans leur article, Corcket et al. rappellent le rôle de l'« enseignement supérieur comme maillon clé de la réalisation de la transition écologique » et font part de deux exemples d'une expérience réussie de démarche pédagogique proposée dans le cadre d'un enseignement de master, l'un sous forme de jeu de société (Coquin et al.), l'autre sous forme de vidéo (Boswarthick et al.), qui permettent de porter la question scientifique au cœur même de nos sociétés.

Influence de plusieurs variables environnementales sur les extrêmes variations d'abondance de *Lestes macrostigma* au sein du réseau de mares temporaires méditerranéennes de la réserve naturelle des Tre Padule de Suartone en Corse

Cyril BERQUIER^{1,*}, Viviane SORBA², Benoît BERQUEZ², Olivier BONNENFANT²,
Marie-Laurone POZZO DI BORGO², Marie-Cécile ANDREI-RUIZ¹

1. Observatoire-conservatoire des invertébrés de Corse de l'Office de l'environnement de la Corse (OEC-OCIC), 14 Avenue Jean Nicoli, F-20250 Corte
 2. Réserve naturelle des Tre Padule de Suartone, Office de l'environnement de la Corse (OEC-OCIC), 14 Avenue Jean Nicoli, F-20250 Corte
- * Auteur correspondant : Cyril.Berquier@oec.fr

Received: 18 June, 2021; First decision: 5 July, 2021; Revised: 2 Dec., 2021; Second decision: 6 Dec., 2021;
Revised: 14 March, 2022; Accepted: 4 April, 2022

Resumé

Lestes macrostigma est une demoiselle dont les populations présentent des variations interannuelles d'abondance marquées. Une meilleure compréhension de ce phénomène représente un enjeu pour la gestion de cette espèce menacée en Europe. Les travaux menés se sont donc attachés à analyser les liens entre l'abondance annuelle de *L. macrostigma* et plusieurs paramètres environnementaux afin d'étudier l'origine de ces variations. Dans ce cadre, des suivis ont été réalisés dans le réseau de mares temporaires méditerranéennes des Tre Padule de Suartone en Corse

durant sept années. Les corrélations calculées avec les seize variables environnementales étudiées mettent en évidence que plus les hauteurs d'eau et les cumuls de précipitations sur les mares demeurent importants à l'approche et au cours de la période d'émergence de *L. macrostigma*, plus l'abondance annuelle d'individus est élevée. L'analyse des corrélations montre notamment le lien très important entre l'abondance annuelle de *L. macrostigma* et les hauteurs d'eau des mares lors de la période d'émergence de l'espèce. Ce paramètre semble avoir un impact déterminant sur les surfaces de micro-habitats aquatiques favorables au développement larvaire. Les résultats obtenus ont aussi pu mettre en évidence que l'augmentation des températures d'eau maximales lors de la période d'émergence de cette demoiselle est négativement corrélée à celle de l'abondance. Ce phénomène peut laisser ainsi

Mots-clés: Odonata, Zygoptera, écologie, suivi, variation.

supposer l'existence d'effets de seuil de létalité, qui restera à confirmer par de nouveaux travaux. Les températures d'air ainsi que les températures d'eau minimales et moyennes lors de la période d'émergence de l'espèce semblent au contraire n'avoir qu'un très faible impact sur l'abondance de *L. macrostigma* sur le site étudié.

Abstract

Lestes macrostigma is a damselfly whose populations exhibit marked interannual abundance variations. A better understanding of this phenomenon represents a stake for the management of this taxon frequently threatened in Europe. The work that was carried out therefore focused on analyzing the links between the annual abundance of *L. macrostigma* and several environmental parameters in order to study the origin of these fluctuations. In this context, monitoring was carried out on the network of Mediterranean temporary ponds of Tre Padule de Suartone in Corsica for seven years. The correlations calculated with the sixteen environmental variables studied show that the greater the water levels and precipitation accumulations in the ponds during and near the period of *L. macrostigma* emergence, the greater the annual abundance of individuals measured. The correlation analysis shows the very important and direct link between the abundance of *L. macrostigma* and the water levels of the ponds during the period of emergence of the species. This parameter seems to have a decisive impact on the area of aquatic micro-habitats favorable to larval development. The results obtained also allowed to demonstrate that the increase in maximum water temperatures during the period of emergence of this damselfly is negatively correlated with the abundance. This phenomenon thus suggests the existence of lethal threshold, which remains to be confirmed by further studies. The air temperatures as well as the minimum and average water temperatures during the period of emergence of the species seem on the other hand to have only a very weak impact on the abundance of *L. macrostigma* on the site studied.

Introduction

Lestes macrostigma est une libellule du sous-ordre des Zygoptera et de la famille des Lestidae. Cette demoiselle se distingue des autres Lestidae d'Europe par sa taille relativement importante, par la pruinosité bleue très développée qui recouvre son thorax et une grande partie de son abdomen ainsi que par ses stigmas très allongés (Lambret, 2013 ; Dijkstra & Lewington, 2007). La distribution mondiale de *L. macrostigma* s'étend de l'Espagne à la

Mongolie, mais est principalement centrée sur le sud du paléarctique (Boudot & Raab, 2015 ; Chelmick & Lambret, 2020). *Lestes macrostigma* est une espèce sténoèce : son habitat est le plus souvent saumâtre et représenté par des zones humides, telles que des mares, des marais, des estuaires ou encore des milieux lagunaires (Berquier & Andrei-Ruiz, 2019 ; Chelmick & Lambret, 2020). Ces dernières subissent le plus souvent des phases d'assèchement temporaire importantes et sont colonisées par différentes espèces d'hélophytes à feuilles étroites qui sont utilisées pour la ponte (Matushkina & Lambret, 2011 ; Lambret *et al.*, 2015a, 2015b ; Lambret *et al.*, 2018). Dans la partie occidentale de son aire de répartition, *L. macrostigma* se rencontre plus fréquemment au sein de milieux aquatiques saumâtres (anciennes salines, étangs côtiers, embouchures, etc.) abritant notamment le scirpe maritime : *Bolboschoenus maritimus* (Matushkina *et al.*, 2016 ; Lambret *et al.*, 2018).

L'abondance locale de cette demoiselle est connue pour présenter des fluctuations interannuelles particulièrement importantes (Borisov, 2005 ; Ferreras-Romero *et al.*, 2005 ; Cano-Villegas & Conesa-García, 2009 ; Berquier & Andrei-Ruiz, 2019). Certaines années, le taxon peut sembler disparaître de certains territoires, puis y réapparaître quelques années plus tard en très grand nombre. Ces fluctuations extrêmes doivent aujourd'hui être mieux comprises afin de pouvoir mettre en œuvre des programmes de gestion adaptés à ce taxon. Plusieurs paramètres environnementaux (températures, précipitations, inondations, etc.) sont souvent cités (Martynov & Martynov, 2008 ; Boudot & Raab, 2015 ; Chelmick & Lambret, 2020) afin de proposer des explications à l'origine de ces fluctuations, mais la mise en évidence de liens directs avec ces paramètres reste encore difficile à clairement établir à partir des travaux déjà menés. Il apparaît donc aujourd'hui essentiel de pouvoir mieux analyser les liens entre l'abondance de *L. macrostigma* et diverses variables environnementales sur la base de données chiffrées précises et recueillies sur des périodes le plus longues possible.

En Corse, *L. macrostigma* est classée parmi les espèces quasi menacées (NT) sur la liste rouge régionale (Berquier & Andrei-Ruiz, 2017), mais est cependant bien implantée sur l'ensemble du pourtour littoral de l'île (McLachlan R., 1866 ; Roché *et al.*, 2008 ; Dommanget, 2009 ; Fossier *et al.*, 2014). Cette

Keywords: Odonata, Zygoptera, ecology, monitoring, variation.

demoiselle est notamment présente dans près d'une trentaine de zones humides qui sont très majoritairement littorales et saumâtres (Roché *et al.*, 2008 ; Berquier, 2013). Néanmoins, il est à relever qu'elle se reproduit et se maintient également de manière assez régulière dans plusieurs réseaux de mares temporaires méditerranéennes d'eau douce éloignées de la côte (Marchetti, 1997 ; OEC, 2014).

Parmi ces réseaux figure en particulier celui des Tre Padule de Suartone. Il abrite une population autochtone de *L. macrostigma* relativement importante, qui présente la particularité d'être pérenne (Berquier & Andrei-Ruiz, 2019). Les mares des Tre Padule de Suartone sont classées en réserve naturelle depuis 2000 et sur la liste des zones humides d'importance internationale (convention de Ramsar) depuis 2007. Elles sont gérées par l'Office de l'environnement de la Corse et bénéficient d'une équipe de gestion sensibilisée à la conservation de l'espèce depuis plusieurs années. À partir de 2011, des expérimentations ont été menées en Corse sous la direction de l'Observatoire-conservatoire des invertébrés de Corse (OCIC-OEC) dans le cadre du Plan régional d'actions en faveur des odonates de Corse (Berquier, 2013) et de travaux universitaires (Berquier, 2015) afin d'expérimenter une méthode de monitoring adaptée au contexte régional. Ces travaux ont *in fine* permis de sélectionner une méthode de suivi d'abondance standardisée (Berquier, 2015 ; Berquier & Andrei-Ruiz, 2019), qui est depuis proposée aux différents gestionnaires d'espaces naturels concernés par le suivi et la gestion de *L. macrostigma*. Cette méthode est mise en œuvre annuellement sur les Tre Padule de Suartone depuis 2014 et a notamment permis la production d'un nombre important de données liées à *L. macrostigma*. Sur ce même territoire, des variables environnementales sont enregistrées régulièrement par divers équipements de mesure installés dans ou à proximité immédiate du site (stations météorologiques, enregistreurs de température et de luminosité, règles limnimétriques, etc.).

Le présent article s'applique à analyser l'ensemble des données récoltées au cours de sept années sur les Tre Padule de Suartone afin de déterminer s'il est possible d'expliquer les extrêmes variations d'abondance de *L. macrostigma* en les comparant et en les reliant aux différentes variables environnementales mesurées parallèlement. Dans ce cadre seront d'abord présentées les variations

d'abondance de *L. macrostigma* ainsi que celles des variables environnementales relevées sur le site d'étude au cours des années de suivi. Dans un second temps, le niveau de corrélation entre les différentes variables sera calculé et analysé afin de mettre en évidence les différents liens existants.

Matériel et méthode

Présentation du site d'étude

Le site d'étude est situé dans le sud de la Corse, sur la commune de Bonifacio et à une altitude comprise entre 100 et 110 m (41°27'53,12" N, 9°14'20,64" E). Ce site fait partie intégrante de la réserve naturelle des Tre Padule de Suartone. Il se compose d'un réseau de quatre mares temporaires méditerranéennes d'eau douce de petite taille : Tre Padule Est (ci-après TPE, 0,4 ha), Tre Padule Centre (ci-après TPC, 0,38 ha), Tre Padule Ouest (ci-après TPO, 0,27 ha) et Padule Maggiore (ci-après PM, 2,67 ha) (Lorenzoni & Paradis, 2000 ; Paradis & Pozzo di Borgo, 2005). Les mares sont entourées au moins en partie par une épaisse ceinture de maquis thermoméditerranéen, dominée par *Myrtus communis* et intégrée plus largement au sein d'un paysage constitué de formations de maquis moyens et hauts, ainsi que de milieux plus ouverts, comme des pelouses et des cistaies. La conductivité mesurée fin avril par Marchetti (1997) sur les deux plus grandes mares (TPE et PM) était respectivement de 0,813 et 1,073 $\mu\text{s}/\text{cm}$, soit une salinité de 0,5 à 0,6 g/L. *Lestes macrostigma* a été citée pour la première fois sur ce site en 2000 (Roché *et al.*, 2008). Les observations réalisées sur cette libellule et ses principales plantes de ponte montrent que les deux mares les plus favorables à l'espèce sont TPE et PM (Dupidzak, 2010 ; Berquier, 2015). Les mares TPC et TPO n'abritent que de faibles surfaces favorables à la ponte de *L. macrostigma* (présence de *B. maritimus* et *Juncus maritimus*) et ne semblent permettre le développement de l'espèce que de manière très occasionnelle (Lorenzoni & Paradis, 2000 ; Paradis & Pozzo di Borgo, 2005 ; Berquier, 2015).

Le cortège odonatologique autochtone associé à *L. macrostigma* aux Tre Padule de Suartone est essentiellement composé des taxons suivants (classement par ordre décroissant de fréquence) : *Ischnura genei* (Rambur, 1842),

Sympetrum meridionale (Selys, 1841), *L. barbarus* (Fabricius, 1798), *Anax parthenope* (Selys, 1839), *A. imperator* (Leach, 1815), *L. virens* (Charpentier, 1825), *S. sanguineum* (O.F. Müller, 1764), *Sympecma fusca* (Vander Linden, 1820), *Ceriagrion tenellum* (Villers, 1789) et *I. pumilio* (Charpentier, 1825).

Protocole de suivi de *L. macrostigma*

La méthode utilisée dans le cadre du suivi de *L. macrostigma* se base sur des dénombrements d'individus réalisés à partir de capture et de marquage d'imagos (Berquier, 2015). Les captures sont réalisées sur le site d'étude, au niveau de zones bien délimitées des mares TPE et PM. Elles englobent notamment l'ensemble des lieux d'accouplement, de ponte et d'émergence des individus. Ces zones sont considérées comme particulièrement favorables à la détection et à l'observation de l'espèce, et sont identifiées préalablement sur la base d'observations d'imagos. Les ensembles de végétation supérieure à 2 m de hauteur et difficilement accessibles sont délibérément écartés afin d'assurer une détectabilité suffisante des individus (Bouché, 2008 ; Pellet *et al.*, 2012).

Pour la mise en œuvre de la méthode, un ou deux observateurs parcourent aléatoirement les différentes zones d'étude pendant une heure cumulée et capturent tous les individus rencontrés. Les individus capturés sont numérotés – et non simplement marqués – au niveau d'une aile à l'aide d'un marqueur indélébile sans alcool (moins vulnérant pour les individus), afin d'éliminer les risques de double comptage lors d'une même session d'échantillonnage, et également d'éviter toute confusion en cas de capture d'un même individu au cours de deux sessions différentes. Les temps de capture et de marquage sont décomptés de la durée totale des sessions d'étude afin de respecter strictement la durée d'une heure de prospection effective. Ce temps de prospection a été divisé par le nombre d'observateurs impliqués (un ou deux) et réparti équitablement entre eux dans la réalisation des sessions d'étude. Chaque parcours est prospecté par le même observateur ou binôme d'observateurs d'année en année afin de limiter là encore les biais de détection. Ces opérations de dénombrement par capture-marquage sont effectuées chaque année au cours d'au moins six sessions d'échantillonnage. Les différentes sessions sont réalisées de façon hebdomadaire à partir de la deuxième semaine de mai. Dans le cadre des

travaux présentés ici, la session 1 est programmée le 20 mai, la session 2 le 27 mai, la session 3 le 3 juin, la session 4 le 10 juin, la session 5 le 17 juin, la session 6 le 24 juin. Les sessions d'échantillonnage sont généralement réalisées entre 10 h 30 et 14 h, lorsque les conditions météorologiques peuvent être considérées comme suffisamment favorables à l'observation de l'espèce (Corbet, 2004 ; Lambret & Stoquert, 2011) : températures comprises entre 20 °C et 32 °C ; vitesse de vent inférieure à 20 km/h ; nébulosité inférieure à 25 %. Lorsque ces conditions ne sont pas rassemblées, les opérations peuvent être exceptionnellement décalées d'une heure dans la même journée ou d'un ou deux jours maximum dans la semaine.

À la fin de chaque session, une fiche de collecte des données est remplie. L'ensemble des fiches est transmis annuellement à l'OCIC afin d'être analysé et notamment comparé à la situation relevée sur d'autres sites en Corse. Dans le cadre de ces travaux, le nombre d'individus observés au cours des différentes sessions d'échantillonnage réalisées annuellement a été additionné afin de pouvoir déterminer des abondances annuelles d'individus pour chaque mare étudiée.

Relevés des variables environnementales

Différentes variables environnementales sont relevées dans et à proximité du site d'étude. Les hauteurs d'eau (H.eau) des mares sont relevées tous les quinze jours par l'équipe de gestionnaires du site sur des règles limnimétriques installées dans les différentes mares des Tre Padule de Suartone. Certaines données manquantes ont pu être soit reconstituées par calcul de la moyenne des données précédentes et suivantes (44/168 pour TPE et 46/168 pour PM), soit estimées par analyse des données journalières de précipitations au regard du fonctionnement hydrologique des mares (OEC, 2020). Les températures d'eau (T°eau) sont également enregistrées en continu grâce à des capteurs immergés (une mesure/heure) durant toute la phase inondée des mares. Les travaux menés par le gestionnaire du site ont démontré une forte corrélation entre les données de précipitations relevées sur la station météorologique de Rondinara (à 2,2 km des Tre Padule de Suartone) et celles de la station Météo France 20041001 de Cap Pertusato (41°22'29" N, 9°10'42" E,

107 m), qui est située à moins de 12 km des Tre Padule de Suartone (OEC, 2020). Les diverses données météorologiques (température de l'air, précipitations, etc.) issues du Cap Pertusato seront donc utilisées pour nos analyses et considérées comme suffisamment représentatives de la situation météorologique des Tre Padule de Suartone.

Les variables environnementales sélectionnées pour les analyses correspondent à celles bénéficiant de jeux de données complets sur les sept années du suivi (2014 à 2020), et qui sont le plus souvent citées par la littérature comme pouvant potentiellement influencer sur les abondances de *L. macrostigma* (Martynov & Martynov, 2008 ; Boudot & Raab, 2015 ; Lambret *et al.*, 2018 ; Chelmick & Lambret, 2020). Au total, 16 variables environnementales ont été relevées : hauteurs d'eau moyennes au cours de l'année précédant les émergences (H.eau moy. 1an) ; hauteurs d'eau moyennes au cours des 6 mois précédant la période d'émergence (H.eau moy. 6m) ; hauteurs d'eau moyennes au cours de la période d'émergence (H.eau moy. émer.) ; hauteurs d'eau minimales au cours de la période d'émergence (H.eau min. émer.) ; hauteurs d'eau maximales au cours de la période d'émergence (H.eau max. émer.) ; cumuls de précipitations au cours de l'année précédant les émergences (Préci. 1an) ; cumuls de précipitations au cours des 6 mois précédant les émergences (Préci. 6m) ; cumuls de précipitations au cours de la période des émergences (Préci. émer.) ; températures de l'air moyennes au cours de l'année précédant les émergences (T°air moy. 1an) ; températures de l'air moyennes au cours des 6 mois précédant les émergences (T°air moy. 6m) ; températures de l'air moyennes au cours des émergences (T°air moy. émer.) ; températures de l'air minimales au cours de l'année précédant les émergences (T°air min. émer.) ; températures de l'air maximales au cours des émergences (T°air max. émer.) ; températures de l'eau moyennes au cours des émergences (T°eau moy. émer.) ; températures de l'eau minimales au cours des émergences (T°eau min. émer.) ; températures de l'eau maximales au cours des émergences (T°eau max. émer.).

Analyses statistiques

Dans une première étape d'analyse, des matrices de corrélation ont été calculées à l'aide du logiciel de statistique XLSTAT®

afin de déterminer les coefficients rho de Spearman entre les variables environnementales mesurées dans les mares TPE et PM. Un test non paramétrique a été choisi, car les données, synthétisées pour chacune des sept années (*i.e.* $n = 7$ pour chaque variable), ne suivaient pas une distribution normale. Les variables environnementales les moins fortement corrélées entre elles sont sélectionnées et considérées comme indépendantes. Dans une seconde étape, de nouvelles matrices de corrélation (coef. de Spearman) sont calculées afin de confronter les variables sélectionnées aux abondances de *L. macrostigma*.

Dans le cadre de ces travaux, les corrélations entre les différentes variables ont été considérées comme importantes lorsque la valeur des coefficients rho de Spearman est supérieure à 0,75 (Legendre & Legendre, 2012 ; Berquier, 2015).

Résultats

Variation de l'abondance de *L. macrostigma*

Les relevés réalisés révèlent une très grande variabilité interannuelle de l'abondance de *L. macrostigma* (figure 1). L'année 2018 est celle où l'abondance annuelle de l'espèce a été de très loin la plus importante : plus de captures ont été réalisées en 2018 qu'au cours de l'ensemble des autres années de monitoring cumulées. Les années où les abondances mesurées ont été les plus faibles sont 2017 (quelques captures seulement à PM) et 2019 (aucune capture dans aucune des mares).

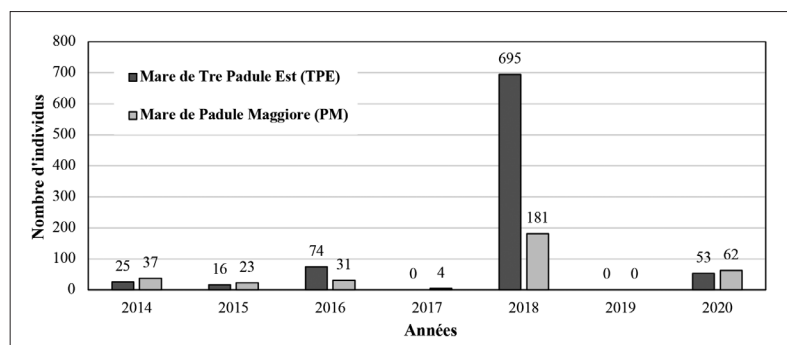


Figure 1 – Variations annuelles d'abondance totale de *L. macrostigma* dans les mares Tre Padule Est (TPE) et Padule Maggiore (PM).

Figure 1 – Annual variations in the total abundance of *L. macrostigma*.

Variations des variables environnementales

Au cours des sept années de suivi, les variables qui ont subi les plus importantes variations dans ces deux mares sont celles liées aux cumuls de précipitations et aux hauteurs d'eau. À l'inverse, les températures d'eau et d'air ont subi des variations en valeur relative plus faibles au cours de la période considérée. Les années 2018 et 2020 ont été les années pour lesquelles les valeurs des variables mesurées ont globalement été les plus élevées (tableaux 1

et 2). Cela concerne en particulier les cumuls de précipitations et les hauteurs d'eau. Lors de ces années, les mares de TPE et PM n'ont pas du tout connu de période d'assèchement lors de la période d'émergence de *L. macrostigma* (H.eau min. émer. > 0), contrairement à ce qui a été observé au cours des autres années du suivi (cas particulier de 2014, avec un assèchement uniquement de TPE). En 2018, il a pu être constaté pour la première fois que l'ensemble des quatre mares du réseau des Tre Padule de Suartone présentaient le point commun d'être en eau lors de la période d'émergence de *L. macrostigma*. À l'inverse, 2016 et 2019 correspondent aux années pour lesquelles les valeurs des variables environnementales mesurées ont globalement été les plus faibles. On précisera cependant qu'à TPE, en 2016, 10 variables sur les 16 mesurées ont tout de même eu des valeurs plus hautes qu'en 2015.

Table 1 – Variables environnementales mesurées dans la mare Tre Padule Est (TPE).

Table 1 – Environmental variables measured at the Tre Padule Est pond (TPE).

TPE	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
H.eau moy. 1an	15,79	9,4	17,9	9,13	10,4	7,88	16,77
H.eau moy. 6m	25,33	18,21	22	18,25	20,79	13,92	24,92
H.eau moy. émer.	9,75	7,5	8,63	0,75	25	0	18,38
H.eau min. émer.	0	0	0	0	15	0	5
H.eau max. émer.	26	20	21	3	32	0	28
Préci. 1an	594,5	511,4	537	543,7	667,1	503,5	659
Préci. 6m	356,7	304,7	309,2	288,3	510,4	199,1	251,2
Préci. émer.	90,4	21,7	35	20,3	149,5	41,9	38
T°air moy. 1an	17,36	17,34	17,47	17,56	17,08	17,38	18,01
T°air moy. 6m	14,93	14,86	14,79	15,33	14,87	14,3	15,43
T°air moy. émer.	19,47	20,43	18,61	20,9	19,69	19	19,83
T°air min. émer.	13,6	14,7	12,2	14,5	12,7	10,1	16,9
T°air max. émer.	26,3	25,9	24,9	26,6	25,5	29	25,6
T°eau moy. émer.	23,21	21,33	20,59	21,7	20,09	-	22,82
T°eau min. émer.	14,51	14,04	13,26	11,62	14,32	-	16,73
T°eau max. émer.	44,45	35,97	30,86	40,41	30,65	-	32,49

Table 2 – Variables environnementales mesurées dans la mare Padule Maggiore (PM).

Table 2 – Environmental variables measured at the Padule Maggiore pond (PM).

PM	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
H.eau moy. 1an	23,15	12,54	22,54	13	13,92	10,17	22,53
H.eau moy. 6m	34,58	24	27,83	25,67	27,42	14,5	35,15
H.eau moy. émer.	20	12,75	14,5	7	33,88	1,75	29,88
H.eau min. émer.	5	0	0	0	25	0	21
H.eau max. émer.	35	29	27	18	42	7	37
Préci. 1an	594,5	511,4	537	543,7	667,1	503,5	659
Préci. 6m	356,7	304,7	309,2	288,3	510,4	199,1	251,2
Préci. émer.	90,4	21,7	35	20,3	149,5	41,9	38
T°air moy. 1an	17,36	17,34	17,47	17,56	17,08	17,38	18,01
T°air moy. 6m	14,93	14,86	14,79	15,33	14,87	14,3	15,43
T°air moy. émer.	19,47	20,43	18,61	20,9	19,69	19	19,83
T°air min. émer.	13,6	14,7	12,2	14,5	12,7	10,1	16,9
T°air max. émer.	26,3	25,9	24,9	26,6	25,5	29	25,6
T°eau moy. émer.	22,47	22,61	20,98	22,08	22,3	16,12	20,94
T°eau min. émer.	14,13	12,4	13,26	13,65	14,61	7,88	17,12
T°eau max. émer.	35	36,4	33,95	37,49	27,96	30,15	25,9

Analyses des corrélations

Lorsque l'on s'intéresse au niveau de corrélation entre les différentes variables environnementales mesurées (tableaux 3 et 4), on peut constater que 12 variables sur les 16 relevées sont peu corrélées entre elles (coef. de Spearman < 0,75). Il s'agit de : H.eau moy. émer. ; H.eau max. émer. ; Préci. 6m ; Préci. émer. ; H.eau moy. 1an ; T°eau moy. émer. ; T°eau min. émer. ; T°air min. émer. ; T°air moy. 1an ; T°air moy. émer. ; T°air max. émer. ; T°eau max. émer. Ces variables ont donc été sélectionnées pour l'étape d'analyse suivante.

Les niveaux de corrélation positifs et négatifs entre les 12 variables environnementales sélectionnées précédemment et l'abondance de *L. macrostigma* apparaissent hétérogènes, comme le montrent les coefficients de Spearman calculés (tableau 5). Les variables environnementales les plus fortement corrélées (coef. de Spearman > 0,75) positivement avec les variations d'abondance de *L. macrostigma* dans les deux mares étudiées sont : H.eau moy. émer. ; H.eau max. émer. ; Préci. 6m ; Préci. émer. On relèvera également qu'une seule variable présente un niveau de corrélation négatif important avec les variations d'abondance de *L. macrostigma* dans les deux mares étudiées : T°eau max. émer. Les variables les moins fortement corrélées avec les variations d'abondance de *L. macrostigma* dans les deux mares étudiées sont : T°eau min. émer. ; T°air min. émer. ; T°air moy. 1an ; T°eau moy. émer. ; T°air moy. émer.

Tableau 3 – Corrélations (coef. de Spearman) entre les variables environnementales suivies dans la mare TPE.

Valeurs positives ou négatives de coefficient > 0,75 en gras.

Table 3 – Correlations (Spearman coef.) between the environmental variables observed at the TPE pond.

Positive or negative values of coefficient > 0.75 in bold.

TPE	H.eau moy. 1an	H.eau moy. 6m	H.eau moy. émer.	H.eau min. émer.	H.eau max. émer.	Préci. 1an	Préci. 6m	Préci. émer.	T°air moy. 1an	T°air moy. 6m	T°air moy. émer.	T°air min. émer.	T°air max. émer.	T°eau moy. émer.	T°eau min. émer.	T°eau max. émer.
H.eau moy. 1an	1	0,82	0,68	0,27	0,68	0,46	0,43	0,14	0,21	0,25	-0,36	0,18	-0,82	0,39	0,64	-0,4
H.eau moy. 6m	0,82	1	0,71	0,27	0,71	0,68	0,46	0,32	0,21	0,57	-0,18	0,29	-0,46	0,71	0,79	0,02
H.eau moy. émer.	0,68	0,71	1	0,8	1	0,89	0,64	0,57	-0,21	0,46	-0,04	0,29	-0,71	0,29	0,86	-0,5
H.eau min. émer.	0,27	0,27	0,8	1	0,8	0,8	0,27	0,53	-0,13	0,4	0,13	0,22	-0,49	-0,09	0,58	-0,67
H.eau max. émer.	0,68	0,71	1	0,8	1	0,89	0,64	0,57	-0,21	0,46	-0,04	0,29	-0,71	0,29	0,86	-0,5
Préci. 1an	0,46	0,68	0,89	0,8	0,89	1	0,54	0,46	-0,04	0,71	0,21	0,36	-0,46	0,39	0,75	-0,31
Préci. 6m	0,43	0,46	0,64	0,27	0,64	0,54	1	0,43	-0,64	0,04	-0,14	-0,11	-0,57	0,11	0,39	-0,23
Préci. émer.	0,14	0,32	0,57	0,53	0,57	0,46	0,43	1	-0,5	-0,11	-0,5	-0,39	-0,14	-0,18	0,39	-0,27
T°air moy. 1an	0,21	0,21	-0,21	-0,13	-0,21	-0,04	-0,64	-0,5	1	0,43	0,11	0,29	0,11	0,36	-0,04	0,14
T°air moy. 6m	0,25	0,57	0,46	0,4	0,46	0,71	0,04	-0,11	0,43	1	0,64	0,79	-0,04	0,79	0,64	0,22
T°air moy. émer.	-0,36	-0,18	-0,04	0,13	-0,04	0,21	-0,14	-0,5	0,11	0,64	1	0,79	0,25	0,39	0,14	0,29
T°air min. émer.	0,18	0,29	0,29	0,22	0,29	0,36	-0,11	-0,39	0,29	0,79	0,79	1	-0,07	0,71	0,61	0,2
T°air max. émer.	-0,82	-0,46	-0,71	-0,49	-0,71	-0,46	-0,57	-0,14	0,11	-0,04	0,25	-0,07	1	0,04	-0,46	0,77
T°eau moy. émer.	0,39	0,71	0,29	-0,09	0,29	0,39	0,11	-0,18	0,36	0,79	0,39	0,71	0,04	1	0,64	0,56
T°eau min. émer.	0,64	0,79	0,86	0,58	0,86	0,75	0,39	0,39	-0,04	0,64	0,14	0,61	-0,46	0,64	1	-0,13
T°eau max. émer.	-0,4	0,02	-0,5	-0,67	-0,5	-0,31	-0,23	-0,27	0,14	0,22	0,29	0,2	0,77	0,56	-0,13	1

Tableau 4 – Corrélations (coef. de Spearman) entre les variables environnementales suivies dans la mare PM.

Valeurs positives ou négatives de coefficient > 0,75 en gras.

Table 4 – Correlations (Spearman coef.) between the environmental variables observed at the PM pond.

Positive or negative values of coefficient > 0.75 in bold.

PM	H.eau moy. 1an	H.eau moy. 6m	H.eau moy. émer.	H.eau min. émer.	H.eau max. émer.	Préci. 1an	Préci. 6m	Préci. émer.	T°air moy. 1an	T°air moy. 6m	T°air moy. émer.	T°air min. émer.	T°air max. émer.	T°eau moy. émer.	T°eau min. émer.	T°eau max. émer.
H.eau moy. 1an	1	0,93	0,46	0,28	0,56	0,41	0,05	0	0,6	0,54	-0,05	0,56	-0,78	0,42	0,79	-0,34
H.eau moy. 6m	0,93	1	0,46	0,32	0,59	0,45	0,1	0,04	0,6	0,68	0,11	0,69	-0,88	0,63	0,93	-0,22
H.eau moy. émer.	0,46	0,46	1	0,94	0,95	0,96	0,74	0,75	-0,13	0,04	-0,35	0,03	-0,56	0,33	0,51	-0,81
H.eau min. émer.	0,28	0,32	0,94	1	0,82	0,98	0,74	0,82	-0,15	-0,01	-0,38	-0,03	-0,38	0,17	0,41	-0,86
H.eau max. émer.	0,56	0,59	0,95	0,82	1	0,88	0,71	0,65	-0,08	0,19	-0,21	0,18	-0,74	0,54	0,65	-0,65
Préci. 1an	0,41	0,45	0,96	0,98	0,88	1	0,67	0,75	-0,03	0,08	-0,35	0,06	-0,46	0,24	0,53	-0,85
Préci. 6m	0,05	0,1	0,74	0,74	0,71	0,67	1	0,92	-0,59	-0,23	-0,36	-0,25	-0,4	0,33	0,16	-0,49
Préci. émer.	0	0,04	0,75	0,82	0,65	0,75	0,92	1	-0,57	-0,37	-0,58	-0,4	-0,22	0,06	0,06	-0,66
T°air moy. 1an	0,6	0,6	-0,13	-0,15	-0,08	-0,03	-0,59	-0,57	1	0,78	0,39	0,79	-0,25	0,13	0,56	0,02
T°air moy. 6m	0,54	0,68	0,04	-0,01	0,19	0,08	-0,23	-0,37	0,78	1	0,7	0,99	-0,57	0,66	0,79	0,18
T°air moy. émer.	-0,05	0,11	-0,35	-0,38	-0,21	-0,35	-0,36	-0,58	0,39	0,7	1	0,7	-0,12	0,55	0,29	0,62
T°air min. émer.	0,56	0,69	0,03	-0,03	0,18	0,06	-0,25	-0,4	0,79	0,99	0,7	1	-0,57	0,64	0,78	0,17
T°air max. émer.	-0,78	-0,88	-0,56	-0,38	-0,74	-0,46	-0,4	-0,22	-0,25	-0,57	-0,12	-0,57	1	-0,83	-0,87	0,15
T°eau moy. émer.	0,42	0,63	0,33	0,17	0,54	0,24	0,33	0,06	0,13	0,66	0,55	0,64	-0,83	1	0,75	0,23
T°eau min. émer.	0,79	0,93	0,51	0,41	0,65	0,53	0,16	0,06	0,56	0,79	0,29	0,78	-0,87	0,75	1	-0,2
T°eau max. émer.	-0,34	-0,22	-0,81	-0,86	-0,65	-0,85	-0,49	-0,66	0,02	0,18	0,62	0,17	0,15	0,23	-0,2	1

Table 5 – Corrélation (coef. de Spearman) entre l'abondance de *L. macrostigma* et 12 variables environnementales sélectionnées pour les mares TPE et PM.

Valeurs positives ou négatives de coefficient > 0,75 en gras.

Table 5 – Correlation (Spearman coef.) between the abundance of *L. macrostigma* and 12 environmental variables observed at the TPE and PM ponds.

Positive or negative values of coefficient > 0.75 in bold.

Variable	TPE	PM
H.eau moy. émer.	0,88	0,82
H.eau max. émer.	0,88	0,71
Preci. 6m	0,68	0,9
Preci. émer.	0,5	0,94
H.eau moy. 1an	0,77	0,06
T°eau moy. émer.	0,59	0,2
T°eau min. émer.	- 0,04	0,15
T°air min. émer.	- 0,04	- 0,2
T°air moy. 1an	- 0,25	- 0,41
T°air moy. émer.	- 0,34	- 0,42
T°air max. émer.	- 0,92	- 0,3
T°eau max. émer.	- 0,75	- 0,73

Discussion

Variation de l'abondance de *L. macrostigma*

Les variations de l'abondance de *L. macrostigma* dans les mares TPE et PM entre 2014 et 2020 ont été très représentatives du phénomène d'extrême fluctuation interannuelle régulièrement décrit dans la littérature pour cette espèce (Borisov, 2005 ; Cano-Villegas & Conesa-García, 2009 ; Chelmick & Lambret, 2020). À ce titre, l'enchaînement des années 2017, 2018 et 2019 apparaît particulièrement illustratif. En Corse, au cours de 2018, plusieurs nouveaux cas de reproduction réussie (avec observation d'émergences) de *L. macrostigma* ont pu être mis en évidence dans divers sites où l'espèce était auparavant considérée comme absente ou disparue (Berquier & Andrei-Ruiz, 2019). Le phénomène d'abondance exceptionnellement élevée de cette année-là a également été observé dans d'autres territoires, notamment en Espagne (Chelmick & Lambret, 2020).

Les années 2017 et 2019 se distinguent particulièrement par leur absence d'observation d'imago de *L. macrostigma* dans les mares des Tre Padule de Suartone. Toutefois, l'espèce s'est développée et a émergé au sein de ces mares au cours des années qui ont directement suivi, c'est-à-dire en 2018 et 2020, indiquant que des œufs ont forcément

été déposés en 2017 et 2019, compte tenu de leur incapacité à survivre plus d'une année (Lambret *et al.*, 2018). Ces absences d'observation ne signifient donc pas la disparition totale de l'espèce du site. Il semble plus probable que ces absences d'observation puissent être essentiellement associées à des probabilités de détection très faibles en lien avec des abondances réduites. En effet, des expérimentations mises en œuvre sur le site en 2014, utilisant la méthode capture-marquage-recapture (Berquier, 2015), avaient permis de démontrer que seule une petite partie des imagos fréquentant ce réseau de mares était détectable au cours d'une même session d'échantillonnage, grâce notamment à l'exercice d'une pression d'échantillonnage très importante. Ces mêmes travaux avaient également pu démontrer l'assez grande fidélité des individus au site au cours de leur durée de vie (Berquier, 2015). D'autres auteurs ont également pu mettre en évidence l'importance de comportements pouvant jouer sur la détectabilité de l'espèce, en lien notamment avec les périodes d'activité des imagos (Lambret & Stoquert, 2011).

Variations des variables environnementales

L'amplitude des variations interannuelles des différents paramètres environnementaux mesurés correspond globalement à ce qui a été observé en Corse sur d'autres sites au cours de la même période, comme le montrent notamment les données issues du réseau Météo France (Météo France, 2021). À l'avenir, il est tout à fait possible que ces variations puissent s'intensifier en raison du changement climatique actuel (irrégularité des précipitations, augmentation des températures annuelles moyennes, multiplication des épisodes climatiques extrêmes, etc.). Cependant, il semble aujourd'hui difficile de pouvoir nettement mettre en évidence ce type de phénomènes sur le site compte tenu de la trop courte période étudiée. Les années 2018 et 2020 ont été particulièrement exceptionnelles en termes d'importance des cumuls de précipitations et des hauteurs d'eau des mares au cours ou à l'approche de la période d'émergence de *L. macrostigma*. Cette situation a également été relevée à plus large échelle spatiale, notamment en Corse (Météo France, 2021).

Analyses des corrélations

Les corrélations calculées tendent à mettre en évidence que plus les hauteurs d'eau et les cumuls de précipitations dans les mares suivies sont importants à l'approche et au cours de la période d'émergence de *L. macrostigma*, plus l'abondance annuelle totale des individus marqués est élevée (tableau 5). Ce constat est conforme à l'analyse réalisée en 2019 par le gestionnaire en charge des suivis scientifiques sur les Tre Padule de Suartone ainsi qu'à celle de plusieurs auteurs (Boudot & Raab, 2015 ; Chelmick & Lambret, 2020). Ce phénomène est illustré de manière particulièrement remarquable par les données collectées en 2018 et 2020 (figure 1, tableaux 1 et 2). Les hauteurs d'eau des mares lors de la période d'émergence de l'espèce (tableau 5) semblent en particulier avoir un impact déterminant et très direct sur les surfaces de micro-habitats aquatiques favorables au développement larvaire de *L. macrostigma*, comme le proposaient déjà certains auteurs (Lambret, 2016 ; Chelmick & Lambret, 2020). Le maintien en inondation de ces micro-habitats larvaires tout au long de la période d'émergence est essentiel pour la finalisation du développement d'un grand nombre de larves (Chelmick & Lambret, 2020). Ce phénomène apparaît particulièrement évident dans la mare TPE en raison de sa plus petite taille et de ses niveaux d'inondation généralement moins importants que ceux de PM.

Lors des différentes périodes d'émergence de *L. macrostigma*, les températures d'eau maximales apparaissent corrélées négativement à l'abondance annuelle du taxon. Une exposition à des températures d'eau trop longtemps élevées pourrait donc avoir un impact significatif sur le développement larvaire de *L. macrostigma*. Dans ce cadre, il est possible que des effets de seuil de létalité puissent exister pour ce paramètre, à l'instar du seuil de température minimale d'eau d'environ 14 °C nécessaire au déclenchement du développement embryonnaire de *L. macrostigma* avancé par Martynov & Martynov (2008). L'existence de ces seuils maximums de températures d'eau ne peut malheureusement pas encore être mise en évidence aux Tre Padule de Suartone à partir des données récoltées. Des travaux de laboratoire seraient à privilégier pour étudier ce sujet de manière plus appropriée.

Les caractéristiques climatiques du site des Tre Padule de Suartone semblent pouvoir

expliquer la très faible corrélation calculée entre les températures d'eau minimales et moyennes lors de la période d'émergence de l'espèce et les abondances annuelles d'imagos. Sur le site d'étude, le seuil évalué à environ 14 °C pour le déclenchement du développement embryonnaire (Martynov & Martynov, 2008) est facilement atteint en début de printemps, au moment de l'éclosion (Lambret *et al.*, 2017). Les températures d'eau minimales ne représentent donc pas véritablement une limite pour le développement de l'espèce dans les mares étudiées.

De la même manière, la douceur des températures d'air s'exprimant généralement sur le site d'étude peut expliquer en grande partie les faibles corrélations calculées avec les abondances annuelles d'imagos. Les températures atteintes aux Tre Padule de Suartone semblent en effet toujours rester compatibles avec les préférences et les capacités d'adaptation de l'espèce : moyennes du mois de mai supérieures à 15 °C (Chelmick & Lambret, 2020).

La question de l'influence des variations de salinité sur l'abondance de *L. macrostigma* reste posée dans le cas des mares étudiées du fait de l'absence de relevé récent de cette variable. En effet, Lambret *et al.* (2021) ont notamment pu montrer que la survie larvaire jusqu'à la métamorphose a tendance à augmenter en lien avec ce paramètre. Cette survie semble augmenter à mesure que la salinité augmente entre 0,5 et 8 g/L, et devient nulle à 16 g/L. Sur le site des Tre Padule de Suartone, on peut néanmoins supposer que compte tenu de la faible salinité des mares, ce paramètre pourrait afficher une variabilité interannuelle bien moindre que dans d'autres milieux plus saumâtres (lagunes, estuaires, anciennes salines, etc.) et donc avoir une influence plus limitée dans le cas de TPE et PM. Ces hypothèses pourront être vérifiées au cours des années à venir par l'organisation de mesures régulières de salinité.

Conclusion

Les travaux réalisés ont permis d'améliorer les connaissances et de fournir des données originales sur les liens entre les variations interannuelles d'abondance de *L. macrostigma* et celles de différentes variables environnementales, grâce à la mise en œuvre de suivis standardisés dans le réseau de mares des Tre

Padule de Suartone. Les corrélations entre les mesures réalisées lors de ces travaux ont pu mettre en évidence plusieurs liens importants entre variations d'abondance de *L. macrostigma* et certaines variables environnementales, en particulier avec les hauteurs d'eau et les cumuls de précipitations à l'approche et au cours de la période d'émergence de l'espèce. L'analyse des liens et des relations qui a été développée à partir de ces mesures pourra servir de base aux réflexions qui seront menées en faveur de la conservation et de la gestion des populations de *L. macrostigma* et de son habitat sur le site d'étude et plus largement.

Références bibliographiques

- Berquier, C. (2013). *Plan régional d'actions en faveur des odonates. Région Corse. 2013-2017*. Rapport de l'Office de l'environnement de la Corse et de la Direction régionale de l'environnement de l'aménagement et du logement de Corse.
- Berquier, C. (2015). *Étude écologique et patrimoniale du peuplement des odonates de Corse appliquée à la conservation des espèces et des zones humides à enjeux*. Thèse de doctorat de l'université de Corse, Corte.
- Berquier, C. & Andrei-Ruiz, M.-C. (2017). *Liste rouge des odonates de Corse*. Rapport de l'Office de l'environnement de la Corse et de la Direction régionale de l'environnement de l'aménagement et du logement de Corse.
- Berquier, C. & Andrei-Ruiz, M.-C. (2019). Synthèse des connaissances et évaluation de l'état de conservation de *Lestes macrostigma* en Corse (Odonata: Lestidae). *Martinia*, 34, 1-16.
- Borisov, S.N. (2005). Aperiodic changes in number of *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) in forest-steppe of West Siberia. *Euroasian Entomological Journal*, 4, 30-32.
- Bouché, P. (2008). *Méthodes d'inventaire de la grande faune à l'usage des ZCV. ECOFAC*, Bangui.
- Boudot, J.-P. & Raab, R. (2015). *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836). In: Boudot, J.-P. & Kalkman, V.J. (eds) 2015. *Atlas of the European dragonflies and damselflies*. KNNV publishing, The Netherlands.
- Cano-Villegas, F.J. & Conesa-García, M.Á. (2009). Confirmation of the presence of *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) (Odonata: Lestidae) in the "Laguna de Fuente de Piedra" Natural Reserve (Malaga, South Spain). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 33, 91-99.
- Chelmick, D. & Lambret, P. (2020). *Lestes macrostigma* (Eversmann), the Dark Spreadwing. *Journal of the British Dragonfly Society*, 36(2), 84-108.
- Corbet, P.S. (2004). *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata* (2nd Edition). Harley Books, Colchester.
- Dijkstra, K.-D. B. & Lewington, R. (2007). *Guide des libellules de France et d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Dommanget, J.-L. (2009). *Étude complémentaire des odonates de Corse 2008-2009. Bilan et synthèse globale*. Rapport de la Direction régionale de l'environnement de l'aménagement et du logement de Corse et de la Société française d'odonatologie.
- Dupidzak, H. (2010). *Identification et mise en place de suivis des populations de rhopalocères et d'odonates au sein du parc marin international des bouches de Bonifacio*. Rapport de l'Office de l'environnement de la Corse et de l'université de Corse.
- Ferreras-Romero, M., Fründ, J. & Marquez-Rodriguez, J. (2005). Sobre la situación actual de *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) (Insecta: Odonata) en el área de Doñana (Andalucía, sur de España). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 29(3/4), 41-50.
- Fossier, C., Itrac-Bruneau, R. & Houard, X. (2014). *Carte de répartition de Lestes macrostigma*. Rapport de l'Office pour les insectes et leur environnement et de la Société française d'odonatologie. <https://odonates.pnaopie.fr/especes/lestidae/lestes-macrostigma>. Last accessed: 16/01/2017.
- Frutos Cuadrado, I.M., Bernal Sánchez, A. & Martínez Fernández, J.C. (2019). Primera cita para la provincia de Badajoz de *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) (Odonata: Lestidae) y confirmación de su presencia actual en Extremadura (suroeste de la península ibérica). *Boletín de la Sociedad Entomologica Aragonesa*, 29, 215-219.
- Kosterin, O.E. (2015). Odonata registered on a short excursion to Kyshtovka District, Novosibirsk Province, Russia. *International Dragonfly Fund Report*, 86, 29-46.
- Lambret, P. (2013). De la coloration et de l'émergence chez *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) (Odonata, Zygoptera: Lestidae). *Martinia*, 29, 53-64.
- Lambret, P. (2016). Contribution à la connaissance du micro-habitat larvaire de *Lestes macrostigma* (Odonata: Lestidae). *Martinia*, 31, 1-5.
- Lambret, P. & Stoquert, A. (2011). Diel pattern of activity of *Lestes macrostigma* at a breeding site (Odonata: Lestidae). *Int. J. Odonatol.*, 14, 175-191.
- Lambret, P., Besnard, A. & Matushkina, N. (2015a). Initial preference for plant species and state during oviposition site selection by an odonate. *Entomol. Sci.*, 18, 377-382.
- Lambret, P., Besnard, A. & Matushkina, N. (2015b). Plant preference during oviposition in the endangered dragonfly *Lestes macrostigma* (Odonata: Zygoptera) and consequences for its conservation. *J. Insect. Conserv.*, 19, 741-752.
- Lambret, P., Hilaire, S. & Stoks, R. (2017). Egg hatching phenology and success of *L. macrostigma* in two temporary brackish ponds. *Int. J. Odonatol.*, 20, 1-12.
- Lambret, P. & Papazian, M. (2017). *Lestes macrostigma*. In: Papazian, M., Viricel, G., Blanchon, Y. & Kabouche, B. *Atlas des odonates de Provence-Alpes-Côte d'Azur*. Biotope, Mèze. 104 pp.
- Lambret, P., Rutter, I., Grillas, P. & Stoks, R. (2018). Oviposition plant choice maximises offspring fitness in an aquatic predatory insect. *Hydrobiologia*, 823, 1-12.
- Lambret, P., Janssens, L. & Stoks, R. (2021). The impact of salinity on a saline water insect: Contrasting survival and energy budget. *J. Insect. Physiol.*, 131, 104224.

- Legendre, P. & Legendre, L.F. (2012). *Numerical ecology* (Vol. 24). Elsevier.
- Lorenzoni, C. & Paradis, G. (2000). *Phytosociologie de mares temporaires méditerranéennes : les Tre Padule et la mare de Padule Maggiore (Suartone, Commune De Bonifacio, Corse)*. Colloque phytosociologique 1997. Bailleul. 571-593.
- Marchetti, E. (1997). *Les mares temporaires de Corse. Essai de typologie*. Rapport de l'Office de l'environnement de la Corse et de l'université de Corse.
- Marinov, M. (2007). Odonata of the Western Rhodopes, with special reference to the wetlands North of the town of Smolyan, South Bulgaria. *Notul. Odonatol.*, 6, 97-108.
- Martynov, V.V. & Martynov, A.V. (2008). Aspects of the biology of *Lestes macrostigma* (Odonata, Lestidae) in Southern Ukraine. *The Kharkov Entomological Society Gazette*, XV, 185-192 (in Russian).
- Matushkina, N. & Lambret, P. (2011). Ovipositor morphology and egg laying behaviour in the dragonfly *Lestes macrostigma* (Zygoptera: Lestidae). *Int. J. Odonatol.*, 14, 69-82.
- Matushkina, N., Lambret, P. & Gorb, S. (2016). Keeping the Golden Mean: plant stiffness and anatomy as proximal factors driving endophytic oviposition site selection in a dragonfly. *Zoology*, 119, 474-480.
- McLachlan R. (1866). Occurrence of *Lestes macrostigma* Eversmann, in the island of Corsica. *Entomologist's Monthly Magazine*, 3, 141.
- Météo France. (2021). *Bulletin climatique mensuel régional*. Consultation des douze bulletins mensuels pour la région Corse des années 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020. Disponible à : https://donneespubliques.meteofrance.fr/?fond=produit&id_produit=129&id_rubrique=29. Dernier accès : 10 octobre 2021.
- OEC (2014). *Atlas des zones humides de Corse*. Rapport de l'Office de l'environnement de la Corse et de la Direction régionale de l'environnement de l'aménagement et du logement de Corse.
- OEC (2020). *Niveaux d'eau de surface 2005-2020 : représentations par colorimétrie*. Rapport interne de l'Office de l'environnement de la Corse.
- Papazian, M. (1995). Inventaire des odonates du Bassin de Réaltor (département des Bouches-du-Rhône). *Martinia*, 11, 13-17.
- Paradis, G. & Pozzo-Di-Borgo, M.L. (2005). Étude phytosociologique et inventaire floristique de la réserve naturelle des Tre Padule de Suartone (Corse). *Journal de Botanique de la Société botanique de France*, 30, 27-96.
- Pellet, J., Bried, J.T., Parietti, D., Gander, A., Heer, P.O., Cherix, D. & Arlettaz, R. (2012). Monitoring Butterfly Abundance: Beyond Pollard Walks. *PLoS ONE*. 7(7).
- Roche B., Dommanget J.-L., Grand D. & Papazian M. (2008). *Atlas des odonates de Corse*. Rapport de la Direction régionale de l'environnement de l'aménagement et du logement de Corse et de la Société française d'odonatologie.

Illegal trade of the endangered limpet *Cymbula safiana* (Lamarck, 1819) in western Algeria

Commerce illégal de la patelle menacée Cymbula safiana (Lamarck, 1819) dans l'ouest algérien

Zoheir BOUZAZA*, Karim MEZALI

Protection, Valorization of Coastal Marine Resources and molecular Systematic Laboratory, Department of Marine Science and Aquaculture, Faculty of Natural Sciences and Life, Abdelhamid Ibn Badis University-Mostaganem, PO Box 227, Route nationale n° 11, Kharrouba, 27000, Algeria

* Corresponding author: zoheir.bouzaza@univ-mosta.dz

Received: 8 Feb., 2022; First decision: 6 April, 2022; Revised: 11 April, 2019; Accepted: 14 April, 2022

Abstract

Cymbula safiana is a marine gastropod mollusc considered endangered in the Mediterranean Sea. Despite its officially recognized status as a "protected species" (according to an Algerian Republic 2006 decree), we demonstrate that this limpet is illegally collected by many seashore anglers on the coast of Mostaganem (west of Algeria) for trade. Some solutions are proposed to protect this species from such an illegal collection.

Résumé

Cymbula safiana est un mollusque gastéropode marin menacé de disparition en Méditerranée. Malgré son statut officiel « d'espèce protégée » (conformément à un décret de la république algérienne de 2006), cette patelle est collectée illégalement par de nombreux pêcheurs sur la côte de Mostaganem (ouest algérien) en vue de sa commercialisation. Quelques solutions sont proposées afin de protéger cette espèce de cette collecte illicite.

Cymbula safiana (Lamarck, 1819), commonly known as "black limpet", is a patelloid gastropod (Mollusca, Gastropoda) belonging to the Patellidae family and considered as the largest limpet of the Mediterranean Sea, exceeding 13cm in size (Rivera-Ingraham *et al.*, 2011a; Bouzaza, 2018). This limpet has its centre of dispersion in Western Africa but it can be found from the Strait of Gibraltar and the Alboran Sea, to Algeria and Tunisia in the Mediterranean (Rivera-Ingraham *et al.*, 2011b; Boukhicha *et al.*, 2014; Bouzaza & Mezali, 2019). It is recorded in 15 stations from the Algerian coast (Figure 1; Table 1).

Cymbula safiana occurs on steeply sloping, smooth hard substrates from the wave-swept rocky zone down to 5m depth. This limpet lives in association with red algae [*Lithophyllum incrustans*

Keywords: Black limpet, illegal collection, protected species, Algerian coast, Mostaganem.

Mots-clés: Patelle noire, collecte illicite, espèce protégée, côte algérienne, Mostaganem.

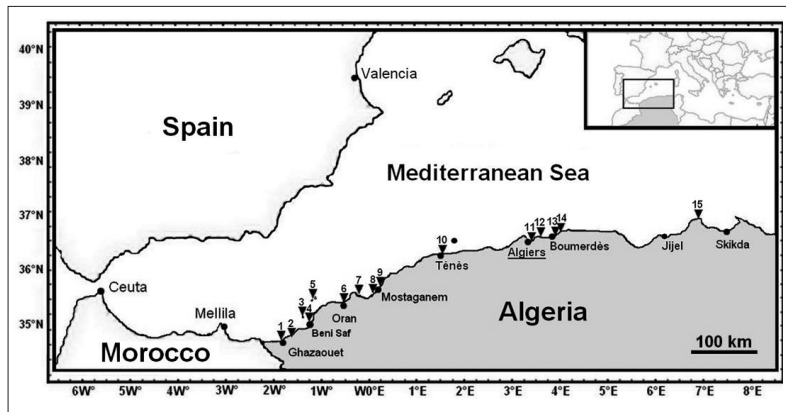


Figure 1 – Geographical position of *Cymbula safiana*'s recording stations in the Algerian coast. 1: Ghazaouet; 2: Hounaïne; 3: Rachgoun; 4: Beni Saf; 5: Iles Habibas; 6: Oran; 7: Arzew; 8: Salamandre Harbour; 9: Kharouba; 10: Ténès Harbour; 11: Algiers; 12: Aïn Taya Harbour; 13: Figuier-Plage; 14: Zemmouri; 15: Collo [according to Pallary, (1900); Frenkiel & Moueazza (1977); Bouzaza & Mezali, (2019)].
See Table 1 for the coordinates of each station.

Table 1 – Geographical coordinates of *Cymbula safiana*'s recording stations in the Algerian coast. Numbers refer to Figure 1.

Station	Coordinates	References
Ghazaouet (1)	35.09° N, 1.85° W	Pallary (1900); Frenkiel & Moueazza (1977)
Hounaïne (2)	35.17° N, 1.65° W	Pallary (1900)
Rachgoun (3)	35.23° N, 1.47° W	Frenkiel & Moueazza (1977)
Beni Saf (4)	35.18° N, 1.22° W	Pallary (1900); Bouzaza & Mezali (2019)
Iles Habibas (5)	35.72° N, 1.13° W	Pallary (1900); Frenkiel & Moueazza (1977)
Oran (6)	35.70° N, 0.65° W	Pallary (1900)
Arzew (7)	35.86° N, 0.31° W	Pallary (1900)
Salamandre Harbour (8)	35.92° N, 0.05° E	Bouzaza & Mezali (2019)
Kharouba (9)	35.98° N, 0.10° E	Pallary (1900); Frenkiel & Moueazza (1977); Bouzaza & Mezali (2019)
Ténès Harbour (10)	36.51° N, 1.30° E	Frenkiel & Moueazza (1977)
Algiers (11)	36.77° N, 3.06° E	Frenkiel & Moueazza (1977)
Aïn Taya Harbour (12)	36.79° N, 3.31° E	Bouzaza & Mezali (2019)
Figuier (13)	36.78° N, 3.51° E	Bouzaza & Mezali (2019)
Zemmouri (14)	36.80° N, 3.86° E	Frenkiel & Moueazza (1977)
Collo (15)	37.08° N, 6.41° E	Bouzaza & Mezali (2019)

Philippi, 1837 and *Ellisolandia elongata* (J. Ellis & Solander) K. R. Hind & G. W. Saunders, 2013] and cohabits with other gastropods such as the “red-mouthed rock shell” *Stramonita haemastoma* (Linnaeus, 1767), other limpets (*Patella caerulea* Linnaeus, 1758 and *P. ferruginea* Gmelin, 1791) and the “false limpet” *Siphonaria pectinata* (Linnaeus, 1758) (Frenkiel & Moueazza, 1982; Rivera-Ingraham *et al.*, 2011a, b; Bouzaza, 2018).

Cymbula safiana is a proterandric hermaphrodite species (becomes female from a size

of 3cm) that reproduces mainly in late autumn but also in spring (Rivera-Ingraham, 2010; Rivera-Ingraham *et al.*, 2011a; Espinosa & Rivera-Ingraham, 2017). Little is known about the feeding preferences of *C. safiana*. It is reported to prefer the green alga *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753, the calcareous alga *Lithophyllum incrustans*, coralline algae and barnacles (*Chthamalus* spp.) (Frenkiel & Moueazza, 1982; Rivera-Ingraham *et al.*, 2011a; personal observations). Therefore, this limpet could contribute, by its grazing feeding mode, to the regulation of benthic community structures in intertidal substrates (Burgos-Rubio *et al.*, 2015). Several studies have shown that *C. safiana* is also a good bio-indicator to deduce paleo-oceanographic conditions and assess human impact in the marine environment since it is sensitive to pollution (Koufopanou *et al.*, 1999; Espinosa *et al.*, 2011; Boukhicha *et al.*, 2014; Bouzaza & Mezali, 2019).

This limpet is currently listed as an “endangered and threatened species” by the Barcelona convention (1993), as “strictly protected” by the Berne convention (1995) and as “vulnerable” by the Andalusian red list of threatened invertebrate species (Moreno & Arroyo, 2008). In Algeria, it is protected and considered as an “endangered and threatened species” by the Official Journal of the Algerian Republic under its old name “*Patella nigra*” (JORADP, 2006).

Unfortunately, these legal regulations appear to be commonly violated because the large size of *C. safiana* constitutes an easy target for collectors of ornamental shells and for recreational fishermen in the Algerian coast. In addition, *C. safiana* is collected by poachers for trade, out of the sight of local authorities, at seafood sales counters in the markets of several Algerian coastal wilayas (administrative areas), in particular at the indoor market of Mostaganem (Figure 2). This illegal collection activity persists despite the measures established by the Algerian government in 2006 for the protection and the conservation of this species (Decree of the 1st Dhou El Kaada 1427 corresponding to 22th November 2006 Art 11.2 and Art 11.3), formally prohibiting the capture, the killing, the trade, the transport and the exposure for commercial purpose of protected species (JORADP, 2006). It should be noted that this illegal collection was carried out in early spring, during the second spawning period of *C. safiana* (Rivera-Ingraham, 2010). This is contrary

to the above-mentioned decree that prohibits any disturbance of wildlife during its breeding period (JORADP, 2006). However, the illegal collection of such endangered limpets was already noted a few years earlier on the coast of Mostaganem. Indeed, Mezali (2005) reported the trading of several specimens of the “giant limpet” *Patella ferruginea* Gmelin, 1791 (another endangered limpet) at the indoor market of Mostaganem.

Therefore, Algeria should be inspired by the initiatives taken by northern Mediterranean countries which protect *C. safiana* and *P. ferruginea* by training all stakeholders who participate in the protection of coastal marine resources (e.g. fisheries and environment directorates agents) and by applying sanctions against illegal collectors (BOE, 1999; Moreno & Arroyo, 2008; García-Gómez *et al.*, 2015). Similar initiatives have been adopted by the eastern Pacific governments, which have placed the “gigantic true limpet” *Scutellastra mexicana* (Broderip & G.B. Sowerby I, 1829) under “special protection” thereby limiting its massive collection (Carballo *et al.*, 2020).

As a result, urgent measures and heavy fines against illegal walk fishing and selling activity must be applied by fisheries and environment directorates of the various Algerian coastal wilayas to limit the illegal collection of *C. safiana*. In addition, citizens (fishermen in particular) should be engaged in conservation initiatives in which they learn the role of *C. safiana* in the marine environment to promote the importance of protecting this endangered limpet.



Figure 2 – Several specimens of *Cymbula safiana* torn from their natural habitat and intended for sale on a counter at the indoor market of Mostaganem. Some epibionts (green algae *Ulva lactuca* and red algae *Ellisolandia elongata*) attached to the limpets are also taken during collection (Photo taken by Mezali K., March 2020).

References

- [BOE] (1999). Boletín Oficial del Estado. 22 junio 1999, Ministerio de la Presidencia, España [Official State Bulletin. June 22nd 1999, Presidential Ministry, Spain], n° 148, p. 23921-23922.
- Boukhicha, J., Ben Hassine, O. K. & Tlig-Zouari, S. (2014). Range extension and conservation status of *Cymbula nigra* (Gastropoda: Patellidae) in the Tunisian shores. *African Journal of Ecology*, 53(1), 64-74.
- Bouzaza, Z. (2018). *Étude systématique, phylogénétique, phylogéographique et démographique de Patella ferruginea (Gmelin, 1791), Patella caerulea (Linnaeus, 1758) et Cymbula safiana (Lamarck, 1819) de la frange côtière algérienne*. Thèse de doctorat, Université Abdelhamid Ibn Badis-Mostaganem, Algeria, 267 p.
- Bouzaza, Z. & Mezali, K. (2019). On the presence of *Cymbula safiana* (Gastropoda: Patellidae) on the Algerian coast (SW Mediterranean): Population structure and new record stations. *Ecologia Mediterranea*, 45(1), 1-9.
- Burgos-Rubio, V., De la Rosa, J., Altamirano, M. & Espinosa, F. (2015). The role of patellid limpets as omnivorous grazers: a new insight into intertidal ecology. *Marine Biology*, 162, 2093-2106.
- Carballo, J.L., Yáñez, B., Bautista-Guerrero, E., García-Gómez, J.C., Espinosa, F., Tortolero-Langarica, J.J.A. & Michel-Morfín, J.E. (2020). Decimation of a population of the endangered species *Scutellastra mexicana* (Broderip and Sowerby, 1829) (Mollusca, Gastropoda) in the Mariás Island (Eastern Ocean Pacific) Biosphere Reserve. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30(1), 1-11.
- Espinosa, F., Nakano, T., Guerra-García, J.M. & García-Gómez, J.C. 2011. Population genetic structure of the endangered limpet *Cymbula nigra* in a temperate Northern hemisphere region: Influence of palaeoclimatic events? *Marine Ecology*, 32, 1-5.

- Espinosa, F. & Rivera-Ingraham, G. A. (2017). Biological conservation of giant limpet: The implication of large size. *Advances in Marine Biology*, 76, 106-155.
- Frenkiel, L. & Moueza, M. (1977). Extension de l'aire de répartition de *Patella safiana* Lmk. sur la côte algérienne. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle d'Afrique du Nord*, 68, 113-118.
- Frenkiel, L. & Moueza, M. (1982). Écologie des Patellidae dans différents biotopes de la côte algérienne. *Malacologia*, 22, 523-530.
- García-Gómez, J.C., Guerra-García, J.M., Espinosa, F., Maestre, M.J., Rivera-Ingraham, G., Fa, D., González, A.R., Ruiz-Tabarez, A. & López-Fé, C.M. (2015). Thinking Beyond the data. Artificial Marine Micro-Reserves Networks (AMMRNs): An innovative approach to conserve marine littoral biodiversity and protect endangered species. *Marine Ecology*, 36, 259-277.
- [JORADP] (2006). *Journal officiel de la République algérienne démocratique et populaire*. Décret du 22 novembre [Official Journal of the Democratic and Popular Algerian Republic. Decree of November 22nd], n° 74, 28p.
- Koufopanou, V., Reid, D. G., Ridgway, S. A. & Thomas, R. H. (1999). A molecular phylogeny of the Patellid limpets (Gastropoda: Patellidae) and its implications for the origins of their antitropical Distribution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11(1), 138-156.
- Mezali, K. (2005). On the presence of *Patella ferruginea* (Gmelin, 1791) in the western Algerian coast (Stidia, Algeria). *Proceeding of 40th European Marine Biology Symposium, Vienna, Austria*, 21-25, p. 43.
- Moreno, D. & Arroyo, M.C. (2008). *Cymbula nigra* (da Costa, 1771). In: Barea-Azcon, J.M., Ballesteros, E. & Moreno, D. (eds.), *Red book of Andalusian invertebrates*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, 301-309.
- Pallary, P.M. (1900). Coquilles marines du littoral du département d'Oran. *Journal de conchyliologie*, 48, 211-422.
- Rivera-Ingraham, G.A. (2010). Biología de la conservación de especies de patélidos en el umbral Atlántico-Mediterráneo. Thèse de doctorat, université de Séville, 505 p.
- Rivera-Ingraham, G.A., Espinosa, F. & Garcia-Gomez, J.C. (2011a). Ecological considerations and niche differentiation between juvenile and adult black limpets (*Cymbula nigra*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91, 191-198.
- Rivera-Ingraham, G.A., Espinosa, F. & García-Gómez, J. C. (2011b). Present status of the endangered limpet *Cymbula nigra* (Gastropoda, Patellidae) in Ceuta: how do substrate heterogeneity and area accessibility affect population structure? *Animal Biodiversity and Conservation*, 34, 319-330.

Vertical distribution and interannual variability of *Glomeromycota* of Atlas pistachio soils (Laghouat, Algeria)

Distribution verticale et variabilité interannuelle des Glomeromycota des sols sous pistachier de l'Atlas (Laghouat, Algérie)

Fahima MECHIAH*¹, Imane BOUTELBA^{1,2}, Noria SMAIL-SAADOUN¹

1. Laboratoire Ressources naturelles, Faculté des sciences biologiques et des sciences agronomiques, Université Mouloud Mammeri, Tizi-Ouzou, Algérie

2. Faculté des sciences biologiques, Université des sciences et de technologies de Houari Boumediene, Alger, Algérie

* Corresponding author: Mechiahfahima@hotmail.fr

Received: 16 May, 2021; First decision: 28 March, 2022; Revised: 20 April, 2022; Accepted: 10 May, 2022

Abstract

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) play a fundamental ecological role in terrestrial ecosystems. However, their distribution and diversity in rhizospheric soils remain poorly described in natural plant communities, particularly in arid and semi-arid ecosystems. In this work, we report for the first time the vertical distribution over three depths (0-20, 20-40 and 40-60cm) of AMF spores present in rhizospheric soils of Atlas pistachio tree (*Pistacia atlantica* Desf.) in an arid area of Algeria. Our sampling was carried out in Dayate El Gouffa (department of Laghouat), in April over two consecutive years (2016 and 2017). Four morphologically distinctive *Glomeromycota* families were determined. The number of AMF spores varies between 16 and 676 per 100g of dry soil in 2016 and between 159 and 1160 per 100g of dry soil in 2017. This number decreases as depth increases in older trees. In younger trees, the opposite

occurs. Sols of Dayate El Gouffa are dominated by Acaulosporaceae and Glomeraceae in both years of sampling. Spore abundance seems to correlate with the physical and chemical properties of the soil (sands, hygroscopic humidity and retention capacity), but also climatic parameters (temperature and precipitation). This study has shown that spore abundance varies from one year to another in a natural ecosystem of an arid area and that edaphic and climatic factors are important drivers in their vertical distribution.

Résumé

Les champignons endomycorhizogènes (AMF) jouent un rôle écologique fondamental dans les écosystèmes terrestres. Cependant, leur distribution et leur diversité dans les sols rhizosphériques restent mal décrites dans les communautés naturelles, en particulier dans les écosystèmes

Keywords: Arbuscular mycorrhizal fungi, arid areas, *Pistacia atlantica* Desf., soil, depth, Laghouat (Algeria).

Mots-clés : champignons endomycorhizogènes, zone aride, *Pistacia atlantica* Desf., sol, profondeur, Laghouat (Algérie).

arides et semi-arides. Dans le présent travail, nous rapportons pour la première fois la distribution verticale sur trois profondeurs (0-20, 20-40 et 40-60 cm) des spores d'AMF présentes dans les sols rhizosphériques du pistachier de l'Atlas (*Pistacia atlantica* Desf.) dans une zone aride d'Algérie. Notre échantillonnage a été réalisé à Dayate El Gouffa (wilaya de Laghouat), au mois d'avril sur deux années consécutives: 2016 et 2017. Quatre familles de Glomeromycota morphologiquement distinctives ont été déterminées. Le nombre de spores d'AMF varie entre 16 et 676 par 100 g de sol sec en 2016 et entre 159 et 1160 par 100 g de sol sec en 2017. Ce nombre diminue à mesure que la profondeur augmente chez les sujets âgés. Chez les sujets jeunes, c'est l'inverse qui se produit. Les sols de Dayate El Gouffa sont dominés par les Acaulosporaceae et les Glomeraceae pour les deux ans d'échantillonnage. L'abondance des spores semble en corrélation avec les propriétés physiques et chimiques du sol (sables, humidité hygroscopique et capacité de rétention), mais aussi climatiques (températures et précipitations). Cette étude a permis la mise en évidence de la variation de l'abondance des spores d'une année à une autre, dans un écosystème naturel d'une zone aride et montre que les facteurs édaphiques et climatiques sont des moteurs importants dans leur distribution verticale.

Introduction

Arbuscular mycorrhizal fungi AMF (phylum *Glomeromycota*) are important components of most soil microbial communities. They form mutualistic relationships with most terrestrial plant species (Smith & Read, 2008; Brundrett & Tedersoo, 2018), by providing nutrients (especially phosphorus) and water (Querejeta *et al.*, 2007; Rouphael *et al.*, 2015) to the host plant in exchange for carbon (Bonfante & Genre, 2010). This symbiotic relationship can improve host plant productivity and growth (Lekberg & Koide, 2005; Bowles *et al.*, 2016), drought resistance (Sanchez-Romera *et al.*, 2015; Symanczik *et al.*, 2018) and protection against pathogens (Jaiti *et al.*, 2007; Mora-Romero *et al.*, 2015). They can also influence the development and stability of soils (Rillig *et al.*, 2015; Leifheit *et al.*, 2015). In fact, AMF can maintain the stability of ecosystems and promote their development (Larsen *et al.*, 2005; Zou *et al.*, 2016). For this, it is necessary to understand the composition of this community and its spatial and temporal distribution, particularly where previously existing natural populations may be degraded by the pressure of multiple anthropogenic activities.

The Atlas pistachio of arid and semi-arid lands of Algeria is an example of these species, which is constantly regressing year by year, as a result of the intensification of these human activities (Benaradje, 2012). Despite the large surface area of arid and semi-arid ecosystems, little attention has been paid to the study of the distribution and diversity of fungi that can be found there (Bates *et al.*, 2012). However, information on their prevalence and importance in such ecosystems is limited and often contradictory (Muthukumar & Udaiyan, 2002).

According to Brundrett (1991), ecological studies on the community structure of AMF fungi are generally limited to the first 20cm of soil, where most of the absorbant root biomass is concentrated. Only a few studies have documented what happens with this community along the root profile. These works concluded that AMF spore communities decrease with increasing soil depth (Cooke *et al.*, 1993; Wang *et al.*, 2004; Oehl *et al.*, 2005; Cuenca & Lovera, 2010; Säle *et al.*, 2015). To date, no studies have been reported on the vertical distribution of AMF communities in soils under Atlas pistachio trees. For this purpose, we have focused in this work on the enumeration and dispersal of *Glomeromycota* in the soils underlying this species, according to a depth gradient ranging from 0 to 60 cm, in Dayate El Gouffa (Laghouat, Algeria), over two consecutive springs of two years 2016 and 2017. In this study, we hypothesized that the physical and chemical characteristics of soils as well as the age factor of Atlas pistachio trees will imply a difference in the spatial dynamic (vertical) of the AMF.

Materials and methods

Description of the study area

Our investigation is conducted in the department of Laghouat in Dayate El Gouffa, town of Ain Madhi (33°29' N, 2°13' E) (Figure 1). This area is populated by very beautiful specimens of betum (*Pistacia atlantica* Desf.) and jujube (*Zizyphus lotus* L.). The choice of this area is explained by its distance from any anthropic activities and the good phytosanitary state of the pistachio trees.

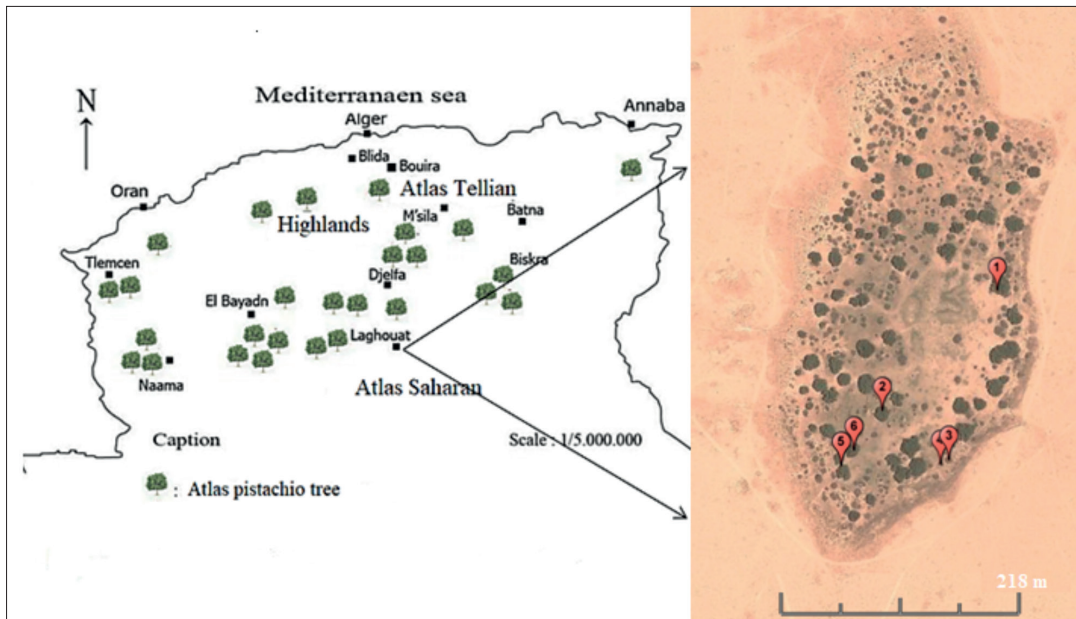


Figure 1 – Location of the experimental site and sampled trees (1 to 6) at Dayate El Gouffa (Laghouat, Algeria).

Climatic aspect

Bioclimatically, the Laghouat region is classified in the lower arid land with cool winter; it is characterized by a year-round drought (Limane *et al.*, 2014). In order to characterize its climate during the two sampling years 2016 and 2017, climatic data recorded at the Laghouat station by the National Meteorological Office (NMO) are taken into consideration (Table 1). The cumulative annual rainfall recorded is very low in 2016 (36.2mm) and low in 2017 (74mm). The low rainfall was accompanied by higher temperatures in 2016 compared to 2017. The increase is very clear in the average minimum values throughout the year.

Sampling device

Rhizospheric soils were sampled under six healthy trees of different age classes and randomly selected. The immature trees are small, do not yet have flowers and are completely surrounded by their nurse plant (*Zizyphus lotus* (L.) Lam). The middle ones have their sex well determined with the appearance of male and female flowers and their average heights. They are surrounded by *Zizyphus lotus* but in a scattered way. The aged trees are freed from *Zizyphus lotus* and are very tall. Sampling took place on same trees in April of the years 2016 and 2017. For each tree, some biometric data, GPS data, altitudes and age were reported (Table 2). Soil samples were collected on a vertical trajectory. For each root profile, we collected from bottom to top at a depth of 60cm, at 3 points 20cm apart (0-20,

Table 1 – Monthly climatic data for Laghouat (2016-2017) (National Meteorological Office - Alger).

M: Max. temperatures; m: Min. temperatures; M+m/2: Mean temperatures ; P: Precipitations.

Years	Climatic data	J	F	M	A	M	J	Jly.	A	S	O	N	D	/Year
2016	M (°C)	18	18.6	21	27.7	31.2	36.4	39	37	33	28.7	19.8	9.4	26.7
	M+m/2(°C)	10.6	12	13.4	20.1	24	28.8	31.9	30.2	26.3	22.2	13.6	6.9	20
	m (°C)	3.1	5.3	5.8	12.5	16.8	21.1	24.7	23.4	19.7	15.6	7.4	3.9	13.3
	P (mm)	0	0	0	1.7	0	0	0	0	6.1	5	5.1	18.3	36.2
2017	M (°C)	12.4	18.9	22.5	25.4	32.9	35.3	39	38.2	32.1	25.2	19.5	13.6	26.3
	M+m/2(°C)	6.6	12.1	15.4	18.4	26	28.4	31.4	31	25.6	18.9	13	8.3	19.6
	m (°C)	1.4	5.4	7.4	10.8	18.5	21.1	23.6	23.7	19.7	11.1	5	2.8	12.5
	P (mm)	9	1	0	16	0	10	3	10	16	5	4	0	74

Table 2 – Trunk diameter, height, age, altitudes, latitudes and longitudes of the sampled trees.

Trees	Age	Trunk diameter (cm)	Height (m)	Altitude (m)	Latitude	Longitude
1	Aged	314	H > 7	968.95	33° 29' 534" N	2° 13' 344" E
2	Aged	308	H > 7	966.52	33° 29' 606" N	2° 13' 358" E
3	Immature	17	H > 1.5	965.30	33° 29' 702" N	2° 13' 405" E
4	Immature	13.5	H > 1.5	959.51	33° 29' 709" N	2° 13' 362" E
5	Middle	49	H > 3	957.37	33° 29' 694" N	2° 13' 354" E
6	Middle	44	H > 3	965.91	33° 29' 529" N	2° 13' 308" E

20-40 and 40-60cm). The soils were transported to the laboratory in plastic bags. Then, they were dried in the open air for 48 hours and sieved at 2mm to obtain the fine soil.

Physical and chemical analysis

Sieved soil samples are prepared for analysis, namely: hygroscopic humidity (HH), retention capacity (CR) by the Feodoroff and Betremieux technique, granulometry; it was carried out according to the international method using the Robinson pipette, determination of organic matter by the Anne method and finally the measurement of pH by the potentiometric method (soil/liquid equal to 1/2.5) (Baize, 2000).

Spore extraction and identification

We took 100g sieved fraction of soil for each sample collected. The samples were dried for 5 hours at a temperature of 120°C and then prepared for spore extraction according to the wet sieving method adapted by Gerdemann & Nicolson (1963). Each 100g sample was suspended in water, stirred vigorously to separate fungal propagules and soil particles. The suspension was poured onto a series of superimposed sieves with decreasing meshes (1.6mm, 280, 125 and 56µm). Root debris and large soil particles were recovered from the first sieve (1.6mm). Sporal suspensions were first centrifuged for 10 minutes at 2000 rpm. The supernatant from each centrifugation tube was vacuum filtered through filter paper. The spores were isolated manually under a binocular magnifying glass. This suspension was centrifuged a second time with a 25% sucrose solution to recover the remaining spores concentrated in this solution. The extracted spores were identified under optical microscope, according to morphological characteristics (Almeida & Schenck, 1990; Morton & Benny, 1990), referring to the identification manual

of Schenck & Perez (1990) and to the species published in the new classifications available on the site: <http://invam.wvu.edu/collection>.

Statistical analysis

The relative abundances of isolated sporal communities were calculated using the following formula:

$$A (\%) = \frac{\text{number of spores (per family)}}{\text{Total number of spores identified}} \times 100$$

Analyses of variance (ANOVA) and principal component analysis (PCA) were carried out to understand the distribution of the fungal genera sampled according to physical and chemical soil parameters and soil depth. This statistical analysis was done using Stat Box 6.40 software.

Résultats

All the soils of Dayate El Gouffa are characterized by a dominance of sandy and silty particles, relatively high hygroscopic humidities and water retention capacities, high pH and low levels of organic matter. An interannual variation was clearly noted, with an increase in the values of the edaphic parameters for 2017 (Table 3).

Four families of *Glomeromycota* were isolated, divided into 5 genera (*Acaulospora*, *Glomus*, *Ambispora*, *Gigaspora* and *Scutellospora*) and a significant number of unidentified spores. This community is dominated by two families: *Acaulosporaceae* and *Glomeraceae*. Table 4 lists the relative abundance of AMF spores, collected as a function of depth. Most of these fungi are present with high abundances (> 40%) and most of the species sporulate in all depths except *Gigasporaceae*.

The number of AMF spores ranged from 16 to 676 per 100g dry soil in 2016 and 159 to 1160

Table 3 – Physical and chemical parameters of the soil at three depth levels (0-20, 20-40 and 40-60cm).

OM: organic matter content (%); HH: hygroscopic humidity (%); RC: water retention capacity (%); C: clays (%); TSlt: total silts (%); TSd: total sands (%) and SE: standard error. Significance level of the Newman and Keuls test on the distribution of the means compared to the normal fit: * significant difference ($P \leq 0.05$); ** highly significant difference ($P \leq 0.01$); *** very highly significant difference ($P \leq 0.001$); ns. not significant at ($P \leq 0.05$).

Soil depths	2016			2017			Means \pm SE
	0-20 cm	20-40 cm	40-60 cm	0-20 cm	20-40 cm	40-60 cm	
pH	8.33	8.24	8.25	8.08	8.13	8.16	8.20 \pm 0.03*
OM	1.41	1.24	1.48	2.48	2.09	2.09	1.80 \pm 0.18***
HH	1.59	1.45	1.55	2.36	2.62	3.71	2.21 \pm 0.33*
RC	38.07	37.51	38.28	39.71	40.33	41.46	39.23 \pm 0.57**
C	7.38	6.92	6.11	7.32	6.15	6.2	6.68 \pm 0.22ns
TSlt	26.9	39.16	46.66	13.67	16.54	19.89	27.14 \pm 4.92*
TSd	65.72	53.92	47.23	79.01	77.31	73.91	66.18 \pm 4.88*

Table 4 – Relative abundance (%) of AMF isolated at different soil depths in 2016 and 2017.

The relative abundance of AMF is symbolized as follows: I: 0-20%; II: 20-40%; III: 40-60%; IV: 60-80%; V: 80-100%.

Years	2016			2017		
	0-20 cm	20-40 cm	40-60 cm	0-20 cm	20-40 cm	40-60 cm
<i>Acaulosporaceae</i>	(71%) IV	(76%) IV	(82.9%) V	(65.8%) IV	(65.9%) IV	(67.4%) IV
<i>Glomeraceae</i>	(26.4%) II	(22.2%) I	(16.1%) I	(30.3%) II	(29.9%) II	(27.6%) II
<i>Ambisporaceae</i>	(0.7%) I	(0.8%) I	(0.6%) I	(1.5%) I	(0.9%) I	(1.5%) I
<i>Gigasporaceae</i>	(0.3%) I	/	/	(0.1%) I	(0.1%) I	(0.3%) I
Unidentified	(1.6%) I	(1%) I	(0.4%) I	(2.3%) I	(3.2%) I	(3.2%) I

per 100g dry soil in 2017. This number is high in the superficial layers of the soil (0-20cm), decreasing with increasing depth in older trees and conversely in the younger ones (middle and immature). A high number of spores was observed in the first two soil levels considered (0-40cm), in most of the trees. In contrast, trees 1 and 2 behaved differently depending on the year of sampling, with an increase in spore number along the depth gradient in tree 2 for 2017 and an even distribution of spore number in the different depths of tree 1 for the same year (Figure 2).

In spring 2016, a low spore count of (35 ± 8 / per 100g of soil) was noted in tree 2, an average number of (146 ± 71 / per 100g of soil) in tree 1, and a high count in the soils of immature (3, 4) (319 ± 76 / per 100g of soil) and middle (5, 6) trees (408 ± 69 / per 100g of soil). A codominance between *Acaulosporaceae* and *Glomeraceae* was observed. The other families (*Ambisporaceae* and *Gigasporaceae*) were weakly present. On the other hand, for spring 2017, we noted a high number of spores (917 ± 45 / per 100g of soil) in the soils of old pistachio and a much higher number (1931 ± 81 / per 100g of soil) in the soils of the younger ones, with a dominance of *Acaulosporaceae*.

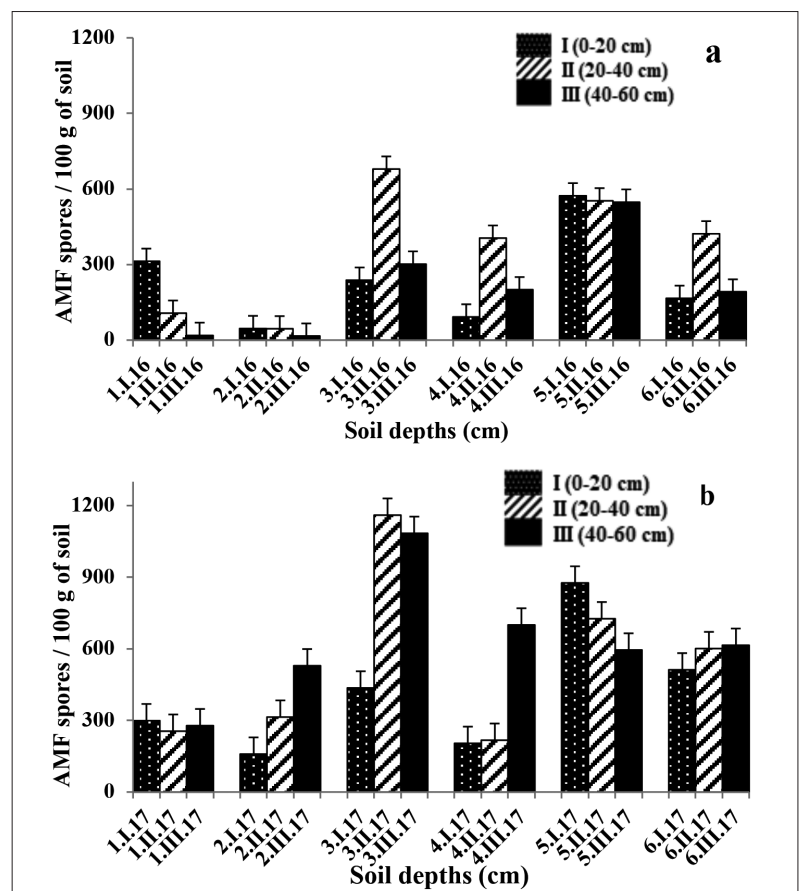


Figure 2 – AMF spore density /100g dry soil at different soil depths over two years of sampling (a: 2016, b: 2017). Sampled trees (1 to 6). Soil depths I (0 to 20cm); II (20 to 40cm); III (40 to 60cm).

Table 5 – Correlation matrix between the different variables (AMF and edaphic parameters) (Pearson’s test, $P \leq 0.05$).

In bold, significant values (according to physical and chemical excluding diagonal) (bilateral test).

C: clays; TSlt: total silts; TSd: total sands; OM: organic matter content; HH: hygroscopic humidity; RC: water retention capacity.

	C	TSlt	TSd	pH	OM	HH	RC	Acaulosporaceae	Glomeraceae	Ambisporaceae	Gigasporaceae	Unidentified
C	1											
TSlt	-0.13	1										
TSd	-0.34	-0.89	1									
pH	0.31	-0.23	0.07	1								
OM	0.37	-0.26	0.08	-0.18	1							
HH	0.41	-0.23	0.03	-0.04	0.73	1						
RC	0.40	-0.21	0.01	-0.04	0.73	0.80	1					
Acaulosporaceae	-0.40	-0.01	0.19	-0.52	0.11	0.25	0.33	1				
Glomeraceae	-0.26	-0.24	0.35	-0.48	0.31	0.33	0.43	0.88	1			
Ambisporaceae	-0.04	-0.29	0.30	-0.29	0.32	0.56	0.50	0.56	0.49	1		
Gigasporaceae	-0.14	-0.12	0.18	-0.07	-0.09	0.01	0.00	0.14	0.23	0.11	1	
Unidentified	0.30	-0.12	-0.03	0.08	0.09	0.29	0.12	-0.05	0.02	0.13	-0.08	1

Pearson correlation matrix (Table 5) shows a significant negative correlation between total sands with clays and silts. Clay is positively correlated with organic matter (OM), hygroscopic humidity (HH) and retention capacity (RC). Two significant positive correlations are noted between OM and HH, as well as RC. A positive correlation is noted between RC and HH. There are also significant negative correlations between *Acaulosporaceae* and clays, as well as pH, but the correlation is positive with RC. As for *Glomeraceae*, they are negatively correlated to pH and positively correlated to total sands (TSd), HH and RC.

Finally, *Ambisporaceae* are positively correlated with HH and RC.

The ½ plan of the PCA shows 53% of the total inertia, with 32% for axis 1 and 21% for axis 2. It is worth noting the presence of three distinct groups (Figure 3). The trees studied are distributed according to their ages, edaphic characteristics, spore densities and especially the year of sampling. According to Axis 1, 2017 differs from 2016, by differences in edaphic parameters, but also in spore densities. This was the consequence of a change in climatic conditions from one year to another. According to axis 2, the trees are individualized by their ages; indeed, the older are separated from the

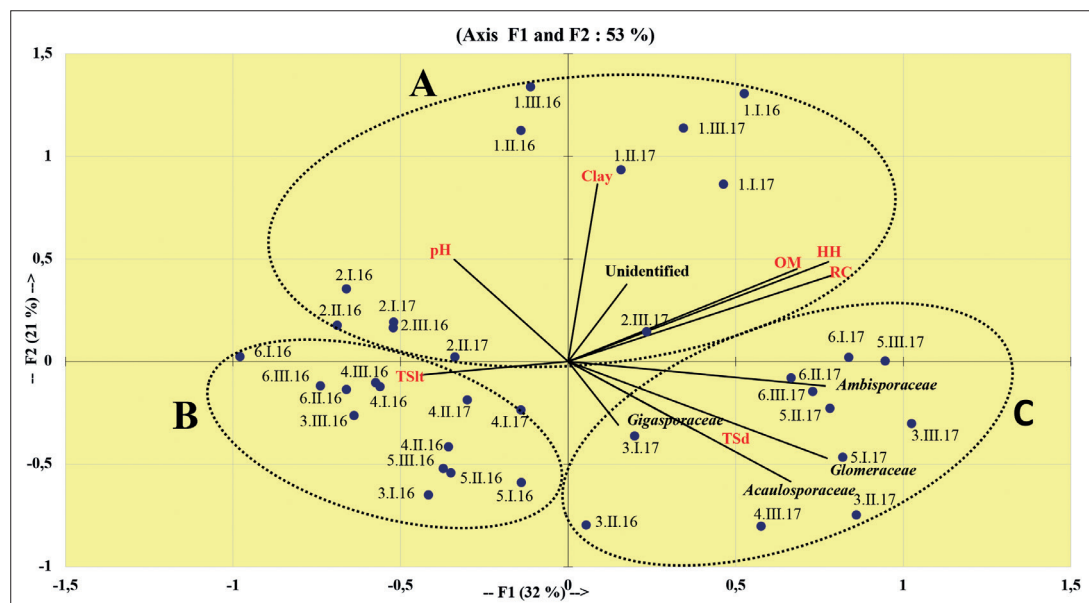


Figure 3 – Principal Component Analysis (PCA) of the distribution of the spore community of Glomeromycota of Dayate El Gouffa (2016 and 2017) based on depth (I, II and III) and edaphic parameters trees. Sampled trees (1 to 6).

OM: organic matter content; HH: hygroscopic humidity; RC: water retention capacity; TSlt: total silts; TSd: total sands; A: homogenous group A; B: homogenous group; C: homogenous group C.

younger ones. Group A contains the 2016 and 2017 aged trees, whose soils are characterized by a greater presence of clays, as well as more consistent retention capacities, hygroscopic humidity, pH and organic matter levels. The spore density within this group is low. Group B, on the other hand, contains younger trees (3, 4, 5 and 6) from 2016 whose soils have high levels of total silt content. These soils are also characterized by high pH and average spore density. Group C includes the same trees (3, 4, 5 and 6), but sampled during 2017, where total sand contents are higher. Sporal densities in this group were high.

Discussion

The number of AMF spores found in older trees with dense, closed canopy was low compared to younger trees with clear, open canopy. Ingleby *et al.* (1997) suggested that open canopies can lead to warmer and drier conditions at the soil surface, which may stimulate spore production due to plant stress. In addition, the soils of older trees are compacted and according to Alvarez-Sanchez *et al.* (2017), soil buildup does not allow good growth and development of fungal mycelium, which may reflect the low abundance of AMF spores. Unlike to younger trees present in the middle of *Zizyphus lotus* nebkhas. These nebkhas are mounds composed of sediments transported by the wind, inside or around shrub cover (Yue *et al.*, 2005). The presence of these nebkhas can not only trap sediments, but maintain and enrich plant, fungal and faunistic biodiversity. They play an important role in stabilizing the ecological environment in these regions (Du *et al.*, 2010). The major characteristic of soils in these formations is their coarser texture and low content of fine elements (clays and fine silts) (Pouget, 1980). These aeolian deposits constitute islands of fertility, which can improve the physical, chemical and biological characteristics of soils, by increasing the organic matter content and improving water infiltration into the soil (Garner & Steinberger, 1989) and, by promoting the sporulation of fungi.

It was found that the density and distribution of the AMF community are likely influenced by climatic factors in the study area, which differ between the two sampling years. Precipitation is very low for both sampling periods; minimum and maximum

temperatures are higher in April 2016 and lower in April 2017, with a difference of 2°C (Table 1). Sun *et al.* (2013) explain that temperatures and precipitation could alter the composition and abundance of AMF communities, by altering relative spore production. This is confirmed by Moreira *et al.* (2006), who found in their study that in cool and dry weather, growth of extra-radical hyphae and sporulation were relatively higher.

In both spring 2016 and 2017, *Acaulosporaceae* ($p = 0.00$) is the most abundant family, followed by *Glomeraceae* ($p = 0.00$). This result is confirmed by Mechia *et al.* (2021) in their study. The predominance of both families can be related to their sporogenic characteristics. *Acaulospora* and *Glomus* have smaller spores among AMF fungal taxa, which are easy to distribute; they produce large numbers of spores in a short time (Hepper, 1984), more than other genera such as *Gigaspora* and *Scutellospora*. Moreover, their predominant occurrence confirmed their remarkable resistance and adaptability to the ecological environment of our sampling site. Inter-annual variability was observed between abundances; it should be noted that the spore community was significantly high in 2017 compared to 2016 in all sampled trees ($p = 0.00$). Such variation could also be attributed to the physical and chemical properties of soils in arid and semi-arid areas (Anderson *et al.*, 1984), microclimate fluctuations (Koske, 1987) and the spore formation process and germination deterioration of its structures (Smith, 1980).

The results of distribution of AMF spores in the rhizosphere of *Pistacia atlantica* are distinct from those reported previously, which noted that most of these structures were found in the superficial layers of soils (depth 0-10cm) (Abbott & Robson, 1991). These layers are generally less likely to be oxygen poor (Schenk & Jackson, 2002) and nutrient concentrations are often higher (Jobbagy & Jackson, 2001). In general, soil nutrients can have an impact on the growth of AMF communities because their lack inhibits the production and release of spores (Zaller *et al.*, 2011). In our study, spore density changed with depth gradient and spore populations showed decreasing trends in older trees. This result corroborated previous findings (Bellgrad, 1993; Lovera & Cuenca, 2007; Shukla *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2018), which show that AMF spores are concentrated in the first few centimeters of soil and decrease significantly in the deeper layers. Some researchers have suggested that this may be

due to a lower amount of organic matter (Oehl *et al.*, 2005) and low oxygen availability in deeper layers (Verbruggen *et al.*, 2010), which could negatively affect the fungal community (Brady & Weil, 1996). In addition, the soils of these trees are compacted and contain quantities of clays, these characteristics are not conducive to the sporulation of AMF fungal spores. The results of Dubey *et al.* (2008) explain that clay has the capacity to retain water, therefore moisture remains longer in the soil, which could negatively affect AMF sporulation. The reduction of spores with increasing depth could also be explained by the low number of rootlets in the deep layers (Cuenca & Lovera, 2010). However, the behavior of tree 2 in 2017 could be explained by a neoformation of fine roots in the deeper levels, which constitute a new ecological niche for fungal interactions. At the same time, the results noted in young trees contradict the widely held opinion that spore production is concentrated near the soil surface. The spore community showed increasing trends throughout the profiles. The soils of these individuals are rich in total sand and silt, loose, porous, aerated and therefore less water retentive, thus providing sufficient space and conditions for fungal sporulation as explained by Shukla *et al.* (2013) in their study. The root system of these trees is buried under the nebkhas and concentrated in the two surface levels (0-40cm). Indeed, the concentration of the root system in the first 50cm of soil was found by Limane *et al.* (2014) for trees growing on nebkhas with long, highly branched roots. These root biomasses then decrease with depth. But, it is worth noting that concerning our field monitoring, as mycorrhizal rootlets extend deep into the soil, spore communities can also be found at such depths. Our finding is consistent with those of Wang (1992) and Wang *et al.* (2018), which confirm that the fungal community could be affected by the morphology and distribution of plant roots. Spore production could be associated with a greater presence of fine roots in deeper soil layers. AMF are entirely dependent on host carbon; therefore, the spore distribution associated with the distribution of fine roots across the soil profile is not surprising (Becerra, 2014).

As the soil depth increased, differences in edaphic parameters were found. These differences probably affected the number of AMF spores, as reported in other plant species (Verma *et al.*, 2010). Indeed, edaphic characteristics significantly influence the sporulation

and distribution of fungal spores. The aged pistachio trees (2016 and 2017) isolate themselves in a group apart from the rest of the younger ones. The retention capacity and hygroscopic humidity are high and an abundance of the clay fraction is noted in their underlying soils. These higher clay levels increase soil compaction; fine roots are thus located in the first soil level. These roots have the ability to associate with endomycorrhizal fungi and to sporulate much more in the first cm of the soil (0-20cm). De Paul & Bailly (2005) explained that in compacted soil, the availability of oxygen and water is reduced, with an increase in the constraints of their circulation. The hardness of the compacted layers greatly limits root expansion, which results in a low root development and therefore poor nutrient absorption, as well as a reduction in root activity and associated microorganisms (Herbaults *et al.*, 1998), and a disruption in the establishment or proper functioning of mycorrhizae (Godefroid & Koedam, 2003). This community seems to have been strongly influenced by the levels of clays present in the soils of these trees. This could explain the negative interaction of clays with the endomycorrhizal community and more precisely with the *Acaulosporaceae* family. This community responds to a range of environmental factors, particularly pH (Helgason & Fitter, 2009; Dumbrell *et al.*, 2010). The latter has been shown in several studies to be an important factor influencing AMF species composition, with some species predominating in alkaline and neutral soils, while others are reported to sporulate more abundantly in acidic soils (Oehl *et al.*, 2010; Bainard *et al.*, 2014).

For young trees (2016), the rich silt content of the soils allowed for deep root penetration, water retention and increased moisture content in these soils. This promotes root growth and microbial life and optimal conditions for sporulation of most fungi, as described by Davet (1995) and Brady & Weil (1996). However, in 2017, the increase in sand content in the soils of these trees reduced soil crowding and facilitated the development of shallow and deep roots and fine roots throughout the root profile. This increase could be due to the wind action which causes the more or less significant accumulation of sandy elements as mentioned by Limane (2018). This is consistent with the results of Limane *et al.* (2014) and Boubrima (2014) who explained this by the easy infiltration typical of these coarse-textured soils. These conditions favoured a better sporulation

of *Glomeromycota* in 2017. Our results are confirmed by those of Torrecillas *et al.* (2014) and Zhao *et al.* (2017). These authors highlighted the potential importance of soil texture as drivers of AMF community sporulation and distribution in soils of semi-arid regions. AMF are aerobic organisms, and the lower clay content provides better aeration, which is advantageous for plant root growth and soil humus decomposition, leading also to accelerated fungal propagation (Torrecillas *et al.*, 2014).

Conclusion

This present study contributes to the knowledge of the vertical distribution of AMF in soils under the Atlas pistachio trees of Dayate El Gouffa, in the department of Laghouat. Results showed interannual and intra-individual variability, depending on climatic and edaphic parameters of the *Glomeromycota* spore community. The number of spores depends on physical and chemical characteristics, especially texture, moisture, pH and levels of organic matter contained in the soil. Spore distribution throughout the root profile is also influenced by the presence or absence of fine roots. The high densities obtained in the trees present in the middle of the nebkhas confirm that last ones create fertility islands for the development and sporulation of fungi and constitute a real biotope for the regeneration of young pistachio trees. The results obtained lead to further research, in order to identify the species that sporulate mainly in the superficial levels and those that develop and sporulate exclusively in the deeper layers, with deficit of oxygen and nutrients to better explain this variability. In addition, for more convincing results, increasing the number of trees and study sites will allow more significant conclusions to be drawn for the Atlas pistachio stands.

Acknowledgements

We would like to thank the Algerian General Direction of Scientific Research and Technological Development (GDSRTD) for its financial support and also the staff of the forest conservation of the Laghouat department, for their assistance during the sampling periods.

References

- Abbott, L.K. & Robson, A.D. (1991). Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 35, 121-150. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(91\)90048-3](https://doi.org/10.1016/0167-8809(91)90048-3).
- Almeida, R.T. & Schenck, N.C. (1990). A revision of the genus *Sclerocystis* (*Glomaceae*, *Glomales*). *Mycologia* 82, 703-714. <https://doi.org/10.1080/00275514.1990.12025951>.
- Alvarez-Sanchez, J., Sánchez-Gallen, I., Hernández Cuevas, L., Hernández-Oro, L., Meli & Diversidad, P. (2017). Abundancia y variación estacional en la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en la selva Lacandona, Chiapas, México. *Scientia Fungorum*, 45, 37-51.
- Anderson, R.C., Liberta, A.E. & Dickman, L.A. (1984). Interaction of vascular plants and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi across a soil moisture-nutrient gradient. *Oecologia*, 64, 111-117. <https://doi.org/10.1007/BF00377552>.
- Bainard, L.D., Bainard, J.D., Hamel, C. & Gan, Y. (2014). Spatial and temporal structuring of arbuscular mycorrhizal communities is differentially influenced by abiotic factors and host crop in a semi-arid prairie agroecosystem. *FEMS Microbiology Ecology*, 88, 333-344. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12300>.
- Bates, S.T., Nash, T.H. & Garcia-Pichel, F. (2012). Patterns of diversity for fungal assemblages of biological soil crusts from the southwestern United States. *Mycologia* 104, 353-361. <https://doi.org/10.3852/11-232>.
- Baize, D. (2000). *Guide des analyses en pédologie*. 2nd edition, INRA, Paris, 375 p.
- Becerra, A., Bartoloni, N., Cofré, N., Soteras F. & Cabello, M. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungi in saline soils: Vertical distribution at different soil depth. *Brazilian Journal of Microbiology*, 45, 585-594. <https://doi.org/10.1590/S1517-83822014000200029>.
- Bellgrad, S.E. (1993). The top soil as the major store of propagules of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in southeast Australian sandstone soils. *Mycorrhiza* 3, 19-24.
- Benaradje, A., Bouazza, M. & Boucherit, H. (2012). Diversité floristique du peuplement à *Pistacia atlantica* Desf. dans la région de Béchar (Sud-ouest algérien). *Ecologia Mediterranea*, 23, 66-89.
- Bonfante, P. & Genre, A. (2010). Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 1, 48. <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>.
- Boubrima, A. (2014). Diversité architecturale du système racinaire du pistachier de en fonction du sol sous-jacent dans deux dayas de la région de Laghouat (Algérie): dayate Saadi, Hassi Delâa et dayate Aïat, Timzerth. Mémoire de magister, département de biologie. FS. UAT. Laghouat, Algérie. 302 p.
- Bowles, T.M., Barrios-Masias, F.H., Carlisle, E.A., Cavnararo, T.R. & Jackson, L. E. (2016). Effects of arbuscular mycorrhizae on tomato yield, nutrient uptake, water relations, and soil carbon dynamics under deficit irrigation in field conditions. *Science of the Total Environment*, 566, 1223-1234. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.178>.

- Brady, N.C. & Weil, R.R. (1996). *The nature and properties of soils*. Upper Saddle River: Prentice-Hall Inc. 740 p.
- Brundrett, M.C. (1991). Mycorrhizas in Natural Ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 21, 171-313. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60099-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60099-9).
- Brundrett, M.C. & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220, 1108-1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>.
- Cooke, J.C., Butler, R.H. & Madole, G. (1993). Some observations on the vertical distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizae in roots of salt marsh grasses growing in saturated soils. *Mycologia*, 85, 547-550. <https://doi.org/10.1080/00275514.1993.12026307>.
- Cuenca, G. & Lovera, M. (2010). Seasonal variation and distribution at different soil depths of arbuscular mycorrhizal fungi spores in a tropical sclerophyllous shrubland. *Botany*, 88, 54-64. <https://doi.org/10.1139/B09-100>.
- Davet, P. (1995). *Vie microbienne du sol et production végétale*. INRA. 378 p.
- De Paul, MA. & Bailly, M. (2005). La compaction des sols forestiers, définition et principes du phénomène. *Forêt wallonne*, 76, 39-47.
- Du, J., Yan, P. & Dong, Y. (2010). The progress and prospects of nekhas in arid areas. *Journal of Geographical Sciences*, 20, 712-728. <https://doi.org/10.1007/s11442-010-0806-5>.
- Dubey, A., Singh, P.K., Mishra M.K. & Vyas, D. (2008). Occurrence of AM fungi at varying stages of growth of rice plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India*, 78, 45-48.
- Dumbrell, A.J., Nelson, M., Helgason, T., Dytham, C. & Fitter, A.H. (2010). Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *ISME Journal*, 4, 337-345. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.122>.
- Garner, W. & Steinberger, Y. (1989). A proposed mechanism for the formation of fertile islands in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 16, 257-262. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(18\)30941-8](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)30941-8).
- Gerdemann, J.W. & Nicolson, T.H. (1963). Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society*, 46, 235-244. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(63\)80079-0](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(63)80079-0).
- Godefroid, S. & Koedam, N. (2003). Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biological conservation*, 119, 207-217. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.11.009>.
- Helgason, T. & Fitter, A.H. (2009). Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum *Glomeromycota*). *Journal of Experimental Botany*, 60, 2465-2480. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp144>.
- Hepper, C.M. (1984). Isolation and culture of VA mycorrhizal (VAM) fungi. In: Powell C.L., Bagyaraj D.J. (eds), *VA Mycorrhizae*, CRC Press, Florida, USA, pp. 95-112.
- Herbauts, J., El Bayad, J. & Gruber, W. (1998). L'impact de l'exploitation forestière mécanisée sur la dégradation physique des sols : le cas des sols limoneux acides de la Forêt de Soignes (Belgique). *Revue forestière française*, 50, 124-137.
- Ingleby, K., Diagne, O., Deans, J.D., Lindley, D.K., Neyra M. & Ducouso, M. (1997). Distribution of roots, arbuscular mycorrhizal colonisation and spores around fast-growing tree species in Senegal. *Forest Ecology and Management*, 90, 19-27. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03875-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03875-3).
- Jaiti, F., Meddich A. & El Hadrami, I. (2007). Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi in the protection of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) against bayoud disease. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 71, 166-173. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2008.01.002>.
- Jobby, E.G. & Jackson, R.B. (2001). The distribution of soil nutrients with depth: global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry*, 53, 51-77. <https://doi.org/10.1023/A:1010760720215>.
- Koske, R.E. (1987). Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. *Mycologia*, 79, 55-68. <https://doi.org/10.1080/00275514.1987.12025370>.
- Larsen, T.H., Williams, N.M. & Kremen, C. (2005). Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8, 538-547. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00749.x>.
- Leifheit, E.F., Verbruggen, E. & Rillig, M.C. (2015). Arbuscular mycorrhizal fungi reduce decomposition of woody plant litter while increasing soil aggregation. *Soil biology and Biochemistry*, 81, 323-328. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.12.003>.
- Lekberg, Y. & Koide, R.T. (2005). Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003. *New Phytologist*, 168, 189-204. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01490.x>.
- Limane, A., Smail-Saadoun, N., Belkebir-Boukais A. & Kissoum-Hamdi, K. (2014). Root architecture adaptation of *Pistacia atlantica* subsp *atlantica* according to an increasing climatic and edaphic gradient: case of north-south transect in Algeria. *Turkish Journal of Botany*, 38, 536-549. <https://doi.org/10.3906/bot-1308-9>.
- Limane, A. (2018). *Réponses architecturales racinaires et stratégies d'absorption hydrominérale chez Pistacia atlantica subsp atlantica en fonction d'un gradient d'aridité croissante : cas d'un transect Nord-Sud en Algérie*. Thèse de doctorat en sciences, département de biologie animale et végétale. FSBSA, UMMTO, Algérie. 275 p.
- Lovera, M. & Cuenca, G. (2007). Diversidad de hongos micorrhizicos arbusculares HMA y potencial micorrhizico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de La Gran Sabana Venezuela. *Interciencia*, 322, 1-8.
- Mechiah, F., Boutalba, I. & Smail-Saadoun N. (2021). Variability of the rhizospheric mycodiversity of the Algerian *Pistacia atlantica* Desf. *Acta Ecologica Sinica*. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2021.08.003>.
- Mora-Romero, G.A., Cervantes-Gámez, R.G., Galindo-Flores, H., González-Ortíz, M.A., Félix-Gastélum, R., Maldonado-Mendoza, I.E., Salinas Pérez, R., León-Félix, J., Martínez-Valenzuela, M.C. & López-Meyer, M. (2015). Mycorrhiza-induced protection against pathogens is both genotype-specific and graft-transmissible. *Symbiosis*, 66, 55-64. <https://doi.org/10.1007/s13199-015-0334-2>.
- Moreira, M., Baretta, D., Tsai, S.M. & Cardoso, E.J.B.N. (2006). Spore density and root colonization by Arbuscular mycorrhizal fungi in preserved or

- disturbed *Araucaria angustifolia* (bert.) O. Ktze. ecosystems. *Scientia Agricola*, 63, 380-385. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162006000400009>.
- Morton, J.B. & Benny, G.L. (1990). Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (*Zygomycetes*): a new order, Glomales, Two New suborders, *Glomineae* and *Gigasporineae*, with an emendation of *Glomaceae*. *Mycotaxon*, 37, 471-491.
- Muthukumar, T. & Udaiyan, K. (2002). Seasonality of vesicular-arbuscular mycorrhizae in sedges in a semi-arid tropical grassland. *Acta Oecologica*, 23, 337-347. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(02\)01165-7](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01165-7).
- Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Ris, E.A., Boller, T. & Wiemken, A. (2005). Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. *New Phytologist*, 165, 273-283. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01235.x>.
- Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K., Bösch, R., Van der Heijden M. & Sieverding, E. (2010). Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, 724-738. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.01.006>.
- Pouget, M. (1980). *Les relations sol-végétation dans les steppes sud-algéroises*. ORSTOM. Paris, 569 p.
- Querejeta, J.I., Allen, M.F., Alguacil, M.M. & Roldán, A. (2007). Plant isotopic composition provides insight into mechanisms underlying growth stimulation by AM fungi in a semi-arid environment. *Functional Plant Biology*, 34, 683-691. <https://doi.org/10.1071/FP07061>.
- Rillig, M.C., Aguilar-Trigueros, C.A., Bergmann, J., Verbruggen, E., Veresoglou, S.D. & Lehmann, A. (2015). Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytology*, 205, 1385-1388. <https://doi.org/10.1111/nph.13045>.
- Rouphael, Y., Franken, P., Schneider, C., Schwarz, D., Giovannetti, M., & Agnolucci, M. (2015). Arbuscular mycorrhizal fungi act as bio-stimulants in horticultural crops. *Scientia Horticulturae*, 196, 91-108. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.002>.
- Säle, V., Aguilera, P., Laczko, E., Mader, P., Berner A., Zihlmann, U., Marcel, G.A., Heijden, v.d. & Oehl, F. (2015). Impact of conservation tillage and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology & Biochemistry*, 1-15. <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.02.005>.
- Sanchez-Romera, B., Ruíz-Lozano, J.M., Zamarreño, Á.M., García-Mina J.M. & Aroca, R. (2015). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and methyl jasmonate avoid the inhibition of root hydraulic conductivity caused by drought. *Mycorrhiza*, 26, 111-122. <https://doi.org/10.1007/s00572-015-0650-7>.
- Schenck, N.C. & Perez, Y. (1990). *Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi*. 3rd eds. Synergistic Publ. Gainesville. 286 p.
- Schenk, H.J. & Jackson, R.B. (2002). The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, 72, 311-328. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072).
- Shukla, A., Vyas, D. & Anuradha, J. (2013). Soil depth: an overriding factor for distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 13, 23-33.
- Smith, S.E. & Read, D.J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd eds, Academic Press, London, 800 p.
- Smith, T.F. (1980). The effect of season and crop rotation on the abundance of spores of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizal endophytes. *Plant and soil*, 57, 475-479. <https://doi.org/10.1007/BF02211706>.
- Sun, X., Su, Y., Zhang, Y., Wu, M.Y., Zhang, Z., Pei, K.Q., Sun, L.F., Wan, S.Q. & Liang, Y. (2013). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungal spore communities and its relations to plants under increased temperature and precipitation in a natural grassland. *Chinese Science Bulletin*, 58, 4109-4119. <https://doi.org/10.1007/s11434-013-5961-5>.
- Symanczik, S., Lehmann, M.F., Wiemken, A., Boller, T. & Courty, P.E. (2018). Effects of two contrasted arbuscular mycorrhizal fungal isolates on nutrient uptake by *Sorghum bicolor* under drought. *Mycorrhiza*, 28, 779-785. <https://doi.org/10.1007/s00572-018-0853-9>.
- Torrecillas, E., Alguacil, M.D.M., Roldán, A., Díaz, G., Montesinosnavarro A. & Torres, M.P. (2014). Modularity reveals the tendency of arbuscular mycorrhizal fungi to interact differently with generalist and specialist plant species in gypsum soils. *Applied & Environmental Microbiology*, 80, 5455-5466. <https://doi.org/10.1128/AEM.01358-14>.
- Verbruggen, E., Roling, W.F., Gamper, H.A., Kowalchuk, G.A., Verhoef, H.A. & van der Heijden, M.G. (2010). Positive effects of organic farming on below-ground mutualists: large-scale comparison of mycorrhizal fungal communities in agricultural soils. *New Phytologist*, 186, 968-979. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03230.x>.
- Verma, N., Tarafadar, J.C. & Shrivastava, K.K. (2010). Periodic changes in *Prosopis cineraria* associated AM population at different soil depth and its relationship with organic carbon and soil moisture. *African Journal of Microbiology Research*, 4, 115-121.
- Wang, Q.S. (1992). The research progress of *Artemisia ordosica* Krasch in China. *Grassland of China* 2, 74-78.
- Wang, F.Y., Liu, R.J., Lin, X.G. & Zhou, J.M. (2004). Arbuscular mycorrhizal status of wild plants in saline-alkaline soils of the Yellow River Delta. *Mycorrhiza*, 14, 133-137. <https://doi.org/10.1007/s00572-003-0248-3>.
- Wang, K., He, X., Xie, L. & Zhao, Li. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungal community structure and diversity are affected by host plant species and soil depth in the Mu Us Desert, northwest China. *Arid Land Research and Management* 32, 198-211. <https://doi.org/10.1080/15324982.2018.1425771>.
- Yue X.L., Ha, S. & Zhuang, M.Y. (2005). Studies on sandy grassland nebkhas: A review. *Journal of Desert Research*, 25, 738-743.
- Zaller, J.G., Frank, T. & Drapela, T. (2011). Soil sand content can alter effects of different taxa of mycorrhizal fungi on plant biomass production of grassland species. *European Journal of Soil Biology*, 47, 175-181. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.03.001>.
- Zhao, H., Li, X., Zhang, Z., Zhao, Y., Yang, J. & Zhu, Y. (2017). Species diversity and drivers of arbuscular mycorrhizal fungal communities in a semi-arid mountain in China. *Peer Journal. Life & Environment*. 5: e4155. <https://doi.org/10.7717/peerj.415>.
- Zou, Y.N., Srivastava, A.K. & Wu, Q.S. (2016). Glomalin: a potential soil conditioner for perennial fruits. *International Journal of Agriculture & Biology*, 18, 293-297. <https://doi.org/10.17957/IJAB/15.0085>.

Restoration sites on the Californian coast have different ecological histories that can influence restoration success

Élise BUISSON¹, Thierry DUTOIT¹

1. IMBE – Institut méditerranéen de biodiversité et d'Écologie, Avignon Université, CNRS, IRD, Aix Marseille Université. IUT d'Avignon, Agroparc BP 61207, 84911 Avignon cedex 9, France

Received: 20 March, 2022; First decision: 21 April, 2022; Revised: 1 May, 2022;
Second decision: 9 June, 2022; Revised: 15 June, Accepted: 17 June, 2022

Abstract

For each restoration project, it is essential to define a reference ecosystem towards which ecological restoration aims. Historical information may be useful in the construction of the reference model and in finding out about the type and degree of disturbances that have caused degradation on the site, as legacies of past human land-uses have been shown to be major determinants of vegetation and plant diversity even in the very long term. The aim of this paper is to retrace the history of three sites where restoration protocols were tested, to better apprehend the potential reference ecosystems as well as the disturbances that degraded them. To do so, we first compiled information on the reference ecosystems at the landscape scale. Then, we compiled historical and agricultural information at the scale of the sites from local historical documents, historical reviews and aerial photographs. The three sites most likely were grasslands or oak savannas before European settlement. Grasslands used to cover 8.9 million ha in California. They were species-rich grasslands managed with fire by the native people and grazed by native ungulates. Early settlers introduced cattle grazing and changed fire regimes. Later on, many grasslands were converted to

cultivation. All three sites were used for ranching and sometimes overgrazed. At least two of them were cultivated, probably leading to restoration being harder there, as plowing eliminates perennial species, destroys the seedbank, changes soil characteristics.

Introduction

Ecological restoration and historical ecology

Ecological restoration as “the process of assisting the recovery of an ecosystem that has been degraded, damaged, or destroyed” (Gann *et al.*, 2019). For each restoration project, it is essential to define the goals towards which ecological restoration aims in order to plan adequate restoration activities, monitor progress and assess success (Holl & Cairns Jr., 2002; Gann *et al.*, 2019). The reference model describes the expected condition that the restoration site would have been in if it had not been degraded. This model is not the historic condition, but rather reflects predicted changes in environmental conditions

Keywords: *Danthonia californica*, fire, grasslands, grassy biome, grazing, *Nassella pulchra*, oak savanna, prairie, *Stipa pulchra*.

(Gann *et al.*, 2019). It can help define the reference ecosystem that is the target of ecological restoration.

Historical information may be useful in the construction of the reference model and in finding out about the type and degree of disturbances that have caused degradation on the site (Gann *et al.*, 2019) because it is now well known that present ecological factors and functional relationships alone cannot explain present-day vegetation composition and dynamics (Purschke *et al.*, 2012). In its Primer, the Society for Ecological Restoration advises gathering of essential baseline data on the reference ecosystem, including the abiotic environment and important aspects of biodiversity, normal periodic stress events and traditional cultural practices (SER - Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Groups, 2004). Not only does the reference ecosystem need to be described, but the disturbances that degraded the site also have to be identified.

Legacies of human land-uses and historical ecology

Legacies of past human land-uses have been shown to be major determinants of vegetation and plant diversity in numerous ecosystems other the world (Dambrine *et al.*, 2007; Karlík & Poschlod, 2014; Levis *et al.*, 2017; Maezumi *et al.*, 2018a, b). Understanding how land-use legacies influence present day ecosystem composition and function is the aim of historical ecology a sub-discipline of ecological science. It has been defined as the field of ecology that reconstructs the history of ecosystems and landscapes to analyze impacts on biodiversity and ecosystem function (Southgate-Russell, 2019). It of course includes causes and consequences of the interactions between man and the environment (Beller *et al.*, 2017). Understanding present-day plant communities also implies putting them in their historical context.

Understanding drivers of past vegetation changes also allows predicting future changes in response to interacting environmental and human drivers (Crumley, 2018). In a context of global changes, it is increasingly important to evaluate how long human impacts might last (Southgate-Russell, 2019). It is therefore essential to determine whether long-term impacts follow similar patterns across ecosystems in the world and to identify underlying

processes for a more functional historical ecology approach.

Until now, land-use legacies have been most thoroughly identified in temperate forest plant communities (Brunet *et al.*, 2000; Bossuyt *et al.*, 2002; Graae *et al.*, 2003) and dating back from the Roman period (Dupouey *et al.*, 2002; Vanwallegem *et al.*, 2004; Dambrine *et al.*, 2007; Plue *et al.*, 2008). Similar time scales and processes have been identified in herbaceous ecosystems even if they were subjected to frequent grazing and fire along their history (Pärtel *et al.*, 2007; Saatkamp *et al.*, 2021).

Grasslands in California

Grasslands cover about 40% of the Earth (Dixon *et al.*, 2014) and provide numerous ecosystem services, such as food production, water supply and regulation, carbon storage, and cultural services (Bardgett *et al.*, 2021). In California, grasslands may have covered 8.9 million hectares, of which only about 800,000 hectares remain (Noss & Peters, 1995; Stromberg & Kephart, 1996). They are the eighth rarest ecosystem in the United States (Santa Cruz County CNPS, 2022). They range from open grasslands to oak savannas and herbaceous patches within the chaparral (Heady *et al.*, 1988), and are classified in four main types: north coastal grasslands, valley and south coastal grasslands, cold desert grasslands and warm desert grasslands (Keeler-Wolf *et al.*, 2007). Northern coastal grasslands, also called Californian coastal prairies, *Festuca-Danthonia* grasslands or coastal terrace prairies, extend along the coast, within the area influenced by coastal fog, from southern Oregon to the Channel Islands (Heady *et al.*, 1988; Ford & Hayes, 2007; Keeler-Wolf *et al.*, 2007) (Figure 1).

In some areas of Santa Cruz County, California, prairie habitats support native bunchgrasses and as many as 250 species of native wildflowers (e.g. *Holocarpha macradenia* (Santa Cruz Tarplant) and *Plagiobothrys chorisianus* (artist's popcorn flower)), 13 of which are listed in the Inventory of Rare and Endangered Plants of California (1995) (Santa Cruz County CNPS, 2022)(CNPS, 2005). Plant diversity supports a great diversity of insect species, such as *Schinia* sp. (diurnal noctuid moths), *Cicindela ohlone* (Ohlone Tiger Beetle) and *Adela oplerella* (Opler's long horned moth) (CNPS, 2005).

The major threats to coastal prairies include urban and agricultural development, shrub encroachment, intensive livestock grazing, exotic plant invasions and fire suppression (Comer *et al.*, 2022).

Objectives

While the conservation and management of the remaining grasslands is the highest priority, restoration of degraded grasslands has been implemented at many sites (Stromberg *et al.*, 2007). Between 2001 and 2005, we carried out restoration experiments at three sites along the coast of California: on Stanford University campus (Santa Clara County), on the University of California Santa Cruz UCSC campus (Santa Cruz County) and on Porter Ranch, near Elkhorn Slough (Monterey County) (Figure 1). The experiments aimed at re-introducing two native perennial bunchgrasses. The Stanford site, was planted with *Stipa pulchra*. This site is located in the Stanford foothills, less than 30km from the coast, on a gentle hill facing east, and had two dominant vegetation types: annual exotic grasses or exotic forbs such as *Brassica nigra* (Buisson *et al.*, 2008). Two sites other were planted with *Danthonia californica*. The UCSC and the Elkhorn sites are located less than 7km from the coast, have similar slopes (<10% facing south) and soils (sandy loam soil > 1m deep) and were dominated by annual European grasses (Buisson *et al.*, 2006). The aim of this paper is (1) to retrace the history of these sites within their landscape, (2) to better apprehend the potential reference ecosystems as well as the disturbances that degraded them and (3) to discuss the potential influence of the different former land uses on present restoration success.

Methods

SER proposes to use as many sources of information as possible to describe the reference ecosystem: ecological descriptions, species lists, data on the physical conditions, aerial and ground-level photographs, and paleo-ecological evidence and historical accounts (SER - Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Groups, 2004). To re-trace historical trajectories more particularly, various sources of information are used, such as documentary

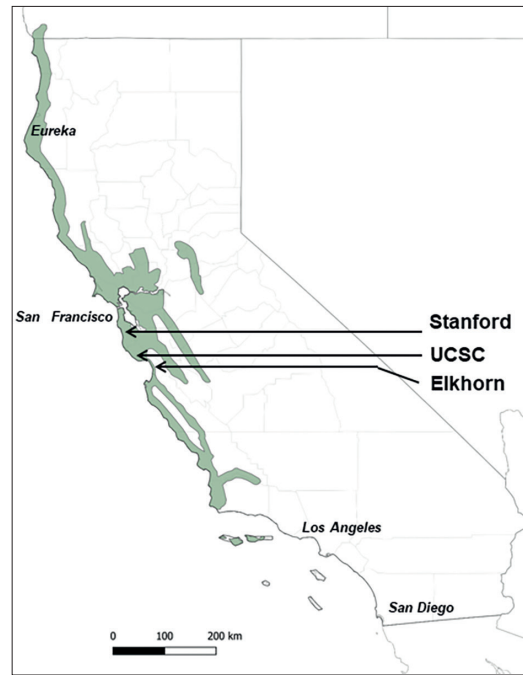


Figure 1 – Distribution of California coastal prairies (grey areas) (Ford & Hayes 2007) and location of the three study sites in the San Francisco Bay – Monterey Bay area.

archives (maps, land surveys), photographs, diaries, interviews with local farmers, old vegetation records (Wells *et al.*, 1976; Sheail, 1980; Rackham, 2000; Egan *et al.*, 2005; Southgate-Russell, 2019). Information compiled from these sources although varied is often limited in quantity and quality (Swetnam *et al.*, 1999). Here, we first compiled information on the reference ecosystems at the landscape scale. Then, we compiled historical and agricultural information at the scale of the sites (e.g. cultivation dates, time since abandonment, cultivation practices, crops, and other disturbances – Table 1) from local historical documents, historical reviews and aerial photographs.

Table 1 – Yields, in metric tons, of cereals (wheat, barley, corn) and legumes (bean, lentils, garbanzo beans and peas) and number of bred animals in Mission Santa Cruz in the early days (1791), at production peaks and around its end (1834) (Martin, 1879).

Year	Cereals	Legumes	Cattle	Sheep-Goats	Pigs	Horses-Mules
1792	62.1	3.3	130	146	0	4
1806			2,400	5,400	130	3,396
1818	705.0	255.0				
1821	637.5	41.8				
1827			3,600	8,000	0	902
1832	115.5	42.3	3,600	5,211	0	425

Before European settlement

The distribution and composition of Californian grasslands before European settlement remain uncertain. Until recently, the pre-settlement landscape in California was believed to be largely dominated by grasslands. *Stipa pulchra*, a perennial bunchgrass first described by Fremont (1848 in Holstein, 2001) in 1845 in the Sierra Nevada foothills and in the inner Coastal Ranges, was believed to be the original bunchgrass dominating these grasslands (Clements, 1920 in Clements *et al.*, 1929), even the grasslands now dominated by annual exotics.

The landscape was however not so homogeneously dominated by *Stipa pulchra* grasslands as previously thought (Bartolome *et al.*, 1986). The potential natural vegetation of most grasslands would be some type of woody community as there are no edaphic or climatic constraints limiting woody species development (Gordon, 1977). However, grasslands were well-represented ecosystems in the state because native ungulates, such as pronghorn antelopes (*Antilocapra americana*), mule deer (*Odocoileus hemionus*) and bison (*Bison bison*) had been grazing the area for more than 15,000 years (Edwards, 1996) and Native Americans extensively managed their landscape with fire (Keeley, 2002). On the land extending from the San Francisco Bay Area to beyond the Monterey Bay and inland to Mount Hamilton Range, the Ohlone people lived and burnt grasslands in autumn to encourage new growth and to attract game (Margolin, 1997). Both the Ohlone people and native ungulates maintained large areas of species-rich grasslands, as sometimes still observed on serpentine outcrops (Huenneke *et al.*, 1990; Harrison *et al.*, 2001).

However, not all actual grasslands were grasslands before European settlement. Depending on authors, Central Valley grasslands may have been 1) broad sclerophyll forests, chaparral and/or annual grasslands (Hamilton, 1997); 2) marshlands, riparian woodlands (Heady *et al.*, 1988); 3) *Leymus triticoides*-dominated grasslands where rainfall was > 250mm/year, or; 4) annual forb-dominated grasslands where rainfall was < 250mm/year (Holstein, 2001). Actual Coastal Prairies may have been 1) coastal sage scrub, chaparral, oak woodlands, oak savannas and/or prairies (Hamilton, 1997); 2) *Stipa pulchra* grasslands in the Coastal Range with coarse sandy

soils, steep slopes and relatively low fertility (Holstein, 2001). The only way to differentiate these various options may be through the study of opal phytoliths (microscopic particles occurring in plants and persisting in the soil; (Bartolome *et al.*, 1986). Regardless, it is likely that the original coastal prairies had a greater cover of perennial bunchgrasses: *Danthonia californica* (California oatgrass), *Festuca rubra* (red fescue) or *Deschampsia cespitosa* (California hairgrass) were most probably found on the coast and *Stipa pulchra* (purple needlegrass) was more common in coastal prairies further inland (Heady, 1956). Although, the original area covered by grasslands is not known and their plant composition uncertain, grasslands were definitely part of the Californian landscape. As noted previously, California grasslands may have covered 8.9 million ha, of which about 1% remains (Noss & Peters, 1995; Stromberg & Kephart, 1996). Grasslands and prairies have evolved under moderate grazing pressure from native ungulates and burning management from native people, as well as periodic drought stress and burrowing mammals (Heady *et al.*, 1988).

Coastal Prairies after European settlement

The successive occupants of California had a different impact on the land. Exploration of California by European started as early as the mid-16th century and California became a colony of the Spanish empire in 1769. The impact of the Spanish on the land was first relatively moderate and started on the coast with the settlement of Missions and Presidios (military forts) from San Diego to San Francisco. The first cities were founded in 1777 (San José), 1781 (Los Angeles) and 1797 (Villa Branciforte) (California Historical Society, 2022). During that period, Native American burning of grasslands remained widespread (Gordon, 1977). Livestock supported most of the Spanish colony economy: ranchers used established grasslands as pastures and burned the woody community on the lowlands and on the lower slopes to create more pastures where cattle roamed freely (Gordon, 1977). Tillage and irrigation were minor activities and were limited to around the Missions. In 1821, Mexico gained its independence from Spain, California became

Mexican, and huge ranches developed. Burning was forbidden as it was negatively viewed by ranchers, but it was later reintroduced to clear more chaparral into pastures and to improve pastures and ensure maximum forage by sowing with oat and barley. Fires were suppressed again later (Dashe, 1982). After the 1846-1848 Mexican-American war, California became part of the United States. Around 1870, Americans started large-scale commercial agriculture, involving plowing, drainage and irrigation (Gordon, 1977).

Most of the Pajaro valley, Watsonville, and the coast of Santa Cruz county have been developed in agriculture and development (Santa Cruz County CNPS, 2022). Cattle and deer populations as well as fire maintain remaining grasslands, mainly composed of exotic species. The ground squirrel (*Otospermophilus beecheyi*), a native mammal that naturally lives in grasslands and oak savannas, thrived as pastures, grains and other crops increased. At some point, its populations increased to the point of being considered a pest, especially since the populations of their predators had decreased (Gordon, 1977; Luckenbach, 1982). More recent works show its role as an ecosystem engineer, supporting the food web through its burrowing activity, and the need for a better management for this species (Lenihan, 2007; McCullough Hennessy *et al.*, 2016)

The impacts of the post-European settlement disturbances and recovery have been well studied along the California coast: Fort Baker near Bridgeville (Cooper, 1960); Angelo Preserve, UC NCCRP (Kotanen, 1996, 1997, 2004); UC Hopland field station (Heady, 1956); Bodega Bay (Alpert & Maron, 2000; Maron & Jefferies, 2001; Kolb *et al.*, 2002); Tomales Bay (Reynolds *et al.*, 2001; Corbin & D'Antonio, 2004b, a; DiVittorio *et al.*, 2007); Marin county (Huntsinger *et al.*, 1996); Contra Costa county and East Bay (Bartolome & Gemmill, 1981; Huntsinger *et al.*, 1996; Bartolome *et al.*, 2004); Jasper Ridge and Stanford (McNaughton, 1968; Dukes, 2002; Buisson *et al.*, 2008); Santa Clara (Huenneke *et al.*, 1990); Pomponio State Beach Park (Hatch *et al.*, 1999; Fehmi & Bartolome, 2003); Santa Cruz (Hayes & Holl, 2003; Buisson *et al.*, 2006); Monterey county (Robinson, 1971; Knops *et al.*, 1995, 2002; Stromberg & Griffin, 1996; Stromberg & Kephart, 1996; Hamilton *et al.*, 1999; Stromberg *et al.*, 2001). A good number of reviews or large scale studies have also been

written on the subject: (Heady *et al.*, 1988; D'Antonio *et al.*, 2002; Hayes & Holl, 2004). These studies show that disturbances in coastal prairies include changes in fire and grazing regimes, intensive cultivation and the introduction of competitive exotic plant species (Comer *et al.*, 2022). Disturbances may also include the combination of heavy grazing with recurrent years of drought around 1862-64.

While coastal prairies seem to have a better resilience than inland grasslands (e.g. Heady *et al.*, 1988) and while some northern California prairies, where disturbance was moderate, show relatively high resilience (e.g. Kotanen, 2004), most Californian coastal prairies have been sufficiently impacted that their recovery is extremely slow (Hamilton *et al.*, 1999) or even unlikely (Stromberg & Griffin, 1996). Since coastal prairies have changed as a result of several disturbances, their recovery cannot be triggered by re-introducing grazing alone (Bartolome & Gemmill, 1981; Stromberg & Kephart, 1996), by just sowing native plant seeds (Hamilton *et al.*, 1999), or by simply reducing soil nitrogen (Alpert & Maron, 2000; Corbin & D'Antonio, 2004a). Restoration thus needs to include various combinations of treatments (Stromberg *et al.*, 2007). Exotic species seem to be the biggest issue in prairie restoration as they out-compete native species at all stages: they germinate earlier (Chiariello, 1989), and this in spite of the germination cues to reduce time of emergence provided by some annuals to *S. pulchra* (Dyer *et al.*, 2000). Also, exotic annual grasses grow faster in the spring, reach maturity first (Bartolome & Gemmill, 1981) and can set more seeds (Nelson & Allen, 1993).

The Stanford site

The Stanford site is located in the Stanford foothills, south of Junipero Sierra at the junction of Stanford Avenue (Figure 2). Before European settlement, Ohlone people lived in the area of the San Francisquito Creek, fishing and gathering acorns (Gullard & Lund, 1989; Stanford Historical Society, n.d.). On the plain lying between the coastal mountain range and the South Bay, grasslands are believed to have been dominated by *Leymus triticoides*, while on the hills east and west of the Bay, *Stipa pulchra* must have dominated grasslands (Holstein, 2001). Relicts of both types of grasslands can still be found in these



Figure 2 – Location of the Stanford site on the Stanford campus foothills (©Google2022).

places. Our study site being in the hills we suppose that *Stipa pulchra* was the dominant bunchgrass in the area, especially since it can still be found on and around the site.

In 1769, Portola's expedition reached Palo Alto (Spector, 1994). Mission Santa Clara was established ~20 km away in 1777. The area around Stanford was divided in three large ranches: Rancho San Francisquito, Rancho Rincon de San Francisquito and Rancho Rinconada del Arroyo de San Francisquito (Spector, 1994).

Rancho de San Francisquito was located mainly on the west bank of Arroyo San Francisquito where is now western Menlo Park and on the northwest end of Stanford University campus. This ~600ha ranch belonged to Antonio Buelna from 1839 to 1863. It was then purchased by George Gordon and sold to Leland and Jane Stanford around 1885 (Buisson, 2005; Anonymous, n.d.). Rancho Rincon de San Francisquito, laying from southern Palo Alto to the hills and including most of Stanford campus first belonged to Jose Pena. In 1841, Segundino Robles purchased part of the land, Pena seems to have kept the land towards the hills as an 1862 map shows Pena's house near Lake Lagunitas. Whether this is right or not, both men had cattle. Rancho Rinconada del Arroyo de San Francisquito was located northeast of Rancho Rincon de San Francisquito, where is now Menlo Park and downtown Palo Alto. This ranch covered between 900ha and

5,000ha depending on authors and belonged to Rafael Soto and his family (from before 1839 to 1872) (Donnelly, 1994; Buisson, 2005; Anonymous, n.d.). In 1850, John Greer married M. L. Soto (Spector, 1994) and made business from lumber and tallow and thus bred cattle or sheep (Donnelly, 1994). These three ranches bred numerous cattle and during the dry years, there was rarely a sufficient amount of pastures for all the horses and cattle (Ballard, 1894). A description of the Stanford area given by Antonio Buelna in 1837 said that the land was covered with white oak (*Quercus lobata*), coast live oak (*Quercus agrifolia*) and an underbrush called chamisal (some type of chaparral) and that the hills were grazed by a few hundred cattle (Ballard, 1894). By the 1850's, more people settled and started ranching more intensively on the hills while cultivating wheat and barley on the flat land. About 10 years later land was cleared for timber (Ballard, 1894).

Leland and Jane Stanford purchased a total of 3300ha of land that was given to the University in 1885. Some 1000ha of hills located between Highway 280, Page Mill and Sand Hill Roads where our site is located were lightly used lands (Buisson, 2005). Disturbance history could not be described more precisely with aerial photographs from 1928, 1948 and 2002 because they are not sufficiently detailed.

The UCSC site

The study site is located at the junction of Coolidge and Hagar Drive, on UCSC campus, and is on a marine terrace, ancient ocean floor that was uplifted (Figure 3). The site has a ~70cm deep A horizon of loamy soil (clay, silt and sand) and a ~100 cm B horizon of clay, overlaying landslide, stream and wind-blown deposits, overlaying marine terrace deposits (gravel and sand) (Stanley, 1982).

Before 1791, the Santa Cruz area was home to about 1,000 Ohlone people who lived from gathering, harvesting and hunting, for which they managed grasslands (Jarrell, 1982). Mission Santa Cruz was settled in 1791. Agriculture was its main economic activity (Kimbrow *et al.*, 1985): it produced wheat, corn, barley, beans, garbanzo beans and peas and bred numerous cows, sheep, goats, pigs, horses and mules (Table 1).

Mission Santa Cruz land extended 46km to the north on 13km wide of which productive agricultural lands occupied about 10ha. Orchards were located around the mission buildings. Most row crops were cultivated on the flats between the Mission buildings on the hill and the beach (Mission state park rangers, pers. comm.). Grain cultivation and pastures were placed either in the Pogonip area or on the lower part of the UC Santa Cruz campus (Jarrell, 1982; Mission state park rangers, pers. comm.). Some authors state that the Mission cattle roamed free on the Mission land between Año Nuevo and the Pajaro River, but also state that bears were a threat for cattle and that enclosure were built near the Mission buildings to protect it (Jarrell, 1982). In any case, in the Pogonip/campus area was impacted by cattle grazing and/or grain cultivation early on (Figure 3). Historical records later mention a lack of pasture (Martin, 1879) suggesting overgrazing in the area.

In 1853, Jordan and Davis, two engineers, developed lime production in the city of Santa Cruz, with their first kilns on the UCSC campus. In 1863, Henry Cowell purchased Jordan's interest and in 1888 Davis's interest (Lehmann, 2000). Even during lime exploitation, many horses and oxen grazed UCSC grasslands and were used for hauling lime and wood (Jarrell, 1982). Henry Cowell's son, S.H. Cowell developed a ranch, bred cattle and grew oat, barley and hay until the mid 20th century. In 1957, the University of California purchased 800ha of the Cowell ranch and the S.H. Cowell foundation help founding the campus (Jarrell, 1982).

Recent cultivation history was compiled from aerial photographs (1931-2000) (Figure 4). The lower part of UCSC campus where the UCSC study site is located was cultivated with hay (probably oats) from the early 1940s and probably even before 1931. Cultivation seems to have ceased between 1957 and 1962. This site has been grazed by cattle since then, with clear overgrazing in 1968 and a few year abandonment in the early 1990s.

The Elkhorn site

The Elkhorn site located on Porter Ranch is located south of Watsonville at the northern tip of the upper drainage of Elkhorn Slough, between the Parajo River and the Salinas River (Figure 5). Settlement in the Pajaro

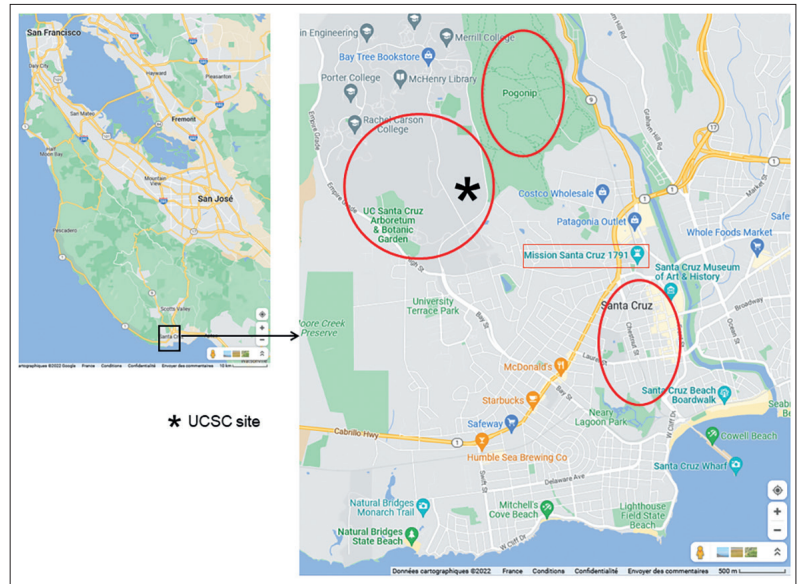


Figure 3 – Location of the UCSC site in Santa Cruz (©Google2022). The land cultivated by the Mission Santa Cruz between 1791 and 1834 are circled: the Pogonip area and the campus grasslands were grain cultivation and pastures. Row crops were located south of the Mission, where downtown Santa Cruz is now found.

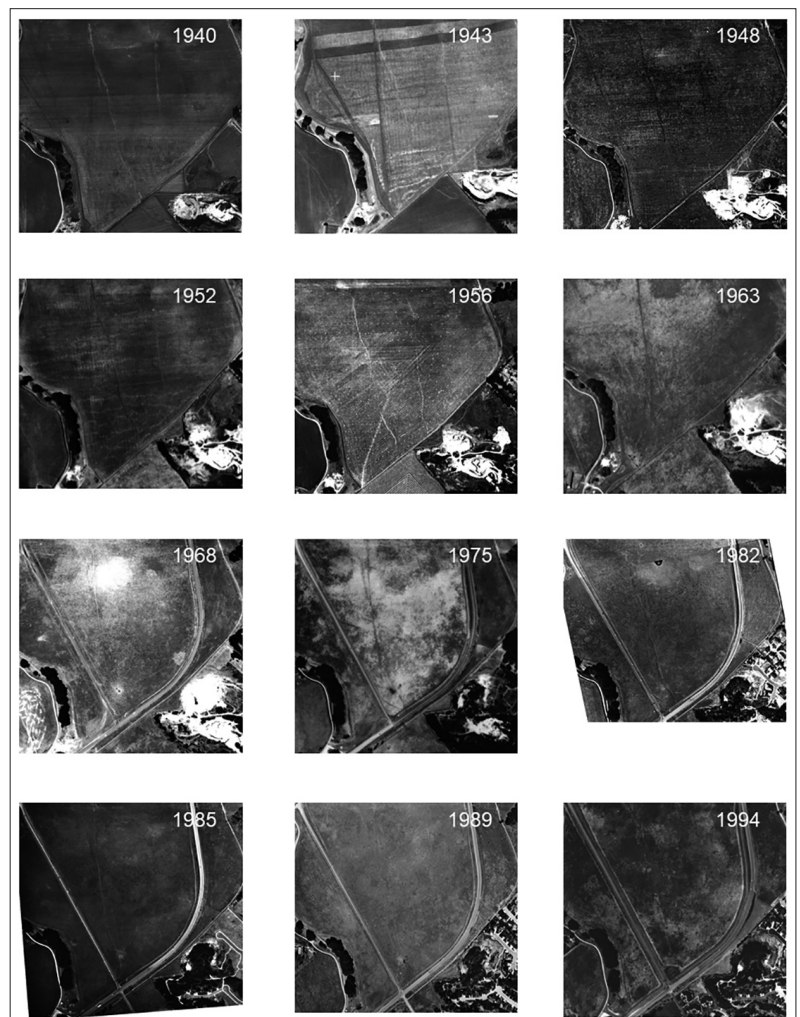


Figure 4 – Historical trajectory of the UCSC site from 1940 to 2001 from aerial photographs.

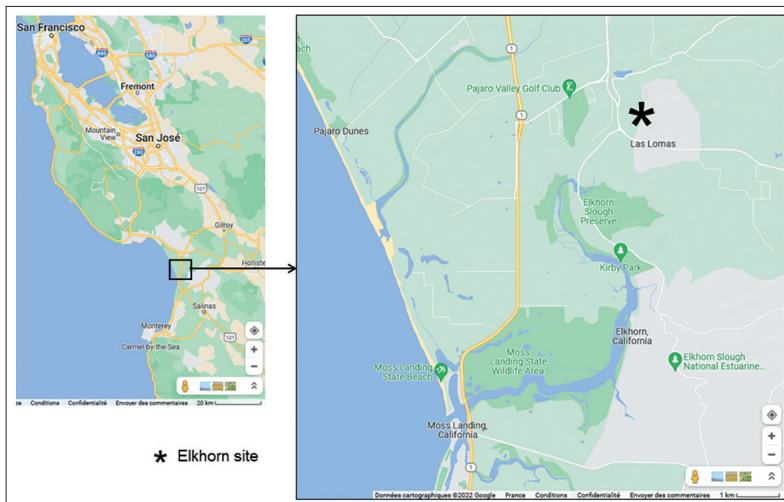


Figure 5 – Location of the Elkhorn site south of the city of Watsonville (©Google2022).

valley occurred around 1770. Like elsewhere during the Spanish-Mexican period, livestock (cattle, sheep and horses) supported most of the economy. Don Ignacio Vicente Ferrer Vallejo received the grant of Rancho Bolsa de San Cayetano in 1824. Its limit to the north

is the Pajaro River, to the south an estuary separating it from the Rancho Carneros, to the east Rancho Vega del Rio del Pajaro and to the west the Monterey Bay (Hoover *et al.*, 1937) (Figure 6). It included what is now part of the Porter estate and other important estate and it seems like Don Ignacio had cattle on the ranch for several years (Atkinson, 1934). Although only 40 people (count excluding native people, number unknown) lived in the Pajaro Valley the mid 19th century, cattle, sheep and horses were raised in very large numbers in the area (Gordon, 1974). José de Jesus Vallejo, Don Ignacio eldest son, may have lived on his father ranch until around 1870 (Hoover *et al.*, 1937), and bred cattle (Lydon, 1989) around which time the land was purchased by J.T. Porter.

Changes in the landscape of the area occurred between 1840 and 1880, while California became part of the United States (1848) (Figure 6). In 1840, the main land-use was cattle grazing on big ranches (average 7000ha), where crops were limited to domestic consumption. While agriculture developed around the 1870's in California, it only really started around 1890 in the Monterey area and the Pajaro Valley. Land-use was diversified emphasizing beets on fertile soil and grains elsewhere (Gordon, 1977). Small farms of ~40ha developed, on which various crops (grains, vegetables, fruits) were grown for domestic and commercial consumption (Hornbeck, 1969) (Figure 7).

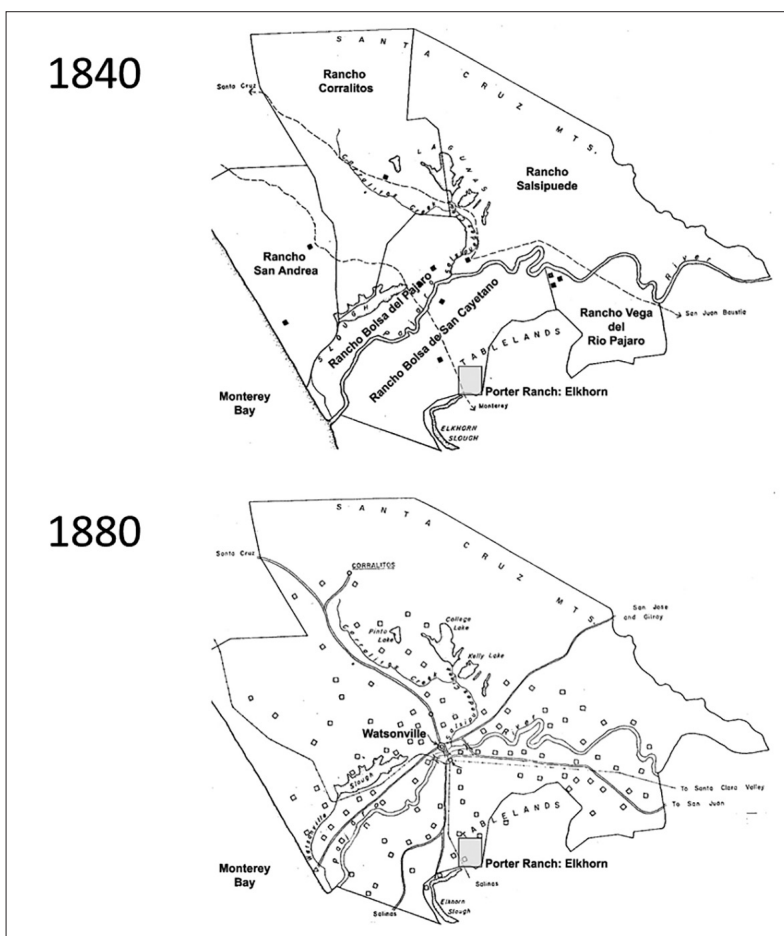


Figure 6 – 1840 cover map of the Pajaro Valley with Rancho boundaries, ranchsteads and trails. 1880 cover map of the Pajaro Valley with farmsteads and roads (Hornbeck 1969). The Elkhorn site is located on the map.

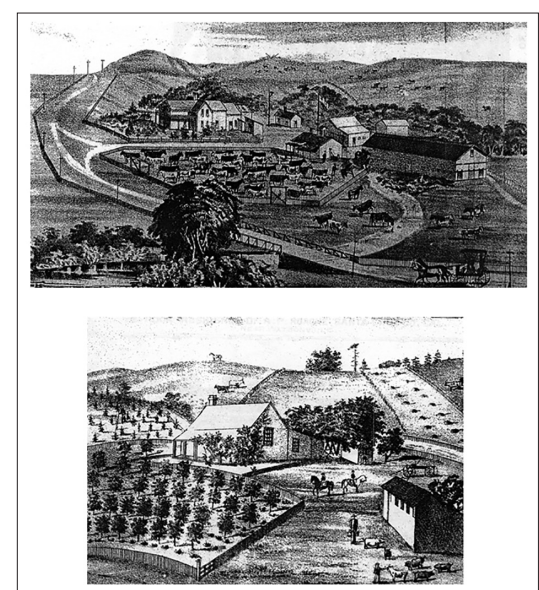


Figure 7 – Type of ranch in the vicinity of Santa Cruz at the end of the 19th century (Martin, 1879).

In 1879, the land of ranchos Rio Vega del Pajaro and Bolsa de San Cayetano was largely under cultivation either by the owners or by tenants (Martin, 1879). The Porter farm had two main activities: i) sugar beet and other commercial crops were grown in the valley (Pajaro Valley); and ii) the dairy was in Las Lomas, on the hills above the homestead, where the study site is located (Figure 7). Hay and grains were grown in Las Lomas as well as a bit of vegetable and fruits for domestic consumption (Zembsch, n.d.). T. Porter (J.T. Porter's grandson) sold 80ha of Las Lomas around 1930 to pay taxes, but the dairy remained. We can assume that the study site has been grazed since 1770, first moderately since cattle roamed freely and more intensively and continuously since 1820 by dairy cattle, beef cattle and horses (riding or work horses) (Zembsch, n.d.).

Recent cultivation history was compiled from aerial photographs (1931-2001) (Figure 8). Elkhorn was partly cultivated before 1931 when the first aerial photograph was taken. According to the owner, it was cultivated with artichokes around 1940, although from aerial photos, it seems more likely to have been hay. This site may not have been entirely cultivated, at least recently.

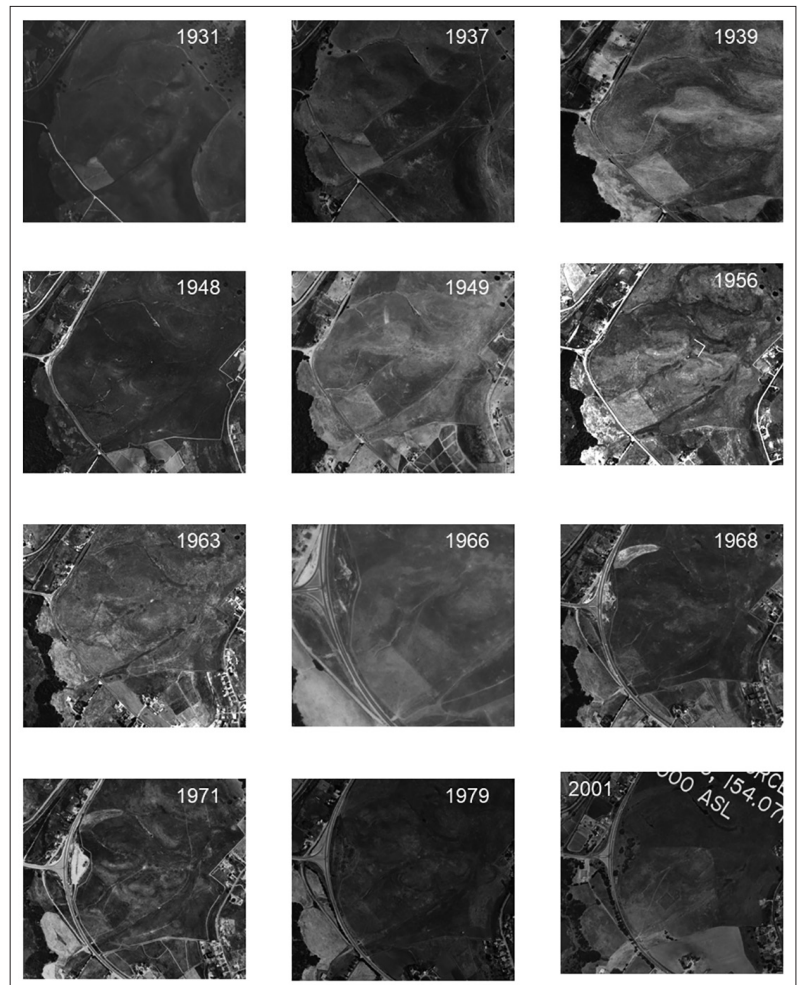


Figure 8 – Historical trajectory of the Elkhorn site from 1931 to 2001 from aerial photographs.

Conclusion

When restoring degraded grasslands, the reference ecosystem selected for restoration can aim for the potential natural vegetation, here coastal scrub or chaparral (e.g. Cione *et al.*, 2002), or for the semi-natural vegetation, as it was managed by native people, i.e. oak woodland or savannas (e.g. Montalvo & Ellstrand, 2000; Brooks & Merenlender, 2001) or coastal prairies (e.g. Hatch *et al.*, 1999; Corbin & D'Antonio, 2004a). The final decision must take into account today's needs and uses, future potential changes, and also historical records of what the site was like before degradation. This historical ecology study shows that these three sites most likely were grasslands or oak savannas before European settlement. All three sites were used for ranching and sometimes overgrazed. At least two of them were cultivated (the UCSC site and part of the Elkhorn site), probably leading to restoration being harder there (Robertson, 2004; Buisson *et al.*, 2006, 2008): plowing eliminates perennial species (Hamilton *et al.*,

2002; Stromberg *et al.*, 2007), destroys the native seedbank (Bekker *et al.*, 1997), drastically changes soil characteristics and soil microbial community composition on a long-term basis (Steenwerth *et al.*, 2003; Jaunatre *et al.*, 2016). As mentioned by Robertson (2004), concentrating restoration efforts on grasslands that have not been cultivated is probably more cost-efficient. Hamilton *et al.* (2002) also demonstrated that *Stipa pulchra* stands found in areas that have never been cultivated are healthier than those in areas that have been disturbed (shorter-lived, low basal cover, low seedling recruitment). This said, we managed to experimentally reintroduce native bunchgrasses at the three sites (*Stipa pulchra* at the Stanford site (Buisson *et al.*, 2008) and *Danthonia californica* at the UCSC and Elkhorn sites (Buisson *et al.*, 2006)) by considerably reducing the competition from invasive species *via* topsoil removal, a technique which should only be used in sites with no native seed bank.

Acknowledgments

We would like to thank Dr. Grey Hayes for his critical review of the paper and Dr. Karen D. Holl for having co-advised É. Buisson Ph.D. thesis from 2001 to 2005.

Bibliography

- Alpert, P. & Maron, J.L. (2000). Carbon addition as a countermeasure against biological invasion by plants. *Biol. Invasions*, 2, 33-40.
- Anonymous. (n.d.). *Stanford's early landscape history: Trees stanf*. Available at: <https://trees.stanford.edu/landscape.htm>. Last accessed 20 June 2022.
- Atkinson, F.W. (1934). *100 years in the Pajaro valley*. Pajaronian Print., Watsonville.
- Ballard, R.P. (1894). *History of the Stanford campus, of 1894*.
- Bardgett, R.D., Bullock, J.M., Lavorel, S., Manning, P., Schaffner, U., Ostle, N. *et al.* (2021). Combatting global grassland degradation. *Nat. Rev. Earth Environ.*, 1-16.
- Bartolome, J. & Gemmill, B. (1981). The ecological status of *Stipa pulchra* (Poaceae) in California. *Madroño*, 28(3), 172-184.
- Bartolome, J.W., Fehmi, J.S., Jackson, R.D. & Allen-Diaz, B. (2004). Response of a native perennial grass stand to disturbance in California's coast range grassland. *Restor. Ecol.*, 12, 279-289.
- Bartolome, J.W., Klukkert, S.E. & Barry, W.J. (1986). Opal phytoliths as evidence for displacement of native Californian grassland. *Madroño*, 33, 217-222.
- Bekker, R.M., Verweij, G.L., Smith, R.E.N., Reine, R., Bakker, J.P. & Schneider, S. (1997). Soil seed banks in European grasslands: Does land use affect regeneration perspectives? *J. Appl. Ecol.*, 34, 1293-1310.
- Beller, E., McClenachan, L., Trant, A., Sanderson, E.W., Rhemtulla, J., Guerrini, A. *et al.* (2017). Toward principles of historical ecology. *Am. J. Bot.*, 104, 645-648.
- Bossuyt, B., Heyn, M. & Hermy, M. (2002). Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. *Plant Ecol.*, 162, 33-48.
- Brooks, C.N. & Merenlender, A.M. (2001). Determining the pattern of oak woodland regeneration for a cleared watershed in northwest California: A necessary first step for restoration. *Restor. Ecol.*, 9, 1-12.
- Brunet, J., von Oheimb, G. & Diekmann, M. (2000). Factors influencing vegetation gradients across ancient-recent woodland borderlines in southern Sweden. *J. Veg. Sci.*, 11, 515-524.
- Buisson, E. (2005). Ecological restoration of Mediterranean grasslands in Provence and California. Thèse de doctorat de l'université Paul Cézanne, Aix-Marseille 3, France.
- Buisson, E., Anderson, S., Holl, K.D., Corcket, E., Hayes, G.F., Peeters, A. *et al.* (2008). Reintroduction of *Nassella pulchra* to California coastal grasslands: Effects of topsoil removal, plant neighbour removal and grazing. *Appl. Veg. Sci.*, 11, 195-204.
- Buisson, E., Holl, K.D., Anderson, S., Corcket, E., Hayes, G.F., Torre, F. *et al.* (2006). Effect of seed source, topsoil removal, and plant neighbor removal on restoring California coastal prairies. *Restor. Ecol.*, 14, 569-577.
- California Historical Society. (2022). *California Historical Society. Calif. Hist. Soc.* Available at: <https://californiahistoricalsociety.org/>. Last accessed 20 June 2022.
- Chiariello, N.R. (1989). Phenology of California grasslands. In: Huenneke, L.F. & Mooney, H. (eds.), *Grassland structure and function: California annual grassland*. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, 47-58.
- Cione, N.K., Padgett, P.E. & Allen, E.B. (2002). Restoration of a native shrubland impacted by exotic grasses, frequent fire, and nitrogen deposition in Southern California. *Restor. Ecol.*, 10, 376-384.
- Clements, F.E., Weaver, J.E. & Hanson, H.C. (1929). *Plant competition. An analysis of community functions*. Arno Press, New York.
- Comer, P.J., Hak, J.C. & Seddon, E. (2022). Documenting at-risk status of terrestrial ecosystems in temperate and tropical North America. *Conserv. Sci. Pract.*, 4, e603.
- Cooper, D.W. (1960). Fort Baker returned to champagne grasses. *J. Range Manag.*, 13, 203-205.
- Corbin, J.D. & D'Antonio, C. (2004a). Can carbon addition increase competitiveness of native grasses? A case study from California. *Restor. Ecol.*, 12, 36-43.
- Corbin, J.D. & D'Antonio, C. (2004b). Competition between native perennial and exotic annual grasses: implications for an historical invasion. *Ecology*, 85, 1273-1283.
- Crumley, C.L. (2018). Historical ecology. In: Callan, H. (ed.), *The International Encyclopedia of Anthropology*. John Wiley & Sons, Hoboken, 1-5.
- Dambrine, E., Dupouey, J.-L., Laüt, L., Humbert, L., Thinon, M., Beaufils, T. *et al.* (2007). Present forest biodiversity patterns in France related to former roman agriculture. *Ecology*, 88, 1430-1439.
- D'Antonio, C., Bainbridge, S., Kennedy, C., Bartolome, J. & Reynolds, S. (2002). *Ecology and restoration of California grasslands with special emphasis on the influence of fire and grazing on native grassland vegetation*. University of California, Berkeley, USA.
- Dashe, M.L. (1982). Plant life. In: Warrick, S.F. (ed.), *The natural history of UC Santa Cruz*. Environmental field program: University of California, Santa Cruz, 105-161.
- DiVittorio, C.T., Corbin, J.D. & D'Antonio, C.M. (2007). Spatial and temporal patterns of seed dispersal: An important determinant of grassland invasion. *Ecol. Appl.*, 17, 311-316.
- Dixon, A.P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J. & Loucks, C.J. (2014). Distribution mapping of world grassland types. *J. Biogeogr.*, 41, 2003-2019.
- Donnelly, K. (1994). *Who was who way back when. Palo Alto: The First 100 Years*. Palo Alto Online. Available at: https://www.paloaltoonline.com/news_features/centennial/1890SB.php. Last accessed 20 June 2022.
- Dukes, J.S. (2002). Species composition and diversity affect grassland susceptibility and response to invasion. *Ecol. Appl.*, 12, 602-617.

- Dupouey, J.L., Dambrine, E., Laffite, J.D. & Moares, C. (2002). Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, 83, 2978-2984.
- Dyer, A.R., Fenech, A. & Rice, K.J. (2000). Accelerated seedling emergence in interspecific competitive neighbourhoods. *Ecol. Lett.*, 3, 523-529.
- Edwards, S.W. (1996). A Rancholabrean-age: latest Pleistocene bestiary for California botany. *Four Seas.*, 10, 5-34.
- Egan, D., Howell, E.A. & Meine, C. (2005). *The historical ecology handbook: A restorationist's guide to reference ecosystems*. Second edition, revised. Island Press, Washington.
- Fehmi, J.S. & Bartolome, J.W. (2003). Impacts of livestock and burning on the spatial patterns of the grass *Nassella pulchra* (Poaceae). *Madroño*, 50, 8-14.
- Ford, L.D. & Hayes, G.F. (2007). Northern coastal scrub and coastal prairie. In: Barbour, M.G., Keeler-Wolf, T. & Schoenherr A.A. (eds.), *Terrestrial Vegetation of California*. Third edition. University of California Press, Berkeley, 180-207.
- Gann, G.D., McDonald, T., Walder, B., Aronson, J., Nelson, C.R., Jonson, J. et al. (2019). International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restor. Ecol.*, 27, S1-S46.
- Gordon, B.L. (1977). *Monterey Bay area natural history and cultural imprints*. The Boxwood Press, Pacific Grove, California.
- Graae, B.J., Sunde, P.B. & Fritzboøger, B. (2003). Vegetation and soil differences in ancient opposed to new forests. *For. Ecol. Manag.*, 177, 179-190.
- Gullard, P. & Lund, N. (1989). *History of Palo Alto: The Early Years*. Scottwall Associates.
- Hamilton, J.G. (1997). Changing perceptions of pre-European grasslands in California. *Madroño*, 44, 311-333.
- Hamilton, J.G., Griffin, J.R. & Stromberg, M.R. (2002). Long-term population dynamics of native *Nassella* (Poaceae) bunchgrasses in central California. *Madroño*, 49, 274-284.
- Hamilton, J.G., Holzapfel, C. & Mahall, B.E. (1999). Coexistence and interference between a native perennial grass and non-native annual grasses in California. *Oecologia*, 121, 518-526.
- Harrison, S., Rice, K. & Maron, J. (2001). Habitat patchiness promotes invasion by alien grasses on serpentine soil. *Biol. Conserv.*, 100, 45-53.
- Hatch, D.A., Bartolome, J.W., Fehmi, J.S. & Hillyard, D.S. (1999). Effects of burning and grazing on a coastal California grassland. *Restor. Ecol.*, 7, 376-381.
- Hayes, G.F. & Holl, K.D. (2003). Site-specific responses of native and exotic species to clipping frequency, litter accumulation and soil disturbance in a mesic grassland community. *Appl. Veg. Sci.*, 6, 235-244.
- Hayes, G.F. & Holl, K.D. (2004). Cattle grazing impacts on annual forbs and vegetation composition of mesic grasslands in California. *Conserv. Biol.*
- Heady, H.F. (1956). Changes in a Californian annual plant community induced by manipulation of natural mulch. *Ecology*, 37, 798-812.
- Heady, H.F., Foin, T.C., Hektner, M.M., Barbour, M.G., Taylor, D.W. & Barry, W.J. (1988). Coastal prairies and northern coastal scrub. In: Major, J & Barbour, M.G. (ed.), *Terrestrial Vegetation of California*. California Native Plant Society, 733-760.
- Holl, K.D. & Cairns Jr., J. (2002). Monitoring and appraisal. In: Perrow, M.R. & Davy, A.J. (eds.), *Handbook of restoration ecology – 2. Restoration in practice*. Cambridge University Press, Cambridge, UK; New York, 411-425.
- Holstein, G. (2001). Pre-agricultural grassland in central California. *Madroño*, 48, 253-264.
- Hoover, M.B., Rensch, H.E., Rensch, E.G. & Abeloe, W.N. (1937). *Historic spots in California, counties of the coast ranges*. Stanford University Press, Stanford, California.
- Hornbeck, D. (1969). *Landscape change in the Pajaro Valley 1840-1880. A study in change processes*. Thèse de master d'art du département de géographie de l'université d'État de Californie à Fresno, 129 p.
- Huenneke, L.F., Hamburg, S.P. & Koide, R. (1990). Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology*, 71, 478-491.
- Huntsinger, L., McClaran, M.P., Dennis, A. & Bartolome, J. (1996). Defoliation response and growth of *Nassella pulchra* barkworth from serpentine and non-serpentine populations. *Madroño*, 43, 46-57.
- Jarrell, R. (1982). History. In: Warrick, S.F. (ed.), *The natural history of UC Santa Cruz*. Environmental field program: University of California, Santa Cruz, 1-33.
- Jaunatre, R., Fonvieille, N., Spiegelberger, T., Buisson, E. & Dutoit, T. (2016). Recovery of arbuscular mycorrhizal fungi root colonization after severe anthropogenic disturbance: four species assessed in old-growth Mediterranean grassland. *Folia Geobot.*, 51, 319-332.
- Karlík, P. & Poschlod, P. (2014). Soil seed-bank composition reveals the land-use history of calcareous grasslands. *Acta Oecologica*, 58, 22-34.
- Keeler-Wolf, T., Evens, J.M., Solomeshch, A.I., Holland, V.L. & Barbour, M.G. (2007). Community classification and nomenclature. In: Stromberg, M., Corbin, J. & d'Antonio C. (eds.), *California grasslands: Ecology and management*. University of California Press, Berkeley, 21-34.
- Keeley, J.E. (2002). Native American impacts on fire regimes of the California coastal ranges. *J. Biogeogr.*, 29, 303-320.
- Kimbro, E.E., Ryan, M.E., Jackson, R.H., Milliken, R.T. & Neuerburg, N. (1985). *Como la sombre huyó la hora. Restoration Research of Santa Cruz Mission Adobe. SCMS Historic Park*. Wilson, N.L. Department of Parks and Recreation, Sacramento.
- Knops, J.M.H., Bradley, K.L. & Wedin, D.A. (2002). Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters*, 5, 454-466.
- Knops, J.H.M., Griffin, J.R. & Royalty, A.C. (1995). Introduced and native plants of the Hastings Reservation, central coastal California: a comparison. *Biol. Conserv.*, 71, 115-123.
- Kolb, A., Alpert, P., Enters, D. & Holzapfel, C. (2002). Patterns of invasion within a grassland community. *J. Ecol.*, 90, 871-881.
- Kotanen, P.M. (1996). Revegetation following soil disturbance in a California meadow: The role of propagule supply. *Oecologia*, 108, 652-662.
- Kotanen, P.M. (1997). Effects of experimental soil disturbance on revegetation by natives and exotics in coastal California meadows. *J. Appl. Ecol.*, 34, 631-644.

- Kotanen, P.M. (2004). Revegetation following soil disturbance and invasion in a California meadow: a 10-year history of recovery. *Biol. Invasions*, 6, 245-254.
- Lenihan, C.M. (2007). The ecological role of the California ground squirrel (*Spermophilus beecheyi*). Ph.D. Thesis. UC Davis.
- Levis, C., Costa, F.R.C., Bongers, F., Peña-Claros, M., Clement, C.R., Junqueira, A.B. *et al.* (2017). Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science*, 355, 925-931.
- Luckenbach, R.A. (1982). Animals. In: Warrick, S.F. (ed.), *The natural history of UC Santa Cruz*. Environmental field program: University of California, Santa Cruz, 162-220.
- Lydon, S. (1989). *An outline history of agriculture in the Pajaro valley*. Cabrillo College, Aptos, California.
- Maezumi, S.Y., Alves, D., Robinson, M., de Souza, J.G., Levis, C., Barnett, R.L. *et al.* (2018a). The legacy of 4,500 years of polyculture agroforestry in the eastern Amazon. *Nat. Plants*, 4, 540-547.
- Maezumi, S.Y., Robinson, M., de Souza, J., Urrego, D.H., Schaan, D., Alves, D. *et al.* (2018b). New insights from pre-Columbian land use and fire management in Amazonian dark earth forests. *Front. Ecol. Evol.*, 6.
- Margolin, M. (1997). *The ohlone way: Indian life in the San Francisco-monterey bay area*. Reprint édition. Heyday Books, Berkeley.
- Maron, J.L. & Jefferies, R.L. (2001). Restoring enriched grasslands: effects of mowing on species richness, productivity, and nitrogen retention. *Ecol. Appl.*, 11, 1088-1100.
- Martin, E. (1879). Watsonville described. In: *Santa Cruz County, California: Illustrations, descriptive of its scenery, ... with historical sketch of the county*, Wallace W. Elliott & Co., San Francisco, 72-77.
- McCullough Hennessy, S., Deutschman, D.H., Shier, D.M., Nordstrom, L.A., Lenihan, C., Montagne, J.-P. *et al.* (2016). Experimental habitat restoration for conserved species using ecosystem engineers and vegetation management. *Anim. Conserv.*, 19, 506-514.
- McNaughton, S.J. (1968). Structure and function in California grasslands. *Ecology*, 49, 962-972.
- Montalvo, A.M. & Ellstrand, N.C. (2000). Transplantation of the shrub *Lotus scoparius*: Testing the home-site advantage hypothesis. *Conserv. Biol.*, 14, 1034-1045.
- Nelson, L.L. & Allen, E.B. (1993). Restoration of *Stipa pulchra* grasslands: effects of mycorrhizae and competition from *Avena barbata*.
- Noss, R.F. & Peters, R.L. (1995). *Endangered ecosystems: A status report on America's vanishing habitat and wildlife*. Defenders of Wildlife, Washington.
- Pärtel, M., Helm, A., Reitalu, T., Liira, J. & Zobel, M. (2007). Grassland diversity related to the Late Iron Age human population density. *J. Ecol.*, 95, 574-582.
- Plue, J., Hermy, M., Verheyen, K., Thuillier, P., Saguez, R. & Decocq, G. (2008). Persistent changes in forest vegetation and seed bank 1,600 years after human occupation. *Landsc. Ecol.*, 23, 673-688.
- Purschke, O., Sykes, M.T., Reitalu, T., Poschod, P. & Prentice, H.C. (2012). Linking landscape history and dispersal traits in grassland plant communities. *Oecologia*, 168, 773-783.
- Rackham, D.O. (2000). *The History of the Countryside*. Later Edition. W&N, London.
- Reynolds, S.A., Corbin, J.D. & D'Antonio, C. (2001). The effects of litter and temperature on the germination of native and exotic grasses in a coastal California grassland. *Madroño*, 48, 230-235.
- Robertson, D.M. (2004). Relationships between historic land use, plant species composition and environmental factors in the foothills south of Mount Diablo, California. M.Sc. Thesis. UC Berkeley.
- Robinson, R.H. (1971). An analysis of ecological factors limiting the distribution of a group of *Stipa pulchra* associations. *Korean Journal Bot.*, 14, 61-80.
- Saatkamp, A., Henry, F. & Dutoit, T. (2021). Romans shape today's vegetation and soils: Two millennia of land-use legacy dynamics in Mediterranean grasslands. *Ecosystems*, 24, 1268-1280.
- Santa Cruz County CNPS. (2022). *Coastal terrace prairie*. *St. Cruz CNPS*. Available at: <https://cruzcnps.org/plant-communities/coastal-terrace-prairie/>. Last accessed 20 June 2022.
- Society for Ecological (SER), Restoration International Science & Policy Working Groups. (2004). *SER international primer on ecological restoration: Society for ecological restoration international*. *SER Int. Primer Ecol. Restor.* Available at: https://cdn.ymaws.com/www.ser.org/resource/resmgr/custompages/publications/SER_Primer/ser_primer.pdf. Last accessed 7 May 2021.
- Sheail, J. (1980). *Historical Ecology: The Documentary Evidence*. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge.
- Southgate-Russell, E.W.B. (2019). *People and the Land through Time: Linking Ecology and History*. 2nd edition. Yale University Press, New Haven.
- Spector, R. (1994). *Rich history flows from creek*. *Palo Alto Online*. Available at: https://www.paloaltoonline.com/weekly/morgue/cover/1994_Apr_6.CREEK3.html. Last accessed 20 June 2022.
- Stanford Historical Society. (n.d.). *Land Acknowledgement*. *Stanford Historical Society. Hist. Community Conf.* Available at: <https://historicalsociety.stanford.edu/history-community-conference/land-acknowledgement>. Last accessed 20 June 2022.
- Stanley, R.G. (1982). Rocks and Landforms. In: Warrick, S.F. (ed.), *The natural history of UC Santa Cruz*. Environmental field program: University of California, Santa Cruz, 35-103.
- Steenwerth, K.L., Jackson, L.E., Calderón, F.J., Stromberg, M.R. & Scow, K.M. (2003). Soil microbial community composition and land-use history in cultivated and grassland ecosystems of Coastal California. *Soil Biol. Biochem.*, 35, 489-500.
- Stromberg, M.R., D'Antonio, C.M., Young, T.P., Wirka, J. & Khepart, P.R. (2007). California Grassland Restoration. In: Stromberg, M., Corbin, J. & d'Antonio C. (eds.), *California grasslands: Ecology and management*. University of California Press, Berkeley, 254-280.
- Stromberg, M.R. & Griffin, J.R. (1996). Long-term patterns in coastal California grasslands in relation to cultivation, gophers, and grazing. *Ecol. Appl.*, 6, 1189-1211.
- Stromberg, M.R. & Khepart, P. (1996). Restoring native grasses in California old fields. *Restor. Manag. Notes*, 14, 102-111.

- Stromberg, M.R., Kephart, P. & Yadon, V. (2001). Composition, invasibility, and diversity in coastal California grasslands. *Madroño*, 48, 236-252.
- Swetnam, T.W., Allen, C.D. & Betancourt, J.L. (1999). Applied historical ecology: Using the past to manage for the future. *Ecol. Appl.*, 9, 1189-1206.
- Vanwalleghem, T., Verheyen, K., Hermy, M., Poesen, J. & Deckers, J. (2004). Legacies of Roman land-use in the present-day vegetation in Meerdaal forest (Belgium)? *Belg. J. Bot.*, 137, 181-187.
- Wells, T.C.E., Sheail, J., Ball, D.F. & Ward, L.K. (1976). Ecological studies on the Porton Ranges: Relationships between vegetation, soils and land-use history. *J. Ecol.*, 64, 589-626.
- Zembsch, S. (n.d.). *The Nature Conservancy inventory of resources and management plan for the Elkhorn Slough Properties: the Azevedo Ranch, the Blohm Ranch, the Cowell Ranch, the Porter Homestead and Conservation Easement, Struve Slough and Werner Lake*. Watershed Science for the Nature Conservancy, Aromas, CA.

The Cassaire wetland restoration project: defining the reference ecosystem

Isabelle MULLER^{1,2}, Johan FRIRY^{1,2}, Élise BUISSON^{1,*}, François MESLÉARD^{1,2}

1. IMBE, Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie, Avignon Université, CNRS, IRD, Aix-Marseille Université. IUT d'Avignon, Agroparc BP 61207, 84911 Avignon cedex 9, France

2. Institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes, Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

* Corresponding author: elise.buisson@univ-avignon.fr

Received: 15 Feb., 2022; First decision: 23 April, 2022; Revised: 15 May, 2022; Accepted: 1 June, 2022

Abstract

Defining a reference ecosystem for ecological restoration project is an essential step. The reference can correspond to the historical ecosystem, can be defined to solve environmental issues or can correspond to a socioecosystem. For the restoration of the Cassaire site in the Camargue delta in southern France, the reference ecosystems chosen are: Mediterranean temporary wetlands and Mediterranean meso-xeric grasslands. The choice of these two reference ecosystems appears logical considering their contribution to regional biodiversity. Temporary wetlands and meso-xeric grasslands are rare, adapted to the Mediterranean climate, seriously endangered and host a high species richness. They are potentially achievable restoration targets because patches of these ecosystems remain in the Camargue area and close to the Cassaire site. Moreover, an ecological history approach reveals deep human imprints on ecosystems and ensures that historical restoration targets (the state prior to human impacts) cannot be reached, because they are associated with hydraulic functioning (flooding of the Rhône and Durance) that no longer exists. The restored site is planned to be suitable for livestock grazing, thus presenting a new agricultural opportunity, while simultaneously offering new services, such as hunting.

Keywords: ecological restoration, ecological services, Mediterranean grassland, socio-ecosystems, temporary wetland.

Introduction: Defining reference ecosystem

Ecological restoration is “the process of assisting the recovery of an ecosystem that has been degraded, damaged, or destroyed” (Gann *et al.*, 2019). Defining a reference, i.e. a non-degraded version of a local native ecosystem that is the target of ecological restoration (Gann *et al.*, 2019), is an essential step because it helps practitioners to set restoration objectives, to guide the restoration process and to assess success (Clewell & Aronson, 2007; Miller & Hobbs, 2007). Besides identifying the reference ecosystem, the disturbances that degraded the ecosystem to be restored have to be identified and their effects understood (Hobbs & Norton, 1996; White & Jentsch, 2004). The reference can be defined in different ways: 1) it can correspond to the historical ecosystem; 2) it can be defined to solve environmental issues, for example to restore some ecosystem services or 3) it can correspond to a socioecosystem. The historical ecosystem corresponds to the ecosystem before a severe anthropogenic disturbance (e.g. intensive cultivation). One example of this type of reference is the one used by Aldo Leopold in the first restoration projects in the

1930s in the United States to remedy land-abandonment and aid soil conservation in tallgrass prairies in Wisconsin: “Our idea is to reconstruct a sample of original Wisconsin, a sample of what Dane County looked like when our ancestors arrived here during the 1840s” (Leopold, 1949). Using the pre-disturbance state to guide restoration can be useful if enough is known of the historical conditions and if large areas of the pre-disturbance state are still found in the landscape; however aiming for ecosystems, that precisely replicate the past and that are no more sustainable in the actual context, is a practice that is unlikely to deliver self-sustaining results (Choi, 2007). A reference defined to solve environmental issues corresponds more to rehabilitation or remediation on the restorative continuum (Gann *et al.*, 2019). An example of this is the *Restauration des Terrains en Montagne* (Mountain Ecosystem Restoration) agency which has been carrying out this type of restoration in France since 1860, principally by reforesting degraded pastures to prevent soil erosion (Combes, 1989). Within this paradigm ecological values (e.g. species or habitat with conservation value, biodiversity, or potential habitat for rare, endemic and/or threatened species) are less taken into account and serve as a means to solving technical problems related to human activities. When historical ecosystems are difficult to define or when using them is unrealistic in a context of climate

changes and fragmented landscapes (Millar & Brubaker, 2006), another reference ecosystem must be defined (Jackson & Hobbs, 2009). Reference ecosystems can also be determined with regard to both ecological values and social issues (Choi, 2007; Clewell & Aronson, 2007). These socio-ecosystems consist of a collective construction of integrated, complex and adaptive systems, coupling nature and human societies, with the Human considered as an active component of the ecosystem, and with an integrated approach to human-nature interactions. Under these conditions, the final choice of reference is unavoidably subjective and arbitrary (Choi, 2004), but it leads to public acceptance and a higher probability of restoration success (Gobster & Hull, 2000). While ecological constraints define what is possible and financial constraints determine what is realistic, social constraints determine whether a given restoration project is acceptable (Miller & Hobbs, 2007) and whether it matches local social needs. In such reference ecosystems, successful restoration must be predicated on the communication of project goals and benefits to humans, and on consultations along with open dialogue to evaluate public understanding, acceptance, and support (Miller & Hobbs, 2007).

The Cassaïre project

Restoration project of the Cassaïre site

In an area as modified by human activity as the Camargue delta, where local stakeholders are deeply involved in the management of the environment, reflections around a socio-ecosystem for a restoration project make sense. Moreover, on such a basis, defining a natural state is not straightforward and may not even be appropriate: is the natural state the condition that existed before cultivation or is it the condition that would exist in the absence of all human influences (e.g. containment of the Rhône river)? Considering a reference ecosystem based on conservation objectives linked with the current landscape and local demand seems to be the best way to lead a successful restoration project. This is the case with the Cassaïre restoration project located east of the Camargue area (43°31'N, 4°44'E, Plan du Bourg, Rhône delta, Southern France, Figure 1).

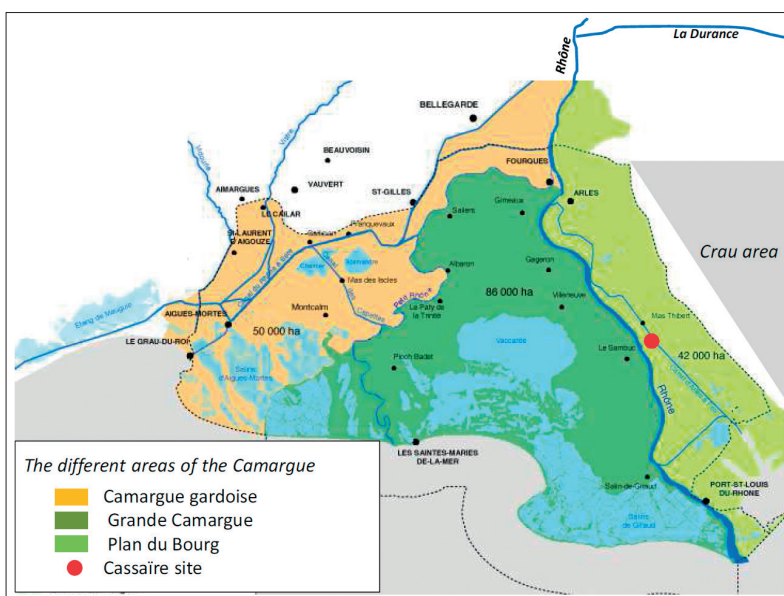


Figure 1 – Location of the Cassaïre site in the Camargue, Southern France. The different areas of the Camargue and the location of the Cassaïre site (red dot) in the Plan du Bourg area. The Durance river, the Rhône, and the Crau area, are also shown. Figure adapted from the official Regional Park of the Camargue area map.

Covering more than 70 hectares, the Cassaïre site is composed of a mosaic of habitats, a majority of fallow land which have been heavily transformed by humans through cultivation-related activities (such as leveling, grading, drainage, irrigation, and amendment). The remaining relic natural habitats (comprising a grand total of less than 7 hectares) correspond to the following three priority habitats according to the Natura 2000 Network of the European Union Habitat Directive (European Commission, 1992): fluvial dunes linked to Rhône sand deposit, meso-xeric grasslands on the highest parts of the site, and salt marshes on the lower parts (Figure 2).

In 2004, after farming cessation, the site was acquired by Conservatoire du littoral et des rivages lacustres (a state conservancy agency) and its management was entrusted to an NGO “*Les Amis des Marais du Vigueirat*”, which now administrates the surrounding National Nature Reserve “*Les Marais du Vigueirat*”. Although the entire project was completely financed by *Agence de l’eau* (the Water Agency), *Conseil régional Provence-Alpes-Côte-d’Azur* (the Regional Council), and *Conseil général des Bouches-du-Rhône* (the Departmental Council), all design and implementation decisions were taken collectively by a steering committee composed of the following stakeholders:

1) Environmental managers: the National Reserve managers of *Les Amis des Marais du Vigueirat* (NGO which administrates the National Nature Reserve), the *Parc naturel régional de Camargue* (the Natural Regional Park of the Camargue), and, at the time of the implementation of the project (2010-2012), the *Office national de la chasse et de la faune sauvage* (the National Office for Hunting and Wildlife), now part of the *Office français de la biodiversité* (the French Office for Biodiversity);

2) Project managers and funders: *Conservatoire du littoral et des rivages lacustres* (a state conservancy agency), *Agence de l’eau* (the Water Agency), *Conseil régional Provence-Alpes-Côte-d’Azur* (the Regional Council), and *Conseil général des Bouches-du-Rhône* (the Departmental Council);

3) Local stakeholders: The hunting association of Mas Thibert hamlet and the Departmental hunting federation;

4) Scientists, experts, and researchers from the Tour du Valat (Research center for

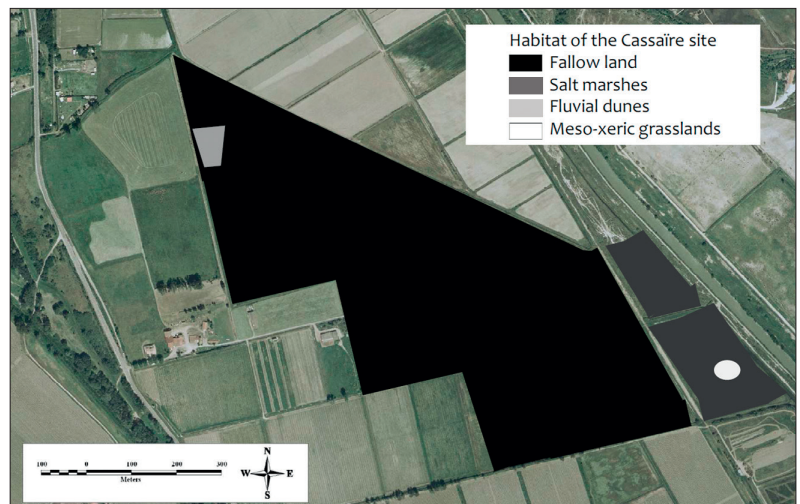


Figure 2 – Habitat map of the Cassaïre site, with a majority of fallow land (in black) and remaining relictual natural habitats (the meso-xeric grasslands in white, the dunes in light grey and the salt marshes in dark grey).

conservation of Mediterranean wetlands), and the Mediterranean Institute of Biodiversity and Ecology (IMBE).

Even when the various stakeholders did not share the same expectations, the various meetings and steering committees resulted in a consensus. It was ultimately decided that the restoration project be developed for sustainable and harmonious development in connection with the neighboring hamlet hunters. The objective of this project was twofold: creating, for conservation value, complementary habitats from those present on the Vigueirat National Nature Reserve, and achieving this while allowing some hunting activity to continue as negotiated with local community stakeholders. Indeed, in the Camargue area, traditional rural activities, especially hunting, are important. Creating a wetland would increase the size of the available hunting ground for town hunters, who do not currently have much. Moreover, it would induce a close collaboration between nature reserve managers and hunters who have drastically different ways of managing wetland hydrology (hunters keep standing water in summer to attract waterfowl, leading to hydrological functioning in contrast to Mediterranean temporary wetlands, whose management has resulted in severe consequences for biodiversity). Because funding for a project can depend on its level of public acceptance (Miller & Hobbs, 2007), local participation is an essential ingredient for project success. The conflicts and compatibilities of the Cassaïre restoration project

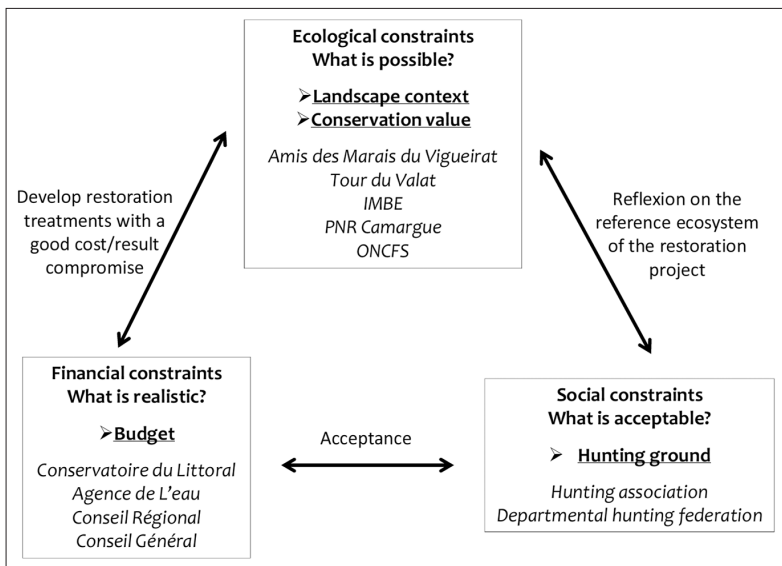


Figure 3 – Conceptual organization chart of the project design modified from Miller and Hobbs (2007).

objectives were carefully considered, and the project stood out as a shining example of co-management that properly takes into account local acceptance, projected benefit, social, financial, and ecological goals and constraints (Figure 3).

As determined by Donadieu (2002), the reference selection process needs to address the following four questions: 1) From whom to restore?, 2) What to restore?, 3) How to restore? and 4) How to evaluate the long-term success of the operation? For the Cassaïre site, the answers to these questions were: 1) for biodiversity and for the hunters, 2) a Mediterranean temporary wetland with high conservation value and suitable for hunting activities, 3) by using advanced engineering techniques, and 4) by using the notion of target species. Indeed, even though the facilitation of hunting activities was a major objective, the primary aim was to create natural habitats similar to the high conservation value habitats found in Camargue, and complementary to those of the Vigueirat National Nature Reserve. The notion of target species is thereby directly linked to the concept of reference ecosystems. These species are the species present in the reference and are usually contrasted with non-target species, which are species absent from the reference. A reduction in the number of non-target species accompanied by an increase in the number of target species can be an objective and an indicator of success in a restoration project, though it must be used with caution (Davis *et al.*, 2011). Because the restoration project

incorporated local stakeholders, other evaluation guidelines, which include social components, could be used as success indicators (such as the support of local stakeholders, hunting tables, and ecosystem services).

Reference ecosystems of the Cassaïre site

Mediterranean temporary wetland

Mediterranean temporary wetlands are depressions, characterized by variable flooding (concentrated in autumn, winter and spring) and a summer dry-out (Grillas *et al.*, 2004). They represent one of the most remarkable Mediterranean habitats, comprising a high plant diversity with many annual species, some of which are rare and endangered. These plants are well adapted to the Mediterranean climate because, by being annual they are able to make it through the dry summer and take advantage of the short favorable periods for reproduction. Examples include *Zannichellia obtusifolia* Talavera & al., *Callitriche lenisulca* Clavaud or *Tolypella hispanica* C.F.O. Nordstedt ex T.F.Allen (Grillas & Duncan, 1986; Grillas *et al.*, 2004). Grazing helps keep the habitat open and to aerate the soil by trampling. These habitats have lost their identity with the work of hydraulic facilities (containment and supply of fresh water) and have been subjected in recent decades to degradation and drastic area reduction due to agriculture, industry, recreational activities, and hunting (Hollis, 1992; Grillas *et al.*, 2004), making this type of habitat rare (Figure 4). Indeed, one of the main causes of degradation in Mediterranean temporary wetlands is water management in support of hunting activities in which water levels are maintained in summer, to attract waterfowl, and this has gradually favored perennial and cosmopolitan species over plant communities that are restricted to temporary wetlands (Tamisier & Grillas, 1994; Aznar *et al.*, 2003). The artificial addition of freshwater in summer is contrary to the natural functioning of wetlands and leads to conflicts and strong contention between conservationists and hunters, a recurrent issue that has been demonstrated yet again in a recent county hunting journal article that is critical of nature reserve managers

Mediterranean meso-xeric grassland

Mediterranean temporary wetlands are found in a mosaic together with many other habitats, including Mediterranean meso-xeric grasslands. It was therefore decided that a topography favorable to meso-xeric grasslands be created in addition to the depressions needed for temporary wetland restoration. A convenient way of simultaneously restoring both habitats is to use the soil that is removed, in creating the depressions, for establishing restored grasslands. A meso-xeric grassland is already present on the Cassaïre site as relics of natural habitats (Figure 2). Such grassland is found on never-flooded old eroded dune relief (fluvial or marine) that is less subject to the influence of salt than lower areas. This habitat has the highest plant richness in the Camargue area (Molinier & Tallon, 1970; Braun-Blanquet, 1973), composed in high proportion of annual species, such as *Brachypodium distachyon* (L.) P. Beauv., *Galium murale* (L.) All., or *Scorpiurus muricatus* L. These grasslands are traditionally managed by extensive on-and-off livestock grazing throughout the year, keeping habitats open, and enhancing biodiversity (Mesléard *et al.*, 1991). Having gone from around 4,000 hectares initially (Tamisier & Grillas, 1994) to less than 2,000 highly fragmented hectares today, they are also the most threatened habitat in the Camargue area (Figure 5). This is essentially the result of topological flattening of dune relief due to cultivation expansion.

Reference choice and landscape importance in restoration

The choice of these two reference ecosystems appears logical considering their contribution to regional biodiversity. Temporary wetlands and meso-xeric grasslands are rare, adapted to the Mediterranean climate, seriously endangered and host a high species richness. The dry phases in temporary wetlands are often considered as a disturbance (Bonis, 1998) on a par with grazing in meso-xeric grasslands (Mesléard *et al.*, 2011). The disturbance regimes of both ecosystems should be understood so that they can be re-established on the restored ecosystems, because they can create environmental heterogeneity and can affect community structure, diversity, and biotic interactions (Menninger & Palmer, 2006). Moreover, these two reference ecosystems are potentially achievable restoration targets because patches of these ecosystems remain

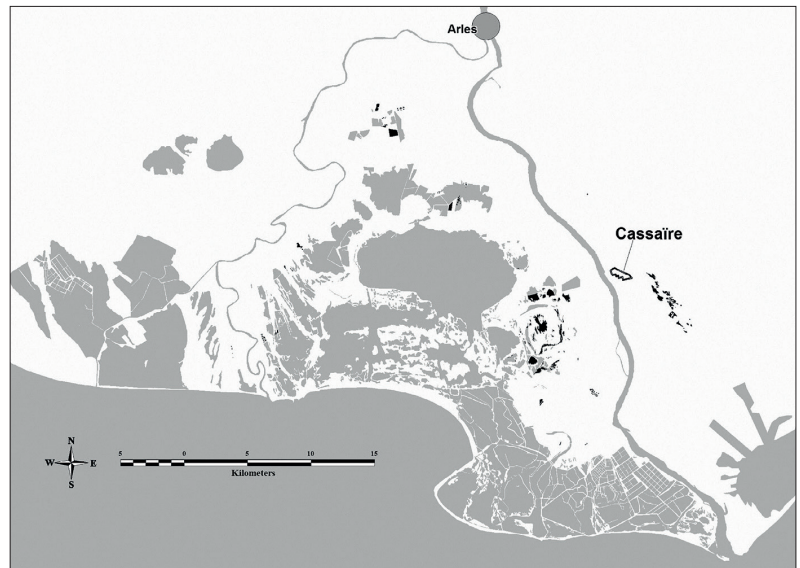


Figure 4 – Distribution of the Mediterranean temporary wetlands (in black) in Camargue area and location of the Cassaïre site. The grey shading indicates the other wetland types in the Camargue area.



Figure 5 – Distribution of the Mediterranean meso-xeric grasslands (in black) in Camargue area and location of the Cassaïre site. The grey shading indicates the other wetland types in the Camargue area.

in the Camargue area and close to the Cassaïre site (Figure 4 and Figure 5). Indeed, reference ecosystems must be sustainable in the future (Choi *et al.*, 2008). A landscape-scale approach can have notable implications for restoration.

- (1) It provides better guidance for selecting reference sites and establishing project goals.
- (2) It allows spatial configurations of restored elements appropriate for facilitating recruitment of flora and fauna, with intact regional ecosystems playing the role of propagule sources for colonizing restored areas (Cairns Jr., 1993; Bell *et al.*, 1997; Bornette

et al., 1998; Zedler, 2000; Shackelford *et al.*, 2013). The restored site can therefore have a strong influence on the relictual landscape responsible for exchanges of propagules to support a viable community, maintain biodiversity, contribute to regional dynamics, increase connectivity (Hilty *et al.*, 2012), decrease extinction debts (Smallwood, 2001; Piqueray *et al.*, 2011), have an important role within a metacommunity context (Turnbull *et al.*, 2000), and to potentially play the role of keystone community in fragmented landscape (Mouquet *et al.* 2013).

Ecological history of the Cassaïre site

Aims and methods

Ecological history is a tool that can be used to identify and characterize suitable targets for ecological restoration (Swetnam *et al.*, 1999; Jackson & Hobbs, 2009). Ecological history helps to define the state of the original ecosystem, the natural state of the landscape, and the dynamics of ecosystems. It also serves to assess the nature, duration, and intensity of disturbances (e.g. grazing suppression, cultural eutrophication, or river containment). Even when the historical state cannot be reached, historical information for a given site can be very useful in restoration planning (Swetnam *et al.*, 1999). To identify the history of the Cassaïre site in the grander context of the Plan du Bourg (Figure 1), its ecological history was assessed by searching historical documentary archives, old maps, written descriptions, aerial images, and by interviewing local stakeholders (Table 1).

Table 1 – Documentary sources and archives for the various dates.

Date	Documentary source
1640	Provence map
1760	Rhône mouth map
1770-1778	Cassini map
1811-1829	Country written description
1823-1828	Napoleonic land registry
1830-1901	Land registry
1896	Article about Cassaïre site
1944	US Army aerial images
1947-1998	IGN aerial images
1946-2004	Interviews of the former farmer

Results

Today, the Plan du Bourg area is separated from the Grande Camargue by the Grand Rhône, which is one of the branches of the Rhône river (Figure 1). Conversely, a geological study demonstrated that Plan du Bourg belongs to the Camargue area (Figure 6). The 1640 map of Provence indicates that prior to the containment of the Rhône, a branch of the Rhône formerly ran along the Crau area (Figure 7) to the east of the Plan du Bourg (Figure 1). The floodwaters of the Rhône and Durance rivers formed a permanent stream, the Duransole (Colin, 1904), that flowed freely through the Plan du Bourg. No written descriptions of the vegetation were found for this period, however, it is known that significant amounts of water and associated sediment inputs limited the local salinity and allowed the development non-halophilous riparian vegetation and fluvial dunes.

Cette pente n'existe que dans le Plan-du-Bourg qui n'appartient pas à la Crau, mais qui est une lisière le long du Rhône, bornée à l'Est par les étangs du Galejon, de Ligagnan, les Roubines, l'étang de Meyrane, etc. Elle fait réellement partie de la Camargue par la nature de son sol qui est limoneux et profond sans aucun galet. Autrefois elle tenait à la Camargue, parce que le Rhône coulait où coulent les Roubines qui marquent la limite de la Crau, puisque sur leur rive gauche on trouve le poudingue.

Figure 6 – Extract from County written description, Statistiques des Bouches-du-Rhône (1821).



Figure 7 – Provence map (Louis Cundier) indicating the former branch of the Rhône along the Crau area (1640). The Cassaïre site is located with red dot.

Water levels have been managed since the 14th century (De Villeneuve-Bargemon 1826) to reduce the hostility of the wetland areas and to dry out the Plan du Bourg, leading to the formation of Viguierat wetlands (currently the Viguierat National Nature Reserve) neighboring the Cassaïre site. This regional drying-out is inseparable from the Grand Rhône containment. Maps of 1760 and 1770 indicate that the Cassaïre site presented brush, wetlands and fluvial dunes (Figure 8), the latter having a relic still present today on the site (Figure 3).

The first specific indications of the Cassaïre site appear in the Napoleonic land registry (1823, Figure 9), indicating that the Cassaïre site was mainly composed of brackish marsh and flooded grassland, where grazing was common, and of small areas of vineyard and other cultivation. An extract from the press surrounding the sale of the site (Figure 10, 1896) indicates the presence of vineyards and other cultivation, gardens, and grassland.

By digitizing and analyzing aerial images from 1947 to 1998 (e.g. Figure 11), we detected a drastic reduction in natural habitat (from 69% to 8% of the total area, all of

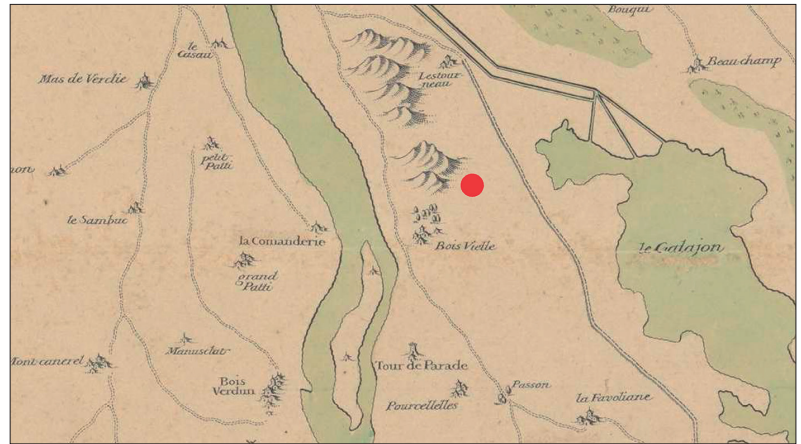


Figure 8 – Rhône mouth map (JB Bourgignon) indicating fluvial dunes (1706). The Cassaïre site is indicated by the red dot.



Figure 9 – Napoleonic land registry of the Cassaïre site delimited in red (1823).

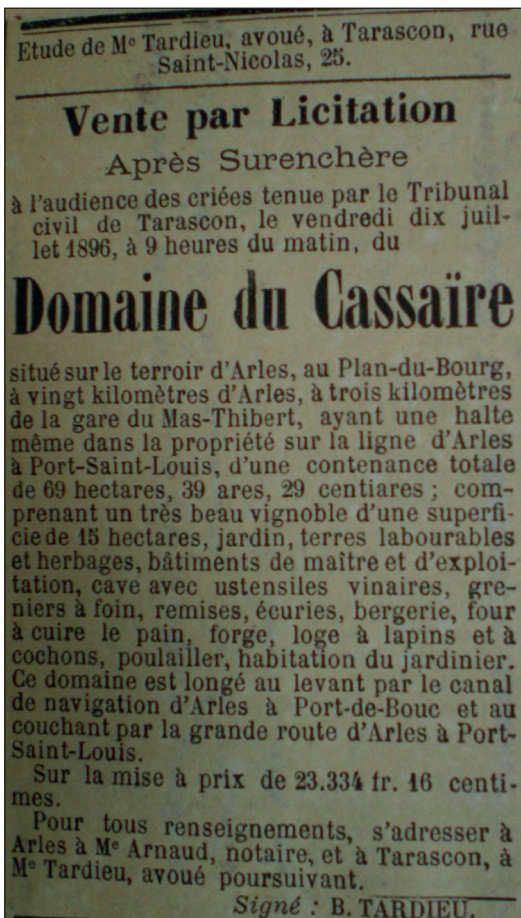


Figure 10 – Extract from the press surrounding the sale of the Cassaïre site (1896).

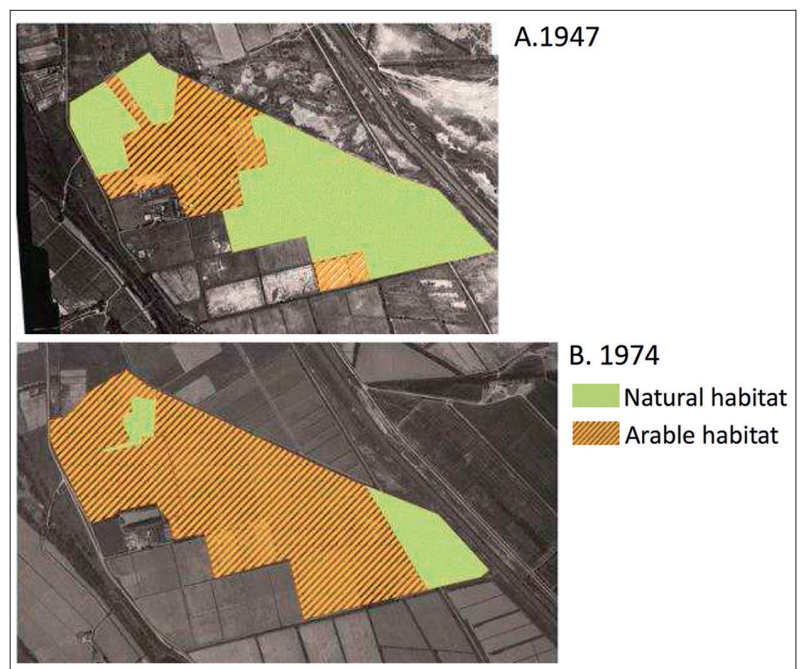


Figure 11 – Example of digitized aerial images showing the natural habitat (in green) and the arable habitat (in shaded orange) from 1947 and 1974.

which corresponds to the actual relic natural habitats, Figure 2) in favor of cultivation (from 31% to 92%, Figure 12). The site was leveled during several decades for arable land. Wheat, sunflower, sorghum, corn, and rice (for desalinating plots) were cultivated. Grazing was applied in autumn and winter on cultivated alfalfa or on natural grassland. In 1976, modernization of agricultural materials and practices led to a reduction in the total number of plots and an increase in plot size, and topographic level homogenization of the remaining plots was performed. In 2004, the site was mainly used for rice cultivation, with a few plots reserved for wheat.

Confirmation of our reference ecosystems

The ecological history of the site reveals deep human imprints on ecosystems and ensures that historical restoration targets (the state prior to human impacts) cannot be reached, because they are associated with hydraulic functioning (flooding of the Rhône and Durance) that no longer exists. The specific history of the site also reinforces our choice of socio-ecosystems because it serves to ensure the actual maintenance of ecological goods and services (Choi *et al.*, 2008; Jackson & Hobbs 2009; Davis *et al.*, 2011).

Conclusion

In the present context, in which the destruction of arable land continues to increase (Morel & Jean, 2010) and where numerous groups fighting for access to arable land continue to emerge, the opportunity and the motivation to restore natural ecosystems on arable land must be called into question. Moreover, as with all human activities, restoration must be equally subject to ethical analysis and justification (Katz, 2000).

Some arguments can be given to support the restoration of Le Cassaïre site. First, the former owners had no successors and Le Conservatoire du Littoral et des Rivages Lacustres was the only potential purchaser to show any interest in acquiring the site. Unlike the high-production agricultural holdings in the Camargue area (Mathevet, 2004), the site of Cassaïre is a small holding with low agricultural value, and whose reliance on agricultural subsidies provided the primary basis for economic survival. Moreover, by creating a location suitable for livestock grazing, the restored ecosystem presents a new agricultural opportunity, while simultaneously offering new services, such as hunting. Finally, although it would be ethically, financially, and ecologically undesirable to do so, the entire restoration operation could be completely reversed if arable land was needed later, and this is something that cannot be said for former agricultural land that has been filled in with concrete.

Acknowledgments

We would like to thank two reviewers for their useful comments on the manuscript.

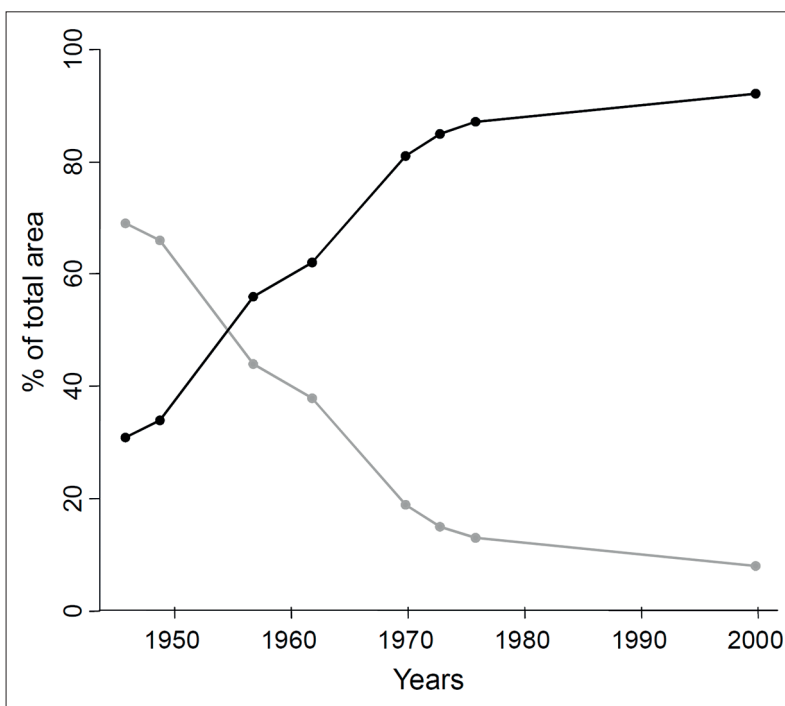


Figure 12 – Evolution of % area in natural habitats (grey lines) and cultivated land (black lines) in the Cassaïre site between 1944 and 1998. Data collected from the analysis of digitized aerial images.

References

- Aznar, J.-C., Dervieux, A. & Grillas, P. (2003). Association between aquatic vegetation and landscape indicators of human pressure. *Wetlands*, 23, 149-160.
- Bell, S.S., Fonseca, M.S. & Motten, L.B. (1997). Linking Restoration and Landscape Ecology. *Restoration Ecology*, 5, 318-323.
- Bonis, A. (1998). Coexistence in a variable and unpredictable habitat: the importance of the seed bank and contrasted regeneration niche for annual plants in temporary pools. *Ergebnisse der Limnologie*, 52, 53-69.
- Bornette, G., Amoros, C. & Lamouroux, N. (1998). Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology*, 39, 267-283.
- Braun-Blanquet, J. (1973). Fragmenta phytosociologica mediterranea I. *Vegetatio*, 27, 101-113.
- Cairns Jr., J. (1993). Is restoration ecology practical? *Restoration Ecology*, 1, 3-7.
- Choi, Y.D. (2004). Theories for ecological restoration in changing environment: toward futuristic restoration. *Ecological Research*, 19, 75-81.
- Choi, Y.D. (2007). Restoration ecology to the future: A call for new paradigm. *Restoration Ecology*, 15, 351-353.
- Choi, Y.D., Temperton, V.M., Allen, E.B., Grootjans, A.P., Halassy, M., Hobbs, R.J., et al. (2008). Ecological restoration for future sustainability in a changing environment. *Écoscience*, 15, 53-64.
- Clewell, A.F. & Aronson, J. (2007). *Ecological restoration, Second edition: Principles, values, and structure of an emerging profession*. Island Press, Washington, Covelo, London, 216 p.
- Colin, J.L.A. (1904). *Annibal en Gaule*. R. Chapelot et cie, Paris.
- Combes, F. (1989). Restauration des terrains en montagne. Du rêve à la réalité. *Revue forestière française*, 41(2), 91-106.
- Davis, M.A., Chew, M.K., Hobbs, R.J., Lugo, A.E., Ewel, J.J., Vermeij, G.J., et al. (2011). Don't judge species on their origins. *Nature*, 474, 153-154.
- De Villeneuve-Bargemon, C.C. (1826). *Statistique du département des Bouches-du-Rhône*. Département des Bouches-du-Rhône.
- Donadieu, P. (2002). Les références en écologie de la restauration. *Revue d'écologie*, supplément 9, 109-119.
- Gann, G.D., McDonald, T., Walder, B., Aronson, J., Nelson, C.R., Jonson, J., et al. (2019). International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restoration Ecology*, 27, S1-S46.
- Gobster, P.H. & Hull, R.B. (2000). *Restoring nature: Perspectives from the social sciences and humanities*. Island Press, Washington, Covelo, 269 p.
- Grillas, P. & Duncan, P. (1986). On the distribution and abundance of submerged macrophytes in temporary marshes in the Camargue (S. France). In: *Proceedings EWRS/AAB 7th Symposium on aquatic weeds*. Loughborough, 133-141.
- Grillas, P., Gauthier, P., Yavercovski, N. & Perennou, C. (2004). *Les mares temporaires méditerranéennes: enjeux de conservation, fonctionnement et gestion vol. 1*. Station biologique de la Tour du Valat, Arles.
- Hilty, J.A., Jr, W.Z.L. & Merenlender, A. (2012). *Corridor ecology: The science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation*. Island Press, Washington, Covelo, 368 p.
- Hobbs, R.J. & Norton, D.A. (1996). Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 4, 93-110.
- Hollis, G.E. (1992). The causes of wetland loss and degradation in the Mediterranean. *IWRB Spec Publ: Managing Mediterranean wetlands and their birds*, 20, 83-90.
- Jackson, S.T. & Hobbs, R.J. (2009). Ecological restoration in the light of ecological history. *Science*, 325, 567-569.
- Katz, E. (2000). Another look at restoration: technology and artificial nature. In: Gobster, P.H. & Hull, R.B. (eds), *Restoring nature: Perspectives from the social sciences and humanities*. Island Press, Washington, Covelo, 37-48.
- Leopold, A. (1949). *A Sand County Almanac*. Oxford University Press, Oxford.
- Mathevet, R. (2004). *Camargue incertaine. Sciences, usages et natures*. Buchet-Chastel, Paris.
- Menninger, H.L. & Palmer, M.A. (2006). Restoring ecological communities: from theory to practice. In: Falk D.A., Palmer M.A. & Zedler J.B. (eds.), *Foundations of Restoration Ecology*, Island Press, Washington, 88-112.
- Mesléard, F., Grillas, P. & Lepart, J. (1991). Plant community succession in a coastal wetland after abandonment of cultivation: the example of the Rhone delta. *Vegetatio*, 94, 35-45.
- Mesléard, F., Mauchamp, A., Pineau, O. & Dutoit, T. (2011). Rabbits are more effective than cattle for limiting shrub colonization in Mediterranean xero-halophytic meadows. *Écoscience*, 18, 37-41.
- Millar, C.I. & Brubaker, L.B. (2006). Climate change and paleoecology: new contexts for restoration ecology. In: Falk D.A., Palmer M.A. & Zedler J.B. (eds.), *Foundations of Restoration Ecology*, Island Press, Washington, 315-340.
- Miller, J.R. & Hobbs, R.J. (2007). Habitat restoration: Do we know what we're doing? *Restoration Ecology*, 15, 382-390.
- Molinier, R. & Tallon, G. (1970). Prodrome des unités phytosociologiques observées en Camargue. *Bull. Museum Hist. Nat. Marseille*, 30, 5-110.
- Morel, M.P. & Jean, R. (2010). *L'utilisation du territoire entre 2006 et 2009. L'artificialisation atteint 9 % du territoire en 2009*. Ministère alimentation, agriculture et pêche, Paris, coll. « Agreste Primeur », 4 p.
- Mouquet, N., Gravel, D., Massol, F. & Calcagno, V. (2013). Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 16, 1-8.
- Piqueray, J., Bottin, G., Delescaille, L.-M., Bisteau, E., Colinet, G. & Mahy, G. (2011). Rapid restoration of a species-rich ecosystem assessed from soil and vegetation indicators: The case of calcareous grasslands restored from forest stands. *Ecological Indicators*, 11, 724-733.
- Shackelford, N., Hobbs, R.J., Burgar, J.M., Erickson, T.E., Fontaine, J.B., Laliberté, E., et al. (2013). Primed for change: developing ecological restoration for the 21st century. *Restor. Ecol.*, 21, 297-304.
- Smallwood, K.S. (2001). Linking habitat restoration to meaningful units of animal demography. *Restoration Ecology*, 9, 253-261.

- Swetnam, T.W., Allen, C.D. & Betancourt, J.L. (1999). Applied historical ecology: Using the past to manage for the future. *Ecological Applications*, 9, 1189-1206.
- Tamisier, A. & Grillas, P. (1994). A review of habitat changes in the camargue: An assessment of the effects of the loss of biological diversity on the wintering waterfowl community. *Biological Conservation*, 70, 39-47.
- Turnbull, L.A., Crawley, M.J. & Rees, M. (2000). Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, 88, 225-238.
- White, P.S. & Jentsch, A. (2004). Disturbance, succession and community assembly in terrestrial plant communities. *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, Covelo, London, 342-366.
- Zedler, J.B. (2000). *Handbook for restoring tidal wetlands*. CRC Press, Boca Raton, 439 p.

Allelopathic potential of litter leachates and aqueous extracts of some understory shrubs of the Mediterranean maquis on the germination of *Quercus suber* L.

Potentiel allélopathique d'extraits de litière et de quelques espèces du maquis méditerranéen sur la germination des glands de Quercus suber L.

Samir BENAMIROUCHE^{1,*}, Mohamed SEBTI², Bouchra KADDOUR²

1. Institut national de recherche forestière, station régional de recherche forestière de Jijel, Jijel, Algérie

2. Laboratoire de Biotechnologie, environnement et santé, Université Mohammed Seddik Benyahia, Jijel, Algérie

* Corresponding author: sbenamirouche@gmail.com

Received: 11 Aug., 2021; First decision: 17 Jan, 2022; Revised: 26 March; Second decision: 27 May; Revised: 9 June; Accepted: 21 June

Abstract

This study examines for the first time the vulnerability of cork oak (*Quercus suber* L.) acorns to allelochemicals released by some understory species common in the Mediterranean maquis. Accordingly, litter leachates and fresh shoot aqueous extracts of *Myrtus communis*, *Erica scoparia* and *Cistus salviifolius* were prepared at concentrations corresponding to their respective covers in two sites located on the coast of eastern Algeria. The prepared solutions were then used to wet glass boxes filled with sand, sown with cork oak acorns and incubated at 20°C for germination tests during a period of 30 days. Distilled water was used as the control treatment. There was no inhibitory effect of the solutions used to wet the acorns on germination time or percentage when

compared to the control. Overall, the inhibitory rates were below 20% and thus with no practical relevance. Further laboratory and fields investigations are needed to support these initial results and to get more detail information on the implication of the allelopathic potential on first stage of cork oak regeneration, including germination, seedling survival and growth parameters.

Résumé

Cette étude examine la vulnérabilité des glands de chêne-liège (*Quercus suber* L.) aux composés allélopathiques émis par des espèces communes du maquis méditerranéen. À cette fin, des lessivas de litière et des macéras d'organes aériens de

Keywords: Mediterranean shrubs, *Quercus suber*, regeneration, germination, allelopathy, bioassay, water extract.

Mots-clés : Maquis méditerranéen, *Quercus suber*, régénération, germination, allélopathie, bio-essai.

Myrtus communis, *Erica scoparia* et *Cistus salvifolius* ont été préparés à des concentrations proportionnelles à leurs recouvrements respectifs dans deux sites localisés sur le littoral Est-Algérien. Les solutions préparées ont été utilisées pour humecter des glands de chêne-liège semés en boîtes en verre, remplies de sable et mis à germer en enceinte maintenue à une température de 20 °C. L'eau distillée a été utilisée comme solution d'arrosage témoin. Les résultats ont montré qu'aucun effet inhibiteur sur la vitesse et le pourcentage de germination n'a été observé pour les glands humectés par les différentes solutions par rapport au témoin. Les taux d'inhibition calculés étaient, dans l'ensemble, inférieurs à 20 % et donc sans intérêt pratique. Des recherches complémentaires au laboratoire et sur le terrain sont requises pour consolider ces premiers résultats et pour avoir plus d'informations sur l'implication du potentiel allélopathique dans la régénération du chêne-liège aux stades germination, croissance et survie des semis.

Introduction

Allelopathy is defined as the beneficial or harmful influence that a plant exerts over other plants through the release of secondary metabolites into the environment (Rice, 1984). Allelochemicals, organic compounds involved in this phenomenon, can be released through volatilization, leaching from leaves, degradation of plant residues, and root exudation (Bertin *et al.*, 2003). Allelochemicals includes terpenoides, N-containing compounds and phenols (Scavo *et al.*, 2018) that may be present in different parts of the emitting plant including leaves, stems, fruits, roots, rhizomes, seeds, flowers and pollen (Qin *et al.*, 2006; Bertin *et al.*, 2003) and could negatively or positively affect germination (Al Humaid & Warrag, 1998; Djurdjevic *et al.*, 2004), plumule and radicle length (Al Humaid & Warrag, 1998; Tobe *et al.*, 2000), seedlings growth (Bhatt & Todorica, 1990) and survival (Smith, 1990) of the receiving plant sharing the same habitat. Allelopathy can affect many aspects of plant ecology, including occurrence, growth, and plant succession, the structure of plant communities, dominance, diversity, and plant productivity (Shankar *et al.*, 2014).

Allelopathy is a complex ecological phenomenon, and it has proven notoriously difficult to develop experimental methods that can distinguish the role of both chemical interference and resource competition on plant growth (Weidenhamer, 2008). No commonly

agreed well-defined method exists for verification of allelopathic activity. To demonstrate whether allelopathy offers the most reasonable explanation of an observed pattern, a series of laboratory and field experiments must typically be carried out (Kruse *et al.*, 2000). Bioassays in laboratory, greenhouse or field should preferably be conducted with plants that naturally occur together (Kruse *et al.*, 2000). One of the most widely used bioassay techniques for studying allelopathy involves the preparation of aqueous extracts of plant leaf or root material and testing them on seed germination and seedling growth of different species under laboratory conditions (Inderjit & Dakshini, 1990).

Further to oldest examples in study of allelopathy linked to the inhibitory effect of black walnut on neighbouring plants species (Jose & Gillespie, 1998), many species were identified as having great allelopathic effects on other species (Rice, 1984; Coder & Daniel, 1999; Wink, 1999). Several studies were carried out in forest plantations (Casal *et al.*, 1985; Molina *et al.*, 1991; Pellissier, 1994; González *et al.*, 1995; Reigosa *et al.*, 1998; Hashoum *et al.*, 2017). Allelopathy appears both when forest-dominant plants affect the understory species and when understory shrubs negatively affect the regeneration of trees (Reigosa & González, 2010).

Mediterranean plants produce numerous secondary metabolites that could be involved in allelopathic interactions (Scognamiglio *et al.*, 2013), thereby many studies have looked at allelopathic potential in the Mediterranean context (e.g. Bousquet-Mélou *et al.*, 2005; Bonin *et al.*, 2007; Valera-Burgos *et al.*, 2012; Hashoum *et al.*, 2017; Santonja *et al.*, 2019; Ferhat *et al.*, 2019). Allelopathic interactions in Mediterranean ecosystem have been mostly studied in the first stages of ecosystem dynamics, shrublands and pine forests (Hashoum *et al.*, 2017). Herbaceous species composition in the understory of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) forests was strongly influenced by allelochemicals released by pine needle leachates (Fernandez *et al.*, 2013). Moreover, it has been suggested that the allelopathic activity of Aleppo pine could be involved in pine forest regeneration failure through autotoxicity (Fernandez *et al.*, 2008) and in pine-oak succession (Fernandez *et al.*, 2016). The Mediterranean oak (*Quercus ilex* L.) was also found to emit large amounts of monoterpenes responsible for autoallelopathic phenomena, producing effects such as

total or delayed inhibition of germination or seedling growth reduction (Penúelas & Llusà, 1999). Hashoum *et al.* (2017) also revealed that aqueous extracts of senescent leaves of the woody species (*Quercus pubescens*, *Acer monspessulanum* and *Cotinus coggygria*) could control the dynamic of two herbaceous species *Festuca ovina* and *Linum perenne*.

On the other hand, it has been demonstrated that subcanopy evergreen shrubs inhibit canopy tree seedling recruitment in many temperate and boreal forests worldwide (Nilsen, 2002). Several Mediterranean shrubs possess a phytotoxic activity (Arminante *et al.*, 2006; Araniti *et al.*, 2012) which could impact surrounding communities (Hashoum *et al.*, 2017). Water soluble from the Mediterranean aromatic shrub *Cistus ladanifer* inhibits the germination and growth of *Trifolium subterraneum* (Dias and Moreira, 2002). Herranz *et al.* (2006) studied the inhibitory effect of *Cistus ladanifer* extracts on the germination of 20 Mediterranean species. They found that the allelopathic effect of *C. ladanifer* may influence the composition and structure of Mediterranean communities where the species is present.

Cork oak (*Quercus suber* L.) is one of the major tree species of the Western Mediterranean region where it occupies areas of high socio-economic and ecological relevance (Aronson *et al.*, 2009; Bugalho *et al.*, 2011), extending over 2.2 million hectares (Montero-Muñoz *et al.*, 2021). However, the persistence of the species is a subject of serious concern because of the lack of natural regeneration (Acácio *et al.*, 2007; Rossetti & Bagella, 2014; Montero-Muñoz *et al.*, 2021), the failure of reforestation both by seeding or planting of seedlings (Acácio *et al.*, 2007; Tsakalidimi *et al.*, 2012) and the general decline reported across the range of the species whose real causes remain poorly understood (Brasier, 1996; Aronson *et al.*, 2009). Limitations to natural regeneration from seed have been attributed to several causes, such as the seed short life, the pre and post-dispersal predation (Arosa *et al.*, 2015), the massive collection of acorns for human and animal feeding and for seedling cultivation, the seedling predation by livestock and wild animals (Costa *et al.*, 2017), the low seedling survival due to summer drought (Marañón *et al.*, 2004; Acácio *et al.*, 2007; Pulido *et al.*, 2013) and more recently the increasing fire frequency. Nevertheless, the natural regeneration process in cork oak forest remains to be elucidated (Arosa *et al.*, 2015)

and to the best of our knowledge there are no published studies focused on the allelopathic effect on cork oak regeneration. In fact, the understory of cork oak trees is generally dominated by various aromatic shrub species that could intervene in the recruitment of cork oak seedlings through allelopathic interactions. Accordingly, we expect that allelochemicals released from understory shrub species could be inhibitors to acorn germination. In fact, inhibiting the germination can be critical for the plant growth cycle (Hojatian Far & Bagherzadeh, 2018). Thus, this study was undertaken to assess, for the first time, the allelopathic potential of litter leachates and aqueous extracts from some common understory shrub species on the germination of cork oak acorns in a laboratory bioassay.

Methods

Study site description

The study was carried out in March 2014 in two sites of the national forest of El-Aouana located on the coast of eastern Algeria (Wilaya of Jijel). Both sites, I (36°47'29.36"N, 5°39'57.19"E, 22m) and II (36°47'27.91"N, 5°40'10.39"E, 37m), are natural cork oak forest with deficiency of natural regeneration. They are protected from anthropic (human, livestock and wild animals) damage. Therefore, we expected that the regeneration deficiency may be attributed to other factors including summer drought and the allelopathic hypothesis, which is what it is studied here for the first time.

From a climatic point of view, the data recorded during the period 2002-2012 places the two sites in the wettest zone of the country with rainfall exceeding 1100mm/year, more than 75% of which falls in winter and autumn and an average annual temperature of 18°C. From a topographical point of view, site I is located on flat (all azimuths) topography, whereas site II is located on slightly sloped topography (Table 1).

Table 1 – Geographical location and topography of the studied sites.

Site	Longitude (°)	Latitude (°)	Elevation (m)	Slope (%)	Exposure
I	36°47'30.93"N	5°39'57.48"E	22	0	-
II	36°47'26.68"N	5°40'08.98"E	50	20	North



Figure 1 – The two studied sites, I and II.

The vegetation in both sites is a cork oak stand with three strata: a clear cork oak tree stratum, a shrub stratum formed by species characteristic of the cork oak floral assemblage and an herbaceous stratum. Even with the protection against livestock and a good acorn production in 2014, no seedling of cork oak were recorded in the two sites.

Table 2 – Operating conditions linked to the preparation of the aqueous extracts.

Site	Site I		Site II		
	<i>Myrtus communis</i>	<i>Erica scoparia</i>	<i>Myrtus communis</i>	<i>Erica scoparia</i>	<i>Cistus salviifolius</i>
Plant matter (g)	70	150	10	110	260
Distilled water (g)	1000	1000	1000	1000	1000
Concentration (%)	7	15	1	11	26

Conduct of the experiment

With the aim to assess the existence of an allelopathic effect on the germination of cork oak from the most common understory shrub species, an experiment was conducted in the laboratory of the regional site of forest research of Jijel. Accordingly, we performed floristic surveys in the two sites to list the understory species and their respective covers. Afterwards, we selected species with known allelopathic potential for the experiment.

Floristic surveys

The survey methodology of plant species composing the understory of cork oak in the two sites was the point contact method or linear survey developed by Levy & Madden (1933). The procedure used in the field was that described by Daget & Poissonet (1991) that consists in recording the species encountered in the vertical of 100 points arranged regularly along the lines crossing the sites. To this end, we have placed a knotted wire at 100 equidistant points of 20cm. The species encountered in the vertical of each point were recorded on a pre-coded sheet. The centesimal frequencies of the species, determined after synthesis of the survey data, were subsequently used to calculate the respective covers.

Preparation of the aqueous extracts

The aqueous extracts were prepared from the above ground parts of three shrub species present in the studied sites which are Common Myrtle (*Myrtus communis* L., Myrtaceae), Green heather (*Erica scoparia* L., Ericaceae) and Sageleaf Rockrose (*Cistus salviifolius* L., Cistaceae). The three species were selected for the allelopathic effects reported for *Myrtus communis* (Bapeer, 2012) or belonging to families where the allelopathic potential is very common, this is the case of *Erica arborea* (Gallet & Pellissier, 2002; Nilsen, 2002) and *Cistus salviifolius* (Bonin *et al.*, 2007).

To prepare aqueous extract, plants were harvested in the morning because it is at this time of the day that they are most loaded with active components (Goulley, 2014). As soon as possible after harvest, leaves and floral buds, were separated from branches and immediately soaked in 1 L of distilled water for 7 days to extract allelochemicals (Baldwin

& Crosby, 2016). The concentrations of the prepared extracts correspond to the cover rates of the harvested species on the studied sites as it is shown in Table 2.

Preparation of litter leachates

To prepare litter leachates, a sampling area of 0.11m² (0.33m × 0.33m) of litter was removed by hand shovel at a deep of 0.18m. The operation was gently carried out to preserve the structure of the removed layer. The amount of rainwater used to prepare the leachates was calculated by reference to the amount of rain registered in March 2014, which was 108.19 L/m². Each excavated layer would have received 11.90 L of rainwater. The excavation of the litter was carried out on March 20, and therefore the amount of rainwater that has been used was approximately 4 L. The layers excavated from the two sites were then watered with 4 L of rainwater collected in rainy days. At the end of the maceration and leaching periods, the solutions were filtered with Whitman N°1 filter paper, transferred in tightly plastic bottles then kept in refrigerator for germination test.

Seed germination experiment

Cork oak acorns used in the experiment were hand collected in November 2013 from trees selected in the studied sites. After visual cleaning followed by water flotation test to remove empty, dried and infested acorns, the apparently healthy acorns were stored in a cold room until they were used in the experiment.

In March 2014, acorns were removed from the cold room and those appearing intact were individually sown in glass boxes filled with wadi sand. Prior to sowing, the wadi sand was sterilized at 200°C to avoid any sort of contamination (Merouani *et al.*, 2005). Irrigation with aqueous extracts, litter leachates and distilled water for the control was carried out in such a way as to keep the substrate moist over the experiment time. Treatments were then incubated at 20°C (Merouani *et al.*, 2001). The germinated acorns were counted every three days until the end of the germination period predefined at 30 days.

The experiment was laid out in completely randomized design with five replications. There were 8 moistening solutions: 2 litter leachates, 5 aqueous extracts and the control which was distilled water. Each moistening solution

(litter leachates, aqueous extract and control) was set as a treatment represented by a glass boxes containing 25 acorns (5 × 5). Thus, the experiment consisted on a total of 200 acorns (25 acorns × 8 moistening solutions).

Sampling and measurements

To assess the effects of aqueous extracts on cork oak, germination percentage and mean germination time (MGT) were monitored for a period of 30 days. Germination defined as radical protrusion and elongation by at least 20mm was determined by counting germinated seeds every 3 days (72 hours). Germination percentages were calculated on the 30th day as the ratio between the number of acorn germinated and the total of acorns used in each treatment (moistening solution). Mean germination time (GMT) for each moistening solution was obtained by using the excel tool calculator for germination parameters developed by Khan (2020).

In accordance with Scavo *et al.* (2018) and Bao *et al.* (2015), allelopathic effect response index (RI) was calculated using the equation (1) of Williamson & Richardson (1988):

$$RI = \begin{cases} 1 - \frac{C}{T} & \text{if } T \geq C \\ \frac{T}{C} - 1 & \text{if } T < C \end{cases} \quad (1)$$

where T is the seed germination (%) in the moistening solution (leachates or leaf aqueous extracts) and C is the seed germination (%) in the control. RI ranges from -1 to +1, with positive values indicating the stimulation of germination and negative values indicating the inhibition of germination.

Furthermore, percentage inhibition of germination was calculated at the end of the germination period using the formula:

$$I.G (\%) = ((G-g)/G) \times 100$$

where G: percentage of germination in distilled water and g: percentage of germination in the moistening solution. The inhibitory percentages were classified according to the scale of the Commission of Biological Tests of the French Society of Phytiatry and Phytopharmacy reported by Rsaissi *et al.* (2013):

- 95 - 100% very active
- 80 - 95% active
- 60 - 80% moderate effect
- 40 - 60% low effect
- < 40% effect with no practical relevance

Statistical analysis

All the data generated from the experiment were subjected to one-way ANOVA test (moistening solution factor) using XLSTAT (Addinosoft©). Percentage values were arcsine-transformed to ensure normality and

homogeneity before analysis. Significant means were separated using Newman-Keuls multiple range test with a significance level of 95%.

Results

Characterization of plant communities

Results of the linear vegetation survey revealed the presence of 18 species belonging to 15 botanical families of which the Asteraceae was the dominant family (Figure 2). Seven species, including *Phillyrea angustifolia*, *Smilax aspera*, *Rubus ulmifolius*, *Inula viscosa*, *Ranunculus repens*, *Myrtus communis* and *Erica scoparia*, were listed in the two sites but with different covers.

Among the recorded species, three species belong to families where the allelopathic potential is very common, including *Erica scoparia*, *Myrtus communis* and *Cistus salviifolius*.

Effects of litter leachates and aqueous extracts on germination parameters

Germination percentage

The results of the ANOVA applied on data related to germination percentage showed that the effect of moistening solutions on final germination percentage was significant at the probability level of 5% ($F = 92.03$; $p < 0.0001$). The minimum germination percentage (80%) was observed with site I *Myrtus communis* extracts and site II *Erica scoparia* extracts, and the maximum germination percentages (96%) were found with site I leachate and site II *Myrtus communis* aqueous extract (Figure 3).

Although been different ($P < 0.0001$), the inhibitory effects on germination were below 20% for all leachates and aqueous extracts (Figure 4). The maximum percentage of inhibition was shown with the site I *Myrtus communis* extract (13.04%), whereas the minimum percentage of inhibition was shown with site II *Myrtus communis* extract (-4.35%).

The same kinetics of germination was recorded for all moistening solutions. The

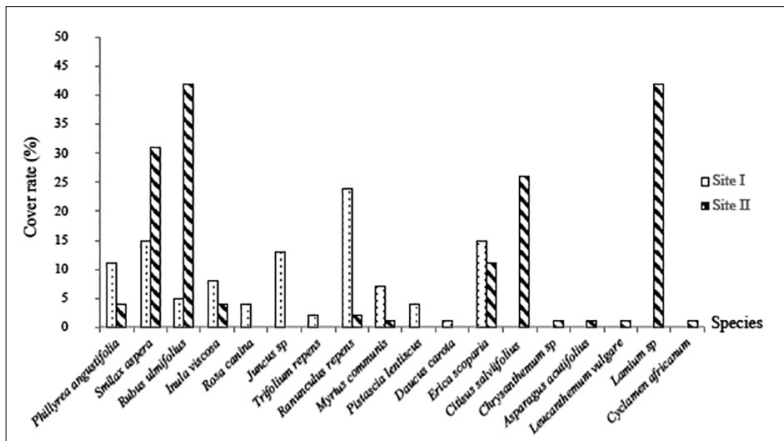


Figure 2 – Covers of the species encountered in the two sites. The covers were calculated using the corresponding centesimal frequencies achieved from the vegetation survey.

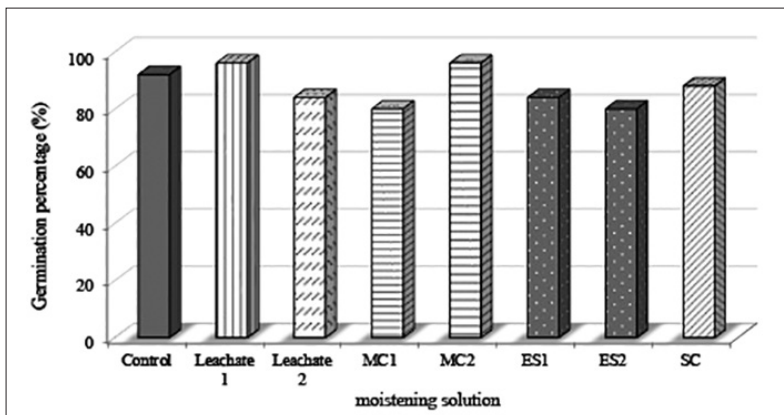


Figure 3 – Effect of litter leachates and aqueous extracts on final germination percentage of acorns. MC: *Myrtus communis*, ES: *Erica scoparia*, SC: *Cistus salviifolius*. 1: site I, 2: site II.

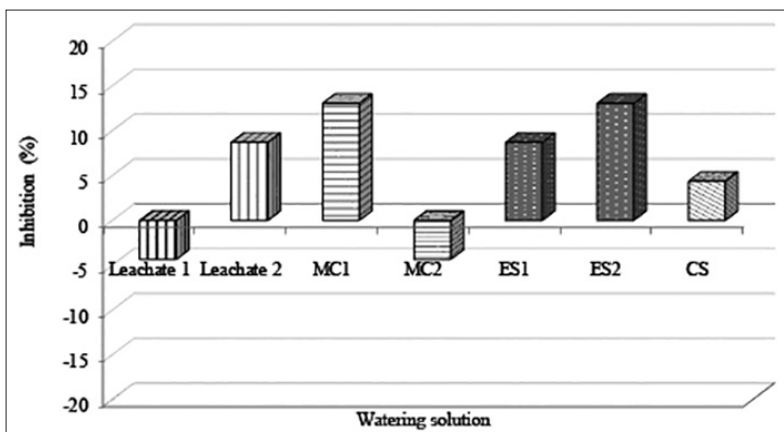


Figure 4 – Effect of litter leachates and aqueous extracts on the inhibition of germination (%). MC: *Myrtus communis*, ES: *Erica scoparia*, SC: *Cistus salviifolius*. 1: site I, 2: site II.

mean germination times shown in table 3 indicated that the different solutions exhibiting MGTs ranging between 17.87 and 18.83 days. Leachates nor extracts caused significant delay in germination when compared to the control exhibiting a MGT of 17.72 days ($F = 1.65$; $p = 0.191$). The inhibition response index (RI) of both site 1 leachate and site 2 *Myrtus communis* extract was significantly higher (0.04%) than that of the other moistening solutions exhibiting negative values ranging between -0.13 and -0.04% ($F = 159.71$; $p < 0.001$).

Discussion

The goal of this study was to examine the potential allelopathic effect of litter leachates and aqueous extracts of some understory shrub species on the germination of cork oak. The litter leachates were prepared with soil layers excavated from the two studied sites, whereas the aqueous extracts were prepared from three common understory shrub species belonging to families where the allelopathic potential is very common, which were *Myrtus communis*, *Erica scoparia* and *Cistus salviifolius*. The aqueous extracts were prepared with concentrations corresponding to the covers of the three selected species calculated from data of floristic survey performed in the two sites. Our results indicated that litter leachates and aqueous extracts of *Myrtus communis*, *Erica scoparia* and *Cistus salviifolius* had no significant inhibitory effect on cork oak germination as compared to the control. Moreover, both site 1 and 2 litter leachates and aqueous extracts did not delayed cork oak acorn germination. Though statistically different, the percentages inhibition of germination observed (-4.35 - 13.04%) were, in most cases, very low and with no practical relevance according to the scale of the Commission of Biological Tests of the French Society of Phytiatry and Phytopharmacy reported by Rsaissi *et al.* (2013).

Several studies showed that the inhibition of germination and seedling growth was concentration dependent (*ex.* Bonin *et al.*, 2007; Bao *et al.*, 2015; Hojatian Far & Bagherzadeh, 2018). In the current study, the extracts concentrations of *Myrtus communis* were lower than the 10% concentration commonly used in allelopathy studies (Rutherford & Powrie, 1993; Laterra & Bazzalo, 1999) and higher

Table 3 – Allelopathic effects of litter leachates and leaf aqueous extracts on seed germination (G %), mean germination time (MGT days) and response index (RI).

Watering solution	G (%)	MGT (days)	RI
Control	92.0	17.72	-
Litter leachate 1	96.0	18.36	0.04
Litter leachate 2	84.0	18.80	-0.09
MC1	80.0	18.83	-0.13
MC2	96.0	18.75	0.04
ES1	84.0	18.76	-0.09
ES2	80.0	18.05	-0.13
CS	88.0	17.87	-0.04

for extracts prepared from *Erica scoparia* and *Cistus salviifolius*. Therefore, it can be suggested that the aqueous extracts used in the present study, that have been prepared according to field conditions (cover of the species) were not high enough to cause significant impact on acorn germination. Moreover, the deviation observed between the percentages of inhibition observed in the extracts of *Myrtus communis* harvested from the two sites I and II is not enough to confirm that the effect is concentration-dependent. Our results are corroborated by Ambika (2013), who found as an allelochemical may be inhibitory at high concentration, stimulatory at low concentration, or have no effect at other concentrations. Nevertheless, the low concentrations achieved in this study reflect the difficulties encountered in relating laboratory bioassays to allelopathic interactions in the field (Rietveld, 1983; Fernandez *et al.*, 2013). However, such limitations do not minimize the relevance of laboratory tests studying the allelopathic interactions, particularly when they use the soil and species present in the studied site, as in this study. In this regard, Rietveld (1983) reported that the allelopathic effects of juglone observed in the fields are most likely the results of longer term exposures of the target species to moderate juglone concentrations and that moderate and low juglone concentrations may inhibit or stimulate growth for a period of time before any obvious symptoms of toxicity appears.

On the other hand, it has been highlighted that the availability of allelochemicals at an adequate state of sensitivity of the target plant can be determinant (Doré *et al.* 2004; Reigosa & González 2010). The same concentration of an allelochemical can be effective on a stressed plant, if the plant is suffering competition for light, water, or nutrients, or if the biotic or abiotic conditions are harmful for

the metabolism of the plant (Einhellig, 1986; Inderjit & Mallik, 1997; Shibuya *et al.*, 1994). In addition, a case study of Sorghum allelopathy suggests that inhibition of a receiving species results from the joint action (synergy) of a number of allelochemicals with different cellular sites of action. Our experiment was performed under laboratory conditions that did not reflect the real growth conditions generally encountered in Mediterranean environment which are often restrictive for recruitment of new plants. Moreover, and contrary to what expected, the absence of a clear allelopathic effect may be due to a more tolerance of cork oak to allelochemicals released from the understory shrubs recognized for their allelopathic potential, as it has been previously shown by Rietveld (1983) about the tolerance of white oak (*Quercus alba* L.) to juglone isolated from black walnut (*Juglans nigra*) in laboratory experiment.

Based on the outcomes of this first contribution studying the allelopathic potential on germination of cork oak in laboratory conditions, allelopathy does not appear to be involved in the recruitment of cork oak at least in the germination stage. Therefore, and to overcome the limitations of this first study, further research for an extended period, under field or at least nursery conditions and with extract of much higher concentrations is needed to consolidate the obtained results and to get more detail information about the implication of the allelopathic potential on the first stage of cork oak regeneration including germination, seedling growth and survival. Moreover, a case study is necessary to confirm the persistence of the inhibitory effect of allelochemicals under Mediterranean field conditions.

References

- Acácio, V., Holmgren, M., Jansen P.A. & Schrotter O. (2007). Multiples recruitment limitation causes arrested succession in Mediterranean cork oak systems. *Ecosyst.*, 10, 1220-1230.
- Al Humaid, A.I. & Warrag, M.O.A. (1998). Allelopathic effects of mesquite (*Prosopis juliflora*) foliage on seed germination and seedling growth of bermudagrass (*Cynodon dactylon*). *J. Arid. Environ.*, 38(2), 237-243.
- Ambika, S.R. (2013). Multifaceted attributes of allelochemicals and mechanism of allelopathy. In *Allelopathy: Current trends and future applications* (eds Cheema Z.A., Farooq M., Wahid A.). Springer, Berlin, Heidelberg, Germany, 16, 389-405.
- Araniti, F., Sorgonà, A., Lupini, A. & Abenavoli, M.R., 2012. Screening of Mediterranean wild plant species for allelopathic activity and their use as bio-herbicides. *Allelop. J.*, 29(1), 107-124.
- Arminante, F., Falco, E., De Feo, V., De Martino, L., Mancini, E. & Quaranta, E. (2006). Allelopathic activity of essential oils from Mediterranean Labiatae. *Acta. Hort.* 723, 347-356.
- Aronson, J., Periera, J.S. & Pausa, J.G. (2009). *Cork oak woodland on the edge*. Ecology, adaptive management and restoration. Soc. Eco. Res. Int. Island press, 307 p.
- Arosa, M.L., Ceia, R.S., Costa, S.R. & Freitas, H. (2015). Factors affecting cork oak (*Quercus suber*) regeneration: acorn sowing success and seedling survival under field conditions. *Pl. Ecol. Div.*, 8(4), 519-528.
- Baldwin, N.A. & Crosby, M.K. (2016). The Allelopathic influence of post oak (*Quercus stellata*) on plant species in Southern US forests. In *Proceedings of the 18th biennial southern silvicultural research conference* (eds Schweitzer C.J., Clatterbuck W.K., Oswalt C.W., Christopher M.) e-Gen Tech. Rep. SRS. 212. Asheville, NC: US. Department of Agriculture. Forest service. Southern Research Site, 614 p.
- Bao, G., Saikkonen, K., Wang, H., Zhou, L., Chen, S., Li, C. & Nan, Z. (2015). Does endophyte symbiosis resist allelopathic effects of an invasive plant in degraded grassland? *Fungal. Ecol.*, 17, 114-125.
- Bapeer, U.H.K. (2012). Allelopathic potential of Myrtle, *Myrtus communis* L. Upon some crops. *Baghd. Sci. J.*, 9(1), 104-112.
- Bertin, C., Yang, X. & Weston, L.A. (2003). The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant. Soil.*, 256, 67-83.
- Bhatt, B. P. & Todorica, N. P. (1990). Studies on the allelopathic effects of some agro forestry tree crops of Garhwal Himalaya. *Agroforest. Syst.*, 12, 252-255.
- Bonin, G., Bousquet-Mélou, A., Lelong, B., Voiriot, S., Nozay, S. & Fernandez, C. (2007). Expansion du pin d'Alep : Rôle des processus allélopathiques dans la dynamique successione. *For. Méd.*, XXVIII (3), 211-218.
- Bousquet-Mélou, A., Louis, S., Robles, C., Greff, S., Dupouyet, S. & Fernandez C. (2005). Allelopathic potential of *Medicago arborea*, a Mediterranean invasive shrub. *Chemoecology*, 15, 193-198.
- Brasier, C.M. (1996). *Phytophthora cinnamomi* and oak decline in Southern Europe: Environmental constraints including climate change. *Ann. Sci. For.*, 53, 347-358.
- Bugalho, M.N., Caldeira, M.C., Pereira, J.S., Aronson, J. & Pausas J.G. (2011). Mediterranean cork oak savannas require human use to sustain biodiversity and ecosystem services. *Front. Ecol. Environ.*, 9, 278-286.
- Casal, J. F., Reigosa, M. J. & Carballeira, A. (1985). Potentiel allélopathique d'*Acacia dealbata* Link. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 22, 1-12.
- Coder, K.D. & Daniel, B. (1999). Potential allelopathy in different tree species. Warnell School of Forest Resources, University of Georgia, 5 p.
- Costa, A., Villa, S., Alonso, P., García-Rodríguez, J.A., Martín, F.J., Martínez-Ruiz, C. & Fernández Santos, B. (2017). Can native shrubs facilitate the early establishment of contrasted co-occurring oaks in Mediterranean grazed areas? *J. Veg. Sci.*, 28, 1047-1056.

- Daget, P. & Poissonet, J. (1991). *Prairies et pâturages: Méthodes d'étude*. Institut de botanique, Montpellier.
- Dias, L.S. & Moreira, I. (2002). Interaction between water soluble and volatile compounds of *Cistus ladanifer* L. *Chemoecology*, 12, 77-82.
- Djurdjevic, L., Dinic, A., Pavlovic, P., Mitrovic, M., Karadzic, M. & Tesevic V. (2004). Allelopathic potentials of *Allium ursinum* L. *Biochem. Syst. Ecol.*, 32(6), 533-544.
- Doré, T., Sène, M., Pellissier, F. & Gallet, C. (2004). Approche agronomique de l'allélopathie. *Cah. Agric.*, 13, 249-256.
- Einhellig, F.A. (1986). Mechanisms and modes of action of allelochemicals. In *The Science of Allelopathy* (eds Putnam A.R., Tang Ch-Sh.). John Wiley and Sons, New York, 184.
- Ferhat, E.A., El-Midany, M., Galal, T. & Hassan, L.M. (2019). Allelopathic effect of aqueous extracts of the common associated species on the germination of rainfed barely grains. *Ass. Univ. Bull. Environ. Res.*, 22(2), 12.
- Fernandez, C., Santonja, M., Gros, R., Monnier, Y., Chomel, M., Baldy, V. & Bousquet-Mélou A. (2013). Allelochemicals of *Pinus halepensis* as drivers of biodiversity in Mediterranean open mosaic habitats during the colonization stage of secondary succession. *J. Chem. Ecol.*, 39, 298-311.
- Fernandez, C., Voiriot, S., Mévy, J-P, Vila, B, Ormeno, E., Dupouyet, S. & Bousquet-Mélou, A. (2008). Regeneration failure of *Pinus halepensis* Mill.: the role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters. *Forest. Ecol. Manag.*, 255, 2928-2936.
- Fernandez, F., Monnier, Y., Santonja, M., Gallet, C., Weston, L.A., Prévosto, B., Saunier, A., Baldy, V. & Bousquet-Mélou, A. (2016). The impact of competition and allelopathy on the trade-off between plant defense and growth in two contrasting tree species. *Front. Plant. Sci.*, 7, 594.
- Gallet, C. & Pellissier F. (2002). Interactions allélopathiques en milieu forestier. *Rev. For. Fr.*, LIV (6), 567-576.
- González, L., Souto, X. C. & Reigosa, M. J. (1995). Allelopathic effects of *Acacia melanoxylon* R. Br. phyllodes during their decomposition. *Forest. Ecol. Manag.*, 77, 53-63.
- Goulley, F. (2014). *Les purins de plantes: mode d'emploi*. Herbarius, 15 p.
- Hashoum, H., Santonja, M., Gauquelin, T., Saatkamp, A., Gavinet, J., Greff, S., Lecareux, C., Fernandez, C. & Bousquet-Mélou, A. (2017). Biotic interactions in a Mediterranean oak forest: role of allelopathy along phenological development of woody species. *Eur. J. Forest. Res.*, 136, 699-710.
- Herranz, J.M., Ferrandis, P., Miguel, A., Copete, M.A., Duro, E.M. & Zalacain, A. (2006). Effects of allelopathic compounds produced by *Cistus ladanifer* on germination of 20 Mediterranean taxa. *Plant. Ecol.*, 184, 259-272.
- Hojatian Far, M. & Bagherzadeh, A. (2018). Assessing allelopathic index for estimating allelopathic potential of Ajowan extracts. *J. Corp. Sci. Biotech.*, 21(2), 165-172.
- Inderjit, & Mallik, A.U. (1997). Effect of phenolic compounds on selected soil properties. *Forest. Ecol. Manag.*, 92, 11-18.
- Inderjit, & Dakshini, K.M.M. (1990). The nature of interference potential of *Pluchea lanceolata* (DC) C.B. Clarke (Asteraceae). *Plant. Soil.*, 122, 298-302.
- Jose, S. & Gillespie, A.R. (1998). Allelopathy in black walnut (*Juglans nigra* L.) alley cropping. I. Spatio-temporal variation in soil juglone in a black walnut-corn (*Zea mays* L.) alley cropping system in the Midwestern USA. *Plant. Soil.*, 203, 191-197.
- Khan, J. (2020). *How to calculate seed germination parameters (GP, GE, GRI, MGT and VI) in MS Excel?* Available at: <https://youtu.be/sy3GYPVH9TA>. Last accessed 13.6.2022.
- Kruse, M., Strandberg, M. & Strandberg, B. (2000). Ecological effects of allelopathic plants- a review. *NERI Technical report*, 315.
- Laterra, P. & Bazzalo, M.E. (1999). Seed-to-seed allelopathic effects between two invaders of burned Pampa grasslands. *Weed. Res.*, 39, 297-308.
- Levy, E. B. Madden, E. A. (1933). The point method of pasture analysis. *New. Zeal. J. Agr.*, 46, 267-279.
- Marañón, T., Zamora, L., Villar, R., Zavala, M.A., Quero, J.L., Pérez-Ramos, I., Mendoza, I. & Castro, J. (2004). Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: Filed and glasshouse experiment. *Int. J. Ecol. Env. Sci.*, 30(3), 187-196.
- Merouani, H., Branco, C., Almeida, M.H., Pereira, J.S. (2001). Comportement physiologique des glands de chêne liège (*Quercus suber* L.) durant leur conservation et variabilité inter individus producteurs. *Ann. For. Sci.*, 58, 143-153.
- Merouani, H., Trubat, R., João Lourenço, M., Sampaio, T., Santos, M., Cortina, J., Pereira, J. et Almeida, M. (2005). Le développement de champignons, un facteur limitant la conservation à long terme des glands de chêne-liège (*Quercus suber* L.). Integrated protection in Oak forests. *IOBC/wprs. Bull.*, 28(8), 129-136.
- Molina, A., Reigosa, M. J. & Carballeira A. (1991). Release allelochemic agents from litter, throughfall and topsoil in plantations of *Eucalyptus globulus* labill in Spain. *J. Chem. Ecol.*, 17, 147-160.
- Montero-Muñoz, J.L., Ureña, C., Navarro, D., Herrera, V., Alonso-Rojo, V., Hernández-Alonso, H. et al. (2021). Regeneration dynamics in fragmented landscapes at the leading edge of distribution: *Quercus suber* woodlands as a study case. *Pl. Soil.*, 467, 311-327.
- Nilsen, E.T. (2002). Ecological relevance of allelopathy: some considerations related to Mediterranean, subtropical, temperate, and boreal forest shrubs. In *Chemical Ecology of Plants: Allelopathy in aquatic and terrestrial ecosystems* (eds Inderjit & Mallik A.U.). Springer, Basel, AG.
- Pellissier, F. (1994). Effect of phenolic compounds in humus on the natural regeneration of spruce. *Phytochemistry*, 36, 865-867.
- Penúelas, J. & Llusà, J. (1999). Seasonal emission of monoterpenes by the Mediterranean tree *Quercus ilex* in field conditions: relations with photosynthetic rates, temperature and volatility. *Physiol. Plant.*, 105, 641-647.
- Pulido, F., Mc Creary, D., Cañellas, I., McClaran, M. & Plieninger, T. (2013). Oaks regeneration: Ecological dynamics and restoration techniques. In *Mediterranean oak woodland working landscapes* (eds Campos P., Huntsinger L., Oviedo Pro J.L., Starrs P.F., Diaz M., Standiford R.B., Montero G.). Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 123-144.
- Qin, B., Perry, L.G., Broeckling, C.D., Du, J., Stermitz, F.R., Paschke, M.W. & Vivanco, J.M. (2006). Phytotoxic allelochemicals from roots and root

- exudates of leafy spurge (*Euphorbia esula* L.). *Plant. Signal. Behav.*, 1, 323-327.
- Reigosa, M. J., Souto, X. C., González, L. & Bolaño, J. C. (1998). Allelopathic effects of exotic tree species on microorganisms and plants in Galicia (Spain). In *Environmental Forest Science* (ed Sassa K). Kluwer Academic Publisher, Amsterdam, pp. 293-300.
- Reigosa, M.J. & González, L. (2010). Forest ecosystem and allelopathy. In *Allelopathy: A physiological process with ecological implications* (eds Reigosa M.J., Pedrol N. & González L.). Springer, Netherlands, pp. 451-463.
- Rice, E.L. (1984). *Allelopathy*. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Rietveld, W.J. (1983). Allelopathic effects of juglone on germination and growth of several herbaceous and woody species. *J. Chem. Ecol.*, 9(2), 295-308.
- Rossetti, I. & Bagella, S. (2014). Mediterranean *Quercus suber* wooded grasslands risk disappearance: New evidences from Sardinia (Italy). *For. Ecol. Mang.*, 329, 148-157.
- Rsaissi, N, Bouhache, M. & Bencharki, B. (2013). Potentiel allélopathique du figuier de barbarie (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.) sur la germination et la croissance du jujubier (*Ziziphus lotus* (L.) Desf.). *Int. J. Innov. App. Stud.*, 3(1), 205-214.
- Rutherford, M.C. & Powrie, L.W. (1993) Allelochemic control of biomass allocation in interacting shrub species. *J. Chem. Ecol.*, 19(5), 893-906.
- Santonja, M., Bousquet-Mélou, A., Greff, S., Ormeño, E. & Fernandez, C. (2019). Allelopathic effects of volatile organic compounds released from *Pinus halepensis* needles and roots. *Ecol. Evol.*, 9(14), 1-13.
- Scavo, A., Restuccia, A., Pandino, G., Onofri, A. & Mauromicale, G. (2018). Allelopathic effects of *Cynara cardunculus* L. leaf aqueous extracts on seed germination of some Mediterranean weed species. *Ital. J. Agron.*, 13, 1021.
- Scognamiglio, M., D'Abrosca, B., Esposito, A., Pacifico, S., Monaco, P. & Fiorentino, A. (2013). Plant growth inhibitors: allelopathic role or phytotoxic effects? Focus on Mediterranean biomes. *Phytochem. Rev.*, 12, 803-830.
- Shankar, R.M., Veeralakshmi, S., Sirajunnisa, A. & Rajendran, R. (2014). Effect of Allelochemicals from leachates of *Gmelina arborea* on inhibition of some essential seed germination enzymes in green gram, red gram, black gram, and chickpea. *Int. Scol. Res. Not.*, 2014, 7 p.
- Shibuya, T., Fujii, Y., & Askawa, Y. (1994). Effects of soil factors on manifestation of allelopathy in *Cytisus scoparius*. *Weed. Res.*, 39, 222-228.
- Smith, A. E. (1990). The potential allelopathic characteristics of bitter sneeze weed (*Helenium amarantum*). *Weed. Sci.*, 37, 665-669.
- Tobe, K., Li, X. & Omasa, K. (2000). Seed germination and radicle growth of halophyte *Kalidium capsicum* (Chenopodiaceae). *Ann. Bot. London*. 85(3), 391-396.
- Tsakalidimi, M., Ganatsas, P. & Jacobs, D.F. (2012). Prediction of planted seedling survival of five Mediterranean species based on initial seedling morphology. *New. For.*, 44, 327-339.
- Valera-Burgos, J., Diaz-Barradas, M.C. & Zunzunegui, M. (2012). Effects of *Pinus pinea* litter on seed germination and seedling performance of three Mediterranean shrub species. *Plant. Growth. Regul.*, 66, 285-292.
- Weidenhamer, J.D. (2008). Allelopathic mechanisms and experimental methodology. In *Allelopathy in sustainable agriculture and forestry* (eds Zeng R.S., Mallik A.U., Luo S.M.). Springer, New York, NY.
- Williamson, G.B. & Richardson, D.R. (1988). Bioassays for allelopathy: Measuring treatment responses with independent controls. *J. Chem. Ecol.*, 14, 181-187.
- Wink, M. (1999). Introduction: Biochemistry, role and biotechnology of secondary metabolites. In *Functions of plant secondary metabolites and their exploitation in biotechnology* (ed Wink M.), CRC Press, Boca Raton FL. Annu. Rev., 3, 1-16.

Former des scientifiques engagés et actifs pour concilier biodiversité et sociétés humaines

De l'état de l'art à la médiation scientifique

Train committed and active scientists to reconcile biodiversity and human societies. From scientific review to mediation

Emmanuel CORCKET¹*, Mathilde BESSON², Ryan BOSWARTHICK², Salomé COQUIN², Chloé DEYNA², Colin MOFFA², Dorian SANTOS-COTTIN², Marie THOMÉ²

1. Aix-Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale (IMBE), faculté des sciences Saint-Jérôme, 13397 Marseille-France

2. Aix-Marseille Université, master 2 Biodiversité, Écologie, Évolution, 13000 Marseille-France

* Auteur correspondant: emmanuel.corcket@imbe.fr

Received: 3 June, 2022; First decision: June 18, 2022; Revised: 20 June, 2022; Accepted: 25 June, 2022

Résumé

La rapide dégradation de l'état de la biodiversité aux échelles méditerranéenne et planétaire appelle une réponse globale de transition écologique de nos sociétés. Un des leviers identifiés est de mobiliser la communauté de l'enseignement supérieur dans la sensibilisation et l'éducation à la transition écologique. La médiation scientifique est un moyen de permettre la diffusion et l'appropriation de ces questions scientifiques par la société. Elle constitue en outre une approche participative et créative qui place l'apprenant au centre du processus pédagogique.

Partant de la nécessité de concilier biodiversité et sociétés humaines afin de promouvoir la conservation d'espèces de vertébrés marins et terrestres emblématiques, deux actions de médiation

scientifique différentes sont présentées. Dans un premier cas, un jeu de plateau a été conçu pour permettre aux joueurs de mieux connaître la biologie et l'écologie des tortues, requins et cétacés méditerranéens, de mieux cerner les menaces pesant sur les populations de ces espèces et de sensibiliser à l'action de conservation et à la dynamique scientifique d'étude et de suivi de la faune menacée. Dans un second cas, un court métrage a été élaboré pour décrypter les enjeux de coexistence des activités humaines et de trois prédateurs: le busard, le renard et le loup. Outre la connaissance de ces espèces, la médiation met l'accent sur les questions d'occupation de territoires, de zoonose et de concurrence pour les ressources afin d'éclairer les conflits entre humains et prédateurs.

Le développement de ce type de démarche de médiation scientifique constitue un nouveau défi à relever pour l'enseignement supérieur qui se trouve plongé dans un cadre inédit: celui de l'urgence écologique à laquelle est confrontée notre société.

Mots-clés: court métrage, jeu éducatif, pédagogie, prédateurs terrestres, transition écologique, vertébrés marins.

Abstract

The rapid deterioration of the state of biodiversity on a Mediterranean and planetary scale calls for a global response of ecological transition from our societies. One of the levers identified is to mobilize the higher education community in raising awareness and educating on ecological transition. Scientific mediation is a mean to allow dissemination and appropriation of such scientific issues within society. Moreover, it constitutes a participatory and creative approach, placing the learner at the center of the educational process.

To reconcile biodiversity and human societies, and to promote the conservation of emblematic marine and terrestrial vertebrate species, two different scientific mediation actions are presented. In a first case, a board game was designed to better understand the biology and ecology of Mediterranean turtle, shark and cetacean species, to better identify the threats to these populations, and to raise awareness on conservation actions and on scientific studies and monitoring of this threatened fauna. In a second case, a short video was developed to decipher the issues of coexistence of human activities with three predators: the harrier, the fox, and the wolf. In addition to the knowledge of these species, the mediation emphasizes the questions of occupation of territories, zoonosis, and competition for resources to shed light on the conflicts between humans and predators.

The development of such a scientific mediation approach constitutes a new challenge for higher education, which finds itself immersed in an unprecedented framework: the ecological emergency that our society is facing.

Introduction

Dans son rapport d'évaluation globale de l'état de l'environnement de 2021, le Programme des Nations Unies pour l'Environnement dresse le constat amer de l'incapacité de la société humaine planétaire à honorer ses engagements concernant la limitation du réchauffement climatique, la dégradation des terres, les pollutions de tous ordres, la gestion des déchets et la protection du vivant (United Nations Environment Programme, 2021). Le Bassin méditerranéen, qui constitue à la fois un haut lieu de biodiversité mondiale et une zone fortement anthropisée, est particulièrement menacé dans ses composantes terrestres et marines (MeddECC, 2020) malgré de nombreux processus d'adaptation qui pourraient être mis en œuvre pour tenter de

pallier les effets délétères des changements globaux sur les socio-écosystèmes (Aurelle *et al.*, 2022). Particulièrement, les grands vertébrés de sommet de chaîne alimentaire sont directement et fortement menacés par les activités humaines (MeddECC, 2020), que ce soit en milieu marin (Coquin *et al.*, 2022) ou terrestre (Boswarthick *et al.*, 2022).

Un des moyens mis en avant pour réagir à l'urgence écologique et tenter de préserver un futur viable pour l'humanité est la transformation des relations entre les sociétés humaines et la nature, dans le but de « faire la paix avec la nature » (United Nations Environment Programme, 2021). Cette généralité cache évidemment une très grande disparité. La domination humaine sur les écosystèmes (Vitousek *et al.*, 1997) est en effet portée par une vision particulière généralisée dans le « naturalisme » de nos sociétés occidentales (Descola, 2005), qui est aux antipodes de la pensée de nombreuses sociétés humaines traditionnelles qui ont su développer des relations beaucoup plus équilibrées avec le milieu naturel (Lévi-Strauss, 1962).

Le domaine de l'enseignement et de l'éducation constitue une pierre angulaire de la nécessaire transformation de nos sociétés dominantes, de par sa capacité à établir une base solide de connaissances et de par sa capacité de dissémination des savoirs dans la société (United Nations Environment Programme, 2021). Plus que jamais, l'exigence des savoirs et de leur communication se retrouve ainsi au centre des enjeux modernes des sociétés humaines. Elle se décline dans la conjugaison entre science et communication, et prend intrinsèquement en compte la question de la médiation scientifique en tant que complément de l'action scientifique mais aussi en tant que réponse sociale des individus pour contrer des logiques de changements environnementaux qui mettent en péril la société elle-même.

À l'échelle française, l'enseignement supérieur a été identifié comme un maillon clé de la réalisation de la transition écologique (Jouzel, 2022). La sensibilisation et la formation aux enjeux de la transition écologique et du développement durable dans l'enseignement supérieur impliquent une transformation pédagogique des formations et des pratiques, qui peuvent davantage s'orienter vers la co-construction pédagogique et l'action. Il s'agit d'enrichir et de diversifier la séquence pédagogique permettant l'acquisition et l'appropriation

Keywords: ecological transition, education, marine vertebrates, terrestrial predators, serious game, short video.

des savoirs et des connaissances par les étudiants (Jouzel, 2022), sans pour autant rejeter l'intérêt de séquences de cours magistraux, travaux dirigés et travaux pratiques, qui permettent d'asseoir les socles de connaissances disciplinaires. Le choix de formes pédagogiques par l'action permet de modifier certains enseignements sans modifier profondément les maquettes (Jouzel, 2022). Cette modalité est particulièrement adaptée aux projets tutorés et à l'enseignement à distance.

La co-construction de l'enseignement avec les apprenants permet de les considérer comme une force motrice majeure face aux enjeux de la transition écologique (Jouzel, 2022). Elle favorise l'adéquation du contenu de la formation avec les attentes des apprenants, à leur niveau de connaissance et de compétence (Jouzel, 2022). Elle assure une meilleure efficacité dans la transmission et l'élaboration des connaissances et des compétences, permettant de combler le fossé souvent important qui existe entre les connaissances scientifiques liées à la transition écologique et les représentations qu'en ont les apprenants sous l'influence de leurs ressentis ou de leurs canaux d'information non académiques. Elle constitue en outre un facteur d'autonomisation, d'accomplissement, d'émancipation et de création. L'apprenant dans l'éducation supérieure est alors considéré comme ce qu'il est : un adulte créatif et critique dont les savoirs et les compétences sont en construction, et non plus comme un individu discipliné, studieux, silencieux, soumis, reliqué d'un rapport au savoir d'un autre temps (Rasse, 2001).

La « vulgarisation scientifique » et son corollaire, la « communication scientifique et technique », ont pour objet de permettre la diffusion de la connaissance des sachants vers les non-sachants (Rasse, 2001). S'il paraît louable et indispensable d'œuvrer à la connaissance générale de tout un chacun dans la société, les individus expriment le besoin d'être au cœur du fait scientifique, de pouvoir le questionner, de s'en emparer, au-delà de la connaissance elle-même (Rasse, 2001). Cet élargissement considérable et complexe de la place de l'individu par rapport au savoir et au fait scientifique se traduit par l'émergence de la notion de « médiation scientifique » (Bergeron, 2016). Il ne s'agit plus seulement de se diriger vers « la compréhension publique de la science », il s'agit d'associer de manière active les publics à la science par une dimension consultative ou participative (Bergeron, 2016).

Dans le cadre d'une unité d'enseignements dispensée à l'université d'Aix-Marseille, problématique écologique et médiation scientifique ont été abordées de manière transversale depuis l'état des connaissances concernant cette problématique jusqu'à la production d'un « objet de médiation » susceptible d'être diffusé et traitant de cette problématique, qui met les étudiants au centre du processus pédagogique.

Méthode

La définition de la problématique scientifique générale s'est effectuée de manière collégiale, entre étudiants et enseignants. Cette problématique devait à la fois refléter un centre d'intérêt pour les étudiants, constituer un enjeu scientifique actuel et comporter des répercussions directes au niveau de la société. La problématique générale identifiée a été : « Concilier biodiversité et sociétés humaines : un enjeu pour la conservation ».

Cette problématique générale a ensuite été déclinée sous la forme de différents thèmes, choisis et traités par des groupes différents. Chaque proposition a fait l'objet de discussions collégiales pour valider et affiner la formulation des thèmes qui devaient illustrer de manière complémentaire la problématique générale. Nous en aborderons deux ici, l'un concernant les écosystèmes marins, et plus particulièrement les menaces, les suivis et la conservation des espèces remarquables en mer Méditerranée (groupe MEDINCO), et l'autre concernant les écosystèmes terrestres, notamment la conservation des prédateurs, leurs enjeux écologiques et les conflits socio-économiques associés (groupe PREDATERRE).

À partir de l'analyse bibliographique succincte de chacun de ces thèmes, basée sur des publications dans des revues internationales et pouvant incorporer une fraction de littérature grise, la base scientifique de ces thématiques est posée (Coquin *et al.*, 2022 ; Boswarthick *et al.*, 2022). Nous nous intéresserons plus particulièrement ici à la construction de l'objet de médiation, qui a été pilotée par chacun des groupes sous la forme d'une gestion de projet. L'accent a été mis sur la définition d'un cahier des charges précis pour l'élaboration de l'objet de médiation, permettant de cerner le contexte scientifique, les objectifs, les

moyens humains et matériels mis en œuvre, et le calendrier prévisionnel. Deux voies de médiation ont été choisies par les groupes : un jeu de plateau (groupe MEDINCO), et une vidéo comportant des séquences d’animation (groupe PREDATERRE).

Un jeu de plateau pour appréhender les menaces et les actions de conservation des vertébrés marins en mer Méditerranée

Un jeu de société a été créé sur le thème de la conservation des requins, tortues et cétacés de mer Méditerranée qui font l’objet de nombreuses menaces (Coquin *et al.*, 2022). Le jeu se compose d’un plateau central coopératif

représentant l’ensemble du Bassin méditerranéen (figure 1), de plateaux personnels afin que chacun établisse sa propre stratégie (figure 2) et de toute une série de cartes à jouer donnant des informations biologiques et écologiques en relation avec les vertébrés marins méditerranéens, leur suivi et leur conservation (figure 3). Les joueurs incarnent un chercheur au service de la biodiversité marine. Le chercheur doit pouvoir montrer qu’il connaît son sujet de recherche, et donc l’écologie des espèces concernées. Des cartes « Question » (figure 3) proposent ainsi au joueur de développer ses connaissances sur l’alimentation, les migrations, la morphologie ou encore la répartition des différents taxons.

Une fois que le chercheur connaît ces taxons, il peut faire des demandes de financement et former une équipe de recherche. Vient alors le moment de développer des « méthodes de suivi » (figure 3) afin de mieux localiser et comprendre l’écologie des espèces. Le chercheur peut alors développer et mettre en place des méthodes de bioacoustique, de marquage/recapture, de système satellitaire ou encore d’analyse isotopique, entre autres. Pour chaque méthode de suivi financée et mise en place, le chercheur localise et fait des découvertes sur les espèces de requins, tortues et cétacés, ce qui est matérialisé par le gain de pions prenant la forme de ces taxons.

La nouvelle mission du chercheur devient alors de mettre en place des méthodes permettant la conservation de ces espèces. Les méthodes de conservation sont diverses, allant de la mise en place d’aires marines protégées à des degrés divers jusqu’aux parcs nationaux, ou encore l’utilisation de dissuasion acoustique ou de procédés d’exclusion. Pour valider une carte « Méthode de suivi » (figure 3), le chercheur doit placer ses pions sur le plateau central. Toutes ces actions pourront permettre au chercheur de gagner les points nécessaires pour valider ses objectifs.

Des cartes « Menace » (figure 3) correspondent aux pressions anthropiques documentées actuellement qui pèsent sur la conservation des tortues, requins et cétacés méditerranéens. Ces cartes pourront apparaître aléatoirement et ralentir ou compliquer la mission du joueur – scientifique. Ces menaces ont été choisies dans le but de sensibiliser les joueurs aux effets du changement climatique, de la surpêche, du trafic maritime et de la fragmentation des habitats.

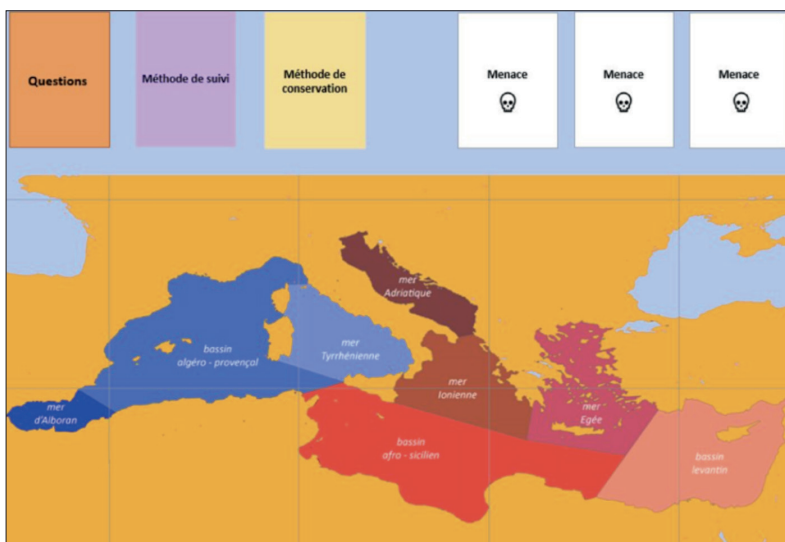


Figure 1 – Plateau central du jeu MEDINCO de conservation des vertébrés marins méditerranéens.

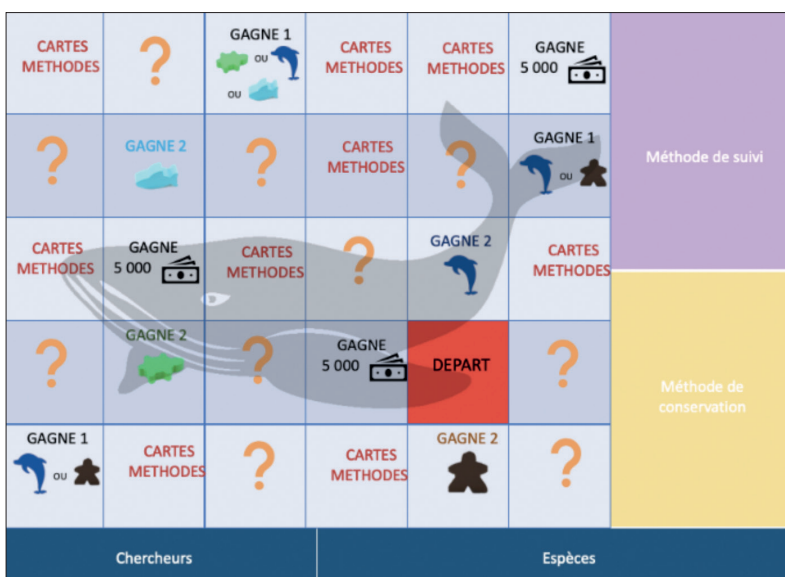


Figure 2 – Plateau individuel du jeu MEDINCO de conservation des vertébrés marins méditerranéens.

Les cartes « Question » (figure 3) présentent à chaque fois le taxon ciblé par la question, une question à choix multiples, ou la silhouette d'une espèce remarquable, et les gains en cas de bonne réponse. Une note en bas de carte complète la réponse avec plus d'explications. Pour les cartes « Méthode de suivi » et « Conservation », le nom de la méthode est donné en titre avec, à sa droite, le nombre de points que rapporte la carte, accompagnée de son explication. Les méthodes de suivi rapportent un à deux points et des pions « espèce », mais ont un coût financier et humain. Les méthodes de conservation rapportent quatre à six points et demandent aux joueurs de placer sur le plateau central des pions « Espèce » sur une zone géographique en particulier. Enfin, les cartes « Menace » présentent les dangers qui pèsent sur les espèces de Méditerranée sous forme d'un article de journal. Elles génèrent une perte en pions « espèce ». La présentation synthétique du jeu peut être visionnée en ligne à l'un des deux liens suivants : <https://www.youtube.com/watch?v=sp2YqFB125o>; <https://ecologia-mediterranea.univ-avignon.fr/annexes-electroniques/>

Une séquence vidéo avec animations en pâte à modeler pour aborder les conflits socio-économiques autour des prédateurs terrestres

Les humains sont amenés à cohabiter avec la vie sauvage, notamment avec les vertébrés prédateurs qui se retrouvent donc en concurrence pour le territoire et ses ressources (Boswarthick *et al.*, 2022). C'est alors qu'apparaissent les conflits humains/prédateurs,

de plus en plus médiatisés, mais souvent mal compris ou mal retransmis au public. La problématique de la conciliation entre prédateurs et activités humaines, entre enjeux de conservation et enjeux socio-économiques, devient alors une question clé à aborder pour un public élargi.

Le grand public a été ciblé au moyen d'une vidéo de vulgarisation et de médiation scientifique de type court métrage, permettant de cibler un public plus ou moins averti sur les questions scientifiques. La médiation par vidéo permet de réaliser un support attractif et accessible, qui permet d'intégrer des séquences issues de pièges photographiques, particulièrement adaptées à la thématique de l'étude des grands prédateurs terrestres. Ce type de médiation est en outre particulièrement attrayant pour les jeunes générations et facilement diffusable sur les réseaux sociaux.

Tout d'abord, le contexte général des conflits homme/prédateurs a été abordé, l'histoire des relations homme/prédateurs jusqu'à aujourd'hui, les raisons qui poussent à ces conflits et les différents conflits actuels. La suite du scénario a été divisée en trois parties, qui correspondent à trois types de conflit identifiés : conflit pour l'usage des territoires (coexistence entre zones de nidification des busards et activités agricoles), conflit vis-à-vis des maladies (le renard en tant que vecteur potentiel de zoonoses) et conflit pour les ressources alimentaires (coexistence du loup et de l'élevage ovin). Dans chacune de ces parties, le modèle animal a été présenté : biologie, situation et statut en France, rôle dans l'écosystème. Les conflits animal-humain associés ont été abordés, ainsi que les modes

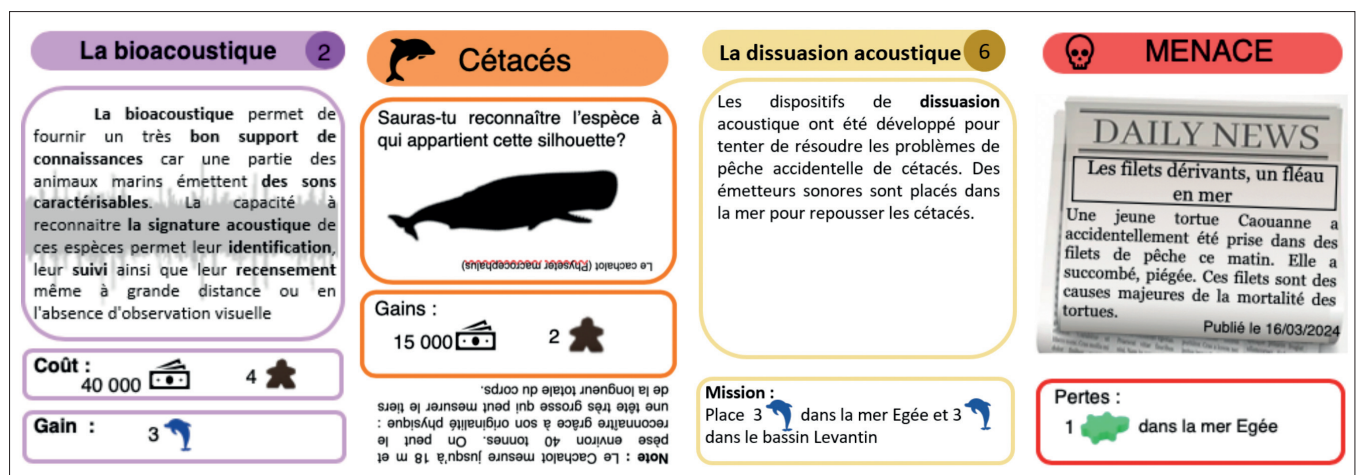


Figure 3 – Cartes « Question » (ex. « Cétacés »), « Méthode de suivi » (ex. « La bioacoustique »), « Méthode de conservation » (ex. « La dissuasion acoustique ») et « Menace » (ex. « Filets dérivants ») du jeu MEDINCO de conservation des vertébrés marins méditerranéen.

de gestion mis en œuvre pour les résoudre. Des images et des animations ont été intégrées au fur et à mesure pour rendre la vidéo dynamique.

La forme choisie, en face caméra, permet de faire passer les messages importants de vulgarisation et de médiation. Le but est de fixer le spectateur sur un animateur de vidéo principal, sur lequel il peut se concentrer pour l'explication des notions importantes et le contexte général du sujet. Parallèlement, il est important d'illustrer les études de cas d'une manière différente : soit par des figurines en pâte à modeler, soit par des images ou des vidéos. Les figurines en pâte à modeler ont notamment été utilisées pour illustrer des scènes pouvant heurter la sensibilité des plus jeunes.

Ici le ton envisagé se situe entre le neutre et l'humour, ce qui fournit un travail plus divertissant pour éviter de perdre la partie du public qui n'est pas directement touchée par le sujet tout en délivrant un message le plus clair possible. La vidéo est adaptée à un large public, que ce soient des personnes n'ayant pas de connaissances spécialisées ou des personnes directement impliquées dans ces conflits (chasseurs, agriculteurs, éleveurs, chercheurs et associations de protection de la nature ou de la faune). Cette vidéo peut être visionnée en ligne à l'un des deux liens suivants : <https://www.youtube.com/watch?v=SuJChZjLtQU> ; <https://ecologia-mediterranea.univ-avignon.fr/annexes-electroniques/>

Conclusion

Un des leviers possibles à la nécessaire transition écologique de nos sociétés est de mobiliser des dispositifs de médiation scientifique en complément des séquences éducatives plus classiques, afin de mettre l'apprenant au centre de la démarche pédagogique (Jouzel, 2022). Au défi scientifique succède ainsi un défi pédagogique récent, mais déjà formalisé (Delplancke *et al.*, 2021), qui accorde une importance particulière à l'objet issu de la médiation scientifique (Jutant & Bobroff, 2015). Former des scientifiques engagés dans cette voie et agissant auprès de la société constitue une nouvelle mission de l'enseignement supérieur, qui permet de porter la question scientifique au cœur même de la société, sur une base de connaissance solide propre à contrer les idées reçues et les vérités alternatives non étayées scientifiquement.

Remerciements

Les auteurs remercient M^{me} I. Galvez de l'université d'Aix-Marseille pour son accompagnement concernant la médiation scientifique, ainsi que R. Chappaz et A. Bousquet-Mélou pour leur participation à la soutenance des projets et pour les commentaires apportés au travail des étudiants.

Références bibliographiques

- Aurelle, D., Thomas, S., Albert, C., Bally, M., Bondeau, A., Boudouresque, C.-F., *et al.* (2022). Biodiversity, climate change, and adaptation in the Mediterranean. *Ecosphere*, 13, e3915.
- Bergeron, A. (2016). Médiation scientifique. *Arts et Savoirs*, 7.
- Boswarthick, R., Deyna, C., Moffin, C., Santos-Cottin, D. & Thomé, M. (2022). Conservation des prédateurs : entre enjeux écologiques et conflits socio-économiques. *Ecologia mediterranea*, dans ce numéro/in its issue.
- Coquin, S., Caron, A., Elion-Gambou, O. & Besson, M. (2022). Espèces remarquables en mer Méditerranée : menaces, suivis et conservation. *Ecologia mediterranea*, dans ce numéro/in its issue.
- Delplancke, M., Picard, S., Patillon, C., Kervarrec, M. & Vimal, R. (2021). Transition écologique : du défi scientifique au défi pédagogique. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, 21(3).
- Descola, P. (2005). *Par-delà nature et culture*. Gallimard, Paris, 640 p.
- Jouzel, J. (2022). *Sensibiliser et former aux enjeux de la transition écologique et du développement durable dans l'enseignement supérieur*. Ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation, 90 p.
- Jutant, C. & Bobroff, J. (2015). Objets de médiation de la science et objets de design. Le cas du projet « Design Quantique ». *Communication & langages*, 183, 9-24.
- Lévi-Strauss, C. (1962). *La pensée sauvage*. Plon, Paris, 347 p.
- MedECC. (2020). *Climate and Environmental Change in the Mediterranean Basin – Current Situation and Risks for the Future. First Mediterranean Assessment Report*. Cramer, W., Guiot, J., Marini, K. (eds.). Union for the Mediterranean, Plan Bleu, UNEP/MAP, Marseille, France.
- Rasse, P. (2001). La médiation scientifique et technique entre vulgarisation et espace public. *Quaderni*, 46, 73-93.
- United Nations Environment Programme. (2021). *Making Peace with Nature: A scientific blueprint to tackle the climate, biodiversity and pollution emergencies*.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.H., Lubchenco, J. & Melilo, J.M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, 277, 494-499.

Espèces remarquables en mer Méditerranée: menaces, suivis et conservation

Remarkable species in the Mediterranean Sea: Threats, monitoring and conservation

Salomé COQUIN^{1,*}, Amandine CARON¹, Olivie ELION-GAMBOU¹, Mathilde BESSON¹

1. Aix-Marseille Université, master 2 Biodiversité, Écologie, Évolution, 13000 Marseille-France

* Auteur correspondant: salome.coquin@etu.univ-amu.fr

Received: 15 Jan., 2022; First decision: 23 May, 2022; Revised: 15 June, 2022; Accepted: 25 June, 2022

Résumé

La mer Méditerranée est l'un des plus grands réservoirs de biodiversité mondiale. Ce point chaud de biodiversité est soumis aux changements globaux actuels et passés. De ce fait, de nombreuses espèces sont grandement menacées par les activités anthropiques: pêche, pollution, trafic maritime, etc. C'est le cas par exemple des espèces de requins, tortues et cétacés. Une meilleure connaissance de ces espèces marines méditerranéennes par le développement de techniques de suivi comme la bioacoustique, le marquage/recapture ou encore l'utilisation de satellites peut contribuer à une meilleure conservation. En effet, cela permet d'acquérir des informations utiles à l'élaboration de listes d'espèces menacées (liste rouge de l'UICN), de plans de conservation (aires marines protégées) et pour la création de dispositifs techniques de réduction des menaces qui pèsent sur ces espèces (dissuasion acoustique et exclusion).

Mots-clés: Méditerranée, extinction, requins, cétacés, tortues, gestion.

Abstract

The Mediterranean Sea is one of the world's largest reservoirs of biodiversity. This biodiversity hotspot is subject to current and past global changes. As a result, many species are greatly threatened by human activities: fishing, pollution, maritime traffic, etc. This is the case, for example, of shark, turtle and cetacean species. Better knowledge of these Mediterranean marine species through the development of monitoring techniques such as bioacoustics, marking/recapture or the use of satellites can contribute to a better conservation. Indeed, these techniques make it possible to acquire useful information for drawing up lists of threatened species (IUCN red list), conservation plans (marine protected areas) and for the creation of technical devices to reduce their threats (acoustic deterrence and exclusion).

Keywords: Mediterranean, extinction, sharks, cetaceans, turtles, management.

Introduction

La mer Méditerranée représente seulement 0,8 % des surfaces marines, elle concentre pourtant 8 à 9 % de la biodiversité marine connue (Girard, 2017). Nous avons choisi d'étudier trois grands taxons : *Chelonioidea* (les tortues), *Selachimorpha* (les requins) et *Cetacea* (les cétacés : particulièrement baleines, dauphins et cachalots). Les cétacés sont des espèces étonnantes qui sont toutes emblématiques et bénéficient d'une image très positive chez le grand public. Cela facilite la mise en place d'actions en faveur de leur protection et de la protection de leurs habitats (Di Sciara *et al.*, 2008). Les tortues et les requins ne bénéficient pas d'autant de visibilité en Méditerranée, alors qu'ils y sont menacés. Pour les tortues, trois espèces y sont recensées. Deux espèces sont classées vulnérables, et la dernière est en danger d'extinction selon l'UICN (Union internationale pour la conservation de la nature) (Girard, 2017). Quant aux requins, ce sont les organismes les plus gravement menacés à l'échelle mondiale. En Méditerranée, 23 espèces sur 41 sont menacées d'extinction (Dulvy *et al.*, 2016). En quoi une meilleure connaissance des espèces marines méditerranéennes est-elle un enjeu pour leur conservation ?

Ces menaces, dues en grande partie à l'anthropisation du Bassin méditerranéen, sont globales, et leurs impacts sur les populations marines sont peu connus. Il est donc primordial de mettre en place des méthodes de suivi adaptées aux espèces, au milieu particulier qu'est la mer, à ces espèces longévives et mobiles, et aux types de pressions anthropiques exercés. Les données récoltées permettent de connaître ces espèces et de les comprendre afin de guider les prises de décision et de mettre en place une politique de conservation efficace.

Les principales menaces anthropiques touchant les espèces marines

Considérée comme « le berceau de l'humanité », la mer Méditerranée a une histoire étroitement liée à celle de l'homme (Wood, 2003). En 2000, le Bassin méditerranéen regroupait 400 millions de personnes, dont 135 millions vivant sur les côtes. Elle est

indéniablement l'une des mers les plus impactées par le changement climatique et les activités humaines, et les organismes vivants en sont directement menacés (Wood, 2003).

La pêche représente une des principales menaces. L'utilisation de filets dérivants pélagiques, bien qu'elle soit interdite dans de nombreux pays méditerranéens, continue à provoquer des blessures et la mort de nombreux animaux. La capture accidentelle dans d'autres filets de pêche (trémail, palangre et filets maillants) ainsi que l'enchevêtrement dans des filets de pêche abandonnés ou perdus sont également des causes majeures de la mortalité des tortues (Camiñas *et al.*, 2020), requins (Dulvy *et al.*, 2016) et cétacés (UICN, 2012). La pêche est également une menace selon les types de techniques et de bateaux utilisés. Le chalutage de fond intensif réduit la complexité des habitats benthiques et entraîne leur perte (Stevens *et al.*, 2005). Enfin, la diminution de la biodiversité est principalement due à la surpêche. Selon le rapport de la Commission européenne de 2015 sur les possibilités de pêche, 93 % des stocks méditerranéens sont en surpêche (Arévalo *et al.*, 2016).

En plus des bateaux de pêche, la Méditerranée est soumise à un **trafic maritime** intense, qui comprend des cargos, des ferrys et des bateaux de loisir. Les collisions avec les cétacés et les tortues sont fréquentes (UICN, 2012). Les bateaux liés au **tourisme** et les **pratiques de « whale watching »** jusqu'à la nage directe avec les cétacés se sont fortement développés. Cette activité, lorsqu'elle est pratiquée sans règles, est soupçonnée de perturber gravement les cétacés (Barcelo *et al.*, 2014).

La pollution détériore considérablement les modes de vie et les habitats des espèces marines. Les polluants chimiques et plastiques, les déversements de carburants et de déchets industriels, entraînent de graves dégradations du milieu marin. Beaucoup de ces produits sont toxiques pour les cétacés et peuvent causer des troubles immunologiques ou reproductifs. Ils s'accumulent dans les tissus des cétacés et des tortues par ingestion (UICN, 2012). **La pollution acoustique** sous-marine – entraînée entre autres par les sonars utilisés lors d'exercices militaires, les prospections sismiques de pétrole et de gaz, et la navigation – représente une menace importante, notamment pour les cétacés (Lurton & Antoine, 2007). Cela affecte leurs systèmes de communication et d'écholocalisation en

provoquant souvent des altérations physiologiques, des changements brusques de comportement et du stress, ce qui peut les conduire à la mort (Lurton & Antoine, 2007).

Enfin, **le changement climatique** joue aussi son rôle. L'élévation de la température de la mer provoque la mortalité en masse de nombreuses espèces (Garrabou *et al.*, 2009 ; Marbà *et al.*, 2015). Cela modifie également la répartition géographique d'espèces indigènes (poissons, crustacés et échinodermes) (Boero *et al.*, 2008 ; Parravicini *et al.*, 2015). Les espèces d'eau chaude se déplacent vers le nord, colonisent et établissent des populations permanentes. Parallèlement, les habitats des espèces d'eau froide diminuent, entraînant une baisse importante de leur abondance, voire des extinctions locales (Chevaldonné & Lejeune, 2003 ; Azzurro *et al.*, 2011). Le changement climatique entraîne en outre une acidification des océans susceptible d'augmenter la propagation du son dans l'eau, ce qui induit une augmentation de la pollution acoustique, menaçant davantage les cétacés (Potty, 2009).

Les méthodes de suivi propres au milieu marin

De nombreuses méthodes de suivi ont été développées dans les années 1990 à la suite d'une importante prise de conscience des menaces concernant ces espèces (Pavan & Borsani, 1997). Il en existe une multitude, aux fonctionnements très variés, plus ou moins complexes, pour certaines très innovantes et porteuses d'espoir pour le futur.

La pêche peut constituer une méthode de suivi lorsque les pêcheurs acceptent de collaborer avec la recherche scientifique. Il peut s'agir de pêches expérimentales avec un pêcheur professionnel au service d'une réserve maritime. Cela fournit des données précises sur le nombre, le poids et la taille des individus capturés (Jouvenel *et al.*, 2004). Il existe aussi des opérations de pêche à la ligne pour évaluer l'évolution des stocks d'espèces ou des observations visuelles avec des plongeurs professionnels (Jouvenel *et al.*, 2004). Enfin, une approche participative peut aussi être employée en incitant la société civile (membres d'associations, riverains, usagers du milieu) à communiquer ses observations (Brenier *et al.*, 2013). Dans la baie de Drini,

en Albanie, le partenariat avec des pêcheries a permis de caractériser la démographie des tortues caouannes, *Caretta caretta* (White *et al.*, 2013 ; Rees *et al.*, 2017).

Une autre méthode de suivi, reposant également sur la pêche, est **le marquage/recapture**. Elle est couramment utilisée pour le suivi de la morphologie des espèces ainsi que pour mettre en évidence leur comportement migratoire. La méthode de marquage la plus simple consiste à utiliser des étiquettes dotées d'un code, qui peuvent être attachées et lues par n'importe qui si l'individu est recapturé (*Research theme*, 2021). Le suivi de deux requins-hâ, *Galeorhinus galeus*, a été effectué grâce à cette méthode (Colloca *et al.*, 2019). Un premier requin a été marqué en Ecosse et le second en Irlande. Ils ont ensuite été recapturés par des pêcheurs au large de la Sicile, treize ans plus tard pour le premier et deux ans plus tard pour le second. Le poids et la taille des deux individus ont été comparés entre le marquage et la recapture afin d'estimer un taux de croissance. Cette méthode a également permis de mettre en évidence un comportement migratoire encore inconnu des scientifiques : la preuve d'une entrée sur grande distance de ce requin de l'Atlantique dans la Méditerranée (Colloca *et al.*, 2019). Cependant, ces techniques restent aléatoires pour un espace aussi grand que la mer Méditerranée. D'autres méthodes, plus actuelles et plus fiables, existent également et sont de plus en plus utilisées.

C'est le cas d'**un système satellitaire** nommé « Argos », créé en 1978 par le CNES (Centre national d'études spatiales) français, la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) et la NASA (National Aeronautics and Space Administration) (*Argos*, 2021). Ce système renvoie des données de localisation grâce à des balises émettrices fixées sur les individus. Tous les programmes utilisant Argos doivent être liés à la protection ou à l'étude de l'environnement, à la sensibilisation aux questions environnementales ou à la protection de la vie humaine (« Argos », 2021). Ces balises ont permis le suivi de nombreux animaux marins et d'ainsi mieux comprendre leur répartition dans la mer Méditerranée entre zones d'habitat, de reproduction et d'alimentation (Snape *et al.*, 2020). C'est le cas, en 2020, avec le premier suivi par satellite des tortues caouannes juvéniles sur leur site de recherche de nourriture en mer Adriatique (Snape *et al.*, 2020). Le suivi satellite a montré que la baie de Drini,

en Albanie (White *et al.*, 2013), ainsi que le golfe d'Amvrakikos, dans le nord de la mer Ionienne, sont des hauts lieux d'alimentation pour des centaines de tortues caouannes (Rees *et al.*, 2017). Cependant, cette méthode est encore très onéreuse et ne permet de suivre que quelques individus. Elle n'est donc pas toujours représentative de toute une population.

La bioacoustique est une autre méthode de suivi fiable et qui donne un très bon support de connaissances, car une partie des animaux marins émettent des sons caractéristiques. Le milieu marin se prête particulièrement à ces moyens d'études, car la grande vitesse de propagation des sons et la faible atténuation avec la distance permettent une transmission très efficace (Pavan & Borsani, 1997). Les principales sources acoustiques marines proviennent des invertébrés, des poissons et des mammifères marins (cétacés et pinnipèdes) (Pavan & Borsani, 1997). La capacité à reconnaître la signature acoustique de ces espèces permet leur identification, leur suivi ainsi que leur recensement même à grande distance ou en l'absence d'observation visuelle (Pavan & Borsani, 1997). Pour capter ces sons, des hydrophones conçus pour fonctionner sous l'eau sont utilisés et permettent de couvrir une large gamme de fréquence (de quelques hertz à plus de 100 kHz) (Pavan & Borsani, 1997). Mais, encore aujourd'hui, la bioacoustique ne permet pas de différencier toutes les espèces les unes des autres ni de comptabiliser le nombre d'individus dans une population.

Enfin, une dernière méthode, basée sur la chimie, existe : l'**analyse isotopique**. Elle aide à comprendre des comportements des individus passés et présents. Les molécules du vivant sont constituées d'atomes sous plusieurs isotopes stables (Remaud, 2004). Des variations isotopiques se produisent au cours d'une réaction chimique, comme une catalyse enzymatique. L'analyse isotopique d'un échantillon issu d'un individu permet alors de révéler l'origine de l'individu, voire son origine géo-climatique (Remaud, 2004). Ces rapports isotopiques peuvent être utilisés en Méditerranée pour suivre des populations d'espèces d'intérêt. Bentaleb *et al.*, en 2011, ont étudié les changements saisonniers dans le régime alimentaire et la distribution des rorquals communs, *Balaenoptera physalus*, présents dans la Méditerranée occidentale (Bentaleb *et al.*, 2011). Ils ont comparé les rapports des isotopes $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des fanons échoués de rorquals communs à ceux du krill, *Meganyctiphanes norvegica*, leur principale

proie en Méditerranée (Bentaleb *et al.*, 2011). Tous les résultats étaient cohérents avec la signature $\delta^{13}\text{C}$ du krill de la Méditerranée, mais deux fanons ont montré des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ plus pauvres. Elles étaient intermédiaires entre celles du krill de l'Atlantique et celles du krill de la Méditerranée, suggérant des migrations vers l'ouest, peut-être jusqu'au détroit de Gibraltar. Ce modèle a été confirmé par le suivi par satellite d'un rorqual commun sur huit ayant quitté la Méditerranée pour l'Atlantique (Bentaleb *et al.*, 2011).

L'ensemble de ces méthodes basées sur la technologie sont en réalité complémentaires de l'observation directe en mer par voie aérienne ou navale (Lefèvre *et al.*, 2021).

La mise en place de méthodes de conservation *via* des mesures opérationnelles et des mesures de limitation

Les données récoltées sur les espèces marines méditerranéennes permettent aux scientifiques d'avoir une meilleure connaissance des espèces, de leur milieu, de leurs interactions, de leurs fonctionnements et de leurs menaces. Les résultats des études scientifiques peuvent ensuite être utilisés pour la réalisation de **listes d'espèces menacées**, de **plans de conservation** et pour la conception de **dispositifs techniques** de réduction des menaces.

Les **listes rouges des espèces menacées** de l'UICN sont reconnues comme l'outil le plus complet pour l'évaluation du risque d'extinction d'espèces (Azam *et al.*, 2016). Cet outil est applicable à la plupart des taxons, régions et échelles (régionales, nationales et infranationales). La disponibilité des données et l'expertise déterminent la classification des espèces au sein des listes (Azam *et al.*, 2016). Un classement des espèces en neuf catégories permet d'identifier les priorités d'action, de mettre en évidence l'importance de la conservation, mais aussi d'inciter à agir pour limiter l'extinction des espèces (UICN France, 2021).

Les plans de conservation peuvent être appliqués grâce à la création d'**aires marines protégées (AMP)** à l'échelle nationale. En France, il y a les parcs nationaux, les réserves naturelles ayant une partie maritime, les sites Natura 2000, le domaine public maritime remis en gestion au Conservatoire du littoral et les parcs naturels marins (Préfecture

maritime de la Méditerranée, 2021). Parmi ces AMP, certaines sont seulement contractuelles, comme les sites Natura 2000, tandis que d'autres génèrent une réglementation, voire une surveillance des pratiques accompagnée de contraventions, comme dans les parcs nationaux et régionaux.

Ces plans de conservation peuvent également être appliqués à l'échelle transnationale, comme le sanctuaire Pelagos, qui est une AMP contractuelle. Créée en 2002, cette aire marine protégée commune à la France, à l'Italie et à Monaco, a pour objectif de protéger les mammifères de mer Méditerranée (Di Sciara *et al.*, 2008). Pour ce faire, les trois pays membres ont établi plusieurs conventions et accords afin de répondre à des objectifs locaux et régionaux. La protection de zones d'importance alimentaire et de reproduction des cétacés est réalisée localement (Di Sciara *et al.*, 2008). Parmi les mesures de protection dans le sanctuaire Pelagos, on peut citer le système WHALESAFE qui est en cours de développement. Utilisant la bioacoustique, il peut prédire le point d'émersion des cachalots avec une avance de 10 à 15 minutes, et ainsi prévenir les collisions avec les bateaux (Sanguineti *et al.*, 2021).

Parmi les autres outils, le logiciel MARXAN est aussi un **outil d'aide à la conception des plans de conservation**. Il permet de sélectionner les zones de conservation prioritaires (Mazor *et al.*, 2016). Pour ce faire, il suffit de renseigner les données sur l'espèce souhaitée : la distribution, les zones d'alimentation, les sites de nidification, ainsi que les informations sur les mouvements de marquage/recapture à piste de migration. Ensuite, le logiciel établit les zones les plus favorables à l'espèce dans une volonté de conservation (Mazor *et al.*, 2016). Pour la tortue caouanne, les résultats ont montré que les zones favorables à leur conservation ne sont pas forcément celles correspondant aux aires marines protégées (Mazor *et al.*, 2016).

Les solutions à l'essai contre les menaces de la pêche sont nombreuses ; nous en dresserons une liste non exhaustive. Les recherches sur la bioacoustique ont permis de développer des dispositifs de **dissuasion** acoustique pour tenter de résoudre les problèmes de pêche accidentelle de cétacés (Di Sciara & Gordon, 1997). Pour ce faire, des fileyeurs sont équipés d'un émetteur sonore dont le but est de repousser les cétacés, mais pas les poissons. Les résultats ont montré que les émetteurs

n'avaient pas d'incidence sur la quantité de poissons capturés (Di Sciara *et al.*, 1997). Des dissuasifs visuels sont également testés dans le nord de la mer Adriatique. Il s'agit de LED ultraviolettes disposées sur des filets afin de les éclairer (Lucchetti *et al.*, 2019). Ainsi, les tortues voient leurs repères visuels modifiés, ce qui empêche leur enchevêtrement pendant l'activité de déprédation, où elles tentent de se nourrir des poissons capturés par les pêcheurs (Lucchetti *et al.*, 2019).

Outre les procédés techniques de dissuasion, il existe également des **procédés d'exclusion** comme le TED (dispositif d'exclusion des tortues). Il permet aux tortues enchevêtrées dans les filets des chalutiers d'être directement exclues de celui-ci par un système de trappe s'ouvrant sous le poids de l'animal. Testé dans le nord de la mer Adriatique, il a montré son efficacité puisque qu'aucune tortue n'a été capturée. De plus, il a également montré une efficacité pour exclure les dauphins des filets (Lucchetti *et al.*, 2019).

Conclusion

Finalement, plusieurs méthodes de suivi ont été employées en mer Méditerranée afin d'étudier des taxons aussi importants que les cétacés, les requins ou encore les tortues. Ainsi, des zones de conservation peuvent être adaptées à leurs territoires pour les protéger des nombreuses menaces anthropiques existantes. Ces méthodes de suivi sont de ce fait essentielles pour la conservation des espèces. Cependant, elles sont encore très récentes, et les premières données ne datent que des années 1990. Il y a un certain manque de données, notamment sur les requins dont un recensement complet a été réalisé par l'UICN en 2016, avec des données encore insuffisantes pour dix espèces (Dulvy *et al.*, 2016). De plus, la mer Méditerranée est une entité à part entière où les organismes se déplacent sans frontière. Or les aires marines protégées ne prennent pas toujours en compte ces connectivités spatiales dans les plans de conservation et donc ne protègent que partiellement les espèces. Cette zone géographique est d'une importance primordiale actuellement, un haut lieu de biodiversité gravement impacté, avec de nombreuses espèces en voie de disparition et des moyens actuellement insuffisants pour enrayer ces disparitions.

À partir de cette analyse bibliographique succincte, nous avons créé un jeu de plateau pour permettre aux joueurs d'appréhender les menaces et les actions de conservation des vertébrés marins en mer Méditerranée. La description de ce jeu peut être trouvée dans ce numéro, dans l'article Corcket *et al.* (2022).

Remerciements

Nous remercions les relecteurs qui ont permis d'améliorer la qualité du manuscrit.

Références bibliographiques

- Arévalo, C., & Lázaro Marín, L. (2016). L'information environnementale en Méditerranée. *Guide sur les questions et institutions pertinentes pour les journalistes*.
- Argos. (2021). *Pourquoi choisir Argos pour collecter des données environnementales?* Available at: <https://www.argos-system.org/fr/argos/pourquoi-choisir-argos/>. Last accessed 15.11.2021.
- Azam, C.-S., Gigot, G., Witte, I. & Schatz, B. (2016). National and subnational Red Lists in European and Mediterranean countries: current state and use for conservation. *Endanger. Species Res.*, 30, 255-266.
- Azzurro, E., Moschella, P. & Maynou, F. (2011). Tracking Signals of Change in Mediterranean Fish Diversity Based on Local Ecological Knowledge. *PLOS ONE*, 6, e24885.
- Barcelo, A., Jarín, M., Jaubert, R., Martin, G., Ody, D., Peirache, M., *et al.* (2014). La nage avec les cétacés : une activité perturbante pour les mammifères marins et dangereuse pour les pratiquants au sein du Sanctuaire Pelagos (Méditerranée nordoccidentale). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 28, 49-64.
- Bentaleb, I., Martin, C., Vrac, M., Mate, B., Mayzaud, P., Siret, D., *et al.* (2011). Foraging ecology of Mediterranean fin whales in a changing environment elucidated by satellite tracking and baleen plate stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 438, 285-302.
- Boero, F., Féral, J., Azzurro, E., Cardin, V., Riedel, B., Despalatovic, M., *et al.* (2008). Executive Summary. In: CIESM, Briand, F. (ed.), *Climate warming and related changes in Mediterranean marine biota. N° 35 in CIESM Workshop Monographs*. CIESM Publisher, Monaco, 5-21.
- Brenier, A., Mahafina, J., Galzin, R. & Ferraris, J. (2013). Participatory approaches and reef fisheries monitoring. *Natures Sciences Societes*, 21, 293-306.
- Camiñas, J., Kaska, Y., Hochscheid, S., Casale, P., Panagopoulou, A., Báez, J., *et al.* (2020). *Conservation of marine turtles in the Mediterranean sea* [brochure]. IUCN, Malaga, Spain.
- Chevaldonné, P. & Lejeune, C. (2003). Regional warming-induced species shift in north-west Mediterranean marine caves. *Ecology Letters*, 6, 371-379.
- Colloca, F., Scannella, D., Geraci, M.L., Falsone, F., Batista, G., Vitale, S., *et al.* (2019). British sharks in Sicily: Records of long distance migration of tope shark (*Galeorhinus galeus*) from North-eastern Atlantic to Mediterranean Sea. *Mediterranean Marine Science*, 20, 309-313.
- Corcket, E., Besson, M., Boswarthick, R., Coquin, S., Deyna, C., Moffin, C., Santos-Cottin, D. & Thomé, M. 2022. Former des scientifiques engagés et agissants pour concilier biodiversité et sociétés humaines. De l'état de l'art à la médiation scientifique. *Ecologia mediterranea*, dans ce numéro/in its issue.
- Di Sciara, G.N. & Gordon, J. (1997). Bioacoustics: A tool for the conservation of cetaceans in the Mediterranean Sea. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 30, 125-146.
- Di Sciara, G.N., Agardy, T., Hyrenbach, D., Scovazzi, T. & Van Klaveren, P. (2008). The Pelagos Sanctuary for Mediterranean marine mammals. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18, 367-391.
- Dulvy, N., Allen, D., Ralph, G. & Walls, R. (2016). *The conservation status of sharks, rays and chimaeras in the Mediterranean Sea* [Brochure]. IUCN, Malaga, Spain.
- Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Cigliano, M., *et al.* (2009). Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology*, 15, 1090-1103.
- Girard, C. (2017). *Guide illustré de la faune de Méditerranée : poissons, céphalopodes, tortues, oiseaux et mammifères*. Méditerranéus, Rognonas.
- IUCN. (2012). *Mammifères marins et tortues marines de la Méditerranée et de la mer Noire*. Gland, Suisse et Malaga, Espagne. UICN, Gland, Suisse, et Malaga, Espagne.
- Jouvenel, J.-Y., Bachet, F., Harmelin, J.-G. & Bellan-Santini, D. (2004). Suivi biologique d'une réserve marine de la Côte Bleue (Golfe de Marseille, Méditerranée, France). *Revue d'écologie*.
- Lefèvre, S., Courtrai, L., Pham, M. T., Friguet, C., & Burnel, J. C. (2021). Observation de la mer par apprentissage profond : quelques exemples d'applications pour protéger notre bien commun. In: Baley, C., Chauvin, C. & Le Maguer G. (eds), *Mer et littoral : un bien commun ? Une approche pluridisciplinaire*. Éditions Archipel, Université Bretagne Sud, Lorient, 215-224.
- Lucchetti, A., Bargione, G., Petetta, A., Vasapollo, C. & Virgili, M. (2019). Reducing Sea Turtle Bycatch in the Mediterranean Mixed Demersal Fisheries. *Frontiers in Marine Science*, 6, 387.
- Lurton, X. & Antoine, L. (2007). *Analyse des risques pour les mammifères marins liés à l'emploi des méthodes acoustiques en océanographie*. Ifremer, Brest, 88 p.
- Marbà, N., Jorda, G., Agusti, S., Girard, C. & Duarte, C.M. (2015). Footprints of climate change on Mediterranean Sea biota. *Frontiers in Marine Science*, 2, 56.
- Mazor, T., Beger, M., McGowan, J., Possingham, H.P. & Kark, S. (2016). The value of migration information for conservation prioritization of sea turtles in the Mediterranean. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 540-552.
- Parravicini, V., Mangialajo, L., Mousseau, L., Peirano, A., Morri, C., Montefalcone, M., *et al.*

- (2015). Climate change and warm-water species at the north-western boundary of the Mediterranean Sea. *Marine Ecology*, 36, 897-909.
- Pavan, G. & Borsani, J.F. (1997). Bioacoustic research on cetaceans in the Mediterranean Sea. *Marine & Freshwater Behaviour & Phy*, 30, 99-123.
- Potty, G.R. (2009). Ocean acidification: Implications to underwater acoustics. *2009 International Symposium on Ocean Electronics (SYMPOLE 2009)*, 106-109.
- Préfecture maritime de la Méditerranée. (2021). *Les aires marines protégées*. Available at: <https://www.premar-mediterranee.gouv.fr/dossier/les-aires-marines-protges>. Last accessed 28.11.21.
- Rees, A.I.F., Carreras, C., Broderick, A.C., Margaritoulis, D., Stringell, T.B. & Godley, B.J. (2017). Linking loggerhead locations: using multiple methods to determine the origin of sea turtles in feeding grounds. *Mar Biol*, 164, 30.
- Remaud, G. (2004). *Culture Sciences-Chimie. L'isotope, traceur d'origine : distribution isotopique dans les composés naturels*. Available at: <https://culturesciences.chimie.ens.fr/thematiques/chimie-physique/chimie-quantique-modelisation/l-isotope-traceur-d-origine-distribution>. Last accessed 28.11.21.
- Research theme: *Tagging and telemetry*. (2021). *Inland Fisheries Ireland*. Available at: <https://www.fisheriesireland.ie/what-we-do/research/tagging-and-telemetry-theme-page>. Last accessed 29.11.21.
- Sanguinetti, M., Alessi, J., Brunoldi, M., Cannarile, G., Cavalleri, O., Cerruti, R., *et al.* (2021). An automated passive acoustic monitoring system for real time sperm whale (*Physeter macrocephalus*) threat prevention in the Mediterranean Sea. *Applied Acoustics*, 172, 107650.
- Snappe, R.T., Schofield, G. & White, M. (2020). Delineating foraging grounds of a loggerhead turtle population through satellite tracking of juveniles. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30, 1476-1482.
- Stevens, J.D., Walker, T.I., Cook, S.F. & Fordham, S.V. (2005). Threats faced by chondrichthyan fish. In: Fowler, S. L., Cavanagh, R. D., Camhi, M. *et al.* (eds), *Sharks, rays and chimaeras: the status of the Chondrichthyan fishes : status survey and conservation action plan*. IUCN SSC Shark Specialist Group, Gland, Suisse, 48-54.
- UICN France. (2021). *La Liste rouge mondiale des espèces menacées*.
- White, M., Boura, L. & Venizelos, L. (2013). Population structure for sea turtles at Drini Bay: An important nearshore foraging and developmental habitat in Albania. *Chelonian Conservation and Biology*, 12, 283-292.
- Wood, L. (2003). *Faune et flore sous-marines de la Méditerranée*. Les compagnons du naturaliste. Delachaux et Niestlé, Lonay [Suisse], Paris.

La conservation des prédateurs : entre enjeux écologiques et conflits socio-économiques

Predator conservation: Ecological concerns and socio-economic conflicts

Ryan BOSWARTHICK¹*, Chloé DEYNA¹, Colin MOFFA¹,
Dorian SANTOS-COTTIN¹, Marie THOMÉ¹

1. Aix-Marseille Université, master 2 Biodiversité, Écologie, Évolution, 13000 Marseille-France

* Auteur correspondant: boswarthick.ryan@outlook.com

Received: 20 Jan., 2022; First decision: 10 May, 2022; Revised: 1 June, 2022; Accepted: 10 June, 2022

Résumé

Nous assistons actuellement à un essor de la population mondiale et à une urbanisation croissante entraînant des modifications des écosystèmes. Ce phénomène engendre un rapprochement entre l'homme et les prédateurs, qui induit une concurrence pour le territoire et ses ressources. C'est alors qu'apparaissent les conflits homme-prédateurs. Trois types de conflits sont abordés : tout d'abord celui du partage de territoire, représenté ici par l'occupation des cultures par le Busard cendré. Ensuite, dans un contexte sanitaire, les cas de zoonoses, avec le Renard roux. Enfin, celui du partage des ressources avec les humains, illustré par le cas du Loup gris.

Abstract

We are currently witnessing an exponential growth of the human population and an increased urbanization, leading to many changes in our ecosystems. This leads to humans and predators getting closer, inducing competition for territory and resources, and human-predator conflicts. Three types of conflicts are discussed in this review. The first is the presence of the Montagu's harrier in crops, which leads to conflicts due to

shared territories. The second deals with conflicts caused by the red fox and disease transmission. The last one is on the cohabitation with the gray wolf, illustrating a conflict with human activities in sharing territories and resources.

Introduction

L'expansion et l'intensification des activités humaines au cours des dernières décennies ont conduit à une réduction et à une fragmentation des habitats naturels de la faune sauvage. Les prédateurs se rapprochent donc des humains, en occupant les mêmes espaces et en utilisant les mêmes ressources. Ainsi les conflits entre les humains et les prédateurs se multiplient et mettent en évidence des défis dans la coexistence avec la faune pour une conservation de la biodiversité (Chapron *et al.*, 2014). Ces conflits sont perçus par leurs impacts directs et visibles, ainsi que par leurs coûts financiers et moraux. Cependant, il n'y a pas de proportionnalité entre l'intensité d'un

Mots-clés : gestion, agriculture, Loup gris, Renard roux, Busard cendré.

Keywords: management, agriculture, Grey wolf, Red fox, Montagu's Harrier.

conflit et les dommages pour les humains (Pooley *et al.*, 2017). En se concentrant sur les milieux terrestres, les conflits les plus importants concernent souvent le domaine de l'agriculture, en particulier de l'élevage, où il peut y avoir des pertes économiques dues à des actions de prédation menant à des tensions qui peuvent conduire à des actes de braconnage. On retrouve aussi de nombreux conflits entre chasseurs et prédateurs liés à la concurrence perçue pour la ressource en gibier, ainsi que des conflits pour l'occupation de territoires. Pour faire face à ces conflits, des mesures de gestion sont mises en place, principalement l'abattage d'individus, accompagné de dérogations légales, de compensations financières et l'amélioration des pratiques agricoles (Graham *et al.*, 2005). Toutefois, certaines mesures peuvent parfois être injustifiées car inefficaces (Comte *et al.*, 2017), mais perdurent par méconnaissance ou par peur infondée (Jiguet, 2020; Pooley *et al.*, 2017). Les prédateurs ont une importance dans l'équilibre des écosystèmes et peuvent aussi être bénéfiques aux activités humaines, assurant le maintien des services écosystémiques. On peut notamment citer la régulation de ravageurs de cultures (Banks, 2000), notamment les rongeurs, ainsi que la réduction de la dispersion de certaines maladies (Hofmeester *et al.*, 2017). Ainsi, il est possible, selon les situations, de trouver un équilibre mutuellement favorable entre les prédateurs et les humains, et de mettre en place des compromis bénéfiques aux différentes parties (Pooley *et al.*, 2017).

Il existe en France une mosaïque de conflits homme/prédateurs que l'on retrouve dans le monde. Nous allons illustrer la diversité des conflits entre les prédateurs et les humains en présentant trois types différents. Ces exemples se basent sur trois modèles biologiques, le Busard cendré (*Circus pygargus*), le Renard roux (*Vulpes vulpes*) et le Loup gris (*Canis lupus*). Ces espèces sont sujettes à polémiques, car elles entrent en compétition avec l'homme pour le partage du territoire et des ressources. Le cas du Busard cendré va permettre de présenter les conflits territoriaux liés à l'utilisation de l'espace par l'agriculture, et celui du renard illustrera les conflits liés à la transmission de maladies et à l'impact de sa prédation. L'exemple du Loup gris va permettre de présenter les conflits territoriaux liés aux activités pastorales ainsi que les conflits liés à la prédation sur les troupeaux domestiques.

Les conflits pour le partage du territoire: le cas des Busards

À partir des années 1960, l'intensification de l'agriculture a augmenté avec la création de la politique agricole commune (PAC) dans l'Union européenne (Donald *et al.*, 2002). L'expansion de l'agriculture intensive a entraîné une dégradation et une fragmentation des habitats naturels pour la vie sauvage. Ce changement d'utilisation des terres a provoqué un déclin de l'avifaune agricole, mais aussi des autres êtres vivants (Gregory *et al.*, 2005).

Certaines espèces ont dû s'adapter à ce changement d'habitat, et certaines utilisent maintenant les champs de culture pour se reproduire, comme le Busard cendré (Arroyo *et al.*, 2002). Les busards sont des rapaces de la famille des Accipitridés et du genre *Circus*; trois espèces sont présentes en France, le Busard des roseaux (*C. aeruginosus*), le Busard Saint-Martin (*C. cyaneus*) et le Busard cendré (*C. pygargus*). Ce dernier étant le plus sujet à conflits en France, c'est sur lui que nous nous sommes concentrés. Le Busard cendré est protégé en France, comme tous les rapaces, et ainsi qu'au niveau européen. Sa population européenne est comprise entre 109 000 et 184 000 individus matures (Birdlife International, 2021). La France, l'Espagne et le Portugal abritent 80 % de la population européenne, en excluant la Russie (Tucker & Heath, 1994). En France, les effectifs ont connu une augmentation à la fin du xx^e siècle. En effet, dans les années 1970 avaient été recensés moins de 1 000 couples (Millon & Bretagnolle, 2004), mais les chiffres des années 2000 se sont révélés réconfortants, avec entre 3 900 et 5 100 couples recensés. L'espèce est tout de même classée quasi menacée sur la liste rouge des oiseaux nicheurs en France. La raréfaction des espaces naturels favorables (steppes, landes basses, moyennes ou hautes, ainsi que les tourbières) a encouragé l'espèce à s'adapter à d'autres milieux plus anthropisés tels que les espaces cultivés (Devillers, 2021). En effet, le Busard cendré est une espèce qui niche au sol, depuis quelques décennies, majoritairement dans les cultures céréalières et parfois dans les cultures fourragères (Cramp & Simmons, 1980). En France 70 % des nids de busards et 90 % en Espagne et au Portugal se retrouvent dans ce type de culture (Ferrero, 1995). Cependant, les

menaces en milieu agricole sont nombreuses, la principale étant la destruction des nids pendant les récoltes, rendant la population non viable en l'absence de mesures de conservation, du moins dans certains cas (Arroyo & Bretagnolle, 2000). En effet, le succès reproducteur moyen pourrait être réduit de 60 % dans le cas où tous les oisillons mourraient lors des moissons, si aucune mesure de protection n'était mise en place (Arroyo *et al.*, 2002). On peut également citer l'utilisation de traitements phytosanitaires qui empoisonnent directement les oiseaux ou qui provoquent une diminution de la densité des proies, influençant négativement la reproduction du Busard cendré (Arroyo, 1998 ; Millon *et al.*, 2002). Une autre source de conflit avec les humains résulte de sa perception en tant que concurrent par les chasseurs, entraînant des destructions directes des nids, voire de l'abattage d'adultes (LPO Isère, 2017).

Il existe différentes mesures de conservation en faveur du Busard cendré, qui sont souvent facilitées par la coopération de l'exploitant agricole. La première méthode, qui est la plus souvent utilisée et la plus efficace, est la protection du nid *in situ* (Koks & Visser, 2002), qui consiste à entourer le nid d'un grillage, le protégeant ainsi des prédateurs et le rendant visible lors des récoltes. Dans certains cas, le déplacement du nid est réalisé vers une bordure du champ ou un autre champ, de façon temporaire ou non. Mais cette méthode entraîne de fortes contraintes techniques : le déplacement sur de grandes distances est compliqué, long et génère du stress chez les parents. Une autre méthode consiste en la mise en place de mesures agro-environnementales (MAE), par exemple ne pas réaliser les récoltes avant le 15 juillet, pas de récolte nocturne, pas de produits phytosanitaires. C'est une méthode de vision à plus long terme et à plus large échelle que les deux premières ; de plus, les MAE pourraient être bénéfiques à d'autres espèces (Verniest, 2015). Mais il est nécessaire d'évaluer l'efficacité et la faisabilité de cette mesure dans différents contextes. Le moyen le plus efficace et le plus durable de protéger les Busards cendrés serait probablement la gestion de l'habitat plutôt que la gestion des nids (Arroyo *et al.*, 2002). En effet, la mise en place de mesures agro-environnementales, comme retarder les récoltes permettrait de protéger les oisillons sans avoir à localiser les nids. Arroyo et ses collaborateurs (2002) ont montré que le chevauchement entre le moment de la récolte et le moment de

l'envol serait évité en retardant la récolte de seulement sept à dix jours. Cependant, il n'est pas toujours facile d'appliquer des mesures relatives à l'habitat (par exemple, des mesures agro-environnementales) sur de vastes zones. Néanmoins, une simulation montre que, théoriquement, une répartition de l'effort de conservation sur de petites zones protégées pourrait être efficace. Une telle possibilité serait en effet intéressante, étant donné qu'elle serait plus facile à gérer, tant sur le plan logistique qu'économique (Arroyo *et al.*, 2002).

Les conflits relatifs à la transmission de maladies : le cas du Renard roux

Bactériennes, virales, parasitaires ou fongiques, les zoonoses circulent entre l'homme et l'animal depuis leur existence. Ces maladies ont eu, au cours de l'histoire, un impact majeur sur les civilisations humaines. L'une des plus dévastatrices connue est la peste, transportée par des rongeurs (rats, souris, écureuils, etc.), qui s'est manifestée par trois épidémies majeures (Chow, 2021). Face à ces maladies, l'humain tire profit de la prédation naturelle des carnivores sur les individus hôtes. Mais lorsque ces premiers deviennent à leur tour porteurs de maladies, des conflits apparaissent entre l'homme et les prédateurs. En France, une espèce est particulièrement visée par cette ambiguïté : le Renard roux (*Vulpes vulpes*).

Ce petit mammifère de la famille des canidés est présent sur l'ensemble du territoire métropolitain français. Son potentiel de reproduction est assez élevé, et sa capacité de dispersion importante : les tailles de populations sont ainsi très complexes à quantifier. À ce jour, le nombre de renards au niveau national reste ainsi inconnu. Espèce généraliste, opportuniste, omnivore et côtoyant de nombreux habitats naturels, le renard participe activement à la bonne santé de son écosystème : il joue notamment un rôle important en dispersant les graines des fruits par endozoochorie (D'hondt *et al.*, 2011) ou encore épizoochorie (Hovstad *et al.*, 2009). Très adapté aux écosystèmes anthropisés, il se rencontre aisément en milieu agricole, mais aussi en milieu urbain. Par sa proximité, le renard rend à l'homme de précieux services : charognard, il contribue notamment à l'élimination d'animaux malades et de cadavres, contrôlant

ainsi la propagation de maladies infectieuses. C'est notamment le cas de la borréliose de Lyme, une zoonose transmise par les tiques, que le renard freine par sa consommation de campagnols (Hofmeester *et al.*, 2017). Outre son rôle dans la limitation des maladies, le renard est un allié des agriculteurs céréaliers (Jiguet, 2020). En une année, un renard peut consommer de 4 000 à 6 500 campagnols (Artois & Stahl, 1991). La prédation qu'il exerce sur ces rongeurs est donc une alternative naturelle aux rodenticides, comme la bromadiolone.

Toutefois, du fait de cette présence marquée sur le territoire apparaissent de nombreux conflits avec l'homme. À ce titre, il peut être classé sur les listes départementales des « espèces susceptibles d'occasionner des dégâts » (ESOD), et ce pour différentes raisons selon le décret du 23 mars 2012¹: 1) l'intérêt de la santé et de la sécurité publique ; 2) la protection de la flore et de la faune ; 3) la prévention des risques des dommages aux activités agricoles, forestières et aquacoles, ou encore à d'autres formes de propriété. La première raison s'inscrit dans un contexte sanitaire : l'échinococcose alvéolaire, une maladie parasitaire pouvant être transmise à l'homme, est aujourd'hui une des raisons officielles de l'abattage des renards en France. Pourtant, de nombreuses études démontrent l'inefficacité de cette pratique contre la propagation de la maladie (Comte *et al.*, 2017). La deuxième raison pour laquelle le renard est considéré comme ESOD concerne notamment sa prédation sur les espèces d'oiseaux chassables nichant au sol. La troisième raison concerne aussi la prédation du renard, mais sur les animaux d'élevage ou de particuliers (volailles, lapins). Dans ce dernier cas, les renards peuvent adopter un comportement de « *surplus killing* » en cas d'agitation concentrée de proies, qui les pousse à tuer plus que nécessaire (Kruuk, 1972). Malheureusement, ce phénomène, souvent mal compris, accentue généralement le conflit. En France, le renard est une espèce chassable, et ce du 1^{er} juin au 31 mars. Toutefois, dans les départements où il est classé comme ESOD, il peut être tué toute l'année par tir, piégeage ou déterrage, sans limite de nombre. Les tirs de nuit peuvent également être autorisés par le préfet dans le cadre de battues administratives. Afin d'encourager les abattages, des primes à

la queue sont encore en vigueur dans certains départements. Chaque année en France, plus de 600 000 renards sont ainsi tués (Website Aspas, 2019). Dans certains pays européens, la chasse de loisir au renard est interdite. C'est le cas dans le canton de Genève où depuis 1974, l'activité de chasse est uniquement encadrée par des gardes-chasses. Depuis quarante-sept ans, 1 157 renards ont officiellement été abattus sur le territoire de Genève (Fédération cynégétique genevoise, 2021). Au Luxembourg, la chasse au renard est interdite depuis 2015, et en Angleterre, depuis 2005. À Londres, hommes et renards cohabitent ainsi jusque dans les jardins. À ce jour, aucune étude n'a su constater une augmentation drastique du nombre de renards à la suite de l'arrêt ou de la limitation des abattages.

Conflits pour le partage du territoire et des ressources : le cas du Loup gris

Le Loup gris (*Canis lupus*) est le prédateur le plus controversé d'Europe, car il occupe une place conflictuelle dans la vie des hommes. Pour certains, il représente le retour de la « nature », tandis que pour d'autres, les loups symbolisent la destruction et la violence (Sime *et al.*, 2007). Ses capacités de dispersion et d'adaptation aux milieux semi-urbanisés lui ont permis d'étendre son territoire rapidement, engendrant ainsi un conflit territorial. De plus, sa facilité de prédation sur les troupeaux domestiques ainsi que sur les ongulés sauvages provoque des conflits pour les ressources naturelles. Ces tensions entre l'homme et le prédateur ont conduit à son extermination en France au début du xx^e siècle (Sime *et al.*, 2007). En 1979, le Loup gris a été classé comme espèce protégée par la convention de Berne. Suite à la mise en place de son statut de protection, face au contexte de déprise agricole et à l'abondance d'ongulés sauvages, le loup est revenu naturellement dans les années 1990 sur le territoire français. Depuis son retour, plusieurs efforts ont été réalisés pour sa conservation (Poulle *et al.*, 1997). Le dernier bilan du suivi hivernal de la population de loups (hiver 2020-2021) a permis de donner plusieurs chiffres pour caractériser la situation de cette espèce sur le territoire français. Au total, 125 zones de présence permanente ont été recensées dont 106 sont désormais constituées en meutes.

¹ Décret n° 2012-402 du 23 mars 2012 relatif aux espèces d'animaux classés nuisibles, NOR : DEVL1107126D, *JORF* n° 0073 du 25 mars 2012.

L'effectif des loups est estimé à 624 individus, avec un intervalle de prédiction compris entre 414 et 834 (Réseau Loup-Lynx, 2020).

Le loup est une espèce reconnue comme essentielle dans un écosystème, au sein duquel il occupe le sommet de la chaîne alimentaire. Sa présence peut influencer la communauté des herbivores, mais également avoir des effets indirects sur d'autres organismes. En effet, le phénomène de contrôle top-down démontre que l'absence du loup induit une augmentation des populations d'ongulés, qui exercent une forte pression de pâturage, ce qui peut engendrer une dégradation des écosystèmes (Ripple & Beschta, 2004). Toutefois, l'intérêt commun du loup et de l'homme pour le territoire et ses ressources génère l'apparition de nombreux conflits, notamment dus à sa pression de prédation sur les troupeaux ovins. La prédation lupine est un phénomène dynamique qui connaît d'importantes évolutions depuis la fin du xx^e siècle. En effet, les attaques ainsi que leur localisation sont en augmentation. En 2020, par exemple, le bilan des attaques sur les cheptels au plan national s'éleva à 3 700 pour 12 000 brebis tuées (de La Chesnais, 2021). D'un point de vue économique, le loup est une espèce à forts enjeux. En effet, le plan loup 2018-2023 a mobilisé un budget de plusieurs millions d'euros, regroupant le financement des mesures de protection des troupeaux et des agents de l'Office français pour la biodiversité, ainsi que l'indemnisation des dommages (Ministère de la Transition écologique et solidaire, 2018). Malgré son statut protégé, le loup fait l'objet d'un arrêté autorisant son prélèvement. En effet, face à la prédation causée par cette espèce et au vu du plan national d'actions sur le loup, les tirs de loups sont autorisés. Cependant, ils sont très réglementés. Dans un premier temps, il existe un quota qui, par l'arrêté du 23 octobre 2020, fixe à 19 % de l'effectif moyen de loups estimé annuellement le nombre maximum de loups à prélever. Plusieurs types de tirs sont autorisés ; on en distingue deux catégories : les tirs de défense et les tirs de prélèvement (Ministère de la Transition écologique, 2020).

Tout comme la France, de nombreux pays concernés par la problématique homme-loup connaissent des situations similaires, cependant la gestion du loup reste très différente entre les pays. En Italie, on estime la population de loups à plus de 2 000 individus. L'espèce est totalement protégée, et aucun tir n'est autorisé. Cependant, bien que les

populations soient stables dans les zones où le loup n'a jamais disparu, de grands conflits existent dans les régions récemment recolonisées par le loup. C'est dans ces régions que le loup, bien qu'il soit protégé, est très braconné : on compte plusieurs centaines de loups braconnés chaque année (Boitani, 1992). Concernant la Scandinavie, il se trouve que la gestion du loup est semblable à celle adoptée en France. En effet, l'espèce y est protégée, mais des tirs dérogatoires sont autorisés selon un certain quota (Liberg *et al.*, 2012). Aux États-Unis, on observe une gestion totalement différente du Loup gris (Treves & Bruskotter, 2011). Le 29 octobre 2020, sous l'administration de Donald Trump, le loup gris avait été retiré de la liste des espèces protégées. Il était ainsi possible de le chasser et de le piéger librement sur le territoire (US. Department of the Interior, 2020). Cependant face au nombre important de loups abattus, la justice fédérale américaine a annulé le 10 février 2022 la décision de retirer cette espèce de la liste des espèces protégées, reclassant ainsi le Loup gris comme espèce protégée dans 44 États américains.

Conclusion

Ces conflits homme/prédateurs se produisent fréquemment dans les paysages agricoles et sont définis comme des interactions entre les humains et la faune sauvage ayant un résultat négatif (Madden, 2004). Ces conflits ont des coûts visibles, qui se traduisent principalement par des pertes économiques pour la société humaine. Pour cela, des mesures de gestion sont mises en place afin de diminuer ces impacts ; cependant, elles entraînent généralement l'abattage d'individus, pouvant mener à des déclin ou à des extinctions de populations (Pooley *et al.*, 2017). De plus, leur efficacité est parfois remise en cause par diverses études scientifiques. Les modèles biologiques vus précédemment illustrent trois types de conflits. Cependant, leurs mesures de gestion diffèrent en fonction de leur statut de protection. Pour améliorer la conservation des prédateurs dans le contexte socio-économique actuel, plusieurs actions seraient à préconiser. Tout d'abord, des campagnes de sensibilisation afin d'exposer au grand public les réalités scientifiques permettant de diminuer les méconnaissances au sein de la société (Redpath *et al.*, 2013). Ensuite, une

amélioration des connaissances par le biais de l'étude du comportement des espèces permettrait de mieux appréhender ces conflits. Enfin, il semble nécessaire que les résultats de ces études soient pris en compte dans la définition des mesures de gestion, notamment lors des comités de gestion. Un suivi sur le long terme de ces actions serait également bénéfique, en concertation avec les différents acteurs concernés, afin de concilier du mieux possible humains et faune sauvage (Nichols *et al.*, 2006 ; Yoccoz *et al.*, 2001).

À partir de cette analyse bibliographique succincte, nous avons créé une séquence vidéo avec animations en pâte à modeler pour aborder les conflits socio-économiques autour des prédateurs terrestres. La description de cette vidéo et les liens pour la visionner peuvent être trouvés dans ce numéro, dans l'article Corcket *et al.* (2022).

Remerciements

Nous remercions les relecteurs qui ont permis d'améliorer la qualité du manuscrit.

Références bibliographiques

- Arroyo, B.E. (1998). Effect of diet on the reproductive success of Montagu's harriers *Circus pygargus*. *Ibis*, 140(4), 690-693.
- Arroyo, B.E. & Bretagnolle, V. (2000). Evaluating the long-term effectiveness of conservation practices in Montagu's harrier *Circus pygargus*. In: Chancellor, R.D. & Meyburg, B.U. (eds), *Raptors at Risk*. Bodmin, Cornwall, Pica Press, 403-408.
- Arroyo, B., García, J.T. & Bretagnolle, V. (2002). Conservation of the Montagu's harrier (*Circus pygargus*) in agricultural areas. *Animal Conservation*, 5(4), 283-290.
- Artois, M. & Stahl, P. (1991). Absence of dietary response in the fox *Vulpes vulpes* to variations in the abundance of rodents in Lorraine. In: Bobek, B. *et al.* (eds), *Global trends in wildlife management. Trans. 18th JUGB Congress, 1987* Swiat Press, Krakow Warszawa
- ASPAS (2019). *Protégeons les renards*. Available at: <https://www.aspas-nature.org/nos-combats/renard/>. Last accessed 01.06.2022.
- Banks, P.B. (2000). Can foxes regulate rabbit populations?, *The Journal of Wildlife Management*, 64(2), 401-406.
- Beaufort, F. (1987). *Le loup en France : éléments d'écologie historique. Encyclopédie des mammifères de France*, Société française pour l'Étude et la protection des mammifères, Bourges, 32 p.
- BirdLife International (2021). Species factsheet: *Circus pygargus*. Available at: <http://www.birdlife.org>. Last accessed 21.11.2021.
- Boitani, L. (1992). Wolf research and conservation in Italy. *Biol. Conserv.*, 61, 125-132.
- Butler, S.J., Boccaccio, L., Gregory, R.D., Vorisek, P. & Norris, K. (2010). Quantifying the impact of land-use change to European farmland bird populations. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137(3-4), 348-357.
- Chow, S. (2021). *Zoonosis History*. News-Medical.Net. Available at: <https://www.news-medical.net/health/Zoonosis-History.aspx>. Last accessed 21.11.2022
- Comte, S., Umhang, G., Raton, V., Raoul, F., Giraudoux, P., Combes, B. & Boué F. (2017). *Echinococcus multilocularis* management by fox culling: an inappropriate paradigm. *Preventive Veterinary Medicine*, 147, 178-185
- Corcket, E., Besson, M., Boswarthick, R., Coquin, S., Deyna, C., Moffin, C., Santos-Cottin, D. & Thomé, M. 2022. Former des scientifiques engagés et agissants pour concilier biodiversité et sociétés humaines. De l'état de l'art à la médiation scientifique. *Ecologia mediterranea*, dans ce numéro/in its issue.
- Cramp, S. & Simmons, K.E.L. (1980). *The birds of the Western Palearctic*. Vol. 2. Oxford University Press, Oxford, 695 p.
- De la Chesnais, E. (2021). *Plus nombreux, les loups causent de grands dégâts*. Available at: <https://www.lefigaro.fr/actualite-france/plus-nombreux-les-loups-causent-de-grands-degats-20210629>. Last accessed 01.06.2022.
- Devillers, C. (2021). *Modélisation des aires de nidification de trois busards (Circus sp.) en Wallonie, dans les Hauts-de-France et le Grand Est entre 2010 et 2020*. Mémoire de master en biologie des organismes et écologie, à finalité spécialisée en biologie de la conservation : biodiversité et gestion, Université de Liège, Belgique.
- D'hondt, B., Vansteenbrugge, L., Van Den Berge, K., Bastiaens, J., Hoffmann, M. (2001). Scat analysis reveals a wide set of plant species to be potentially dispersed by foxes. *Plant Ecology and Evolution*, 144, 106-110.
- Donald, P.F., Pisano, G., Rayment, M.D., & Pain, D.J. (2002). The Common Agricultural Policy, EU enlargement and the conservation of Europe's farmland birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89(3), 167-182.
- Fédération Cynégétique Genevoise (2021). *Tirs de régulation et indemnisations à Genève*. Available at: <https://chassegeneve.ch/actualites-genevoise/infos-canton-statistiques>. Last accessed 20.11.2021.
- Ferrero, J.J. (1995). La población ibérica de aguilucho cenizo *Circus pygargus*. *Alytes*, 7, 539-560.
- Graham, K., Beckerman, A.P. & Thirgood, S. (2005). Human-predator-prey conflicts: ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biological Conservation*, 122(2), 159-171.
- Gregory, R.D., Van Strien, A., Vorisek, P., Gmelig Meyling, A.W., Noble, D.G., Foppen, R. P. & Gibbons, D.W. (2005). Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360, 269-288.
- Hofmeester, T.R., Jansen, P.A., Wijnen, H.J., Coipan, E.C., Fonville, M., Prins, H.H.T., Sprong, H., Van Wieren S.E. (2017). Cascading effects of predator

- activity on tick-borne disease risk. *Proc. R. Soc. B*, 284, 20170453
- Hovstad, K.A., Borvik, S. & Ohlson, M. (2009). Epizootic seed dispersal in relation to seed availability – an experiment with a red fox dummy. *Journal of Vegetation Science*, 20, 455-464.
- Jiguët, F. (2020). The Fox and the Crow. A need to update pest control strategies. *Biological Conservation*, 248, 108693.
- Koks, B.J., Visser, E.G. (2002). Montagu's Harriers *Circus pygargus* in the Netherlands: Does nest protection prevent extinction? *Ornithologischer Anzeiger*, 159-166.
- Kruuk, H. (2009). Surplus killing by carnivores. *Journal of Zoology* 166, 233-244.
- Liberg, O., Aronson, A., Sand, H., Wabakken, P., Maartmann, E., Svensson, L., et al. (2012). Monitoring of wolves in Scandinavia. *Hystrix*, 23, 29-34.
- LPO Isère (2017). Destruction volontaire de nids de busard cendrés. Available at: <https://isere.lpo.fr/2017/destruction-volontaire-de-nids-de-busard-cendres>. Last accessed 21.11.2021.
- Madden F. (2004). Creating coexistence between humans and wildlife: global perspectives on local efforts to address human-wildlife conflict. *Human Dimensions of Wildlife*, 9, 247- 257.
- Millon, A. & Bretagnolle, V. (2004). Les populations nicheuses de rapaces en France : analyse des résultats de l'enquête 2000. In: J.M. Thiollay & V. Bretagnolle (eds), *Rapaces nicheurs de France. Distribution, effectifs et conservation*. Delachaux et Niestlé, Paris, 129-140.
- Ministère de la transition écologique et solidaire. (2018). *Plan national d'actions 2018-2023 sur le loup et les activités d'élevages*. Available at: <http://agriculture.gouv.fr/telecharger/88962?token=bfc3b4f18b84c924b79a93e36a5246f2>. Last accessed 01.06.2022.
- Ministère de la transition écologique. (2020). *Arrêté du 23 octobre 2020 fixant les conditions et limites dans lesquelles des dérogations aux interdictions de destruction peuvent être accordées par les préfets concernant le loup (Canis lupus)*. Available at : https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/texte_jo/JORFTEXT000042472061. Last accessed 01.06.2022.
- Sime, C.A., Asher, V., Bradley, L., Laudon, K., Ross, M., Trapp, J., Atkinson, M., Handegard, L. & Steuber, J. (2007). *Montana gray wolf conservation and management 2006 annual report*. Montana Fish, Wildlife & Parks. Helena, Montana. 119 p.
- Nichols, J.D. & Williams, B.K. (2006). Monitoring for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 668-673.
- Pooley, S., Barua, M., Beinart, W., Dickman, A., Holmes, G., Lorimer, J. & Milner Gulland, E.J. (2017). An interdisciplinary review of current and future approaches to improving human-predator relations. *Conservation Biology*, 31(3), 513-523.
- Pouille, M.-L., Carles, L. & Lequette, B. (1997). Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains. *Revue d'Ecologie*, 52, 357-368.
- Redpath, S.M., Young, J., Evely, A., Adams, W.M., Sutherland, W.J., Whitehouse, A. & Gutierrez, R.J. (2013). Understanding and managing conservation conflicts. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(2), 100-109.
- Réseau Loup-Lynx. (2020). *Bilan du suivi hivernal de la population de loups - hiver 2020-2021*. Available at: <https://www.loupfrance.fr/bilan-du-suivi-hivernal-de-la-population-de-loups-hiver-2020-2021/>. Last accessed 01.06.2022.
- Ripple, W.J. & Beschta, R.L. (2004). Wolves and the ecology of fear: Can predation risk structure ecosystems? *Bioscience*, 54, 755-766.
- Treves, A. & Bruskotter, J.T. (2011). Gray wolf conservation at a crossroads. *Bioscience*, 61, 584-585.
- Tucker, G.M. & Heath, M.F. (1994). *Birds in Europe: their conservation status*. Birdlife International, Cambridge.
- US. Department of the Interior (2020). *Trump administration returns management and protection of gray wolves to states and tribes following successful recovery efforts*. Available at: <https://www.doi.gov/pressreleases/trump-administration-returns-management-and-protection-gray-wolves-states-and-tribes>. Last accessed 01.06.2022.
- Verniest, F. (2015) *La conservation du Busard cendré en milieu agricole*. Available at <https://rapaces.lpo.fr/sites/default/files/busards/684/fabien-verniet.pdf>. Last accessed 01.06.2022.
- Yoccoz, N.G., Nichols, J.D. & Boulinier, T. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(8), 446-453.

Résumés de thèses

Marie PERRIN

2022

*Gestion du carpocapse des pommes : impacts du réchauffement climatique sur la lutte contre *Cydia pomonella* en vergers de pommiers*

Thèse de doctorat d'Avignon Université, soutenue le 9 mars 2022.

Jury – Thierry HANCE (Professeur, Université catholique de Louvain), Manuel MASSOT (Chargé de recherche, IIES CNRS, Université de la Sorbonne), rapporteurs; Joan VAN BAAREN (Professeure, ECOBIO CNRS, Université de Rennes 1), Françoise LESCOURET (Directrice de recherche, INRAE), Philippe LOUAPRE (Maître de conférences, Université de Bourgogne), examinateurs; Magali RAULT (Maître de conférences HDR, Avignon Université), Joffrey MOIROUX (Maître de conférences, Avignon Université), co-directeurs; Myriam SIEGWART (Docteure Ingénieure d'étude, INRAE) co-encadrante.

Le changement climatique induit par les activités anthropiques est à l'origine de perturbations profondes dans les équilibres de tous les écosystèmes, dont les agroécosystèmes. La majorité des études s'accordent pour prédire une augmentation des dégâts des ravageurs sur les cultures. Étudier les effets des changements climatiques sur l'efficacité et la pérennité des différentes méthodes de lutte utilisées pour contrôler les ravageurs des cultures est primordial. L'objectif de cette thèse est de comprendre comment le changement climatique pourrait influencer les différentes méthodes de lutte utilisées contre un ravageur des pommiers, *Cydia pomonella*, dans la Région PACA, particulièrement touchée par le réchauffement climatique. Ces méthodes de lutte intègrent aussi bien l'utilisation d'insecticides de synthèse que la lutte biologique ou la confusion sexuelle. Pour répondre à cette problématique, les effets croisés température/insecticides sur la mortalité de *C. pomonella* face à différents insecticides ont été étudiés. Ces deux stress ont montré un effet sur la mortalité larvaire de *C. pomonella*. Pour comprendre l'origine de ces effets, les mécanismes biochimiques et moléculaires susceptibles d'être activés par ce double stress ont été étudiés. Les résultats indiquent que

les gènes Hsp70 et Cyp6B2 pourraient être impliqués dans la tolérance à ces deux stress chez *C. pomonella*. Avec la volonté grandissante de réduire l'impact des insecticides de synthèse, l'utilisation des ennemis naturels de *C. pomonella* comme agents de lutte biologique suscite un intérêt croissant. Ceux-ci pourront être efficaces s'ils sont peu impactés par l'augmentation des températures seule ou par un effet croisé entre les températures et les insecticides utilisés contre *C. pomonella*. Ainsi, une température plus élevée diminue l'efficacité du spinosad et de l'emamectine contre *C. pomonella*, tandis qu'elle augmente la toxicité de ces insecticides sur un de ses parasitoïdes, *Mastrus ridens*, pouvant causer un déclin de population. D'autre part, le succès des ennemis naturels dépend aussi de leur synchronisme avec le ravageur cible. Si les modèles phénologiques basés sur les données de développement de *C. pomonella* montrent que la Région PACA pourrait voir apparaître une génération supplémentaire de ce ravageur dans les prochaines années, les résultats montrent que le potentiel de régulation des deux ennemis naturels considérés pour lutter contre *C. pomonella* reste relativement stable lorsque la température augmente. Enfin, une dernière partie s'intéresse à la lutte par confusion sexuelle. La perception antennaire par *C. pomonella* de composés phéromonaux utilisés dans les diffuseurs à différentes températures est abordée. Les résultats montrent que lorsque les mâles de *C. pomonella* sont élevés à 35 °C, ils perçoivent moins bien les composés phéromonaux que ceux élevés à 23 °C. Les résultats de cette étude montrent qu'il est nécessaire de prédire l'émergence des générations de carpocapse pour utiliser les méthodes de lutte adaptées avec précision. S'il est trop spéculatif de statuer sur l'efficacité de la confusion sexuelle dans le futur, il est possible d'admettre qu'en choisissant les insecticides les plus efficaces contre *C. pomonella* tout en prenant en compte leurs effets sur les ennemis naturels en fonction d'une saisonnalité, il serait envisageable de combiner la lutte biologique et l'utilisation de certains produits phytosanitaires dans le respect de l'environnement et de la santé humaine.

Ninon DELCOURT**2022**

Modélisation des signatures chimiques des sols en fonction de l'historique de leurs usages : la mémoire du sol au service de l'écologie actuelle

Thèse de doctorat d'Aix-Marseille Université, soutenue le 30 mars 2022.

Jury – Naoise NUNAN (Directeur de recherche, CNRS), Sophie SOBANSKA (Chargée de recherche, CNRS), rapporteurs; Gérald CULIOLI (Professeur, Avignon Université), Thierry TATONI (Professeur, Aix-Marseille Université), examinateurs; Nathalie DUPUY (Professeur, Aix-Marseille Université), Anne-Marie FARNET-DA SILVA (Maître de conférences, Aix-Marseille Université), co-directeurs; Catherine REBUFA (Maître de conférences, Aix-Marseille Université), Philip ROCHE (Directeur de recherche, INRAE), invités

L'utilisation des terres est l'un des principaux facteurs déterminant les propriétés physico-chimiques et biologiques des sols. Comprendre son effet à long terme est un défi majeur pour évaluer le fonctionnement actuel des sols et leur vulnérabilité face aux changements globaux. Dans la région méditerranéenne, l'abandon de l'agriculture en terrasses à partir du XIX^e siècle a entraîné la coexistence de forêts présentant des continuités temporelles (historique d'usage et âge) différentes. L'objectif de cette thèse est de déterminer si, dans le cas de sols d'écosystèmes forestiers, l'usage antérieur des sols (i) produit une signature chimique spécifique et (ii) conduit à des propriétés physico-chimiques et biologiques différentes modifiant son fonctionnement actuel. Pour ce faire, le potentiel analytique de la spectroscopie FTIR a permis de réaliser un référentiel des signatures chimiques des sols en fonction de leurs usages actuels (forêts vs agrosystèmes), dépendamment des pratiques associées et du climat. Puis cette technique a été testée pour discriminer des sols ayant une histoire d'occupation des terres différente (forêts anciennes, récentes et très récentes du Parc naturel régional du Luberon) en fonction de différentes profondeurs et conditions climatiques. L'incidence des usages antérieurs sur le fonctionnement actuel des sols a ensuite été appréhendée par le biais d'analyses des communautés microbiennes et de la mésofaune, ainsi que par des analyses physico-chimiques complémentaires. Les résultats de ce travail mettent en évidence que l'historique d'usage des terres est un facteur original ayant un effet significatif sur les propriétés biologiques et physico-chimiques du sol, et qu'il devrait être considéré comme un driver important du fonctionnement du sol, notamment dans un contexte de changement climatique.

Térence LEGRAND**2022**

Influence de la connectivité multi-échelle via la dispersion larvaire sur la structure des populations et les schémas de biodiversité en mer Méditerranée

Thèse de doctorat d'Avignon Université, soutenue le 21 mars 2022.

Jury – Frédérique VIARD (Directrice de recherche, CNRS), Christophe LETT (Directeur de recherche, IRD), rapporteurs; Jean-Christophe POGGIALE (Professeur, Aix-Marseille Université), Sakina-Dorothee AYATA (Maître de conférences, Université de la Sorbonne), Éric THIÉBAUT (Professeur, Université de la Sorbonne), examinateurs; Anne CHENUIL (Directrice de recherche, CNRS), Vincent ROSSI (Chargé de recherche, CNRS), co-directeurs.

Mots-clés: recherche multidisciplinaire, modèles bio-physiques lagrangiens, dynamiques éco-évolutives, théorie des réseaux, biogéographie, mer Méditerranée

Keywords: Multidisciplinary research, Lagrangian biophysical models, Eco-Evolutionary dynamics, Network theory, Biogeography, Mediterranean sea

Le monde vivant peut être décrit comme un vaste et complexe réseau de connexions : les organismes, en se déplaçant eux-mêmes dans l'espace et le temps, sont les liens entre des populations ou des localités. De tels déplacements résultent de la dispersion, soit le mouvement d'un individu depuis son site de naissance jusqu'à son site de reproduction. Les mécanismes de dispersion sont extrêmement variés : ils découlent de la capacité de chaque organisme à se mouvoir par lui-même ou grâce à un tiers. On parle respectivement de dispersion active ou passive. Dans l'océan, la dispersion passive est facilitée par les propriétés physiques intrinsèques de l'environnement marin : de nombreuses espèces benthiques à semi-sédentaires à l'état adulte dispersent ainsi durant leurs premiers stades de vie en relâchant dans la colonne d'eau des cohortes de propagules (œufs, larves, fruits, etc.) qui sont ensuite transportées par les courants marins. La connectivité entre populations est réalisée lorsque les propagules survivent à une telle phase pélagique, puis s'installent dans un habitat favorable pour s'y reproduire. Démographiquement, la connectivité est constitutive de la dynamique spatiale des populations : c'est un processus écologique clé dans la régulation et la persistance des populations. Génétiquement, la connectivité est vectrice de flux génique, qui, avec les autres forces évolutives, module les schémas contemporains de biodiversité. La connectivité *via* la dispersion est ainsi déterminante dans la résilience des populations face aux pressions anthropiques : sa compréhension est essentielle pour une bonne gestion et sauvegarde des écosystèmes, notamment pour le design d'aires marine protégées (AMPs) ou la gestion des pêches. Dans cette thèse, nous avons défini

un cadre général qui permet de caractériser la connectivité démographique et de localiser les zones de ponte pour toute espèce présentant une phase pélagique en combinant l'utilisation d'un modèle lagrangien avec des données d'analyses d'otolithes et biogéographiques. Nous avons d'une part montré que les patrons de connectivité sont expliqués par la variabilité spatio-temporelle de la circulation océanique, et d'autre part quantifié le rôle des AMPs dans l'approvisionnement en propagules des zones non protégées. Nous avons ensuite défini analytiquement les probabilités de connexions génétiques résultant d'événements successifs et cumulatifs de dispersion, cumulant ainsi les différentes possibilités de flux de gènes entre populations sur plusieurs générations. Pour un nombre de générations fixé, la connectivité filiale, qui quantifie la probabilité qu'une population soit parente à une autre, a été distinguée de la connectivité coalescente, qui quantifie la probabilité sous-jacente que deux populations partagent des « populations ancêtres » communes. Nos résultats montrent que les barrières hydrodynamiques, jusqu'ici considérées comme la cause de la structuration génétique, sont effectivement perméables à la connectivité coalescente. Ces modèles de connectivités filiale et coalescente ont permis d'estimer le flux de gènes chez 47 espèces à cycle de vie biphasique couvrant un large éventail phylogénétique, compilées dans une méta-analyse regroupant 58 études de génétique des populations en mer Méditerranée. La connectivité coalescente nouvellement définie retourne les meilleures prédictions de flux de gènes pour l'ensemble des taxons et explique environ 50 % de la variabilité des différenciations génétiques observées à l'échelle de la méta-analyse. De plus, nos résultats suggèrent une relation étroite entre les échelles temporelles (i.e. nombre d'événements de dispersion) et spatiales (i.e. étendue des patrons de diversité génétique) de la connectivité génétique, illustrant les interactions éco-évolutives caractéristiques d'un tel processus. Dans un dernier temps, nous avons étudié l'influence de la considération précise de l'habitat obtenu par modèles de niche dans la prédiction du flux de gènes. Cette thèse, au-delà d'établir de nouveaux outils méthodologiques pour une meilleure compréhension de la connectivité démographique et génétique, identifie de nouvelles pistes de recherche qui contribueront à mieux évaluer l'impact du flux de gènes et des autres forces évolutives sur la biodiversité marine.

The living world can be viewed as a wide and complex network of connections. By moving over space and time, organisms themselves establish links between populations or localities. Movements of an individual from its birthplace to its site of reproduction is called dispersal. This is a multifaceted mechanism: we distinguish active dispersal due to the individual's own locomotion from passive dispersal induced by a third party. In the sea world, where passive dispersal is favoured thanks to the physical properties of the marine environment, most benthic and sedentary species disperse through marine currents during their early-life stages by means of drifting propagules (eggs, larvae, fruits, etc.). Population connectivity is effective when an organism sur-

vives its pelagic phase, settles, and eventually reproduces. Demographically, connectivity governs population dynamics and is thus a key ecological process for recruitment and persistence. Genetically, connectivity drives gene flow between populations, which, in interaction with the other evolutionary forces (i.e. drift, mutation, natural selection), shapes the contemporary biodiversity patterns. Hence, connectivity via dispersal processes plays a fundamental role in the resilience of populations to anthropogenic stressors: appraising connectivity is essential for sound management and conservation initiatives, such as the design of Marine Protected Areas (MPAs) and effective fishery management. In this thesis, we build a multidisciplinary analytical framework to characterise spatial patterns of demographic connectivity and to pinpoint spawning areas for any species with a pelagic phase by combining Lagrangian modelling, network theory, otolith analyses and biogeographical information. We show that connectivity patterns are well-explained by the spatio-temporal variability of ocean currents, and we quantify larval export from MPAs to surrounding unprotected areas. We then formulate and model the probability of genetic connections arising from successive dispersal events, depicting gene flow between populations over multiple generations in a cumulative manner. We define filial connectivity, which unveils explicit parents-to-offspring links and, for the first time, coalescent connectivity, which assesses genetic cohesiveness among populations that share a common ancestor. Our results suggest that the seascape is more open than previously thought since its physical barriers supposedly leading to genetic structuring appear indeed permeable to coalescent connectivity. Filial and coalescent connectivity models allow predicting gene flow over the most extensive meta-analysis of population genetic studies in the Mediterranean Sea, encompassing 58 phylogenetically divergent sedentary species such as corals, endangered territorial fishes, and endemic seagrasses. We show that our novel coalescent dispersal model outperforms all previous approaches when simulating gene flow and explains almost 50% of observed genetic differentiation at the meta-analysis scale. Our results suggest that the temporal (i.e. the number of generations predicting best observed gene flow) and spatial (i.e. extend of observed genetic patterns) scales implied in genetic methods are tightly linked, hence shedding lights on the typical eco-evolutionary scales of genetic connectivity. Finally, we use species' distribution modelling outputs to test the relative importance of habitat heterogeneity in multi-generation dispersal modelling and investigate its impacts on gene flow predictions. Beyond developing new methodological tools to improve our knowledge about demographic and genetic connectivity, this thesis identifies novel research directions that should contribute to better assess the respective influences of gene flow and the other evolutionary forces on biodiversity. For conservation biologists, the results developed in this thesis might help improving the reliability of management plans.

Flavia DORY**2022**

Sensibilité des communautés planctoniques à la matière organique dissoute : vers une compréhension de la vulnérabilité des lacs de haute altitude aux changements globaux

Thèse de doctorat d'Aix-Marseille Université, soutenue le 4 mai 2022.

Jury – François GUILLEMETTE (Université du Québec à Trois-Rivières), Nico SALMASO (Edmund Mach Foundation), rapporteurs; Vanina PASQUALINI (Université de Corse), Stéphane JACQUET (Université de Savoie, INRAE), examinateurs; Céline BERTRAND (Aix-Marseille Université), Thierry TATONI (Aix-Marseille Université), co-directeurs; Evelyne FRANQUET (Aix-Marseille Université), Laurent CAVALLI (Aix-Marseille Université), encadrants.

Les lacs de haute altitude sont des écosystèmes sentinelles, vulnérables aux variations des facteurs environnementaux. Dans le cadre des changements globaux, l'augmentation de la matière organique dissoute a été pointée comme un élément clé, capable de modifier les réseaux trophiques planctoniques à la base du fonctionnement des lacs. Ce travail de thèse a pour but de mieux comprendre les effets de la variation quantitative et qualitative de la matière organique dissoute sur les interactions entre bactéries hétérotrophes et phytoplancton. La sensibilité des communautés planctoniques a été abordée à travers deux approches, expérimentale et *in situ*. Le suivi *in situ* a été réalisé sur le lac des Cordes, un lac de haute altitude oligotrophe peu profond à grand bassin versant. À travers une série d'expérimentations en laboratoire, les communautés de ce lac ont été exposées à différents enrichissements en carbone organique dissous (glucose), en nutriments (azote, phosphore) et en matière organique dissoute. Les résultats mettent en évidence une composition taxonomique et fonctionnelle du phytoplancton et une biomasse bactérienne fortement régulées par la dynamique saisonnière de la matière organique dissoute et par le contexte de limitation en carbone et en nutriments. En conditions expérimentales, l'augmentation de la concentration en carbone organique et en nutriments stimule le métabolisme bactérien et favorise les taxons mixotrophes dans les communautés hivernales et de fin d'été. En revanche, dans ces conditions d'enrichissement, la communauté phytoplanctonique de début d'été est dominée par les autotrophes. En lien avec l'utilisation de la matière organique dissoute par les bactéries, un apport autochtone entraîne un déclin plus important des mixotrophes qu'un apport allochtone. Ce travail fournit des éléments de discussion sur l'évolution des relations entre bactéries et phytoplancton et démontre le rôle clé de la matière organique dissoute dans le fonctionnement des communautés planctoniques en lac

de haute altitude. Cette thèse ouvre des perspectives sur les trajectoires évolutives potentielles des lacs de haute altitude au regard des changements globaux.

Dilara ARSLAN**2022**

Étude comparative de la biodiversité entre les habitats naturels, urbanisés, agricoles intensifs et extensifs du delta du Gediz, Turquie

Thèse de doctorat d'Avignon Université, soutenue le 10 mai 2022.

Jury – Kiraz YAVUZ (Professeur, Ondokuz, Mayis University), Aurélien BESNARD (Docteur, CEFE/CNRS Montpellier, EPHE Montpellier), Ozge BALKIZ (Docteur, Nature Conservation Center, Ankara), Armin BISCHOFF (Professeur, Avignon Université); Arnaud BECHET (Docteur, Institut Tour du Valat), Lisa ERNOUL (Docteure, Institut Tour du Valat), François MESLEARD (Professeur, Institut Tour du Valat, Avignon Université), co-directeurs.

La croissance économique, les pressions démographiques et le manque d'application des lois et des protections environnementales ont entraîné d'importants changements dans l'utilisation des sols et la destruction des habitats, menaçant les zones humides et leur biodiversité dans le monde entier. Les changements d'utilisation des terres ont été la force motrice la plus importante des changements de composition des espèces au cours du siècle dernier. Les zones humides méditerranéennes ont été transformées par les activités humaines, et un tiers de leur surface a été perdu au cours des dernières décennies. Comprendre et quantifier les réponses des communautés aux changements d'utilisation des terres est essentiel pour créer une gestion de conservation durable afin de protéger les espèces et les écosystèmes. Le delta du Gediz est situé dans le bassin méditerranéen de la Turquie et offre l'opportunité de mieux comprendre comment l'agriculture et l'urbanisation affectent la biodiversité avec un bon potentiel de généralisation à d'autres zones humides du bassin méditerranéen. L'objectif principal de cette étude est de mieux comprendre comment la couverture terrestre affecte les processus d'assemblage des communautés d'oiseaux et de reptiles, et quels sont les habitats du delta du Gediz qui nécessitent une attention particulière en matière de conservation. L'étude est divisée en trois composantes. Premièrement, nous avons (a) évalué les changements de la biodiversité aviaire dans le delta du Gediz des années 1980-2019, et (b) comparé les communautés d'oiseaux et de reptiles dans des environnements naturels, agricoles et urbains. Enfin, (c) nous avons fait une analyse des menaces et identifié les actions de conservation possibles pour la gestion future afin de réduire les effets des menaces et améliorer la gestion durable du delta.

Lucie SCHURR

2022

Interactions entre insectes floricoles et cultures de fenouil aromatique (Foeniculum vulgare) : influences des variables locales et paysagères et implications pour la production d'anéthole

Thèse de doctorat d'Aix-Marseille Université, soutenue le 21 avril 2022.

Jury – Emmanuelle PORCHER (Professeure, CESCO MNHN, Paris), Bertrand SCHATZ (Directeur de recherche, CNRS, CEFE, Université de Montpellier), rapporteurs ; Audrey ALIGNIER (Chargée de recherche, INRAE, BAGAP, Rennes), Xavier FERNANDEZ (Professeur, ICN, Université Côte-d'Azur, Nice), examinateurs ; Laurence AFFRE (Maître de conférences, IMBE, Aix-Marseille Université), Véronique MASOTTI (Maître de conférences, IMBE, Aix-Marseille Université), co-directrices ; Benoît GESLIN (Maître de conférences, IMBE, Aix-Marseille Université), Sophie GACHET (Maître de conférences, IMBE, Aix-Marseille Université), co-encadrants de thèse.

Mots-clés : insectes floricoles, abeilles, pollinisation, culture à floraison massive, rendement, paysages

Le fenouil est une plante aromatique à floraison massive cultivée en Provence (France) pour son huile essentielle contenant de l'anéthole d'intérêt économique pour la fabrication du pastis. La réalisation de pollinisations contrôlées (fleurs pollinisées par les insectes et fleurs non accessibles aux insectes) a démontré une chute de la production de fruits de 86 % en l'absence d'insectes floricoles. L'utilisation de pièges colorés et de captures au filet dans les parcelles de fenouil a révélé que la configuration du paysage et la proximité des parcelles de fenouil avec des habitats semi-naturels (par exemple des haies) influencent positivement la richesse d'insectes floricoles, laquelle influence positivement la quantité d'huile essentielle, mais négativement la quantité d'anéthole. Au niveau de la parcelle, la fréquence des visites des abeilles (surtout domestiques) et leur richesse spécifique affectent positivement la quantité d'anéthole. La dynamique de la production de nectar du lavandin et du fenouil a aussi été explorée grâce à un modèle de simulations afin d'identifier comment les comportements de butinage peuvent changer la production journalière de nectar. Nous avons montré que la production de nectar pour les deux plantes était influencée par les visites d'insectes, mais que le nectar des fleurs de lavandin se reconstitue plus rapidement. Cependant, les visites étaient plus fréquentes sur le fenouil, probablement en raison du caractère généraliste de la fleur et de sa fourniture en pollen. Enfin, en termes de gestion, nous proposons de maintenir une configuration d'habitats diversifiés afin de préserver la diversité des insectes floricoles et la production du fenouil.

Réalisation, fabrication :

Transfaire / *naturalia*
PUBLICATIONS

04250 Turriers

www.transfaire.com

www.naturalia-publications.com

Achévé d'imprimer : septembre 2022